

УДК 597.553.2 : 597—116(265.53)

О ПЛОДОВИТОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ КЕТЫ СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ

В. К. Клоков

Магаданское отделение ТИНРО

Плодовитость рыб — одна из важнейших характеристик популяции, определяющая ее численность. Ее рассматривают как приспособление вида, компенсирующее его смертность на разных этапах развития (Северцов, 1941). У лососевых хорошо прослеживается связь между количеством отложенной производителями икры и численностью потомства (Никольский, 1965; Леванидов, 1969). Плодовитость рыб тесно связана с условиями обитания популяции и наряду с другими качественными показателями характеризует ее состояние. У многих видов рыб численность популяции находится в прямой связи с плодовитостью (Никольский, 1965).

Плодовитость дальневосточных лососей, в частности летней кеты, из большинства районов Дальнего Востока изучена хорошо (Кузнецов, 1928; Двинин, 1952; Семко, 1954; Леванидов, 1969; Иванков, Андреев, 1969 и др.), однако у популяций северного побережья Охотского моря она не выяснена (имеются отрывочные сведения у Н. И. Куликовой, 1970).

Значение, которое придает большинство ихтиологов изучению плодовитости, свидетельствует об актуальности анализа этого показателя воспроизводительной способности кеты в северной части Охотского моря.

Материал и методика. Материалом явились результаты изучения биологии кеты в трех районах северного побережья Охотского моря — в Тауйской, Ямской и Гижигинской губах. Основой этих материалов являются биологические анализы уловов закидных неводов в устьях рек Гижига, Яма, Тауй и Ола в период хода кеты на нерест в июле—августе 1960—1971 гг. Всего было обследовано 15 140 экз., в том числе 6113 экз. из Тауйской губы, 4332 экз. из Ямской и 4695 экз. из Гижигинской губы.

Для определения плодовитости брали навески икры по 20 г. Плодовитость была определена у 4573 самок: 1141 из Гижигинской губы, у 1539 из Ямской и у 1893 из Тауйской. Кроме того, использованы данные о плодовитости кеты р. Парень, собранные в 1969 г., когда было обследовано 30 особей, в том числе 18 самок.

Анализу подвергали индивидуальную и популяционную абсолютную плодовитость. Л. Е. Анохина (1969) за индивидуальную плодовитость

рыб принимает общее число зрелых икринок, выметываемых самкой за нерестовый сезон.

Поскольку в полости тела отнерестовавших самок часто оставалась невыметанная икра (от 5 до 120 икринок, или 0,2—5,0% содержимого ястыков), за индивидуальную абсолютную плодовитость кеты мы принимали количество икринок, находящихся в ястыках самки.

Абсолютную популяционную плодовитость вычисляли по формуле

$$ПП = rS,$$

где r — число зрелых икринок в ястыках (абсолютная плодовитость), тыс. шт.;

S — отношение числа самок к числу самцов.

Приведенная формула представляет собой упрощенную формулу Ивлева (1953), из знаменателя которой исключен средний возраст рыб. Поскольку расчет популяционной плодовитости делают на основе абсолютной плодовитости, ее назвали абсолютной популяционной плодовитостью (Иоганзен, 1955).

По мнению некоторых авторов, изменения различных качественных показателей рыб, в частности плодовитости, связаны с изменениями численности популяций (Никольский, Белянина, 1959; Пробатова, Фридлянд, 1957).

Однако М. Л. Крыхтин и А. Г. Смирнов (1962) установили, что у амурской кеты длина, масса, плодовитость, возрастной состав и темп роста рыб не связаны с численностью популяции. И. Б. Бирман (1951) считал необходимым сопоставлять уловы и качественные показатели лососей не за один, а за несколько лет. Р. С. Семко (1954) и И. Б. Бирман (1964) при анализе динамики численности лососей обобщили материалы по четырехлетиям, т. е. по средней продолжительности жизни основной массы рыб. О четырехлетних циклах в урожайности поколений кеты упоминает также В. Я. Леванидов (1969).

В наших исследованиях данные о плодовитости кеты сгруппированы по двум четырехлетиям: 1964—1967 и 1968—1971 гг.

При вычислении среднего возраста кеты отдельных популяций последний (не полный) год не учитывали.

