

17 APR 1995

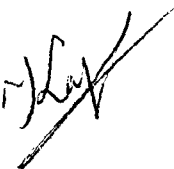
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ МОРЯ

На правах рукописи

КАРПЕНКО АНДРЕЙ ИВАНОВИЧ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ГОРЕБУШИ.

03.00.10 - иктиология



А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание учёной степени кандидата  
биологических наук

Владивосток - 1995 г.

Работа выполнена в Лаборатории популяционной биологии  
рыб Института биологии моря ДВО РАН.

Научный руководитель : доктор биологических наук  
М. К. Глубоковский

Официальные оппоненты : доктор биологических наук  
В. П. Шунтов  
кандидат биологических наук  
Д. Л. Питрук

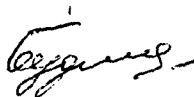
Ведущее учреждение - Институт общей генетики  
(ИОГен), Москва

Защита диссертации состоится "16" мая 1995 года в  
10 час. 00 мин. на заседании специализированного  
совета Д 003.66.01 при Институте биологии моря ДВО РАН по  
адресу : 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, д. 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института.

Автореферат разослан "14" апреля 1995 г.

Ученый секретарь специализированного  
совета Д 003.66.01 кандидат биологических  
наук



( Л. Л. Будникова )

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) является наиболее массовым видом рода Тихоокеанских лососей. Обладая высокой численностью и ценными пищевыми качествами, она издавна была доминирующим объектом промысла на Дальнем Востоке, где ее вылов составлял до 80 %. Кроме того, она является важнейшим объектом аквакультуры, на рыбоводных заводах Дальнего Востока доля выпуска ее молоди составляет 70 %. Поэтому важность изучения этого вида для хозяйственных целей очевидна.

Популяционные исследования горбуши на Дальнем Востоке ведутся с 1920-х гг. За минувшее время многочисленными ихтиологами изучались стада Приморья, южного Сахалина, южных Курил, Камчатки, Анадыря, Чукотки. При этом использовались самые разнообразные группы данных - морфологические, биохимические, динамика численности, результаты мечения, варианты окраски, паразитарные метки. Но, невзирая на большое число ученых, обширность исследований и разнообразие методов, вопросы популяционной структуры горбуши остаются предметом ожесточенных споров. Более того, в последнее время дискуссия идет о самих принципах ее видовой организации и, соответственно, моделях ее описания. Основными конкурирующими гипотезами стали "концепция локальных стад", предполагающая строгий хоминг (инстинкт дома) и устойчивость популяционных границ у горбуши, и "концепция флуктуирующих стад", считающая и миграционные потоки, и границы популяций неустойчивыми.

Отсюда видно, что изучение популяционной структуры горбуши не только не потеряло актуальности, но и становится все более необходимым.

Цель и задачи исследования. Целью нашего исследования являлось выяснение основных черт популяционной структуры горбуши на дальневосточной части её ареала, основанное на изучении морфологических признаков.

Однако для анализа популяционной структуры, кроме морфологических, сейчас используются различные данные -

биохимические, экологические, поведенческие и многие другие. Возникает вопрос, насколько допустимо применять те или иные группы данных для подобных работ, как они соотносятся друг с другом и насколько правильно отражают общую изменчивость изучаемого вида. Другими словами, в начале исследования необходимо выяснить пригодность используемых данных для решения поставленной задачи.

Еще одна проблема, неизбежно встающая при анализе популяционной структуры горбуши, это ее устойчивость. Отсюда видно, что прежде, чем изучать связи выборок из различных мест ареала, необходимо проанализировать подобные связи для выборок, взятых в одном месте, но в разное время.

Таким образом, поставленная нами задача распадается на три подзадачи : 1) исследование морфологических признаков горбуши ; 2) изучение устойчивости связей выборок из одной локальности в течение нерестового хода и за разные годы ; 3) анализ связей выборок из разных участков ареала.

#### Новизна и практическая значимость работы.

1) Показано, что морфологические данные - вполне надежный инструмент популяционного анализа. Выяснилось, что для анализа связей выборок достаточно небольшого числа пластических признаков, при условии предварительного их отбора и проверки способности правильно разделять группировки.

2) Доказано, что совокупность горбуши из одной малой реки не является локальной популяцией. Вычисленный нами процент стрейнга (перемешивания рыбы из разных рек) на юго-востоке Сахалина оказался весьма велик.

3) Обнаружена неустойчивость связей как между выборками из разных мест за разные годы, так и между выборками, взятыми в один год в одном месте, но в разные сроки. В течение нерестового хода у горбуши может происходить резкая смена ее морфологических характеристик. Очевидно, при этом наблюдается смена группировок рыбы, имеющих разное географическое происхождение. Расстояния Махаданобиса, вычисленные по сумме морфологических признаков между группировками из разных регионов, не одинаковы в разные годы. Подобная картина

наиболее соответствует теоретической модели "флуктуирующих стад".

