

УДК 597.553.2.591.134.3

О ВЕРОЯТНОМ ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* МЕЖДУ РАЙОНАМИ ВОСПРОИЗВОДСТВА РАЗНЫХ СТАД В САХАЛИНО-КУРИЛЬСКОМ РЕГИОНЕ

© 2017 г. А. М. Каев¹, *, Л. А. Животовский²

¹Институт опережающего развития Сахалинского государственного университета – НИИОР СахГУ, Южно-Сахалинск

²Институт общей генетики РАН – ИОГен, Москва

*E-mail: kaev@outlook.com

Поступила в редакцию 11.05.2016 г.

Изучена структура чешуи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в южной части Сахалина и на Итурупе в 2014 г., характеризующемся необычными изменениями динамики уловов и биологических показателей рыб, подходящих к разным районам воспроизводства в Сахалино-Курильском регионе. По результатам анализа фрагментов склеритограмм, отражающих рост рыб в первые месяцы морского периода жизни, сделано заключение о массовом появлении в водах южной части Сахалина горбуши, происходящей с Итурупа. Это первое подтверждение гипотезы флуктуирующих стад горбуши, полученное с применением ихтиологических методов. Предполагается, что массовый стрейнг горбуши происходит в годы смены доминант у поколений нечётных и чётных лет нереста.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, структура чешуи, стрейнг, динамика уловов, Сахалин, Итуруп.

DOI: 10.7868/S0042875217030080

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* является наиболее многочисленным объектом лососёвого промысла на Дальнем Востоке. Этот вид характеризуется минимальной среди лососей продолжительностью жизни, почти все рыбы нерестятся на втором году жизни, в результате чего существуют практически изолированные друг от друга генеративные линии поколений нечётных и чётных лет, уровень различия между которыми по генетическим маркерам значительно выше, чем между территориальными группировками горбуши (Aspinwall, 1974; Салменкова и др., 1981; Животовский и др., 1989; Heard, 1991; Zhivotovsky et al., 1994).

Горбуше свойственны наибольшие среди других видов лососёвых рыб и порой необъяснимые изменения численности, что приводило к крупным ошибкам промысловых прогнозов. Так, на западном побережье Камчатки в 1970-х гг. наметилась тенденция увеличения уловов горбуши обеих генеративных линий, но с некоторым доминированием поколений нечётных лет. После неожиданного 2-кратного увеличения уловов в 1983 г. по сравнению с предыдущим нечётным годом (33.3 против 16.3 тыс. т) уже в следующем цикличном 1985 г. уловы многократно снизились (3.9 тыс. т) и оставались на низком уровне все последующие годы. Напротив, после достижения в

1984 г. величины вылова в объёме 29.6 тыс. т последующие циклические поколения сохраняли сравнительно высокий уровень запаса, что обусловило в этот период на западном побережье Камчатки резкое доминирование поколений чётных лет. Если 2-кратное увеличение уловов в 1983 г. не получило должного толкования, то последующую многолетнюю депрессию запаса линии нечётных лет объясняют негативными процессами для воспроизводства в результате многократного переполнения нерестилищ производителями горбуши в 1983 г. (Шевляков и др., 2013).

На восточном побережье Сахалина в 1970-х гг. также на фоне доминирования по уровню запаса поколений нечётных лет отмечалась тенденция увеличения уловов горбуши обеих генеративных линий. Однако уловы трёх поколений нечётных лет (1979–1983 гг.) сократились более чем наполовину, а по линии чётных лет уровень запаса в 1980 г. вышел на доминантный уровень. После этого численность последующих нескольких поколений чётных лет неожиданно сократилась настолько, что потребовалось введение запретов на промысел вплоть до 1990 г. Напротив, по линии нечётных лет с 1985 г. наметился существенный прирост уловов, что вновь обусловило исключительное доминирование этой генеративной линии по уровню запаса (Каев, 2010). То есть в пер-

вой половине 1980-х гг. на западном побережье Камчатки и восточном побережье Сахалина в некоторые годы синхронно произошли противofазные резкие изменения численности горбуши.

С учётом слабо выраженной дивергенции по генетическим маркерам и морфологическим признакам между разными стадами горбуши (в пределах каждой генеративной линии), данных по хирургическому мечению молоди горбуши и поимке меченых особей в ходе нерестовой миграции, рассогласования прогнозируемых и фактических нерестовых подходов и других данных была высказана гипотеза о возможности порой значительного стрейнга (т. е. перераспределения нерестовых потоков между районами воспроизводства разных стад горбуши (Глубоковский, Животовский, 1986)) – так называемая гипотеза флуктуирующих стад горбуши – в противовес гипотезе локальных стад (Бирман, 1985; Алтухов и др., 1997), согласно которой стадо отдельной нерестовой реки является единицей воспроизводства и прогноза. Впоследствии сторонниками концепции локальных стад была выдвинута версия о том, что хоминг горбуши связан с возвратом не в родную реку, а в систему рек в районе воспроизводства того или иного стада (Гриценко, 1990; Иванков, 1993). Этой точке зрения соответствовал анализ исходных данных, использованных для прогнозов, и сопоставление прогнозных и реальных подходов горбуши к восточному побережью Сахалина за 30-летний период. Его результаты показали, что крупных ошибок прогноза в ряде случаев можно было бы избежать при правильной трактовке имевшихся данных (Каев, 2011), хотя это становится очевидным, как правило, постфактум – только спустя некоторое время с получением и интерпретацией новых данных. В эти же годы высказывались как возражения против гипотезы флуктуирующих стад горбуши (Алтухов и др., 1997; Кляшторин, 2001), хотя и при допущении её проявления на внутрирайонном уровне (Гриценко, 1990; Бугаев, Шевляков, 2008), так и предположения о возможности перераспределения рыб между разными районами в годы аномальной температуры на путях нерестовой миграции (Шунтов, 1994, 1996).