При группировании показателей по четырехлетиям и определении средней многолетней вычисляли среднеарифметическую величину без учета количества рыб в нерестовых стадах. Делали это для выравнивания значимости признаков у различных по численности нерестовых стад.

Результаты. Исследования биологии кеты в 1960—1971 гг. позволили установить существенные различия в плодовитости отдельных популяций на северном побережье Охотского моря. При сравнении абсолютной плодовитости летней кеты из различных частей ареала на Дальнем Востоке четко прослеживается тенденция к снижению этого показателя с севера на юг (табл. 1).

Это явление было отмечено также Н. И. Куликовой (1970) и в целом подтверждается нашими данными, хотя и имеются отклонения от общей закономерности при анализе плодовитости отдельных популяций в пределах северного побережья Охотского моря.

Однако Г. В. Никольский (1965) при изучении данных по различным видам морских рыб установил обратную тенденцию: южные популяции более плодовиты, чем северные. Он объясняет это тем, что южные популяции быстрее растут, а следовательно, обладают и большей плодовитостью. Для кеты отмечают, что наиболее быстро созревают

Абсолютная плодовитость летней кеты из разных частей ареала

Район	Годы наблюдений	Абсолютная плодовитость, икринок	Данные
р. Анадырь	1964—1968	$\frac{3403}{3100-3951}$	Волобуев, Никулин (1970)
р. Парень	1969	2457	—
р. Гижига	1960—1971	$\frac{2831}{2580-3082}$	} Наши данные
р. Яма	1962—1971	$\frac{3010}{2443-3200}$	
р. Тауй	1960—1971	$\frac{2572}{2141-2850}$	
Охотское побережье	1953—1968	$\frac{2558}{2232-2926}$	} Костарев, Семко (1954)
Западная Камчатка	1943—1950	$\frac{2357}{2038-2480}$	
Бассейн Амура	1947—1957	$\frac{2160}{1938-2542}$	Леванидов (1969)

Примечание. В знаменателе даны пределы колебаний.

популяции из северных частей ареала: у анадырской кеты средний возраст рыб в нерестовых стадах составляет 3,12 года (Волобуев, Никулин, 1970), у кеты северного побережья Охотского моря — от 3,27 до 3,4 года, а у охотской 3,56 года. Все это подтверждает вывод Г. В. Никольского о том, что быстрорастущие популяции имеют более высокую плодовитость, хотя для кеты направление изменения этого показателя обратно установленному для большинства морских рыб.

В то же время снижение среднего возраста у амурской кеты, который по данным В. Я. Леванидова (1969) составил 3,16 года, свидетельствует о более сложных связях между скоростью созревания рыб и их плодовитостью.

В пределах северного побережья Охотского моря наблюдается сначала увеличение абсолютной плодовитости кеты с севера на юг (пареньская популяция менее плодovита, чем ямская), затем снижение ее (ямская популяция более плодovита, чем тауйская). Подобный характер изменений характерен и для показателей длины и массы кеты северного побережья. Такой характер изменений этих показателей у отдельных популяций кеты объясняется, очевидно, условиями обитания в начальный период жизни в море.

Можно полагать, что в данном случае на формирование абсолютной плодовитости оказывают влияние как условия нагула в период, непосредственно предшествующий нерестовому ходу в реки, так и ус-

ловия формирования потенциальной плодовитости у сеголетков (Иванков, 1968; Грачев, 1971).

На всем материковом побережье Охотского моря самой плодотворной является кета северного побережья, а среди этой кеты наибольший показатель абсолютной плодовитости — 3010 икринок — у ямской кеты, наименьший — 2457 икринок — у паренской. Пределы колебания плодовитости кеты по годам в различных частях ареала довольно велики, но наиболее значительны у популяций, расположенных севернее. У анадырской кеты амплитуда ежегодных колебаний средней абсолютной плодовитости составляет 851 икринку, у кеты северного побережья — от 502 до 757 икринок, у охотской кеты — 694, у западнокамчатской — 442, а у амурской — 604 икринки (см. табл. 1).