1) Не подтвердилось предположение Ефанова о наличии сезонных рас горбуши на восточном побережье острова Сахалин. Однако результаты анализа данных из реки Лугога (залив Анива, юг острова) согласуются с мнением Ефанова и Хоревина (1978) о существовании рас в этом районе.

Отсюда вытекают важные практические выводы :

А) Нельзя оценивать эффективность работы горбушевых рыбозаводных заводов по коэффициентам возврата в родную реку.

Б) Ни группировка из одной малой реки, ни локальная популяция горбуши не могут фигурировать в качестве единицы запаса при прогнозировании ее численности в определенном регионе.

В) Для анализа популяционной структуры горбуши единичные выборки малоценны. Объективную картину может дать лишь многолетний мониторинг в нескольких регионах.

Апробация результатов и публикации. Основные результаты нашей работы были доложены на III Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1988) ; на Международном симпозиуме по Тихоокеанским лососам (Южно-Сахалинск, 1990) ; на IV Российском совещании по лососевым (Москва, 1994) ; на Российско - Американском симпозиуме по связям Аляска - Дальний Восток (Владивосток, 1994). Они также докладывались на Годичных научных сессиях Института биологии моря 1991, 1992 и 1994 гг. и неоднократно на Лососевом семинаре Института и семинарах Лаборатории популяционной биологии рыб. По теме диссертации опубликовано 5 печатных работ (из них в центральных журналах 1), 2 находится в печати.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из Введения, 6 глав, Выводов и Списка литературы. Она содержит 159 страниц, 14 рисунков и 10 таблиц. Список литературы включает 234 работы, из них 104 на иностранных языках.

Благодарности. Автор считает своим приятным долгом выразить благодарность всем, кто способствовал данной работе : своему научному руководителю М.К.Глубоковскому, а также тем,

кто предоставил нам свой материал, помогал в его сборе и своими советами - В.Т.Омельченко, Е.А.Салменковой, Л.А.Животовскому, Л.Д.Хоревину, В.А.Брыкову, А.А.Ананьеву и многим другим.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.

Показано, что популяционные исследования горбуши на Дальнем Востоке, начатые работами Правдина (1929, 1932), прошли ряд этапов, когда менялись и научный инструментарий, и представления о цели исследований.

Начальные исследования. Выделение стад. На этом этапе (1920-е - 1950-е гг.) целью работ считалось разбиение вида на промысловые единицы - стада, а основным инструментом их выделения стал анализ динамики численности и различных биологических показателей рыб. Было описано значительное число подобных стад на западной Камчатке (Семко, 1939), на Сахалине (Двинин, 1950, 1952), а также по всему Дальнему Востоку (Правдин, 1940; Кагановский, 1949; Мамзев и др., 1959). Кроме выделения группировок по местам нереста, выяснялись и районы нагула горбуши. Основным итогом данного этапа стало обнаружение неоднородности горбуши в азиатской части ее ареала. Возник вопрос, имеет ли она таксономический характер?

Таксономическая подразделенность горбуши. В начале века господствовала типологическая концепция вида, соответственно которой он считался однородным. Поэтому ихтиологи стремились приписать таксономический статус любым формам, отклоняющимся от типовой по каким-то признакам. Так, Правдин (1932) выделил амурскую горбушу в *глемя (natio) amurensis* на основании морфологических отличий двух выборок: камчатской и амурской. Однако впоследствии Енютин (1954, 1972) было показано, что амурская выборка Правдина была смесью из представителей двух стад. Другие исследователи, описывая стада, не придавали им таксономический статус. Позднее Черешнев (1981), рассмотрев группировки горбуши от Приморья до Канады, отметил, что они нигде не достигают подвидовых отличий. Но с вопросом о

таксономической неоднородности горбуши связан и другой вопрос о сезонных расах.

Сезонные расы горбуши. Были описаны Ивановым (1961, 1968, 1971) на о. Итуруп, причем осенняя раса выделена им в таксон *infraspecies autumnalis*. Ефанов и Хоревин (1973) обнаружили расы в зал. Анива (юг о. Сахалин), а позднее Ефанов (1983, 1989) стал утверждать их наличие и на востоке Сахалина. Триценко (1981) полагает, что на юге Охотского моря существуют даже три подобные группировки. Сейчас стало общепринятым представление о дроблении вида *O. garbuscha* на сезонные расы и о расах как уровне дифференциации вида.

Вид как иерархическая система. В 1960-е гг. начался новый этап исследований азиатской горбуши, когда появились методы популяционно-биохимического анализа, компьютеры и многомерная статистика. Большой вклад в эти работы внесли Алтухов и его сотрудники. Ими была обнаружена неоднородность стад горбуши между континентами, поколениями четных и нечетных лет, частями ареала и даже внутри одной реки. В итоге обширных исследований общепринятым стало представление о популяционной структуре горбуши как иерархии стад нескольких уровней дифференциации. Однако у разных исследователей (Алтухов, Триценко, Иванов, Ефанов) оказались разные взгляды на то, сколько таких уровней и что такое локальная популяция.

