

УДК 597.553.2

БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KISUTCH* (WALBAUM) МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ

С. Л. Марченко, В. В. Волобуев, Д. В. Макаров



*Дир., Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
685000 Магадан, Портовая, 36/10
Тел., факс: (4132) 607-186; (4132) 607-419
E-mail: serfisher@gmail.com; volobuev@magniro.ru*

РАЗМЕРНО-ВЕСОВАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, ПЛОДОВИТОСТЬ, КОРРЕЛЯЦИОННЫЕ СВЯЗИ

Кижуч является третьим по запасам видом лососей в водоемах материкового побережья Охотского моря. Проведен анализ возрастной структуры популяций кижуча, выявлены географические особенности этого показателя. Исследованы размерно-весовая структура и показатели плодовитости охотоморского кижуча. Установлено, что по этим показателям он уступает только сахалинскому кижучу. Охотоморский кижуч имеет наибольший размах значений плодовитости, однако средние показатели признака не выходят за пределы ряда этого показателя основных азиатских стад.

BIOLOGICAL STRUCTURE OF COHO *ONCORHYNCHUS KISUTCH* (WALBAUM) OF THE CONTINENTAL SEA-SHORE OF THE SEA OF OKHOTSK

S. L. Marchenko, V. V. Volobuev, D. V. Makarov

*Dir., Magadan Research Institute of Fisheries and Oceanography
685000 Magadan, Portovaya, 36/10
Tel., fax: (4132) 607-186, (4132) 607-419
E-mail: serfisher@gmail.com; volobuev@magniro.ru*

SIZE, WEIGHT AND AGE STRUCTURE, FERTILITY AND CORRELATION

Coho takes the third place in the stock abundance of salmon in the water basins of the continental sea-shore of the Sea of Okhotsk. Analysis of age structure of coho populations is conducted and geographical peculiarities of this index are revealed in the article. Size, weight structure and indexes of fertility of Okhotomorsk coho are studied. It is determined that all these indexes yield to Sakhalin coho. Okhotomorsk coho has a bigger value of fertility though average indexes of the character do not exceed the indexes of a number of Asian stocks.

На материковом побережье Охотского моря кижуч является третьим по численности видом тихоокеанских лососей. Добывается он в основном в качестве прилова при промысле поздней кеты, а в последние годы стал играть заметную роль как объект спортивно-любительского рыболовства.

Длительное время, являясь второстепенным объектом рыболовства, кижуч материкового побережья Охотского моря не привлекал пристального внимания ученых. Лишь эпизодически появлялись некоторые сведения об этом объекте, в основном по данным наблюдений в Охотском районе Хабаровского края (Правдин, 1928; Линдберг, Дулькейт, 1929; Шмидт, 1950). Систематические исследования этого вида на североохотоморском участке побережья начаты в конце 1970-х годов, по результатам которых опубликованы данные по возрастной, половой, размерно-весовой структурам, распределению и численности, сроках анадромной и покатной миграций (Волобуев, Рогатных, 1982а, б; Рогатных, 1983а, б), а также об особенностях репродуктивной экологии, экологии молоди в речной

период жизни, распределения, фено- и генотипической изменчивости кижуча (Рогатных, 1987, 1988, 1989а, б; Рогатных, Волобуев, 1987). В 1990-е годы проведено обобщение результатов исследований по кижучу в виде диссертационной работы (Рогатных, 1990), изучены условия воспроизводства кижуча в водоемах материкового побережья Охотского моря (Волобуев, Рогатных, 1997). В 2000-е годы была опубликована лишь одна работа подобного рода (Таболин, Марченко, 2001), но в свет вышел ряд обобщающих публикаций и монографий, в которых в том числе содержались сведения о биологической структуре кижуча материкового побережья Охотского моря (Черешнев и др., 2002; Хованский, 2004; Волобуев и др., 2005, 2006; Хованская, 2008; Волобуев, Марченко, 2011).

Тем не менее, несмотря на 30-летний период изучения, существует необходимость в проведении дополнительных исследований кижуча материкового побережья Охотского моря, цель которых состоит в расширении сведений о биологической структуре вида на изученном участке ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводился в двух основных районах воспроизводства и промысла кижуча: на северном побережье (Магаданская область) и в Охотском районе (Хабаровский край). Сотрудники лаборатории лососевых экосистем и Охотской ихтиологической лаборатории МагаданНИРО (с 2001 г. — лаборатории Хф ТИНРО-Центра) работали на 11 реках побережья: Гижига, Наяхан, Яма, Ола, Армань, Яна, Тауй, Иня, Кухтуй, Охота, Улья — с конца 1950-х по 2010 гг. (рис. 1). Ежегодно с контрольных рек на полный биологический анализ отбиралось по 200–500 экз. кижуча. Объем одной стандартной пробы составил 100 экз., сбор материала осуществлялся по возможности в течение всего нерестового хода лососей с периодичностью 4–5 дней. Периодически собирались материалы и на других реках материкового побережья Охотского моря. Всего за все годы исследований биологическому анализу подвергнуто около 27 тыс. экз. кижуча. Часть данных по Охотскому району взята из путинных прогнозов по лососям за 2001–2010 гг.

Морфометрический анализ проводили по схеме И.Ф. Правдина (1966). Для анализа отбирались рыбы без брачного наряда сходного размера. Минимальный объем выборки на морфометрические

промеры составлял 25 экз. Промеры проводились с точностью до 1 мм. Для оценки морфоэкологического разнообразия кижуча использован дискриминантный анализ с пошаговым включением переменных, реализованный в программном пакете Statistica. Для устранения размерной и половой изменчивости экстерьерные признаки были трансформированы в индексы Хаксли (Huxley, 1932).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастная структура. Кижуч, как и другие виды тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни, имеет сложную возрастную структуру, складывающуюся за счет различного количества лет, проведенных рыбами в реке и море. В популяциях кижуча, обитающих в водоемах материкового побережья Охотского моря, встречаются особи 9 возрастных групп: 0.1, 1.0, 1.1, 1.2, 2.0, 2.1, 2.2, 3.1, 3.2. Теоретически, с учетом ската молоди в море в возрасте 0+–4+ лет и возврата на нерест, как в год ската, так и через 1–2 морских года жизни возрастной состав кижуча как вида может быть представлен не менее, чем 14 группами. Фактически у азиатского кижуча встречаются рыбы 11 возрастных групп, у североамериканского — 10 (табл. 1), при этом их коли-