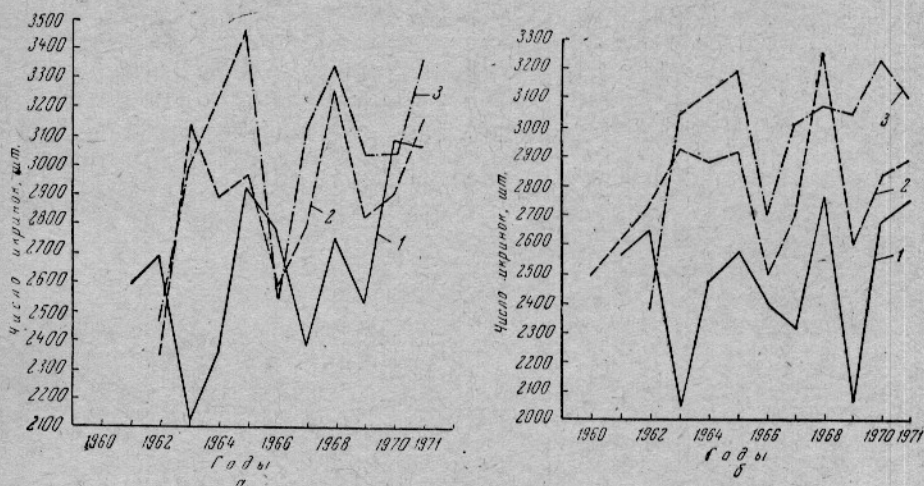


Рис. 1. Плодовитость кеты основных возрастных групп:

а — 4+; б — 3+; популяций:
1 — тауйской; 2 — гижигинской; 3 — ямской.

Таким образом, у летней кеты в целом происходит уменьшение абсолютной плодовитости с севера на юг, сопровождаемое сокращением амплитуды ее ежегодных колебаний. Это явление вполне объяснимо в свете представлений о плодовитости как о приспособительном свойстве организма (Никольский, 1965; Персов, 1963; Анохина, 1969). Улучшение условий выживания в более южных районах приводит к закономерному снижению плодовитости, а стабилизация этих условий — к меньшей изменчивости этого показателя.

Исследования позволили установить значительные колебания индивидуальной абсолютной плодовитости кеты из различных районов северного побережья Охотского моря в разные годы. Наиболее показательны данные по двум возрастным группам половозрелой кеты — четырехлеткам и пятилеткам, составляющим в нерестовых стадах более 90% рыб (рис. 1).

Сравнение изменений абсолютной плодовитости кеты показывает, что колебания этого признака в различных районах идентичны и только иногда бывают отклонения у какой-либо группы рыб. Так, в 1963 г. значительно снизилась плодовитость у тауйской кеты, в то время как у ямской и гижигинской она была очень высокой.

Характер изменения кривых плодовитости позволяет заключить, что условия формирования конечной величины абсолютной плодовитости у кеты различных популяций в основном сходны. Это подтверждается и сходством колебаний плодовитости четырехлетков и пятилетков, что особенно четко прослеживается по экстремальным значениям (см. рис. 1).

Подобным образом изменяется и другой показатель, характеризующий систему воспроизводства рыб — относительная масса гонад (рис. 2). Здесь также можно отметить совпадение экстремумов кривых относительной массы гонад у четырехлетних и пятилетних самок, созревших в один год. Относительно самцов такой ясности нет: ход кривых, характеризующих рыб разных возрастов, имеет иногда противоположное направление (см. рис. 2). Очевидно, самцы по относительной массе половых продуктов значительно разнокачественнее самок. Эти положения вполне согласуются с общебиологической теорией о роли различных полов в процессе эволюции вида (Шмальгаузен, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

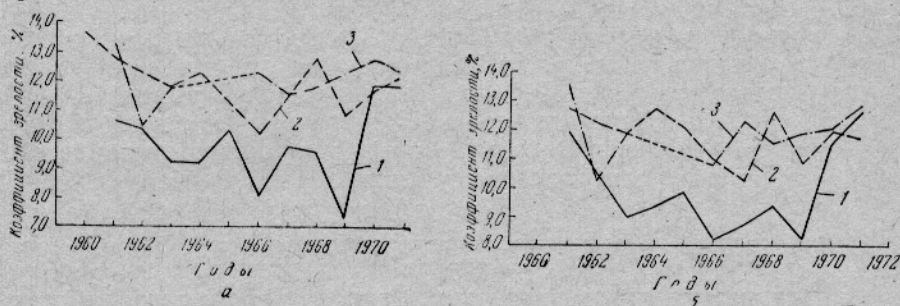


Рис. 2. Коэффициент зрелости самок кеты популяций северного побережья Охотского моря в возрасте:

а — 3+; б — 4+; 1 — тауйской; 2 — гижигинской; 3 — ямской.