Концепция флуктуирующих стад. Несмотря на многолетние исследования, до сих пор не удаётся делать надежные промысловые прогнозы для горбуши. Кроме того, накопились данные о неустойчивости ее коминга: результаты акклиматизации на Кольском полуострове и экспериментов по мечению в Сахалинской области. Опираясь на эти факты и собственные данные по биохимической и морфологической изменчивости горбуши, Глубоковский и Животовский выдвинули концепцию флуктуирующих стад, в которой границы популяций считаются неустойчивыми. Ряд ихтиологов согласился с ней, другие стали оспаривать. В результате обозначился новый этап исследований горбуши, когда обсуждаются различные теоретические модели ее видовой структуры.

Заключение. Таким образом, за истекшие десятилетия проделан огромный объём работы по описанию элементов популяционной структуры горбуши. Однако единства взглядов на то, какова конкретно эта структура, ещё нет. Более того, спор сейчас идет о самих принципах ее описания и применимости теоретических моделей.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.

Чтобы объективно описать структуру вида (особенно такого спорного, как горбуша) надо выяснить, адекватно ли отражают эту структуру используемые признаки, устойчиво ли сходство выборок из одной локальности во времени, и сравнить выборки из разных мест ареала. Поэтому применяемый материал должен: 1) включать многочисленные и разнообразные признаки; 2) иметь высокую повторяемость (множество выборок из одного места) и 3) широко охватывать ареал. Понятно, что одному человеку трудно все эти требования совместить, и в нашей работе используются данные нескольких ихтиологов.

Анализ морфологических признаков. Для этой цели мы взяли данные из работы Правдина (1929) - 50 самок + 50 самцов с западной Камчатки, так как эти данные включают множество (>70) разнообразных признаков, являются основой известной "схемы Правдина" для измерений лососевых и содержат несколько выборок (что позволяет проверить способность разных признаков разделять выборки).

Связь признаков изучали с помощью факторного анализа, а разделение выборок - дискриминантного анализа. При этом выясняли: как делит выборки полный набор признаков, только пластические признаки, отдельные группы признаков (промеры головы, тела и плавников) и как меняется точность разделения выборок при отбрасывании одного за другим самых незначущих признаков. Весь анализ проводился отдельно для самок и самцов.

Мониторинг на южном Сахалине. В течение 6 лет (1984, 85 и 87-90 гг.) в 5 реках юга острова (Бахуре, Фирсовке и Очепухе на востоке и Новосёловке и Чёрной на западе) брались выборки



во время всего нерестового хода - по несколько в год из каждой реки (всего 54 выборки по 25 самцов + 25 самок каждой). Из большого числа пластических признаков отобрали 15 наиболее информативных. В ходе анализа они были разделены на 2 группы : связанные с длинами рыла или головы (группа А) и не связанные с ними (В). Очевидно, группа А должна сильнее зависеть от брачных изменений, и анализ по этим группам отдельно может показать, насколько изменение стадии зрелости рыб способно искажать морфологическое сходство. Признаки преобразовывались в аллометрические индексы Хагсли :

$$X = X_1 * ( L / L_1 )^B ,$$

где :  $X_1$  - исходный промер,  $L$  - средняя длина тушки за год,  $L_1$  - длина тушки данной особи,  $B$  - коэффициент линейной регрессии данного признака по длине тушки.

Для каждого года отдельно были попарно посчитаны расстояния Махаланобиса между всеми выборками и построены кластеры. Кроме того, для трёх рек восточного побережья был рассчитан процент стрейнга (перемешивания рыб разных рек). Поскольку горбуша нерестится строго в одном возрасте (1+), то особи, отнесённые программой дискриминантного анализа к выборкам другого года - результат ошибок классификации. Отделив его от общей доли "чужих" рыб, указанной программой, мы и получим истинный процент стрейнга.

Анализ выборок реки Лютога. В этой реке на юге Сахалина были отмечены сезонные расы горбуши (Ефанов, Хоревин, 1973), почему мы и уделили ей особое внимание. Материал (5 выборок по 25 самок, взятых в 1977 г.) нам предоставил Л.Д.Хоревин (СахТИНРО, Южно-Сахалинск). Его схема промеров близка правдинской и включала меристические признаки. А это позволяло провести сравнение морфологии камчатской горбуши из данных Правдина и южносахалинской. Признаки при этом мы преобразовывали в индексы Правдина.