Анализируя различные подходы к оценке стрейнга у горбуши, Животовский (2013. С. 375) указал, что существующий объём данных по этой проблеме ещё невелик, и заключил, что “нужны многолетние генетические, экологические и ихтиологические исследования, чтобы решить проблему популяционной организации горбуши”. Например, Калабушкин с соавторами (1998) сравнили уровень дифференциации по аллозимным маркерам производителей и молоди горбуши из трёх районов (Итуруп, Юго-Восточный и Юго-Западный Сахалин) и оценили, что в среднем за 11 лет наблюдений миграционный обмен между этими

районами составлял около 7%. Термин “в среднем” означает, что в какой-то год интенсивность миграций могла быть меньше, а в какой-то год больше, но, чтобы в отдельный год уловить генетическим методом миграционные потоки даже большей интенсивности, необходим объём ежегодных выборок, который осилить практически невозможно.

В то же время на основе ихтиологических данных (анализа структуры чешуи, динамики подходов горбуши к побережью и её биологических показателей) за 2006 и 2011 гг., когда в одном из районов наблюдался неожиданный всплеск её численности, а в другом, напротив, её резкое снижение, не выявлено наличие массового стрейнга этого вида (Каев, 2007, 2015а). В 2014 г. вновь наблюдалось сильное отклонение численности от прогнозных величин возврата: увеличение уловов на Южном Сахалине и их уменьшение на Итурупе. При этом отмечены необычные аномалии, в частности, в динамике уловов в южной части Сахалина (Каев, 2014). Для ответа на вопрос, не является ли это следствием стрейнга курильской горбуши на Сахалин, проведён детальный анализ структуры чешуи горбуши Южного Сахалина и Итурупа с целью выявления возможного перераспределения рыб между разными районами воспроизводства этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Чешуя горбуши собрана по стандартной методике (McLellan, 1987) в 2014 г. из уловов ставных неводов на юго-восточном побережье Сахалина, в зал. Анива и на о-ве Итуруп, а также закидных неводов в реках Островка и Кура, впадающих соответственно в восточную и западную часть зал. Анива (рис. 1). Изучены образцы чешуи рыб из северной (90 и 87 экз. из проб, взятых соответственно 6 и 14 августа) и южной части (50 и 86 экз., 7 и 18 августа) юго-восточного побережья Сахалина, зал. Анива (92 экз., 18 августа), центральной части охотоморского побережья Итурупа (92, 72 и 77 экз., 14 и 24 августа, 2 сентября), рек Островка (87 экз., 25 августа) и Кура (92 и 80 экз., 13 августа и 2 сентября).

Подсчёт числа склеритов и измерения расстояний до каждого из них (с точностью 0.5 мм) выполняли на фотографиях чешуи (примерно 200-кратное увеличение) по визуальнo выбираемому наибольшему радиусу. Проблема в том, что на чешуе многих видов рыб встречаются различные деформации склеритного рисунка (Дгебуадзе, Чернова, 2009). На чешуе горбуши также отмечаются хаотично расположенные места раздвоения и слияния склеритов. В результате число склеритов, подсчитываемое в 1-й годовой зоне (ПГЗ) роста чешуи, может различаться до ± 3 в зависимости от характера деформаций. Это существенно, так как

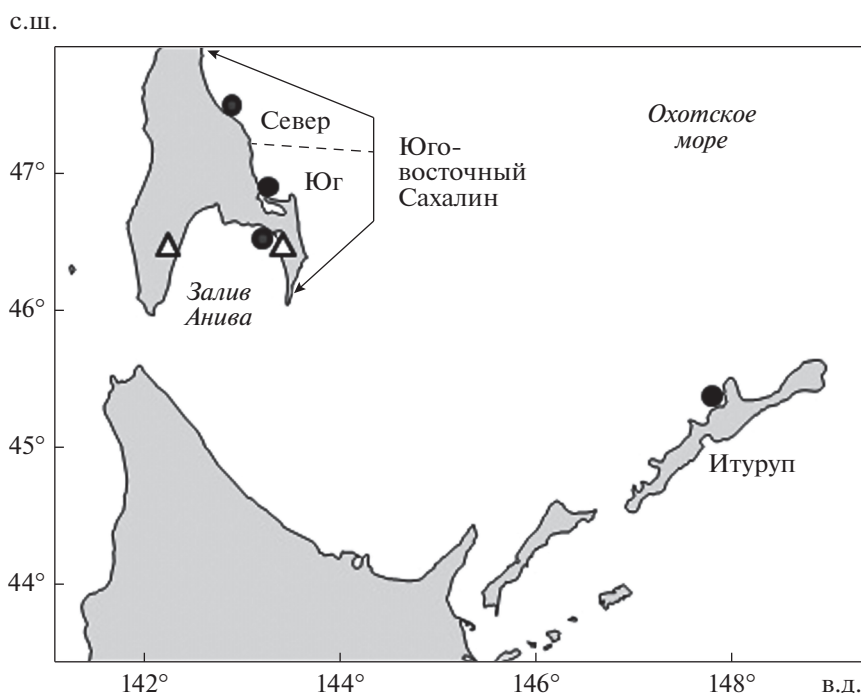


Рис. 1. Места сбора проб горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в ставных неводах (●) на юго-восточном побережье Сахалина, в зал. Анива и на о-ве Итуруп и закидным неводом (Δ) в реках Островка и Кура в 2014 г.

амплитуда изменений этого показателя в целом для пробы не превышает 10 склеритов. В этой связи для минимизации завышения или занижения числа подсчитываемых склеритов направление радиуса корректировали с учётом распределения деформаций. Предварительно определили, что изменения склеритограмм, связанные со смещением направления выбираемого радиуса на $\pm 15^\circ$, не выходят за пределы внутригрупповой изменчивости этого параметра в исследуемой пробе (Каев, Пулькина, 2016).

Измеряли расстояния от края центральной чешуйной пластинки (1-й склерит) до каждого из последующих склеритов в ПГЗ, за внешнюю границу которой принимали средний из пяти смежных склеритов с минимальной суммой межсклеритных расстояний (Каев, 2015а). Расстояния между соседними склеритами непостоянны по окружности. Как правило, в месте локального расширения одного межсклеритного расстояния происходит сужение соседнего. Поэтому первичные данные сглажены с применением минимального шага (по трём смежным значениям) с тем, чтобы сохранить все имеющиеся на чешуе чередования групп сужающихся или расширяющихся межсклеритных расстояний. Для унификации данных (изменения формы и размеров чешуи) межсклеритные расстояния выражены в процентах к их суммарному значению в ПГЗ. С учётом того, что число склеритов на чешуе разных рыб не одинаково, для сопоставления склеритограмм выбран вариант нор-

мирования числа склеритов к какому-либо единому значению (Темных, 1998), в данном случае к 23 склеритам как наиболее часто встречающемуся варианту у горбуши Юго-Восточного Сахалина (Каев, 2015б).