Таким образом, изменение плодовитости разновозрастных, но созревающих в один год рыб происходит идентично. Поэтому можно утверждать, что на формирование конечной величины абсолютной плодовитости решающее влияние оказывают условия, непосредственно предшествующие нересту. Подобная мысль в отношении горбуши, высказанная В. Н. Иванковым (1966), вполне согласуется с данными Л. Е. Грачева (1971) об изменениях числа овоцитов у кеты в морской период жизни.

Из сказанного следует, что сравнивать многолетнюю плодовитость и относительную массу гонад лососей целесообразно по годам возврата зрелых рыб на нерест.

Помимо общих тенденций в изменении абсолютной плодовитости, каждая популяция характеризуется своим уровнем этого показателя. Наиболее высокая плодовитость у ямской кеты: средняя многолетняя равна 3010 икринок. У гижигинской кеты плодовитость составляет 2831 икринку, у тауйской — 2572 икринки.

Переходя к дальнейшему анализу изменений плодовитости кеты у различных популяций северного побережья Охотского моря, отметим прежде всего изменение этого показателя с возрастом (табл. 2).

У всех популяций плодовитость с возрастом увеличивается, но характер этого увеличения у разных популяций различен. Для тауйской

и гижигинской кеты характерен значительный рост плодовитости от трех- до четырехлетнего возраста, затем он замедляется. У ямской кеты рост плодовитости с возрастом выражен слабо, а у четырехлетков по сравнению с трехлетками он даже снизился.

Таблица 2

Возрастные изменения абсолютной плодовитости кеты на северном побережье Охотского моря (в икриках)

Популяция	Возраст, годы			
	2+	3+	4+	5+
Тауйская	1989	2483	2659	2930
Ямская	3026	2964	3033	3100
Гижигинская	2432	2709	2800	3006

Поскольку последующие колебания плодовитости рассматриваются на фоне изменения численности рыб, заметим, что на северном побережье Охотского моря с 1960 по 1971 г. отчетливо выделяются два этапа. На первом из них, включающем два четырехлетних периода (1960—1967 гг.), численность кеты во всех трех районах составляла от 120 до 151% среднего многолетнего уровня (табл. 3).

Таблица 3

Изменения биологических показателей кеты северного побережья Охотского моря по периодам

Показатели	Популяции								
	гижигинская			ямская			тауйская		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Численность нерестовых стад, %	151	125	24	122	120	58	149	124	27
Средний возраст, годы	3,47	3,34	3,37	3,40	3,40	3,23	3,62	3,36	3,22
Доля самок, %	61,1	60,8	53,0	59,0	58,4	50,0	58,9	58,1	48,6
Абсолютная плодовитость, икринок									
средняя	2843	2770	2882	2892	3002	3106	2477	2534	2682
самок 3+	2716	2833	2888	2712	2966	3116	2419	2446	2568
самок 4+	2744	2801	3026	2719	3043	3134	2470	2603	2907
Популяционная плодовитость, икринок	4586	4298	3517	4332	4278	2126	3430	3538	2637
Длина АС, см									
самок 3+	60,9	60,1	64,6	64,8	65,0	67,3	63,9	61,2	64,8
самок 4+	63,8	62,7	68,4	67,7	65,7	69,6	65,1	63,6	67,2
Масса, кг									
самок 3+	3,06	3,00	3,24	3,46	3,48	3,84	3,35	3,21	3,49
самок 4+	3,31	3,40	3,83	3,77	3,74	4,23	3,38	3,64	3,95

Примечание. Римскими цифрами обозначены периоды: I — 1960—1963 гг., II — 1964—1967 гг., III — 1968—1971 гг.