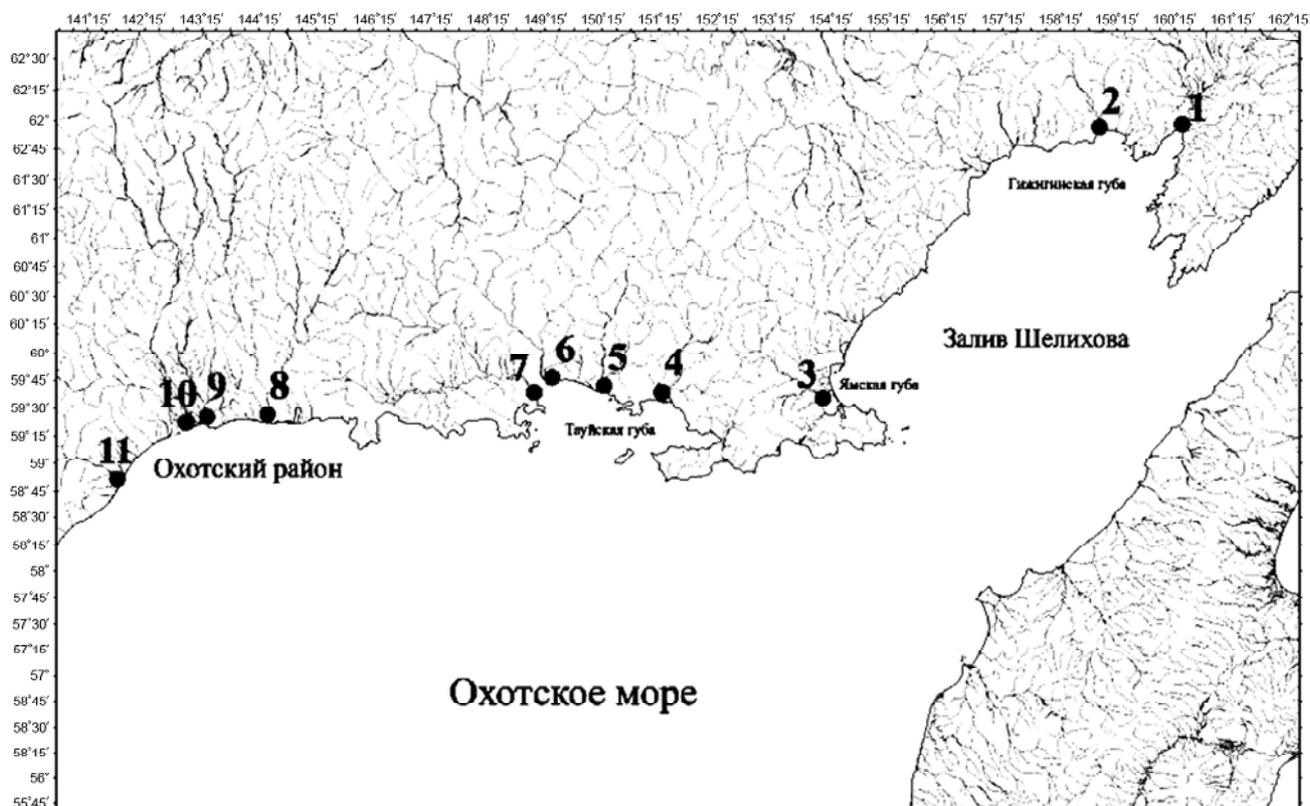


Рис. 1. Карта-схема района выполнения НИР по кижучу. Точками показаны пункты сбора материала: 1 — р. Гижига; 2 — р. Наяхан; 3 — р. Яма; 4 — р. Ола; 5 — р. Армань; 6 — р. Яна; 7 — р. Тауй; 8 — р. Иня; 9 — р. Кухтуй; 10 — р. Охота; 11 — р. Улья

чество варьирует по отдельным районам ареала от 1 до 11.

Небольшую часть в подходах исследованного кижуча составляла такая редкая возрастная группа как «каюрки» — рыбы, созревшие в год ската. Их доля в подходах составляет около 0,04%. В.И. Грибанов (1948) считал, что каюрки встречаются у кижуча во всех камчатских реках. В популяции кижуча Камчатки (оз. Большой Вилюй) доля каюрок колебалась от 10,8 до 21,9% (Мешкова и др., 2004). В р. Беттобу на о. Шумшу — одном из Северных Курильских островов — каюрки составляли 8,7% от подошедших производителей. Однако в других водоемах острова каюрок не было обнаружено (Гриценко и др., 2000; Стыгар и др., 2000). На Сахалине каюрки встречаются исключительно редко (Гриценко, 2002). На североамериканском побережье каюрок называют джеками — «jacks». В р. Колумбия (Британская Колумбия) отмечено около 6% джеков (Magt, 1943), в р. Ковичан — до 13% (Neave, 1949), в руч. Минтер (Вашингтон) их возврат колебался от 21 до 27% (Salo, Bayliff, 1958), в озерах Тэн Майлз (Орегон) их доля достигала 46% (Morgan, Henry, 1959), а в ручье Свелтзер (Британская Колумбия) джеки составляли до 74% от числа подошедших на нерест рыб (Foerster, Ricker, 1953). В целом можно заметить, что на североамериканском побережье относительная численность скороспелых мелких самцов кижуча гораздо выше, чем на азиатском. Феномен «карликовых» самцов кижуча Билтон с соавторами (Bilton et al., 1984) связывают с более ранними, чем обычно, сроками ската более крупной молодежи, что приводит к увеличению доли джеков в возвратах.

Рыбы, прошедшие два года в море, в подходах кижуча материкового побережья Охотского моря составляли небольшую часть — в среднемноголетнем аспекте около 2,1%, из них в возрасте 1.2 — около 0,2%, 2.2 — около 1,9%, и 3.1 — около 0,01%. Невелика доля рыб с 2 морскими годами жизни и в водоемах других регионов. Например, в реках Восточной Чукотки они составляют около 5,5% подходов (Черешнев, Агапов, 1992), на Северных Курилах — 2,7% (Гриценко и др., 2000). Единично они встречаются на Камчатке (Зорбиди, 1970).

У кижуча материкового побережья Охотского моря основные подходы сформированы рыбами, прошедшими в море 1 год жизни (97,9%). Среди них наименьшую численность имели особи в возрасте 3.1 — около 1,7%. Субдоминантами и доминантами были рыбы в возрасте соответственно 2.1 и 1.1, на долю которых приходилось соответственно 40,8 и 55,4% подошедших на нерест производителей. Примечательно, что в реках северного побережья Охотского моря за весь период исследований доля рыб в возрасте 1.1 и 2.1 была примерно равной, составив соответственно 49,9 и 45,2%, тогда как в реках Охотского района доминировали рыбы в возрасте 1.1 — 69,3%, а на рыб в возрасте 2.1 приходилось 29,5%.

У кижуча в динамике соотношения возрастных групп время от времени наблюдается смена доминантной возрастной категории. Например, попеременное доминирование кижуча в возрасте 1.1 и 2.1 наблюдалось на Сахалине (Чуриков, 1975; Ковтун, 1994). Не являлся исключением в этом отношении и кижуч материкового побережья Охотского моря, у которого смена доминирующей возрастной ка-

Таблица 1. Встречаемость кижуча различных возрастных групп в нерестовых стадах по ареалу

Регион	Возрастные группы														Источник
	0.1	0.2	0.3	1.0	1.1	1.2	2.0	2.1	2.2	3.0	3.1	3.2	4.1		
Азия															
Чукотка					+	+		+	+					+	Черешнев, Агапов, 1992; Черешнев и др., 2002; Черешнев, 2008
Камчатка	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+		Грибанов, 1948; Зорбиди, 1990, 2010; Антонов, 2011
Северные Курилы					+		+	+	+				+		Стыгар и др., 2000; Ведищева, 2004
Сахалин					+			+							Ковтун, 2005; Гриценко, 2002
Материковое побережье Охотского моря	+			+	+	+	+	+	+				+	+	Рогатных, Волобуев, 1982а; Черешнев и др., 2002; Таболин, Марченко, 2001; Наши данные
Северная Америка															
Центральная Аляска									+						Gilbert, 1922
Юго-Восточная Аляска									+				+	+	Engel, 1968; Crone, Bond, 1976; Drucker, 1972
Западная Аляска					+				+						INPFC, 1962
Алеутские о-ва					+				+						INPFC, 1962
Британская Колумбия	+	+	+	+	+		+						+		Pritchard, 1940

тегории наблюдалась неоднократно. Например, у североохотоморского кижуча рыбы, прожившие в реках один год, составляли основу подходов во второй половине 1960-х гг., а также со второй половины 1970-х по первую половину 1990-х гг. По нашему мнению, для получения объективной картины корректней говорить не о доминировании возрастной категории, а о преобладании в подходах рыб с 1, 2 или 3 речными годами жизни. По большому счету, такой подход отражает доминирующие возрастные группы, а также позволяет включить в анализ редкие возрастные категории: 1.0, 2.0, 2.2 и 3.п. В остальные периоды в нерестовом стаде преобладали особи с 2 речными годами жизни. В реках Охотского района рыбы с 1 речным годом жизни доминировали в подходах во второй половине 1960-х – первой половине 1970-х гг., а также в 1980-х – первой половине 1990-х гг. и в 2000-е гг. Во второй половине 1970-х гг. доля рыб с 1 и с 2 речными годами была практически одинаковой. И только во второй половине 1990-х гг. в его подходах преобладали рыбы с 2 речными годами жизни (рис. 2).