Статистическая обработка выполнена с применением программ Microsoft Excel и Statistica и рекомендаций Плохинского (1970). При попарном сравнении склеритограмм оценивали различия между средними значениями всех межсклеритных расстояний в соответствии с их порядковым номером. Достоверность различия между средними значениями оценена по критерию Фишера (F). Значимость результатов регрессионного анализа устанавливали по коэффициенту детерминации (R^2). Нормальность распределений признака определяли по критерию Колмогорова (λ). В тексте приводятся средние значения и их средние квадратичные отклонения ($M \pm SD$) и используются следующие символы: p — уровень значимости нуль-гипотезы, n — объём выборки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При промысле горбуши на Сахалине и южных Курильских о-вах в 2014 г. возникла ситуация, изучение которой может внести существенные коррективы в наше понимание процессов формирования численности горбуши в локальных районах. В северной части Восточного Сахалина прогноз полностью оправдался как по величине

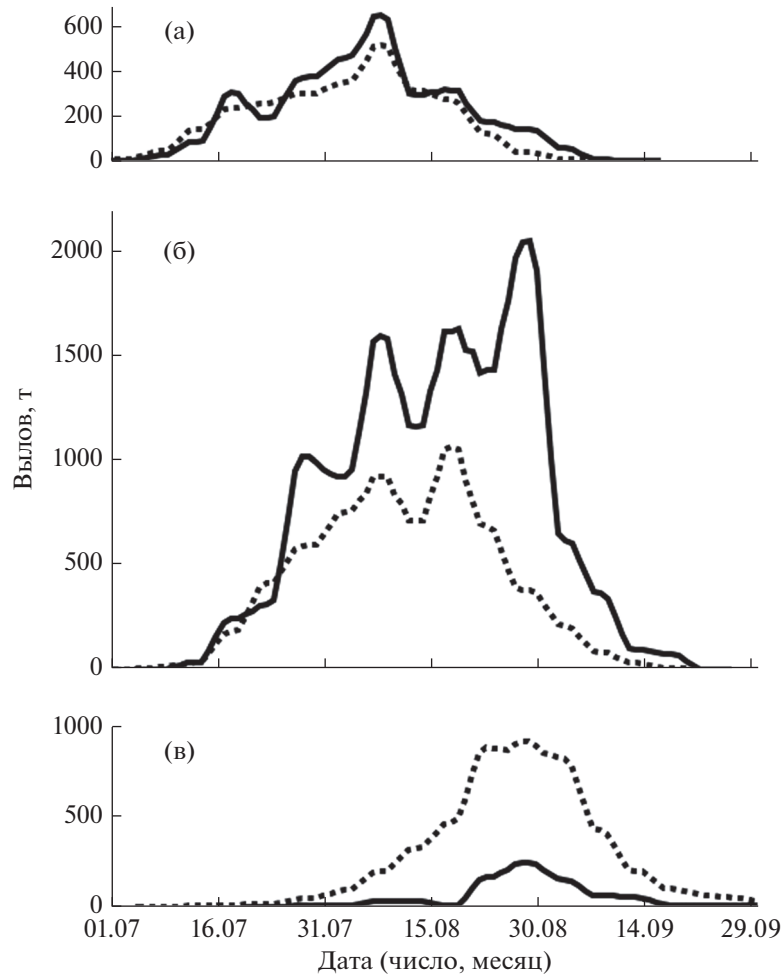


Рис. 2. Динамика ожидаемых (---) и фактических (—) уловов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в северной (а) и южной (б) части восточного Сахалина и на о-ве Итуруп (в) в 2014 г.

вылова горбуши, так и по динамике её уловов (рис. 2а). В то же время в южной части Восточного Сахалина уловы оказались значительно выше, а на Итурупе значительно ниже прогноза (рис. 2б, 2в). В самом этом факте нет ничего необычного, учитывая изменчивость численности горбуши и наличие многих неопределённостей при разработке прогноза (слабая плотность фактических наблюдений при расчёте численности молоди, скатывающейся из рек, трудно предсказуемые изменения выживаемости за последующий морской период жизни). Однако внимание привлекли, прежде всего, изменения в динамике уловов, которые фактически характеризуют динамику подхода рыб к побережью, учитывая пассивный характер их лова ставными неводами. Если динамика уловов на Итурупе (в процентах), как и в северной части восточного побережья Сахалина (в процентах и по объёмам вылова), соответствовала ожидаемой, то в южной части Восточного Сахалина сильно отличалась от прогноза: в конце августа

появился ещё один пик уловов в то время, когда они должны были снижаться в связи с приближением обычных сроков завершения промысла.

Это особенно хорошо видно, если рассматривать уловы в южной части Сахалина по отдельным районам: в южном направлении увеличивается доля уловов, совпадающих по времени с периодом наибольших уловов на Итурупе (рис. 3). Кроме того, значения относительной плодовитости (ОИП) самок на Итурупе (рис. 3г) были выше, чем на Сахалине (рис. 3а–3в). Во второй половине августа обычно происходит снижение этого показателя (Каев, 2012), что и наблюдалось на Итурупе, тогда как на Сахалине значения ОИП во второй половине августа неожиданно увеличились, что является дополнительным свидетельством возможного присутствия курильской горбуши в водах южной части Сахалина. Если предположить, что часть горбуши Итурупа ушла на Сахалин, то при анализе склеритной структуры чешуи нуль-гипотезой является отсутствие стре-