В Гижигинской губе в первое четырехлетие колебания численности нерестовых стад составляли от 84 до 250%, во второе — от 49 до 90

197%; в Ямской губе — соответственно от 96 до 148% и от 104 до 133%; в Тауйской губе — соответственно от 90 до 196% и от 86 до 156%. В третьем четырехлетии картина резко меняется: количество рыб в нерестовых стадах во всех трех районах сокращается. В Гижигинской губе в это время величина нерестовых стад составляла от 7 до 35% среднего многолетнего уровня, в Тауйской губе — от 4 до 48%. Менее существенно сократилась численность кеты в Ямской губе; в третьем четырехлетии количество ее составляло от 28 до 82% средней многолетней.

Если рассматривать изменения таких показателей, как средний возраст созревания, плодовитость, длина и масса, можно увидеть закономерные колебания их, взаимосвязанные с численностью нерестовых стад (см. табл. 3).

Прежде всего сокращение численности нерестовых стад сопровождается ускоренным созреванием рыб, выражающимся снижением среднего возраста производителей. Абсолютная плодовитость увеличивается у рыб всех трех популяций к третьему периоду (см. табл. 3).

Взаимосвязь этих явлений рассматривалась многими авторами, в частности Г. В. Никольским (1953). И. Б. Бирман и В. Я. Леванидов (1953) показали, что в 1923—1950 гг. у осенней амурской кеты в годы низкой численности время полового созревания сокращается и плодовитость одноразмерных рыб повышается.

Увеличение индивидуальной плодовитости, как и ускоренное созревание рыб, свидетельствует об улучшении условий нагула кеты в море благодаря разреженности популяций. Это подтверждается показателями длины и массы самок двух основных возрастных групп (см. табл. 3).

Увеличение длины и массы кеты в последние годы связано с улучшением обеспеченности лососей пищей. Однако прямо пропорциональной зависимости между численностью рыб и их качественными показателями нет. Изменение всех признаков имеет определенную тенденцию, связанную с изменением численности рыб, но, поскольку в биологической системе связь всех явлений опосредуется через сложную цепь взаимовлияющих процессов, установление количественного выражения зависимостей затруднительно (Крогиус, Крохин, Меншуткин, 1969).

В нашем случае по изменению исследуемых показателей в первые два периода трудно судить о направлении процессов изменения биологических показателей кеты, поскольку эти признаки имеют сходные величины. Резкое сокращение численности кеты в третьем периоде сопровождалось заметным изменением большинства изученных признаков, что позволяет уже с большей определенностью говорить как о направлении этих изменений, так и о связи их с колебаниями численности.

Эти данные согласуются с выводами Ю. Е. Лапина и Ю. Г. Юровицкого (1959) о том, что изменение кормности водоема до некоторого предела влечет за собой количественное изменение рыбного населения без изменения биологических показателей кормящихся особей. При большом изменении кормности в ту или иную сторону происходят очевидные качественные изменения. В нашем случае определяющим процессом является сокращение численности рыб, приведшее к заметным изменениям всех изучаемых признаков в последние годы благодаря повышению кормовой обеспеченности.

Соотношение полов в нерестовом стаде отражает специфику взаимосвязей популяций данного вида со средой. На изменение условий жизни популяция закономерно отвечает изменением половой структуры, что вызывает соответствующие изменения в темпе воспроизводства стада (Макеева и Никольский, 1965). У летней кеты в большинстве случаев соотношение полов было близко к единице (Леванидов, 1969). У нерестовых популяций кеты северного побережья Охотского моря иное соотношение полов. Общая тенденция в изменении относительного количества самок у исследованных популяций выражается в его снижении к третьему периоду, причём доля самок в первые два периода различается незначительно (см. табл. 3).

По отдельным возрастным группам изменение доли самок подчиняется общей закономерности, проявляющейся в увеличении этого показателя у более старших рыб до пятилетнего возраста, у самок старшей группы — шестилетков — относительное количество самок вновь уменьшается (табл. 4). Самцы преобладают только в самой младшей группе — трехлетков.