Доля рыб с 3 речными годами всегда была низкой, но в отдельные годы в североохотоморских реках они составляли до 22,2% подходов, а с 1990-х гг. по настоящее время их количество в подходах в реки северного побережья увеличилось с 1,0 до 6,9%. В реках Охотского района доля рыб с тремя речными годами жизни крайне мала (рис. 2).

Размерно-весовая структура

В реки материкового побережья Охотского моря заходил кижуч с длиной тела от 27,0 до 84,0 см (в среднем 65,6 см) и массой от 0,29 до 8,73 кг (в среднем 4,00 кг). Распределения по длине тела у кижуча мономодальные и близки к нормальному. Длина тела основной массы рыб была в пределах от 56 до 75 см. В силу большей изменчивости длины тела самцов, их вариационный ряд был шире, чем у самок (рис. 3). В частности, каюрки кижуча были представлены исключительно самцами.

Масса тела каюрок кижуча материкового побережья Охотского моря колебалась от 0,29 до 0,85 кг, длина тела — от 27 до 38 см, при средних значениях массы и длины 0,62 кг и 35,5 см соот-

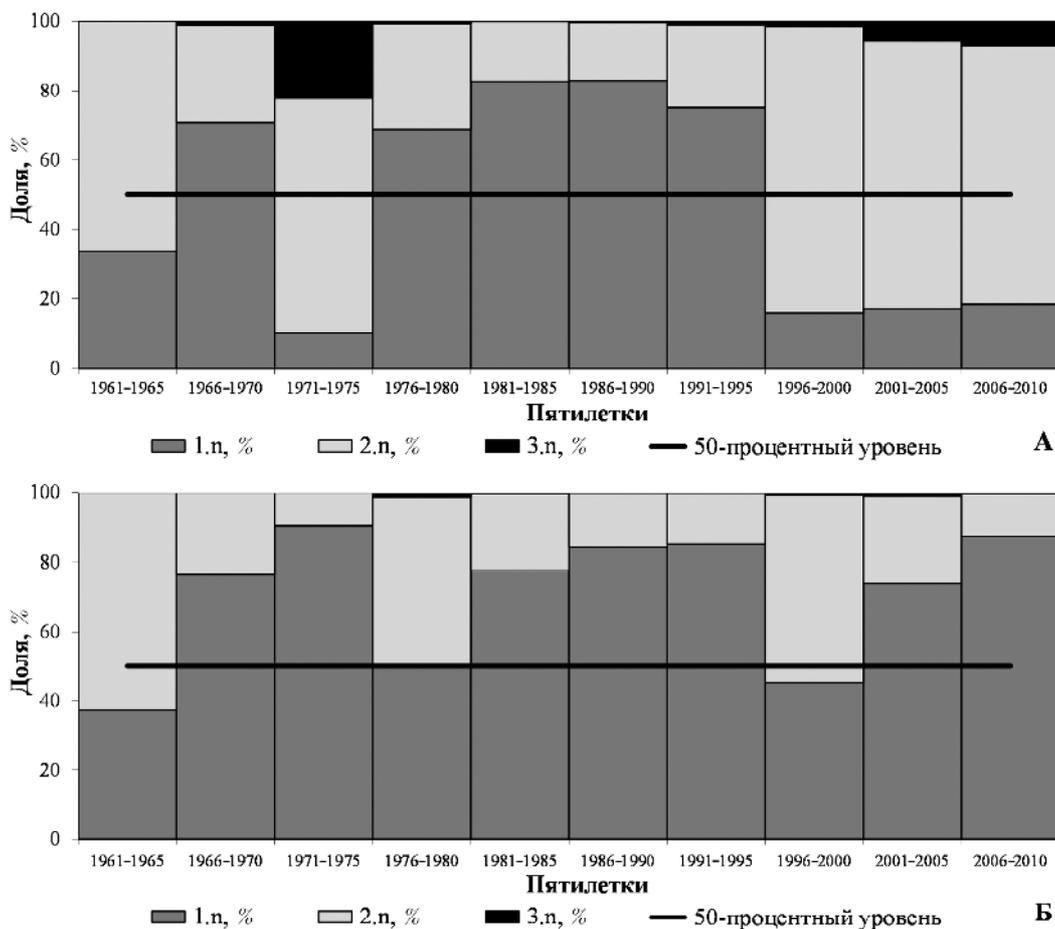


Рис. 2. Доля рыб с 1, 2 и 3 речными годами в подходах кижуча в период с 1961 по 2010 гг.: А — североохотоморское побережье, Б — Охотский район

ветственно. Для сравнения: размеры северокурильских каюрок изменялись от 33 до 39 см, массы тела — от 0,44 до 0,63 кг (Стыгар и др., 2000). На юго-востоке Камчатки (оз. Большой Виллой) размеры каюрок колебались от 32,5 до 51 см, масса тела — от 0,34 до 1,21 кг, а средние значения этих показателей составляли в разные годы от 36,6 до 38,0 см и от 0,61 до 0,76 кг (Мешкова и др., 2004). Средняя длина джеков из водоемов Британской Колумбии варьировала от 30,0 до 35,6 см (Foerster, Ricker, 1953; Anderson, Narver, 1975; Fraser et al., 1983), для джеков из Калифорнии она составила 40,9 см (Sharovalov, Taft, 1954).

За исследованный период средняя длина кижуча материкового побережья Охотского моря, прошедшего в море 1–2 года, составила 65,5 см, а масса — 3,97 кг, при варьировании этих признаков соответственно от 47,0 до 84,0 см и от 1,21 до 8,73 кг. За 30-летний период наблюдений рыбы с североо-

хотоморского побережья и Охотского района практически не различались по длине тела, однако охотский кижуч был тяжелее (табл. 2). По функциональным зависимостям «длина тела – масса тела» кижуч данных регионов различался с высоким уровнем достоверности:

$$t_{st} = 21,45; p < 0,001.$$

Однако осреднение показателей по длине и массе тела в пределах материкового побережья Охотского моря или в пределах промысловых районов других регионов дает ориентировочные данные о качественном составе кижуча, удобные для выполнения сравнений исследованного стада со стадами из других регионов воспроизводства (табл. 3).

Размерно-весовые показатели кижуча материкового побережья Охотского моря находятся в прямой зависимости от длины нерестового водоема, т. е. в больших по протяженности реках воспроизводится более крупный кижуч, и наоборот

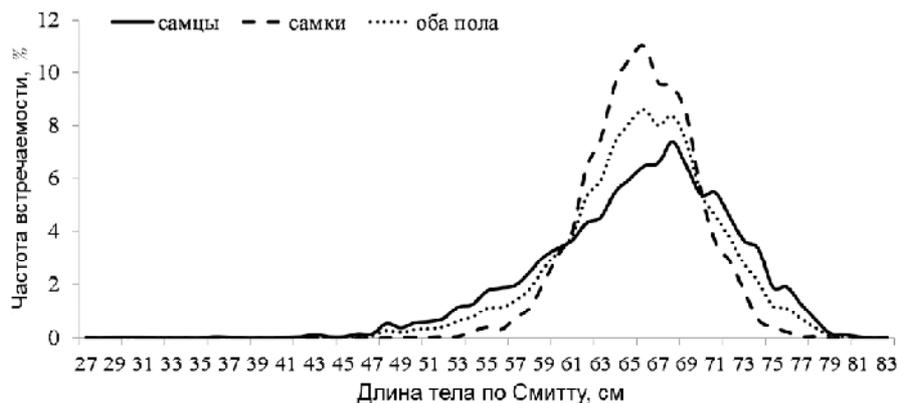


Рис. 3. Размерный состав кижуча материкового побережья Охотского моря

Таблица 2. Средние значения длины и массы тела кижуча материкового побережья Охотского моря

Район	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг		
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола
Северное побережье	66,2	65,1	65,6	3,92	3,81	3,86
Охотский район	65,7	65,1	65,4	4,24	4,06	4,15
Материковое побережье	65,9	65,1	65,5	4,04	3,91	3,97