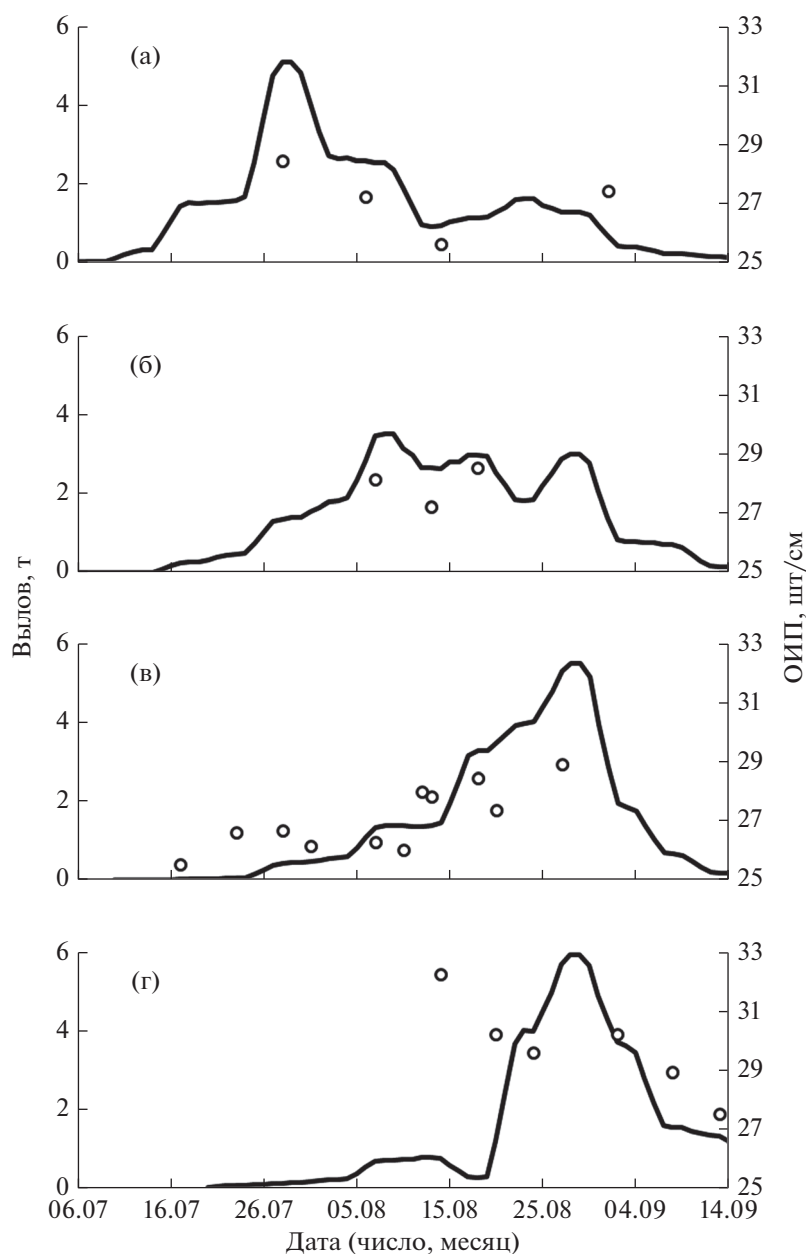


Рис. 3. Динамика уловов и относительной плодовитости (ОИП) горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на северном (а) и южном (б) участках юго-восточного побережья Сахалина, в зал. Анива (в) и на о-ве Итуруп (г) в 2014 г.: (—) – вылов, (○) – ОИП.

инга, а альтернативной гипотезой – стрейнг горбуши Итурупа на Сахалин.

По числу склеритов в ПГЗ (рис. 4) горбуша о-ва Итуруп (23.1 ± 1.57 , $n = 241$) достоверно отличалась от горбуши юго-восточного побережья Сахалина (24.2 ± 1.90 , $n = 313$) и зал. Анива (25.3 ± 1.88 , $n = 351$), причём от первой в меньшей степени, чем от второй ($F 46.4$ против 223.8), что соответствует предыдущим наблюдениям (Каев, 2015а). Важно, что горбуша на Итурупе имела статистически достоверное меньшее число склеритов в

сравнении с разными районами Сахалина. Однако полигоны частот горбуши из указанных районов в значительной степени перекрываются, т. е. этот критерий сам по себе малоэффективен для идентификации курильских рыб в водах Сахалина. Поэтому следует определить ещё одну характеристику, различающую горбушу Итурупа от горбуши южных районов Сахалина.

Из анализа последовательно расположенных межсклеритных расстояний видно, что склеритограммы ПГЗ чешуи горбуши из разных районов

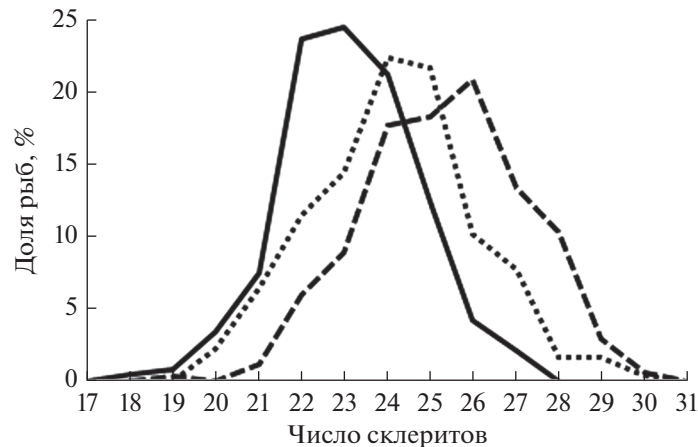


Рис. 4. Распределение числа склеритов в 1-й годовой зоне чешуи у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на юго-восточном побережье Сахалина (—), в зал. Анива (---) и на о-ве Итуруп (—) в 2014 г.

имеют схожую конфигурацию (рис. 5). В то же время если при сравнении склеритограмм разных выборок в каждом из районов различия были незначительными, то при изучении межрайонной изменчивости расхождения были статистически значимыми, причём уровень различий во всех случаях выше для групп склеритов, характеризующих рост рыб в прибрежных районах моря (Каев, 2015а). Такой же результат получен и при изучении чешуи горбуши в возврате 2014 г. (Каев и др., 2015). Обращает на себя внимание расхождение кривых в районе локального минимума межсклеритных расстояний (4–6-й склериты). Ранее наличие этого минимума, более выраженного у лососей, начинающих морской нагул у юго-западного побережья Охот-

ского моря, чем в восточных районах моря, отмечали у горбуши (Темных, 1998) и кеты *O. keta* (Каев, 1998).