Анализ связей выборок Дальнего Востока. Для этой задачи использовались выборки горбуши, собранные в 1981-1990 гг. Лабораторией популяционной биологии рыб Института биологии моря : из Приморья - 10 выборок за 3 года (1981-83), западного

Сахалина - 9 выборок за 5 лет (1982-83, 1987-89), восточного Сахалина - 53 выборки за 10 лет (1981-90), Камчатки - 4 выборки за 3 года (1981, 82 и 86), района г. Магадан - 2 выборки за 2 года (1981-82). Всего взято 84 выборки, 3962 экз. Большая часть этого материала добыта и обработана лично автором. Частично эти данные использованы при "мониторинге на южном Сахалине". Объемы выборок и методика преобразования промеров аналогичны описанным в этом разделе.

Кроме того, Л.А.Животовский (ИОГен, Москва) предоставил нам свой материал - 3 выборки 1980 г. с о. Сахалин и 43 выборки за 4 года (1980-83) осенней горбуши о. Итуруп. Его схема промеров и объемы выборок аналогичны нашим.

Данные анализировались методами кластер-анализа и размещения выборок в пространстве 2-х главных компонент. При этом они были разделены на 4 группы: "**ранние чётные**" - все выборки 1980, 82 и 84 гг.; "**ранние нечётные**" - все 1981 и 83 гг.; "**ранние в целом**" - выборки 1980-84 гг. кроме итурупских; "**поздние**" - все 1985-89 гг. Для каждой группы строился отдельный кластер.

### ГЛАВА 3. АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ГОРБУШИ.

Меристические признаки горбуши оказались резко отличны от пластических по характеру изменчивости (см. выводы). Слабая изменчивость и ненормальность распределения снижают их роль в биометрическом анализе, но слабая скоррелированность друг с другом может стать важной для разделения групп. Дискриминантный анализ, однако, показал, что при отбрасывании всех меристических признаков разделение выборок в данных Правдина остаётся стопроцентным. Это весьма важно, так как в нашей схеме измерений мы не брали меристических признаков (из-за большой трудоёмкости при взятии массового материала). При удалении признаков одного за другим из их полного набора разделение выборок ещё долго остаётся стопроцентным (у самцов для этого хватает 31 признака, у самок - 15). Для разделения с точностью 95% у самцов достаточно 15 признаков, у самок - 6.

Отсюда видно, что успешный анализ популяционной структуры можно проводить и с небольшим числом признаков, при условии их предварительного отбора. При использовании признаков, связанных с разными отделами тела (вместо полного набора) снижается точность разделения выборок и возрастает параметр "А" Уилкса (что говорит о меньшей надежности результата).

Большие различия обнаружались также в изменчивости признаков самцов и самок. У самцов пластические признаки оказались более скоррелированы друг с другом, зато признаки самок позволяли лучше разделять выборки. У обоих полов наиболее важными для разделения выборок оказались промеры головы. В ходе проделанного исследования мы пришли к следующим Выводам:

1. Меристические признаки горбуши слабо изменчивы, ненормально (небиномиально) распределены, слабо скоррелированы друг с другом.

2. Пластические признаки тесно скоррелированы друг с другом. Однако образованные от них индексы проявляют независимую изменчивость.

3. Для успешного разделения группировок горбуши достаточно одних пластических признаков, причём важнее более изменчивые признаки, чем менее скоррелированные друг с другом.

4. Предпочтительнее использовать для разделения группировок полный набор пластических признаков, а не их группы, связанные с различными отделами тела.

5. Признаки самок лучше разделяют группировки, чем признаки самцов.

#### ГЛАВА 4. АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ СВЯЗЕЙ ВЫБОРОК В ТЕЧЕНИЕ НЕРЕСТОВОГО ХОДА.

Кластеры, построенные для выборок юга Сахалина 6 лет (см. раздел "Мониторинг..." главы "Материал и методы"), не совпадают друг с другом. Кроме того, выборки группируются не по рекам, а по срокам хода. Ни в едином случае выборки из одной реки не собрались в кластер, отделённый от прочих.

Помимо этого, стрейтинг, рассчитанный для рек востока острова, оказался и велик, и непостоянен от года к году (1985 - 59,7%; 87 - 22%; 88 - 36,2%; 89 - 26,9%). Отсюда очевидно, что локальные популяции горбуши связаны не с реками, а с более обширными участками побережья.

За 5 лет из 6 годовые кластеры оказались резко разделены на две ветви (рис. 1). В 1984, 85, 89 и 90 гг. отделились группы самых поздних выборок, в 1983 - самых ранних, а в 1987 заметного членения на группы не было. Подобные группы выборок со сходной морфологией и близкими сроками хода мы назвали "блоками". Сроки, когда один блок сменял другой, колебались от начала августа до середины сентября в разные годы. Чем объяснить их наличие ?