Таблица 3. Размерно-весовые показатели кижуча из различных участков ареала

Район обитания	Длина, см		Масса, кг		Источник
	самцы	самки	самцы	самки	
Восточная Чукотка, р. Сеутакан	64,3	60,1	3,38	2,68	Черешнев, Агапов, 1992
Центральная Чукотка, р. Анадырь	58,7	60,0	2,69	2,81	Агапов, 1941
Восточное побережье Камчатки, р. Камчатка	60,5	60,5	3,07	3,16	Зорбиди, 1975
Западное побережье Камчатки, р. Большая	62,3	63,9	3,19	3,45	Зорбиди, 1975
Материковое побережье Охотского моря, р. Тауй	64,0	65,4	3,77	3,91	Рогатных, 1990
Сахалин, р. Тымь	74,0	73,0	4,87	4,73	Гриценко, 2002
Северные Курилы, о. Шумшу, р. Беттобу	63,8	62,2	3,96	3,66	Гриценко и др., 2000
Аляска, р. Свэнсон	62,6	60,4	3,34	—	Engel, 1968; McHenry, 1981
Британская Колумбия, Уэддел-Крик,	63,9	64,7	3,22	—	Godfrey, 1965
Британская Колумбия, р. Наму	69,8	—	4,13	—	Foerster, Pritchard, 1936
Британская Колумбия, р. Фрезер	65,3	—	3,45	—	Foerster, Pritchard, 1936

(рис. 4). Однако из этой тенденции есть исключения. Например, на части рек — Туманы, Улукан, Толмот — эта зависимость не подтверждается, возможно, по причине малого объема собранного материала.

Кроме того, линейно-весовые показатели североохономорского кижуча зависят от возраста рыб. В частности, рыбы младших возрастных групп всегда мельче старшевозрастных рыб (табл. 4). И эти различия прослеживались как по годам возвратов, так и по поколениям. Интересным фактом является то, что в возрастной категории 1.1 самки были крупнее самцов. Вероятно, это приспособительная реакция, позволяющая увеличить репродуктивные возможности вида, т. к. известно, что у многих рыб более крупные особи имеют более

высокую плодовитость или более крупную икру, а зачастую и то, и другое вместе.

Плодовитость

Средняя абсолютная индивидуальная плодовитость кижуча материкового побережья Охотского моря составляет 4746 икринок. Она варьирует в очень широких пределах — от 435 до 13 219 икринок, однако основная доля самок (около 85%) имела плодовитость от 3400 до 6100 икринок. Распределение вариационного ряда индивидуальной плодовитости охономорского кижуча близко к нормальному (рис. 5).

За годы наблюдений встречались периоды то снижения, то роста плодовитости кижуча. Например, в Охотском районе отмечены два периода снижения плодовитости — в 1984–1994 и 2001–2008 гг.

Таблица 4. Средние значения длины и массы тела разного возраста при группировке данных по годам возврата на нерест и по поколениям

Показатель	Возраст, лет									
	1.1			2.1			3.1			
	♂	♀	♂♀	♂	♀	♂♀	♂	♀	♂♀	
По годам подходов	длина тела по Смитту, см	63,9	65,0	64,4	65,7	65,4	65,6	66,9	65,8	66,4
	масса тела, кг	3,56	3,65	3,60	3,84	3,75	3,80	4,00	3,81	3,91
По поколениям	длина тела по Смитту, см	63,8	65,1	64,4	65,1	64,8	65,0	67,1	65,6	66,4
	масса тела, кг	3,60	3,74	3,67	3,75	3,66	3,71	4,03	3,79	3,92

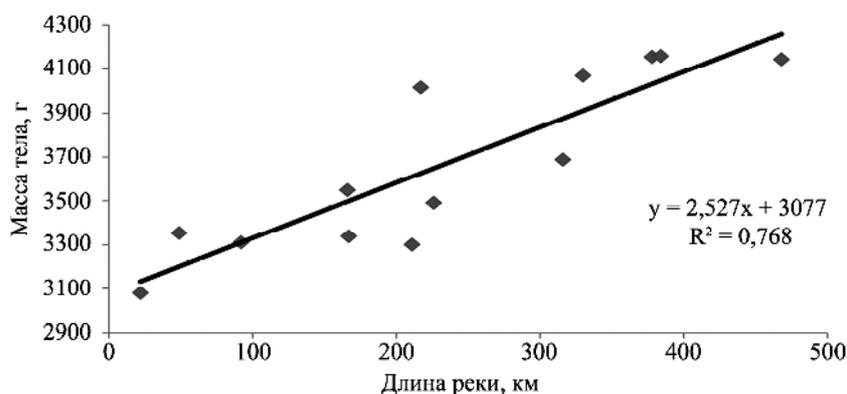


Рис. 4. Зависимость массы тела кижуча материкового побережья Охотского моря от длины нерестовой реки



Рис. 5. Изменчивость индивидуальной плодовитости кижуча материкового побережья Охотского моря

На протяжении этих периодов разница между ее максимальным и минимальным значениями составляла 1,2–1,3 раза, а в абсолютных значениях плодовитость снижалась на 950–1150 икр. У североохотоморского кижуча также выделяются два периода снижения плодовитости — 1995–1999 и 2001–2008 гг., на протяжении которых она снизилась в 1,1–1,2 раза, или на 700–950 икр., а также период с относительно стабильным уровнем плодовитости — 1984–1995 гг., на протяжении которого ее средняя величина варьировала от 4708 до 5079 икр. (рис. 6).

В целом с 1984 по 2009 гг. плодовитость кижуча снизилась с 4942–5337 до 3642–4056 икринок. Причин этому, как минимум, две. Во-первых, плодовитость исследованного кижуча напрямую зависит от массы тела самок. Например, уровень корреляции между плодовитостью и массой тела у самок охотского кижуча составил 0,99, у кижуча северного побережья — 0,97 (рис. 7). Во-вторых,

и у североохотоморского, и у охотского кижуча с ростом абсолютной плодовитости масса икринки снижалась. Коэффициент корреляции был равен, соответственно, 0,97 и 0,95 (рис. 8).

Из рек североохотоморского побережья, имеющих наибольшие запасы кижуча (Яма, Ола, Яна и Тауй), наименьшей средней плодовитостью характеризовался кижуч р. Тауй — 4338 икр., а наибольшая плодовитость была у кижуча р. Яна — 5036 икр. В плане географической изменчивости этого показателя клина не прослеживалась, но наблюдалось увеличение массы икринки и снижение относительной плодовитости в западном направлении (табл. 5).

Казалось бы, имея крупные размеры и низкую плодовитость, тауйский кижуч, отвечая на изменения лимитирующих факторов среды, должен сравнительно менее удовлетворительно поддерживать свою численность относительно кижуча остальных рек. Однако его запасы в этой реке — одни из самых высоких на всем материковом побережье

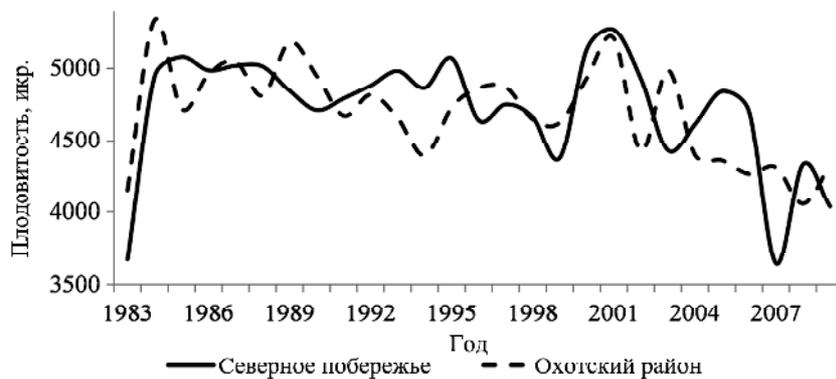


Рис. 6. Динамика плодовитости кижуча северного побережья и Охотского района в 1983–2009 гг.