Формирование этого минимума связано, видимо, с системой течений. Известно, что сравнительно тёплые океанические воды, проникая в Охотское море через проливы северной части Курильской гряды, распространяются в северном направлении в основном вдоль восточного побережья моря, в то время как в его западной части в южном направлении движутся воды Восточно-Сахалинского холодного течения (Чернявский, 1981). По современным данным, интенсивность этого течения летом сильно ослабевает вплоть до того, что южнее м. Терпения оно “размывается”. В то же время прибрежные воды южной части Сахалина и охотоморского побережья Итурупа прогреваются в том числе за счёт образования в юго-западной части Охотского моря вихревых потоков проникающего сюда через пролив Лаперуза тёплого течения Соя (Пищальник и др., 2003). После нагула в сравнительно благоприятных условиях прибрежных вод молодь из южных районов Сахалина при откочёвке в центральную часть Охотского моря в большей мере оказывается под воздействием трансформированных холодных вод Восточно-Сахалинского течения, чем молодь из заливов Итурупа. Как результат, на чешуе горбуши, происходящей из рек южной части Сахалина, формируется значительно более выраженный локальный минимум в ширине межсклеритных расстояний, чем на чешуе горбуши, происходящей из рек Итурупа. В последующий период молодь обитает в обширном совмещённом скоплении в центрально-восточной части Охотского моря, где условия нагула в сентябре–октябре обеспечивают максимальные приросты длины тела (Ерохин, Шершнева, 2007; Шунтов, Темных, 2008).

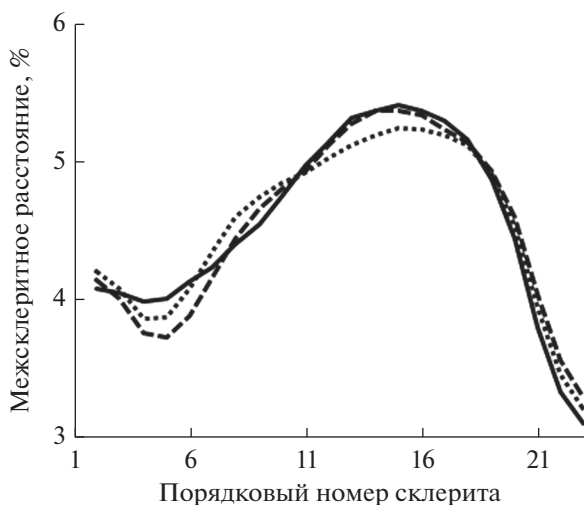


Рис. 5. Склеритограммы 1-й годовой зоны чешуи у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на юго-восточном побережье Сахалина, в зал. Анива и на о-ве Итуруп в 2014 г.; обозначения см. на рис. 4.

Эта особенность роста, отражающая специфику формирования локального минимума межсклеритных расстояний на чешуе (первые 8 склеритов), может быть использована для обнаружения возможного присутствия рыб курильского происхождения в водах южной части Сахалина. В качестве предварительного подтверждения этого рассмотрим, как меняется конфигурация локального минимума на склеритограммах при группировке данных по числу склеритов в ПГЗ. Судя по частотному распределению (рис. 4), для горбуши Итурупа характерна высокая доля рыб с числом склеритов в ПГЗ чешуи менее 23, а у горбуши из южных районов Сахалина склеритов обычно больше. Поэтому в каждом массиве данных отдельно выделили группу склеритограмм, характеризующих рост чешуи у рыб, в ПГЗ которых насчитывалось не более 23 склеритов (рис. 6). Как видим, у горбуши Итурупа конфигурация изучаемого фрагмента склеритограмм у рыб с малым числом склеритов в ПГЗ (≤ 23) практически не отличается от таковой общей выборки ($F = 0.16, p > 0.05$). В то же время для рыб юго-восточного побережья Сахалина отмечены существенные различия между рассматриваемыми выборками склеритограмм ($F = 4.36, p < 0.05$): выборка с малым числом склеритов по конфигурации приблизилась к общей выборке рыб Итурупа (рис. 6а). У горбуши зал. Анива не выявлены существенные расхождения между рыбами с числом склеритов ≤ 23 и общей выборкой ($F = 1.50, p > 0.05$) (рис. 6б). Однако если рассматривать разные побережья этого залива, то для рыб с западного побережья оба варианта практически идентичны ($F = 0.21, p > 0.05$), а у рыб с восточного побережья расхождения между вариантами более заметны ($F = 2.84, p > 0.05$), локальный минимум на склеритограммах рыб с малым числом склеритов стал менее выраженным.

Эти предварительные результаты позволяют предполагать присутствие рыб, происходящих с о-ва Итуруп, в уловах горбуши на юго-восточном побережье Сахалина и на восточном побережье зал. Анива. Однако они основаны на данных о части рыб – с числом склеритов ≤ 23 . Доля таких рыб больше на Итурупе, однако они встречаются и среди сахалинской горбуши. Напротив, рыбы с числом склеритов > 23 также в значительном количестве есть у курильской горбуши. Поэтому искусственный выбор значения 23 как точки разделения в зоне трансгрессии распределения числа склеритов (рис. 4) оказался удобным для предварительного анализа картины, однако он не обеспечивает статистическую оценку результата. В этой связи мы разработали иной подход к анализу полного набора данных, вне зависимости от общего числа склеритов в ПГЗ чешуи. Подход к анализу данных склеритограмм основан на том, что профили межсклеритных расстояний на выделяемом фрагменте склеритограмм чешуи горбуши в