Может, это артефакт, влияние разных стадий зрелости у рыб разных выборок ? Но анализ кластеров, построенных отдельно по группам признаков А и Б (см. "Материал и методы") для всех лет, показал их почти полное совпадение. Значит, используемая нами методика вполне надежно нивелировала различия по брачным изменениям. Может быть, блоки - это сезонные расы, о наличии которых на востоке Сахалина писали Ефанов, Гриценко и др. ? Но сроки смены одного блока другим лишь в 1 год из 6 совпали с указанными Ефановым (1989) для смены рас, и к тому же не одинаковы в разные годы. Очевидно, здесь мы наблюдаем не расы, а приход на нерест группировок иного географического происхождения. Почему нельзя считать их расами ? Мы называем сезонными расами явление ежегодного нереста в одном и том же пресноводном водоеме двух (или более) группировок рыбы, у которых сроки хода различны и имеют перерыв между собой. По нашим наблюдениям, на юго-востоке Сахалина подобная картина отсутствует. За основу при определении понятия "сезонные расы" мы взяли классический пример - кету Амура. Если же не придерживаться строго таких образцов, то содержание понятия окажется своим у каждого икhtiолога.

#### Выводы :

1. Группировка горбуши из одной малой реки не является локальной популяцией.

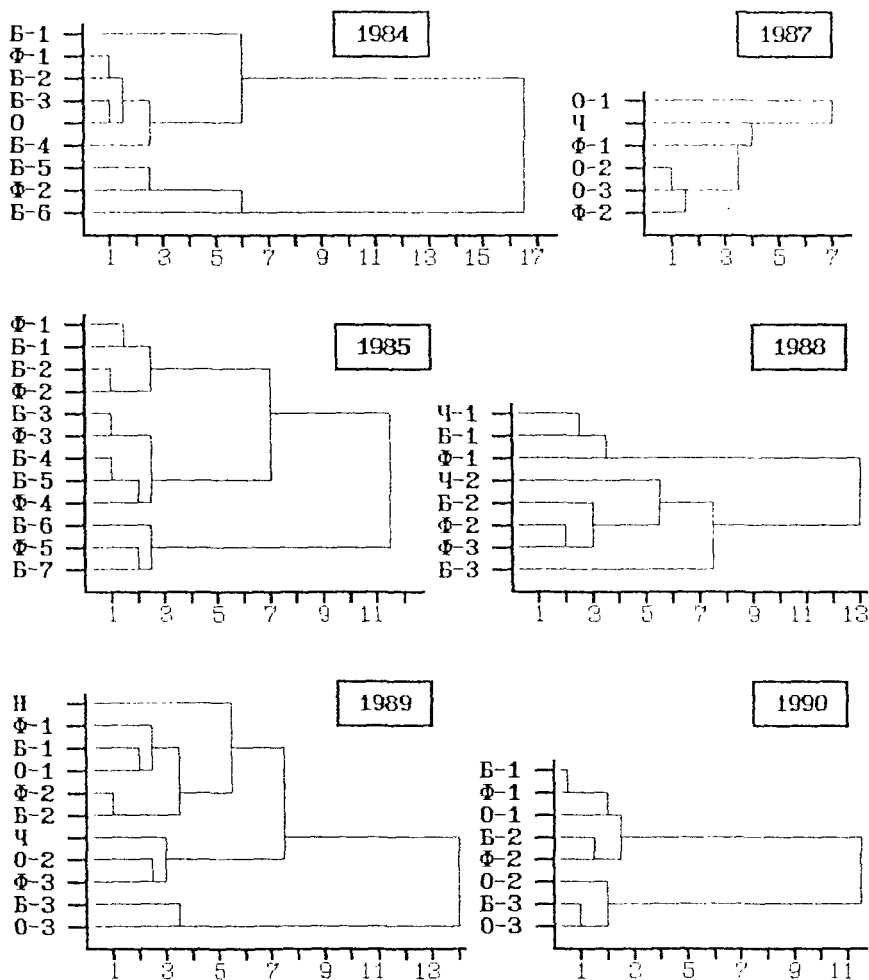


Рис. 1. Кластеры выборок горбуши юга Сахалина. Обозначения выборок: В - р.Вахура, Н - р.Новоселовка, О - р.Оченуха, Ф - р.Тирсовка, Ч - р.Черная. Цифра означает номер выборки в данной реке в данном году. По оси абсцисс - расстояния Махаланобиса.

2. Связи между выборками из разных рек нестабильны, и структура кластеров, которые их описывают, не повторяется в разные годы. Это подтверждает данные по мечению из этого же региона, говорящие о колебании степени хоминга у горбуши.

3. Ряд выборок за один год, близких по срокам хода, может резко отделяться от остальных выборок за тот же год по сумме морфологических признаков. Видимо, такие различия связаны с приходом на нерест рыбы из разных географических районов. Связать это явление с расовой подразделенностью горбуши можно лишь в отдельные годы.

4. Рассчитанный нами уровень стрейнга для трёх рек юго-востока Сахалина имеет порядок десятков процентов и сильно колеблется в разные годы.