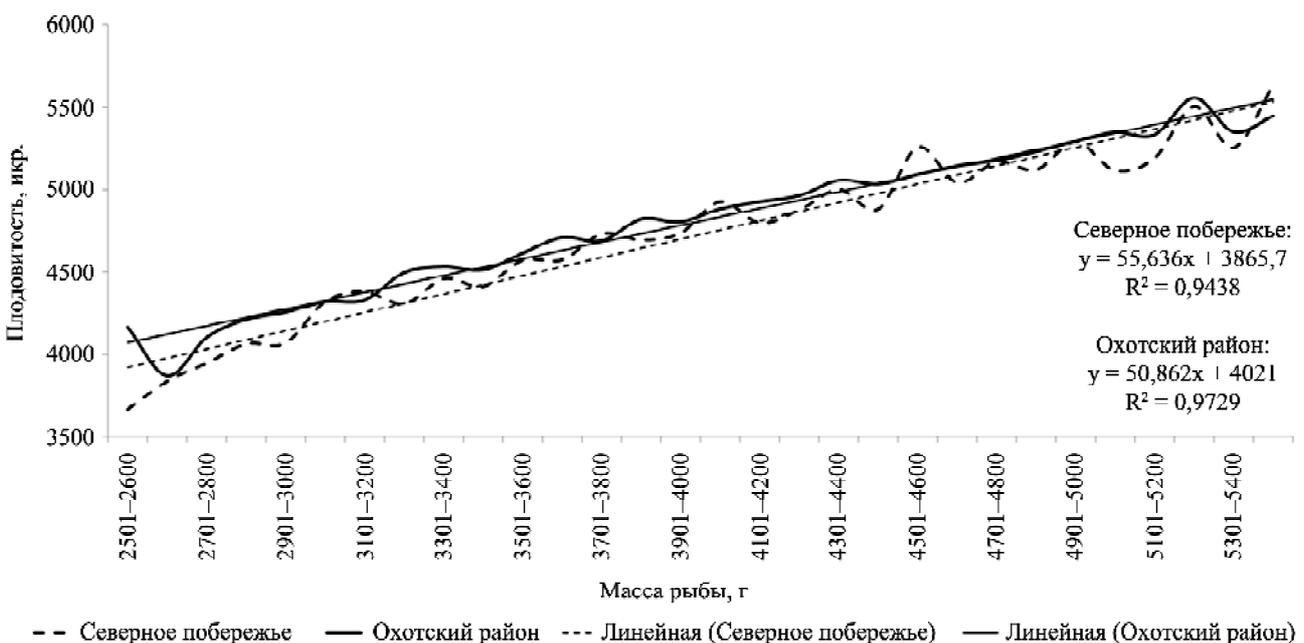


Рис. 7. Связь плодовитости с массой тела кижуча материкового побережья Охотского моря

Охотского моря. В данном случае, очевидно, приспособление к поддержанию устойчивой численности пошло по пути увеличения массы икринки, что определяет увеличение продолжительности питания за счет желтка и размеров личинок при переходе на внешнее питание.

Прямыми наблюдениями, характеризующими размеры личинок тауйского кижуча, мы не располагаем, однако есть работа Н.И. Виленской (2002) по другому тихоокеанскому лососю — чавыче, в которой автором показано, что из крупной икры чавычи выклеваются крупные личинки, которые раньше встают на плав и, соответственно, раньше переходят на внешнее питание, чем молодь, выклюнувшаяся из мелкой икры. Популяция ямского кижуча, вероятно, развивалась по другому пути поддержания высокой численности — он имеет высокую относительную плодовитость и самую меньшую из исследованных популяций массу икринок (табл. 5).

Из исследованных популяций только у кижуча р. Тауй с возрастом наблюдалось увеличение средней плодовитости. У кижуча р. Яма наибольшую плодовитость имели рыбы в возрасте 2.1, а у янского и ольского кижуча рыбы в этом же возрасте

характеризовались наименьшей плодовитостью. Более информативна относительная плодовитость кижуча, которая в ямской, ольской и янской популяциях с возрастом снижалась, а у тауйской — имела слабую тенденцию к увеличению. При этом, несмотря на разнонаправленный характер изменения относительной плодовитости, у ямского и у тауйского кижуча с возрастом сохранялась тенденция увеличения массы икринок (табл. 6).

Разнонаправленность изменений плодовитости (как абсолютной, так и относительной) и массы икринок, по нашему мнению, свидетельствует о том, что возраст рыб не является ключевой причиной изменчивости этих показателей. Определяющей оказалась зависимость плодовитости от массы тела (рис. 9). Корреляция между плодовитостью и массой тела самок составила для ямского кижуча — 0,99; ольского — 0,98; янского — 0,95 и тауйского — 0,93. Таким образом, эта зависимость прослеживается не только в крупных региональных группировках кижуча — североохотоморского и охотского районов, но существует и в его локальных популяциях.

На Камчатке, имеющей наибольшие запасы кижуча, колебания его плодовитости для юго-во-

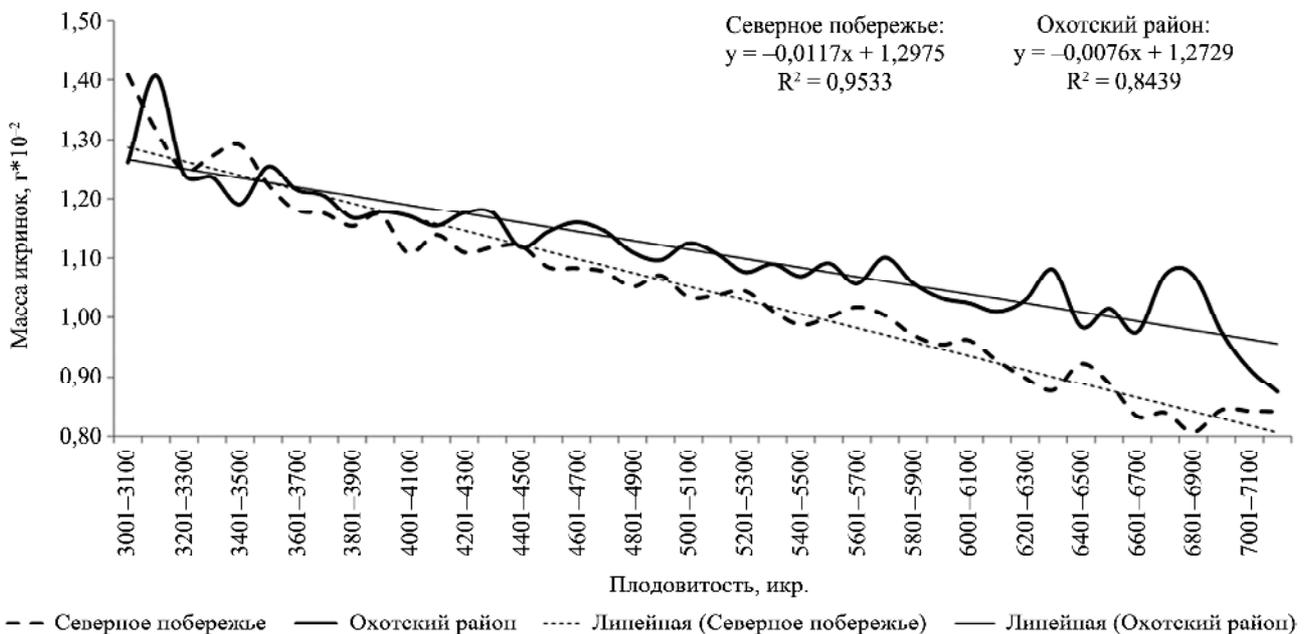


Рис. 8. Взаимосвязь плодовитости и массы икринки кижуча материкового побережья Охотского моря

Таблица 5. Индивидуальная абсолютная и относительная плодовитость и масса икринки североохотоморского кижуча разных рек

Показатель	Река			
	Яма	Ола	Яна	Тауй
Абсолютная плодовитость, икр.	4767	4722	5036	4338
Относительная плодовитость, икр./1 г массы	1,33	1,33	1,29	1,16
Масса икринки, г*10 ⁻²	0,97	1,02	1,05	1,19

стока полуострова составляют 1100–13 000 (средняя 4507) икринок, на западном побережье — 1235–10 835 (средняя 4551) икринок (Зорбиди, 2010, 2012). Среднеголетние показатели по двум основным камчатским рекам составили 4534 (р. Камчатка) и 4492 (р. Большая) икринок (Зорбиди, 1970, 1975). Сходные средние величины плодовитости для кижуча Камчатки приводят и другие исследователи (Грибанов, 1948; Грачев, 1968).