Таблица 4

Количество самок в различных возрастных группах кеты северного побережья Охотского моря (в %)

Популяция	Возраст, годы			
	2+	3+	4+	5+
Гижигинская	48,0	51,6	61,3	58,8
Ямская	40,7	53,9	57,3	54,0
Тауйская	45,5	53,1	58,7	39,8

Изменение доли самок в каждой возрастной группе показывает, что в течение всего периода исследований происходили изменения половой структуры, характерные для каждой из исследуемых популяций (табл. 5). У гижигинской кеты количество самок уменьшалось в самой младшей возрастной группе, а также у четырехлетков и шестилетков.

Таблица 5

Изменение доли самок в гижигинской, тауйской и ямской популяциях кеты северного побережья Охотского моря в 1960—1971 гг.

Возраст, годы	Периоды исследований, годы			Возраст, годы	Периоды исследований, годы		
	1960—1963	1964—1967	1968—1971		1960—1963	1964—1967	1968—1971
Гижигинская				4+	60,8	61,5	54,2
				5+	28,6	43,4	44,6
2+	71,2	47,9	25,0	Ямская			
3+	61,7	58,8	48,0	2+	45,8	41,7	36,2
4+	59,6	60,9	63,4	3+	58,1	57,9	47,8
5+	62,7	60,8	53,0	4+	59,3	59,1	56,4
Тауйская				5+	83,8	52,2	25,0
2+	25,9	47,8	57,8				
3+	58,6	56,0	46,0				

У пятилетков относительная доля самок к третьему периоду возрастала. У тауйской кеты доля самок увеличивалась в самой старшей и самой младшей группах, а в группах четырехлетков и пятилетков — уменьшалась. Наконец, у рыб ямской популяции доля самок сокращалась во всех возрастных группах.

Таким образом, помимо общих тенденций в изменении половой структуры отдельных популяций кеты, существуют различия в характере ее перестройки по каждой возрастной группе и, кроме того, отчетливо прослеживается на протяжении всех трех периодов увеличение доли самок в нерестовых стадах более северных популяций (от тауйской к гижигинской). Для всех популяций характерно преобладание самок в течение большей части периода исследований. Они составили в нерестовых стадах гижигинской кеты 45,2—68,6%, тауйской — 47,8—64,0%, ямской — 40,6—60,7%.

Преобладание самок в других районах Дальнего Востока отмечал еще И. И. Кузнецов (1928). По его данным, в 1924—1927 гг. доля самок на нерестилищах летней и осенней кеты в бассейне Амура колебалась от 60,5 до 71,0%; на восточном побережье Камчатки в 1927 г. в нерестовом стаде кеты было 73,1% самок, на Западной Камчатке (в бассейне р. Большой) в 1925—1926 гг. — 50,1—50,8%. И. И. Кузнецов объяснял преобладание самок на нерестилищах селективностью промысла лососей на путях нерестовых миграций в реке. В 1926 г. на фарватере Амура в сети попадало до 80% самцов, а неводами около берегов вылавливалось одинаковое количество самцов и самок.

Поскольку анализ качественных показателей лососей, обитающих у северного побережья Охотского моря, проводится на основе неводных уловов в устьях рек, в нашем случае объяснить преобладание самок селективностью прибрежного промысла нельзя. К тому же, несмотря на сохранившийся характер прибрежного промысла, в качественной структуре нерестовых стад кеты происходят заметные изменения.

И. Б. Бирман (1963) при изучении качественных показателей кеты из сетных уловов в море обнаружил, что и здесь доминируют самки.

Сетной промысел изымает преимущественно самок, так как они мельче самцов и менее высокотелы. Особенно велико изъятие самых старших возрастных групп. В то же время в береговых уловах И. Б. Бирман не обнаружил такого последовательного увеличения доли самок от одной возрастной группы к другой, и в старших возрастных группах самки далеко не всегда преобладали над самцами. Наши данные о половой структуре различных возрастных групп кеты во всех районах северного побережья Охотского моря хорошо согласуются с этими заключениями И. Б. Бирмана (см. табл. 4 и 5).

Доминирование самок в морских и береговых уловах свидетельствует о том, что для кеты характерна именно такая половая структура. По данным СЯРК, морской промысел за последние годы изымал до 80% общего улова лососей, нерестящихся на азиатском побережье, причем он велся в основном сетями, т. е. селективными орудиями лова. Степень воздействия морского промысла на структуру нерестовых популяций довольно высока. Возможным проявлением этого воздействия является снижение доли самок в самой старшей возрастной группе (5+).