#### ГЛАВА 5. СРАВНЕНИЕ МОРФОЛОГИИ ЗАПАДНОКАМЧАТСКОЙ И ЮЖНОСАХАЛИНСКОЙ ГОРБУШИ.

По результатам дискриминантного анализа обнаружилась серьезная разница между этими группами горбуши. Если у камчатской рыбы главными для разделения выборок были промеры головы, а промеры тела и плавников малоценны, то у сахалинской из р. Лютюга все обстоит как раз наоборот. Но от стадии зрелости внутри одного региона значимость отдельных признаков почти не зависит. Кроме того, у сахалинской рыбы (в отличие от камчатской) наиболее значимы оказались не сильно, а слабо изменчивые признаки. Процент правильной классификации у рыбы р. Лютюга невелик (61 %), хотя заметно превышает случайный разброс (20 %). Видимо, это отражает особенности сахалинского стада, его большую перемешиваемость. Использование в дискриминантном анализе одних лишь пластических признаков даёт наилучшие результаты для разделения выборок р. Лютюга.

При размещении выборок р. Лютюга в пространстве двух канонических переменных они чётко разделились на три группы : 2 июльские выборки, выборка начала августа и 2 выборки конца августа. 1-я и 3-я группы по срокам хода соответствуют описанным в этой реке ранней и поздней расам (Ефанов, Хоревин,

1978). Сложнее решить, что такое 2-я группа. Возможно, это группировка иного географического происхождения.

#### Выводы :

1. Значимость отдельных групп признаков для разделения выборок сильно меняется в разных регионах, но внутри одного региона почти не зависит от стадии зрелости рыбы.

2. Вне зависимости от изучаемого региона вполне возможно получать адекватную картину связи выборок: по одним лишь пластическим признакам.

3. Морфометрическими методами показана неоднородность нерестового хода в реке Лютюга. По-видимому, обнаруженные при этом ранняя и поздняя группировки соответствуют сезонным расам, описанным ранее для этой реки, хотя с полной гарантией утверждать это невозможно.

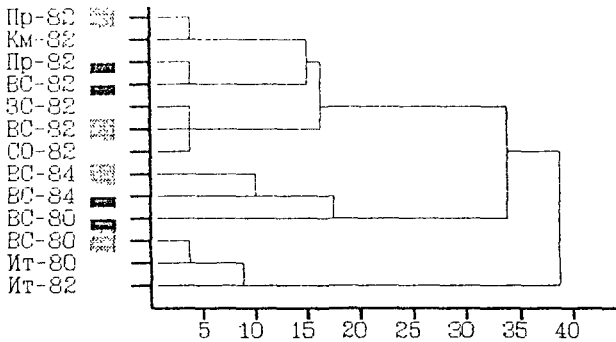
## ГЛАВА 6. АНАЛИЗ СВЯЗЕЙ ВЫБОРОК ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА.

В группах "**ранних чётных**" и "**ранних нечётных**" (см. Материал и методы) заметна большая близость друг к другу всех итурупских выборок (рис. 2). Ни за один год на этом острове не обнаружилось "блоков", как на Сахалине. Очевидно, горбушу Итурупа следует признать локальной популяцией, каковые мы определяем как "минимальные по размерам географические группировки, ежегодно воспроизводящие присущие им средние характеристики составляющих их особей". С меньшей уверенностью можно считать локальной популяцией горбушу юго-восточного Сахалина (у неё высокий стрэинг, но и флуктуации от года к году).

Массовый материал мы имеем из трёх регионов. При этом в Приморье в один год (1981) блоков не было, в другой (1982) - найдено 2 блока (хотя выборки из тех же рек). На Сахалине в 1987 г. не было блоков, за 7 лет (1980, 82, 84, 85, 1988-90) обнаружилось по 2 блока, и один год (1983) - три. На Итурупе, как уже сказано, за 4 года блоков не обнаружено.

Таким образом, явление "блоков", описанное в главе 4, подтвердилось на более обширном материале. При этом они

Группа "Ранние четные"



Группа "Ранние нечетные"