Индивидуальные значения плодовитости сахалинского кижуча находятся в диапазоне 1760–9010 икринок, а средние значения в разные годы изменяются от 4320 до 5370 икринок (Гриценко, 1973, 2002). Плодовитость северокурильского кижуча колеблется от 3045 до 6160 икринок, составляя в среднем 4722 икринки (Стыгар и др., 2000). Колебания плодовитости чукотского кижуча составляют 2394–5728, в среднем 3430–4993 икринки (Че-

решнев, Агапов, 1992). Наибольшей плодовитостью среди азиатского кижуча выделяется популяция р. Авьяваям (Камчатка) — его средняя плодовитость составляла в разные годы от 6922 до 7079 икринок (Грачев, 1968). В целом средние показатели плодовитости кижуча материкового побережья Охотского моря не выходят за пределы ряда этого показателя его основных азиатских стад.

Абсолютная плодовитость североамериканского кижуча значительно ниже как по максимальным, так и по средним показателям. Большей плодовитостью характеризуются популяции кижуча Аляски: оз. Карлук — средняя 4706 (колебания 1724–6906) икринок (Drucker, 1972), р. Свэнсон — средняя 3149–4023 (Engel, 1967). Средняя плодовитость кижуча Британской Колумбии из р. Найл составляет 2310 (Wickett, 1951), из р. Биг Кволикум —

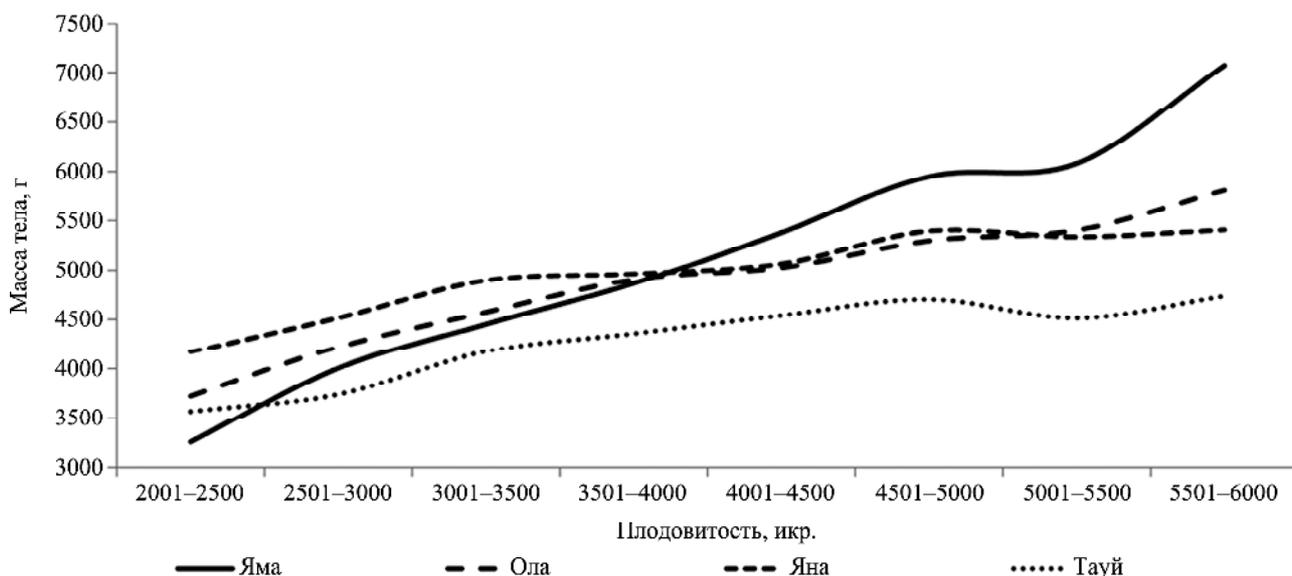


Рис. 9. Кривые регрессии «плодовитость - масса тела» североохотоморского кижуча

Таблица 6. Изменчивость индивидуальной и относительной плодовитости и массы икринки североохотоморского кижуча разных рек по возрастным группам

Река	Показатель	Возраст, лет		
		1.1	2.1	3.1
Яма	Абсолютная плодовитость, икр.	4524	4820	4575
	Относительная плодовитость, икр./1 г массы	1,35	1,33	1,26
	Масса икринки, г*10 ⁻²	0,92	0,98	1,01
Ола	Абсолютная плодовитость, икр.	5017	4738	4855
	Относительная плодовитость, икр./1 г массы	1,40	1,37	1,32
	Масса икринки, г*10 ⁻²	0,94	0,98	0,95
Яна	Абсолютная плодовитость, икр.	5174	5062	5106
	Относительная плодовитость, икр./1 г массы	1,36	1,33	1,28
	Масса икринки, г*10 ⁻²	0,95	1,02	0,99
Тауй	Абсолютная плодовитость, икр.	4269	4348	4489
	Относительная плодовитость, икр./1 г массы	1,17	1,16	1,19
	Масса икринки, г*10 ⁻²	1,13	1,19	1,20

2574 (Fraser et al., 1983) икринок. В штатах Вашингтон и Орегон она еще ниже — 2500 (Salo, Bayliff, 1958) и 1983 (Koski, 1966) икринок соответственно.

Морфометрическая характеристика

В результате дискриминантного анализа с пошаговым включением переменных была построена модель, в которую вошли 19 из 24 пластических признаков. Согласно проведенному анализу, кижуч всех исследованных популяций статистически достоверно различается по морфологическому облику (рис. 10, табл. 7), выделенные дискриминирующие функции статистически достоверны (χ^2 для первой канонической переменной равен 680,7, $p < 0,001$; для второй канонической переменной — 317,3, $p < 0,001$), а первые канонические переменные объясняют 92,7% морфологической изменчивости.

По признакам внешней морфологии ямский кижуч резко отличается от кижуча, воспроизводящегося в реках Тауйской губы. Эти различия наглядно представлены на рис. 10, из которого следует, что на поле первых канонических переменных кижуч р. Яма по оси абсцисс занимает область положительных значений. Кижуч из рек Тауйской губы обнаруживает определенное сходство между собой по морфометрическим признакам — все выборки смещены по оси абсцисс в область отрицательных значений, при этом выборки кижуча из рек Яна и Тауй разнесены по оси ординат и перекрываются с выборкой кижуча р. Ола.

Согласно данным факторной структуры, наибольший вклад в разграничение выборок вносит такой признак как наибольшая высота анального плавника. Он имеет отрицательную корреляцию с первой канонической переменной (ось абсцисс) и положительную — со второй канонической переменной (ось ординат). Кроме того, вторая каноническая переменная обнаруживает обратную корреляцию с горизонтальным диаметром глаза (табл. 8).