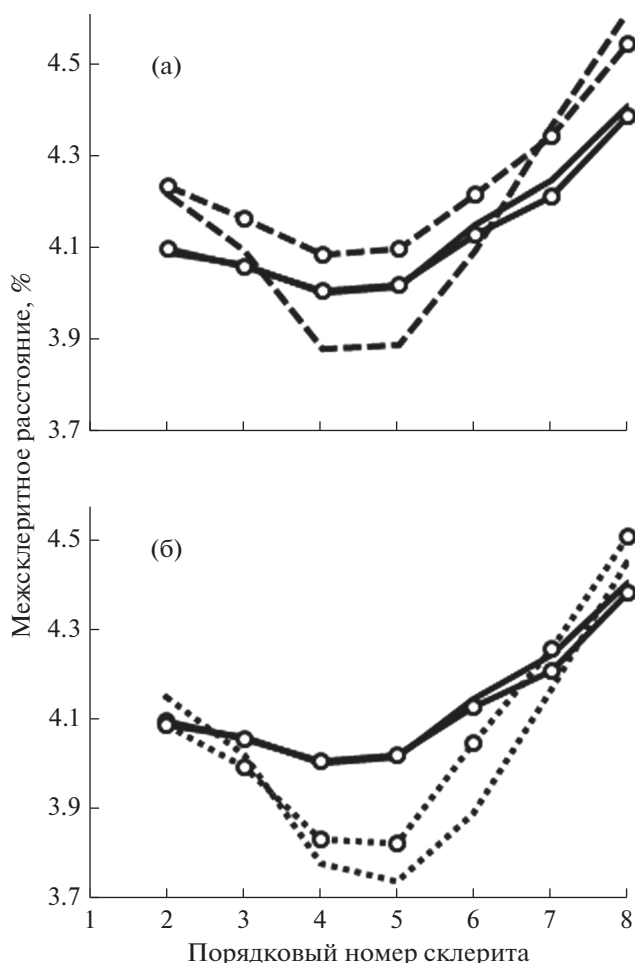


Рис. 6. Фрагменты склеритограмм 1-й годовой зоны чешуи общей выборки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и выборок рыб с числом склеритов ≤ 23 (○): а – Итуруп и юго-восточное побережье Сахалина, б – Итуруп и зал. Анива; ост. обозначения см. на рис. 4

каждом из районов сбора на Сахалине существенно расходятся с аналогичным профилем для горбуши Итурупа (рис. 7). При этом профили для северного и южного участков юго-восточного побережья Сахалина слабее расходятся между собой ($F = 0-4.22$ (в среднем 1.08)) в сравнении с таковыми для восточного и западного побережья зал. Анива ($F = 0.22-6.44$ (2.33)), у которых в двух из семи сравниваемых пар отмечены статистически значимые различия по ширине межсклеритных расстояний ($p < 0.05$). Как показано выше, уменьшение глубины изгиба кривой может служить критерием присутствия курильских рыб в водах Сахалина. Таким образом, требуется выбрать некие параметры профиля первых межсклеритных расстояний в качестве индивидуальных признаков и качественно охарактеризовать разные выборки горбуши. Для этого можно использовать, например, квадратичную аппроксимацию каждого индивидуального профиля, которая описывается

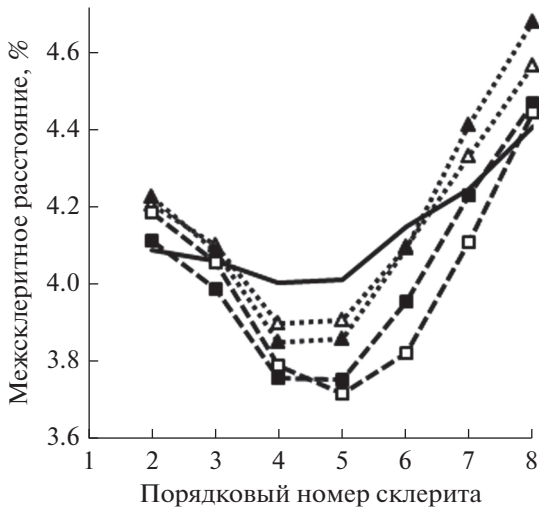


Рис. 7. Средние профили фрагментов склеритогрaмм 1-й годовой зоны горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на о-ве Итуруп, северном (···△···) и южном (···▲···) участках юго-восточного побережья Сахалина, западном (- - □ - -) и восточном (- -■- -) побережье зал. Анива в 2014 г.; ост. обозначения см. на рис. 4.

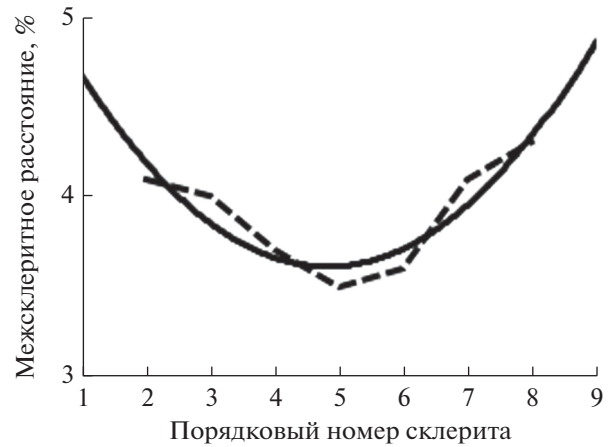


Рис. 8. Квадратичная аппроксимация индивидуального профиля межсклеритных расстояний горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*; (- -) – фактические значения, (—) – расчётные значения; пояснения см. в тексте.

уравнением: $y = A(x - M)^2 + C$, где M – точка минимума, C – аппроксимационное значение межсклеритного расстояния в точке минимума, параметр A оценивает крутизну профиля и равен приросту величины y при увеличении x на 1 склерит от точки M (таблица, рис. 8).

Как следует из таблицы, наибольшие различия между горбушей Итурупа и горбушей Сахалина определяются параметром A . Более того, рыбы, пойманные в восточной части зал. Анива и на юго-восточном побережье Сахалина, не отличаются по этому параметру, а горбуша с западного побережья залива близка к ним по этому параметру, вследствие чего не сможет повлиять на оценку примеси горбуши Итурупа. То есть именно параметр A пригоден для решения задачи выявления примеси горбуши Итурупа в уловах на Южном Сахалине, если таковая там имеется.

Итак, каждая рыба может быть описана следующими двумя важными индивидуальными характеристиками: числом склеритов (S) и крутиз-

ной профиля межсклеритных расстояний (A), определяемого по первым восьми склеритам. Это предположение вполне согласуется со статистически значимой корреляцией между величиной межсклеритных расстояний и темпом роста горбуши, в то время как корреляция числа склеритов на чешуе с ростом рыб и с продолжительностью их морского обитания отсутствует (Каев, 2015б). Если горбуша Итурупа пришла на Южный Сахалин и была представлена в совместных уловах с местной горбушей, у которой и число склеритов, и параметр A в среднем выше, то согласно теории статистики в смешанном улове должна возникнуть положительная взаимосвязь между этими параметрами. Для тестирования смеси можно использовать метод линейной регрессии. Если регрессия незначима (о чём можно судить по величине и уровню значимости коэффициента детерминации R^2), то присутствие “чужой” горбуши не выявлено. Если же коэффициент детерминации статистически значим, то это свидетельствует о наличии в улове мигрантов с о-ва Итуруп. Чем выше коэффициент детерминации, тем больше в улове таких мигрантов. Для корректного использования метода линейной регрессии проверена

Средние значения параметров профиля межсклеритных расстояний горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в разных районах

Район	A	M	C
Остров Итуруп	0.024	3.88	4.01
Юго-восточное побережье Сахалина	0.056	4.37	3.92
Восточное побережье зал. Анива	0.057	4.45	3.79
Западное побережье зал. Анива	0.065	4.75	3.75

Примечание. A , M , C – см. уравнение.