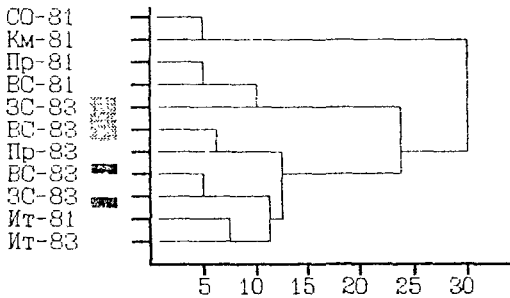
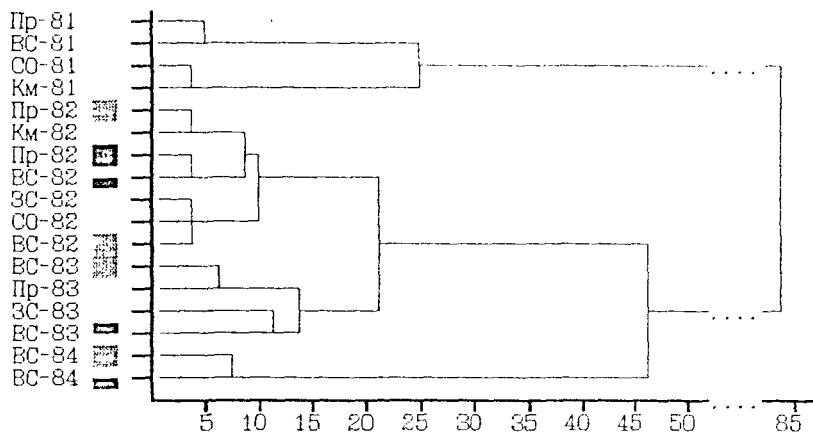


Рис. 2. Кластеры блоков (т.е., групп выборок со сходной морфологией и близкими сроками нерестового хода) горбуши Дальнего Востока. Обозначения блоков : ВС - восточный Сахалин, ЗС - западный Сахалин, Ит - о. Итуруп, Км - Камчатка, Пр - Приморье, СО - Северное Охотоморье. ▨ - блоки начала хода, ■ - конца хода. Названия групп объясняются в тексте.



Группа "Ранние в целом"



Группа "Поздние"

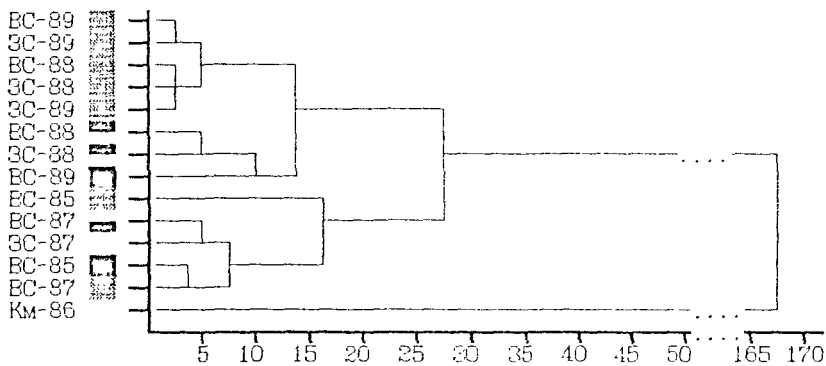


Рис. 3. Кластеры блоков (т.е., групп выборок со сходной морфологией и близкими сроками нерестового хода) горбуши Дальнего Востока. Обозначения блоков как на рис. 2.

проявили ряд интересных особенностей : сходство отдельных блоков с рыбой другого региона или других сроков хода. Так, в группе **"ранних чётных"** картина такая : восточносахалинские выборки 1980 г. разбиты на 2 блока, причем ранний близок итурупским выборкам того же года. Приморские выборки 1982 г. также разбиты на 2 блока, ранний близок камчатской рыбе 1982 г., поздний - восточносахалинской 1982 г. Восточносахалинские 1982 г. : ранний блок близок североохотоморской рыбе 1982 г., поздний - приморской 1982 г. В группе **"ранних нечётных"** та же картина. Восточносахалинские выборки 1981 г. объединились с приморскими 1981 г. Восточносахалинские 1983 г. разбиты на 3 блока. Ранний близок приморской рыбе 1983 г., средний объединился с приморскими и сахалинскими выборками 1981 г., поздний - с итурупскими 1983 г. В группе **"поздних"** (рис. 3) блок *поздней* сахалинской рыбы 85 г. оказался близок *самой ранней* выборке сахалина 1987 г., а блок середины хода сахалинской рыбы 1989 г. - ранней сахалинской 1988 г. Это лишний раз доказывает, что разделение выборок на блоки происходит не из-за разницы их в стадиях зрелости, а по причине морфологического сходства.

В разные годы морфологическая близость друг к другу горбуши разных регионов неодинакова. Особенно резко это проявляется для Камчатки : в 1981 г. - расстояние Махаланобиса от выборок юга Дальнего Востока составило 29,4-24,9 ; в 1982 г. - 2,3-3,5 ; в 1986 г. - 167,7. Для всех прочих регионов также отмечены подобные колебания расстояний Махаланобиса.

В группе **"ранние в целом"** (рис. 3) произошло четкое разделение всех 37 выборок по годам сбора на 4 кластера. Таким образом, удаление из общего набора выборок итурупской рыбы проявило затухшеванную ранее особенность - морфологическое сходство горбуши одного года. В группе **"поздних"** в общем также выборки кластеризовались по годам сбора, но ряд выборок 1988 и 1989 гг. попал в общий кластер. Причины этого не ясны. Не было ли здесь нарушения типичных сроков созревания горбуши (1+) ? Так как изучение возраста горбуши путем мечения и анализа

чешуи давно никем не ведется (и мы также не имеем таких данных), то ответить на этот вопрос мы не можем.