Следует отметить, что полного морфологического описания азиатского кижуча из основных районов воспроизводства нет. В работах Зорбиди с соавторами (2006), Зорбиди (2010) проведено сравнение показателей внешней морфологии кижуча летней и осенней рас Камчатки и кижуча из рек материкового побережья Охотского моря (Волобуев, Рогатных, 1982б). Интерпретация результатов морфологического анализа, проведенная Зорбиди с соавторами (2006), выполнена методом вариационной статистики с применением критерия различия Стьюдента (tst) и коэффициента различия CD

Таблица 7. Вторичная матрица дискриминантного анализа кижуча некоторых рек северного побережья Охотского моря

Река	Яма	Ола	Яна	Тауй
Яма	—	27,91***	37,99***	66,29***
Ола	36,87	—	8,28***	16,06***
Яна	54,99	15,73	—	18,44***
Тауй	47,85	18,86	23,99	—

Примечание: *** — различия достоверны при $p < 0,001$. Левый нижний угол — квадраты расстояний Махаланобиса, правый верхний угол — F-значения

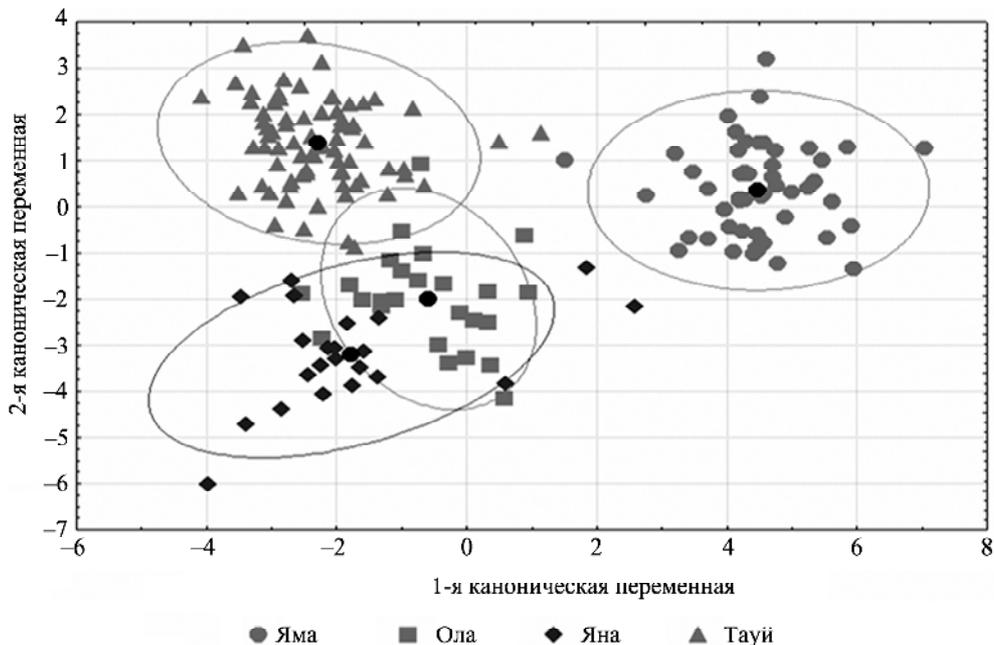


Рис. 10. Взаиморасположение выборок кижуча из некоторых рек северного побережья Охотского моря в плоскости канонических переменных

Майра (1971). Сравнение экстерьерных признаков охотоморского кижуча выполнено методом многомерного (дискриминантного) анализа. Поэтому данные, полученные Зорбиди с соавторами (2006) и полученные нами, несопоставимы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По срокам нерестового хода и размножения на материковом побережье Охотского моря четко выделяется только одна — осенняя раса кижуча. По возрастной структуре охотоморский кижуч наиболее сходен с кижучем Камчатки. Охотоморский кижуч имеет сходные размерно-весовые характеристики с северокурильским кижучем. Средние многолетние показатели абсолютной плодовитости кижуча материкового побережья Охотского моря сходны с таковыми камчатского, сахалинского и северокурильского кижуча. Сравнение признаков внешней морфологии охотоморского кижуча методом дискриминантного анализа показало обособленность кижуча р. Яма от остальных выборок региона и значительное сходство по этому комплексу показателей кижуча популяций Тауй-

Таблица 8. Матрица факторной структуры

Признак	Корень 1	Корень 2	Корень 3
HA	-0,40	0,58	-0,09
O	-0,33	-0,19	-0,26
AA	-0,07	0,21	-0,06
PV	-0,29	0,06	0,03
Lmand	-0,27	-0,03	-0,06
LV	-0,18	0,14	0,24
H	-0,22	0,13	-0,35
HD	-0,18	0,35	-0,21
VA	-0,27	0,02	-0,07
FD	-0,08	-0,03	-0,16
Hmax	-0,15	0,05	-0,21
LP	-0,24	0,11	-0,14
OI	-0,12	0,24	-0,14
C	-0,08	0,07	-0,18
OO	-0,10	0,04	-0,09
LD	-0,02	0,14	-0,31
HC	0,04	0,05	-0,10
LR	-0,05	0,09	-0,11
Lmax	-0,01	0,19	-0,04

Примечание: HA — наибольшая высота анального плавника; O — диаметр глаза (горизонтальный); AA — антенальное расстояние; PV — пектоцентрально-анальное расстояние; Lmand — длина нижней челюсти; LV — длина брюшных плавников; h — наименьшая длина тела; HD — наибольшая высота спинного плавника; VA — вентроанальное расстояние; FD — длина хвостового стебля; h max — ширина верхнечелюстной кости; LP — длина грудных плавников; OI — заглазничная часть головы; C — длина головы; OO — ширина лба; LD — длина основания спинного плавника; HC — высота головы у затылка; LR — длина рыла; L max — длина верхнечелюстной кости

ской губы. Таким образом, показатели биологической структуры популяций кижуча материкового побережья Охотского моря не выходят за пределы колебаний этих признаков для вида, сохраняя при этом индивидуальность, обусловленную региональными особенностями проявления биотических и абиотических факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аганов И.Д. 1941. Рыбы и рыбный промысел Анадырского лимана // Тр. Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и пром. хоз-ва. Сер. «Пром. хоз-во». Вып. 16. С. 73–113.
- Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: ВНИРО, 241 с.
- Ведищева Е.В. 2004. Особенности биологии и возможности промыслового использования лососей рода *Oncorhynchus* Северных Курильских островов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 25 с.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л. 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 303 с.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. 1982а. Некоторые данные о структуре популяций кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // В сб.: «Биология пресноводных животных Дальнего Востока». Владивосток. С. 64–68.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. 1982б. Эколого-морфологическая характеристика кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 6. С. 974–980.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. 1997. Условия воспроизводства лососей рода *Oncorhynchus* материкового побережья Охотского моря. // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 5. С. 612–618.
- Волобуев В.В., Черешнев И.А., Шестаков А.В. 2005. Особенности биологии и динамика стада проходных и жилых лососевидных рыб рек Тауйской губы Охотского моря // Сообщение 1. Тихоокеанские лососи. Вестник СВНЦ. № 2. С. 25–47.
- Волобуев В.В., Черешнев И.А., Шестаков А.В. 2006. Проходные и жилые лососевидные рыбы Тауйской губы. В кн.: Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 226–267.