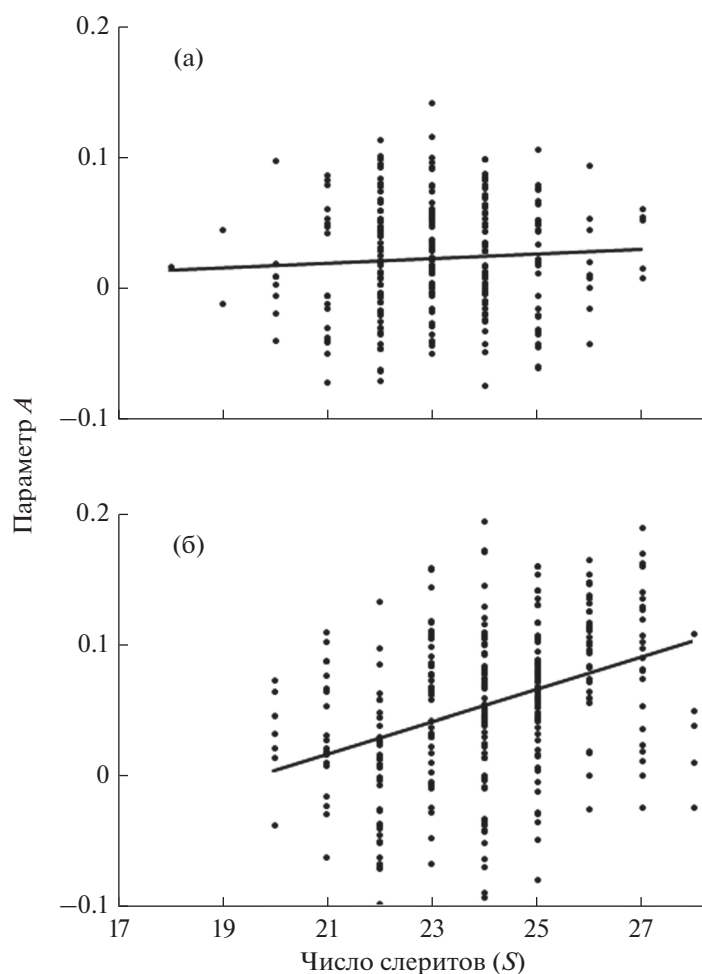


Рис. 9. Регрессия крутизны профиля межсклеритных расстояний (параметр A) на число склеритов (S) в суммарных выборках горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*: а – Итуруп ($A = 0.0017S - 0.0166$, $R^2 = 0.004$), б – юго-восточное побережье Сахалина ($A = 0.0125S - 0.2460$, $R^2 = 0.145$).

нормальность распределения признака A : по всем выборкам отклонение было незначимым ($p > 0.2$).

Как и ожидалось, у горбуши Итурупа регрессия A на S оказалась незначимой – коэффициент регрессии и коэффициент детерминации близки к нулю (рис. 9а), в то время как у горбуши юго-восточного побережья Сахалина между этими показателями выявлена высокая статистическая значимость ($p < 0.001$), а коэффициент детерминации ($R^2 = 0.145$) соответствует коэффициенту корреляции между A и S , равному 0.38 (рис. 9б). Чтобы убедиться, что полученный результат не случаен, мы проанализировали данные по горбуше Юго-Восточного Сахалина более подробно. А именно: горбуша Юго-Восточного Сахалина была представлена четырьмя пробами, собранными в разное время на двух участках побережья – северном и южном. При раздельном анализе каждой из этих проб везде были получены высокосignификантные коэффициенты детерминации ($p < 0.001$). Более то-

го, оказалось, что для проб, собранных позднее, были характерны более высокие значения коэффициента детерминации: для проб с северного и южного участков юго-восточного побережья Сахалина величины R^2 были 0.116 и 0.112 (собраны соответственно 6 и 7 августа 2014 г.), в то время как для более поздних проб (14 и 18 августа) – 0.132 и 0.136. Судя по этим пробам, доля курильских мигрантов в уловах увеличивалась во времени по мере подходов горбуши к побережью, что соответствует первоначальной гипотезе, основанной на данных биологических анализов рыб.

В обеих пробах с западного побережья зал. Анива (р. Кура, 13 августа и 2 сентября), как и в пробе с восточного побережья залива (р. Островка, 25 августа), не обнаружено значимой примеси горбуши с Итурупа. Однако сравнительно заметную примесь содержала проба, взятая 18 августа в районе лагуны Буссе у восточного побережья Анивы ($R^2 = 0.070$, $p = 0.011$). Не исключено,

что речные выборки горбуши отражали более ранние подходы, ещё не содержащие примеси горбуши Итурупа, в то время как в пробах, собранных на ставных неводах, уже присутствовала горбуша Итурупа, которая, судя по нашим данным, подошла к берегам Южного Сахалина позже основного хода “своей” горбуши.