В целом (с учетом и наших данных, и литературных сведений) складывается такая картина популяционной структуры горбуши. В ней есть элементы и иерархической подразделенности, и хаотических флуктуаций. Можно вычленить три уровня дифференциации: 1) поколения (четных и нечетных лет), 2) популяционные системы отдельных морей (Японского, Охотского и Берингова) и 3) локальные популяции, связанные с отдельными островами средней величины и заливами. Ниже этого уровня дифференциация отсутствует. В то же время и любая популяционная система, и локальная популяция разграничена от себе подобных не жестко, временами меняя границы и обмениваясь мигрантами. Что касается сезонных рас, то они оказываются не видовым, а региональным явлением, обнаруживаясь лишь в узкой части ареала (Итуруп, крайний юг Сахалина) на стыке популяционных систем. В других регионах (восточный и западный Сахалин, Приморье) расовой структуры нами не обнаружено. Удобнее всего описать такую сложную систему методом последовательных приближений (см. "Общие выводы", Вывод 5).

#### Выводы :

1. Степень морфологической близости между выборками из разных регионов сильно колеблется в разные годы. Структура кластеров, описывающих выборки из этих регионов, не повторяется от года к году.

2. Обнаруженное ранее на юге Сахалина явление резкой смены в течение нерестового хода группировок с различиями в морфологических признаках ("блоков") подтвердилось на данных других лет и регионов. Из трех регионов, где брался массовый материал, в двух (Сахалине и Приморье) оно достоверно существует, в третьем (о. Итуруп) - отсутствует.

3. Подобные "блоки" появляются нерегулярно, сменяют друг друга в разные сроки за разные годы и могут проявлять близость по сумме морфологических признаков к горбуше других регионов или того же региона, но иных сроков хода.

## ОБЩИЕ ВЫВОДЫ.

1. Морфологические признаки горбуши являются надежным инструментом исследования ее популяционной структуры. Для подобного анализа вполне достаточно немногих пластических признаков, при условии их предварительного отбора на способность разделять выборки. У самок сахалинской горбуши наиболее значимыми для разделения выборок оказались промеры тушки (в первую очередь - длина хвостового стебля, высота спинного плавника и высота анального плавника), у камчатской - промеры головы (у самок наиболее важны - длина нижней челюсти, высота головы у затылка и ширина maxillare; у самцов - длина виска, расстояние от начала рыла до maxillare и высота головы через середину глаза).

2. Группировка горбуши из одной малой реки не является локальной популяцией. Локальные популяции горбуши связаны с совокупностями близких рек из одного залива, острова средней величины или другого подобного участка побережья.

3. Морфологическое сходство между выборками из одного и того же региона в большинстве мест нестабильно и картина связей между ними не повторяется в разные годы.

4. Сезонные расы горбуши - региональное явление и появляются на стыке крупных популяционных систем, различающихся сроками нерестового хода.

5. Популяционная структура горбуши является иерархичной с тремя уровнями иерархии : смежными поколениями, крупными популяционными системами отдельных морей и локальными популяциями (связанными с отдельными островами или заливами). Однако она усложнена перекрыванием популяционных систем и неустойчивостью связей между локальными популяциями. Подобной картине связей из всех предложенных моделей её популяционной структуры наиболее соответствует концепция флуктуирующих стад.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ :

1) Глубоковский М.К., Животовский Л.А., Викторовский Р.М., Карпенко А.И. и др. 1988. Популяционная организация горбуши // III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тез. докл. Тольятти : ИЭВВ. С. 69-70.

2) Глубоковский М.К., Карпенко А.И., Броневский А.М. 1990. Морфологическая изменчивость и популяционная структура горбуши // Тез. докл. Международн. симпозиума по Тихоокеанским лососям. Ю.-Сахалинск. Владивосток: ТИНРО. С. 69-71.

3) Карпенко А.И. 1994. Популяционные связи горбуши Дальнего Востока // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. СПб: РосНИОРХ. С. 90-93.

4) Karpenko A.I. 1994. Are interpopulation connections in Pink salmon stable ? // Bridges of Science between North America and Russian Far East. Vladivostok: Dalnauka. Book 1. P. 124.

5) Карпенко А.И. 1995. Анализ данных Правдина по морфологической изменчивости горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Биология моря. N 3.

6) Карпенко А.И. 1995 (в печати). Исследование популяционной структуры горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 35.

7) Иванков В.Н., Добрицкий О.Ю., Скуба Н.С., Карпенко А.И. 1995 (в печати). Дифференциация популяций горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) южного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 35.