- Виленская Н.И. 2002. Влияние размеров яйцеклеток чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum (Salmonidae) на размеры личинок и молоди // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 6. С. 226–234.
- Грачев Л.Е. 1968. Некоторые данные о плодовитости тихоокеанских лососей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 64. С. 43–51.
- Грибанов В.И. 1948. Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (биологический очерк) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 28. С. 43–101.
- Гриценко О.Ф. 1973. Биология симы и кижуча Северного Сахалина. М.: ВНИРО, 40 с.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: ВНИРО, 248 с.
- Гриценко О.Ф., Богданов М.А., Стыгар В.М., Ковнат Л.С. 2000. Водные биологические ресурсы Северных Курильских островов. М.: ВНИРО. 163 с.
- Зорбиди Ж.Х. 1970. О динамике стада кижуча // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 78. С. 61–72.
- Зорбиди Ж.Х. 1975. Биологические показатели и численность камчатского кижуча // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 106. С. 34–42.
- Зорбиди Ж.Х. 1990. Сезонные расы у кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 1. С. 31–40.
- Зорбиди Ж.Х., Толстяк Т.И., Маслов А.В. 2006. Характеристика внутривидовых форм азиатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (Salmonidae) // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 8. С. 126–141.
- Зорбиди Ж.Х. 2010. Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 302 с.
- Зорбиди Ж.Х. 2012. Плодовитость и рост кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) Камчатки // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 26. Ч. 1. С. 90–100.
- Ковтун А.А. 1994. Промыслово-биологическая характеристика кижуча бассейна р. Тымь (северо-восточное побережье Сахалина) // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. Матер. V Всес. совещ. СПб. С. 103–105.
- Ковтун А.А. 2005. Биология кижуча острова Сахалин. СахНИРО, 95 с.
- Линдберг Г.У., Дулькейт Г.Д. 1929. Материалы по рыбам Шантарского моря // Изв. ТОНС. Т. 3. Вып. 1. 138 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 454 с.
- Мешкова М.Г., Смирнов Б.П., Введенская Т.Л., Зорбиди Ж.Х. 2004. Особенности биологии кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (Salmonidae) озера Большой Вилой // Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 7. С. 171–180.
- Правдин И.Ф. 1928. Очерк западнокамчатского рыболовства // Изв. ТОНС. Вып. 1. № 1. С. 169–259.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Рогатных А.Ю. 1983а. О температурном режиме нерестилищ северо-охотского кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) материкового побережья Охотского моря // Тез. докл. 10 Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Магадан. С. 204.
- Рогатных А.Ю. 1983б. О естественном воспроизводстве кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) в реках североохотоморского побережья // Тез. докл. 10 Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Магадан. С. 205.
- Рогатных А.Ю. 1987. Результаты зимних наблюдений за воспроизводством кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в бассейне р. Тауй // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 49–54.
- Рогатных А.Ю. 1988. О значении гидрогеологических и биоценологических факторов в распределении кижуча // Тез. конф. «Оценка и освоение биологических ресурсов океана». Владивосток: ТИНРО. С. 80–82.
- Рогатных А.Ю. 1989а. Фено- и генотипическая изменчивость охотоморского кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) // Биол. науки. № 2. С. 38–42.
- Рогатных А.Ю. 1989б. Некоторые особенности распределения тихоокеанских лососей // Тез. III Всес. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти. С. 264–265.
- Рогатных А.Ю. 1990. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря (особенности распространения, структура популяций, экология и промысел): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.

- Рогатных А.Ю., Волобуев В.В. 1987. О распределении кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в связи с особенностями формирования его ареала // Биол. науки. № 7. С. 53–61.
- Смирнов А.И. 1960. К характеристике биологии размножения и развития кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. № 1. С. 9–20.
- Стыгар В.М., Ковнат Л.С., Ведущева Е.Н. 2000. К биологии кижуча *Oncorhynchus kisutch* Северных Курильских островов. В кн.: Промышленно-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей. М.: ВНИРО. С. 161–172.
- Таболин А.П., Марченко С.Л. 2001. Состояние запасов и биология кижуча *Oncorhynchus kisutch* материкового побережья Охотского моря // Сб. науч. тр. Магадан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 1. С. 159–166.
- Хованская Л.Л. 2008. Научные основы лососеводства в Магаданской области. Магадан: Магадан-НИРО, 167 с.
- Хованский И.Е. 2004. Эколого-физиологические и биотехнологические факторы эффективности лососеводства. Хабаровск. кн. изд-во, 417 с.
- Черешнев И.А., Агапов А.С. 1992. Новые данные по биологии малоизученных популяций и видов тихоокеанских лососей северо-востока Азии // Популяционная биология лососей северо-востока Азии. Владивосток: ДВО РАН СССР. С. 5–41.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. СВНЦ ДВО РАН, 324 с.
- Чуриков А.А. 1975. Особенности ската молоди лососей рода *Oncorhynchus* из рек северо-восточного побережья о-ва Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 6. С. 1078–1085.
- Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. М.-Л.: АН СССР, 370 с.
- Anderson D.C., Narver D.W. 1975. Fish populations of Carnation Creek and other Barkley Sound streams // Fish. Res. Board Can. Ms. Rep. Ser. 1351, 73 p.
- Bilton H.T., Morley R.B., Coburn A.S., Van Tine J. 1984. The influence of time and size at release of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) on returns at maturity: results of releases from Quinsam River Hatchery, B.C. in 1980 // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. N. 1306, 90 p.
- Crone R.A., Bond C.E. 1976. Life history of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in Sashin Creek, Southeastern Alaska // Fish. Bull. (U.S.) V. 74. P. 897–923.
- Drucker B. 1972. Some life history characteristics of coho salmon of the Karluk River system Kodiak, Island, Alaska // Fish Bull. (U.S.) V. 70. № 1. P. 79–94.
- Engel L.J. 1967. Egg take investigation in Cook Inlet drainage and Prince William Sound // Prog. Rep. Alaska Dep. Fish Game Sport Fish. Div. 8. P. 111–116.
- Engel L.J. 1968. Inventory and cataloguing of the sport fish and waters in the Kenai-Cook Inlet- Prince William Sound areas // Prog. Rep. Alaska Dep. Fish Game Sport Fish. Div. 9. P. 95–116.
- Foerster R.E., Pritchard A.L. 1936. The egg content of Pacific salmo // Biol. Board Can. Prog. Rep. Pac. Biol. Stn. Pac. Fish Exper. Stn. V. 28. P. 3–5.
- Foerster R.E., Ricker W.E. 1953. The coho salmon of Cultus Lake and Sweltzer Creek // J. Fish. Res. Board Can. № 10. P. 293–319.
- Fraser F.J., Perry E.A., Lightly D.T. 1983. Big Qualicum River salmon development project // V. 1. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. P. 1189–1198.
- Gilbert C.H. 1922. The salmon of the Yukon River // Bull. Bur. Fish. (U.S.) V. 38. P. 317–332.
- Godfrey H. 1965. Coho salmon in offshore waters. In: Salmon of the North Pacific Ocean. Part 9. Coho, Chinook and Masu salmon in offshore waters // Int. North. Pac. Fish. Comm. Bull. № 16. P. 1–39.
- Huxley J.S. 1932. Problem of relative growth. New York: Dail Press, 276 p.
- International North Pacific Fisheries Commission. (INPFC). 1962. Bull. № 10. P. 53–60.
- Koski K.V. 1966. The survival of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) from egg deposition to emergence in three Oregon coastal streams // M. Sc. Thesis. Oregon State Univ., Corvallis, 84 p.
- Marr J.C. 1943. Age, length and weight studies of three species of Columbia River salmon (*Oncorhynchus keta*, *O. gorbuscha*, *O. kisutch*) // Stanford Ichtyolog. Bull. № 2. P. 157–197.
- McHenry E.T. 1981. Coho salmon studies in the Resurrection Bay area // Annu. Prog. Rep. Alaska Dep. Fish Game Fed. V. 81. P. 1–52.

- Morgan A.R., Henry K.A.* 1959. The 1955–1956 silver salmon run into the Ten mile Lakes system // Res. Briefs Fish. Comm. Oreg. V. 7 (1). P. 57–77.
- Neave F.* 1949. Game fish populations of the Cowichan River // Bull. Fish. Res. Board Can. V. 84. P. 1–32.
- Pritchard A.L.* 1940. Studies on the age of the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and the spring salmon (*Oncorhynchus tshawitcha*) in British Columbia // Proc. Trans. R. Soc. Can. Ser. V. 34 (5). P. 99–120.
- Salo E.O., Bailiff W.H.* 1958. Artificial and natural production of silver (*Oncorhynchus kisutch*) at Minter Creek, Washington // Res. Bull. Wash. Deep Fish. № 4, 76 p.
- Shapovalov L., Taft A.S.* 1954. The life history of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management // Calif. Dep. Fish Game Fish. Bull. №. 98, 375 p.
- Wicket W.P.* 1951. The coho salmon population of Nile Creek // Fish. Res. Board. Can. Progr. Rep. Pac. Coast. Stn. № 89. P. 88–89.