За предыдущие 17 лет наблюдений при анализе динамики уловов и биологических показателей рыб в течение нерестовых подходов, а также при эпизодическом изучении структуры чешуи горбуши в разных районах Сахалина и южных Курильских о-вов первый автор не получил явных доказательств массового присутствия “чужих” мигрантов в каком-либо из районов. То есть массовое перераспределение миграционных потоков рыб этого вида, вероятно, является сравнительно редким событием. Возможно, оно происходит в годы, когда наблюдается смена доминант в соотношении поколений горбуши чётных и нечётных лет. В свою очередь такая смена может привести к “сбоям” в чередовании поколений в виде трудно предсказуемых резких увеличений численности рецессивной линии на фоне снижения численности доминантной линии этого вида. Так, на восточном побережье Сахалина и на южных Курильских о-вах такие сбои отмечались в 1955–1959, 1966–1970, 1978–1982, 1991–1995, 2004–2008 гг. (Каев, 2010). Но только в начале 1990-х гг. на Южных Курилах произошла не кратковременная, а на многолетний период смена доминант. Не исключено, что такая смена может произойти в настоящее время, и потому можно ожидать более частые массовые перераспределения миграционных потоков горбуши на Дальнем Востоке. Приведённый нами метод анализа по данным регрессии A на S позволяет тестировать наличие “чужих” мигрантов в случае их массового присутствия. Перебор нескольких вариантов долей мигрантов в смешанных выборках приводит к предварительному выводу о том, что при $R^2 = 0.145$ (рис. 9б) уловы горбуши на юго-восточном побережье Сахалина должны были содержать не менее 30–40% горбуши Итурупа. Однако для более обоснованного анализа таких ситуаций следует развить соответствующий метод статистического анализа. Не исключено, что меньшая доля мигрантов, например до 10–20% “чужих” рыб, что случается чаще, чем массовый стрейнг, зафиксированный в данном исследовании, не может быть статистически надёжно тестирована.

Проблема стрейнга является предметом дискуссий многие годы, так как вопросы прогнозирования нерестовых подходов горбуши и оценки межпопуляционных миграций тесно увязаны между собой и важны не только с теоретической, но и с практической точек зрения. Настоящая статья показывает, что массовые перемещения горбуши между разными районами воспроизвод-

ства реальны, хотя такие события могут быть достаточно редкими. Главное, что мы хотели подчеркнуть, — это то, что насущной необходимостью для управления ресурсами горбуши является её постоянный мониторинг во всех регионах Дальнего Востока, включающий детальные экологические, гидрологические, ихтиологические и генетические исследования.

Работа частично поддержана грантами РФФИ № 15-04-02511, 15-29-02421.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 288 с.
- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 208 с.
- Бугаев А.В., Шевляков Е.А. 2008. Флуктуации численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* западного и восточного побережий Камчатки на рубеже XX и XXI веков // Реализация “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. Бюл. № 3. С. 63–74.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. 1986. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биология моря. № 2. С. 39–44.
- Гриценко О.Ф. 1990. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 5. С. 825–835.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 315 с.
- Ерохин В.Г., Шершинева В.И. 2007. Динамика потребления и расходования энергии у молоди лососей в период посткатадромного нагула в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. Т. 150. С. 122–136.
- Животовский Л.А. 2013. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 371–376.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторовский Р.М. и др. 1989. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. Т. 25. № 7. С. 1261–1274.
- Иванков В.Н. 1993. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 1. С. 78–83.
- Каев А.М. 1998. Идентификация происхождения и истории жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе // Там же. Т. 38. № 5. С. 650–658.
- Каев А.М. 2007. Чья горбуша на Сахалине? // Рыб. хозяйство. № 2. С. 52–54.
- Каев А.М. 2010. Итоги лососевой путины на Сахалине при новой системе регулирования промысла // Там же. № 2. С. 42–46.
- Каев А.М. 2011. Оценка эффективности прогнозирования и управления промыслом горбуши в Сахалино-Курильском регионе // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 32–53.
- Каев А.М. 2012. Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbus-*

- cha* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 62–71.
- Каев А.М. 2014. Некоторые итоги промысла горбуши на Сахалине и южных Курильских островах в 2014 г. // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 9. С. 37–43.
- Каев А.М. 2015а. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: региональная изменчивость // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 3. С. 298–312.
- Каев А.М. 2015б. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: межгодовая изменчивость // Там же. Т. 55. № 5. С. 570–585.
- Каев А.М., Пулькина А.А. 2016. К методике изучения количества и размера склеритов на чешуе горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 185. С. 95–101.
- Каев А.М., Мусихин А.В., Скрыпник А.А. 2015. Результаты изучения роста горбуши по чешуе из разных районов восточного Сахалина и острова Итуруп в 2014 г. // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 10. С. 106–111.
- Калабушкин Б.А., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. и др. 1998. Популяционная структура и генные миграции у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) Сахалино-Курильского региона // Генетика. Т. 34. № 12. С. 1675–1685.
- Кляшторин Л.Б. 2001. Изучение хоминга дальневосточных лососей для уточнения оценки эффективности работы лососевых рыбоводных заводов // Аналит. и реферат. информация. Сер. Воспроизводство и пастбищ. выращивание гидробионтов. Вып. 3. М.: ВНИЭРХ. С. 1–22.
- Пищальник В.М., Архипкин В.С., Юрасов Г.И., Ермоленко С.С. 2003. Сезонные вариации циркуляции вод в прибрежных районах Сахалина // Метеорология и гидрология. № 5. С. 87–95.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 367 с.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. и др. 1981. Популяционно-генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение морских животных. Вып. 2. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 95–104.
- Темных О.С. 1998. Региональная изменчивость склеритогамм чешуи азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 375–390.
- Чернявский В.И. 1981. Циркуляционные системы Охотского моря // Там же. Т. 105. С. 13–19.
- Шевляков Е.А., Дубынин В.А., Зорбиди Ж.Х. и др. 2013. Современное состояние лососевого комплекса реки Большой (западная Камчатка): воспроизводство, промысел, управление // Там же. Т. 174. С. 3–37.
- Шунтов В.П. 1994. Особенности анадромных миграций азиатской горбуши в 1993 г. // Рыб. хоз-во. № 2. С. 34–38.
- Шунтов В.П. 1996. Азиатская горбуша – 1995: тема для альтернативных взглядов // Там же. № 6. С. 39–41.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 481 с.
- Aspinwall N. 1974. Genetic analysis of North American populations of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, possible evidence for the neutral mutation-random drift hypothesis // Evolution. V. 28. P. 295–305.
- Heard W.R. 1991. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific Salmon / Eds. Groot C., Margolis L. Vancouver: UBC Press. P. 119–230.
- McLellan S.E. 1987. Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon. Nanaimo, BC: Fish. and Oceans Can.; Pacif. Biol. St., 27 p.
- Zhivotovsky L.A., Gharrett A.J., McGregor A.J. et al. 1994. Gene differentiation in Pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.): facts and models with reference to pink salmon (*O. gorbuscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. Suppl. 1. P. 223–232.