Другим проявлением воздействия морского промысла является, по видимому, изменение соотношения полов в нерестовых популяциях,

происходящее на фоне общего снижения численности рыб. Как показал И. Б. Бирман, при определенных размерах ячеи дрейфтерных сетей относительное количество самок в улове растет по мере того, как в промысловом стаде увеличивается доля рыб старших возрастов и больших размеров. В нашем случае, хотя и возросла доля рыб младших возрастов, размеры их увеличились, что хорошо видно на примере самок 4 и 5 лет (см. табл. 3). Надо ожидать, что общее снижение численности рыб и увеличение их размеров приведут к возрастанию доли самок всех возрастных групп в морских уловах, а следовательно, к увеличению относительного количества самцов в нерестовых стадах, что уже произошло в нерестовых популяциях кеты у северного побережья Охотского моря (см. табл. 5).

К настоящему времени получены данные о связи половой структуры популяции с ее численностью. М. Л. Крыхтин и А. Г. Смирнов (1962), изучавшие динамику численности горбуши, показали, что в малочисленных нерестовых стадах самки в течение многих лет преобладали над самцами, а в годы сравнительно высокой численности горбуши, наоборот, самцов было заметно больше, чем самок. С другой стороны, В. Я. Леванидов (1969) в результате изучения биологии осенней амурской кеты заметил, что в годы высокой численности кеты существует тенденция к увеличению количества самок, сопровождаемая замедлением темпа роста и созревания рыб.

Таким образом, общая закономерность заключается в том, что при лучших условиях откорма соотношение полов меняется в пользу самок, при худших — в пользу самцов (Макеева, Никольский, 1965).

По нашим данным, у кеты различных популяций в ответ на сокращение численности происходит увеличение длины и массы тела, повышение абсолютной плодовитости и ускорение созревания, что связано с улучшением условий нагула. В то же время относительное количество самок в противоположность ранее выведенной закономерности снижается, как это произошло с амурской осенней кетой (см. табл. 3). Если в 1960—1963 гг. процент самок в популяции кеты северного побережья Охотского моря составил 58,9—61,1, то в 1968—1971 гг. — 48,6—53,0.

Надо полагать, что уменьшение относительного количества самок в нерестовых стадах кеты является следствием селективного действия интенсивного морского промысла. К подобному выводу пришел и В. Н. Иванков (1969), изучавший причины уменьшения доли самок в нерестовых стадах южнокурильской горбуши в 1956—1964 гг.

О том, как может повлиять на воспроизводительную способность популяций изменение доли самок и абсолютной индивидуальной плодовитости, можно судить по показателю абсолютной популяционной плодовитости (см. табл. 3). Его изменения в течение трех периодов у кеты различных популяций свидетельствуют о снижении их воспроизводительной способности. Если в 1960—1963 гг. популяционная плодовитость составляла от 3430 до 4586 икринок, то в 1968—1971 гг., несмотря на увеличение индивидуальной плодовитости, популяционная плодовитость уменьшилась до 2637—3517 икринок.

Из сказанного можно заключить, что морской промысел в силу своей интенсивности и селективности не только привел к уменьшению численности производителей в нерестовых стадах, но и вызвал существенные сдвиги в их качественной структуре, нарушившие нормальные ответные реакции на это снижение. Если показатели длины и массы

рыб и абсолютная индивидуальная плодовитость благодаря лучшим условиям нагула повысились, то воспроизводительная способность популяции понизилась. О недостаточности компенсаторных реакций популяции кеты из северной части Охотского моря свидетельствует и очень низкая корреляция плодовитости с массой и длиной. По предварительным данным, у четырехлетних самок коэффициент корреляции плодовитости с массой составляет 0,15—0,52, с длиной — 0,07—0,14.

Популяционная плодовитость кеты повышается с юга на север: наиболее высока у гижигинской популяции, наиболее низка — у ямской (см. табл. 3).

Выводы

1. Популяции кеты северного побережья Охотского моря различаются по индивидуальной и популяционной плодовитости, доле самок в нерестовых стадах, показателям их длины и массы и ряду других признаков. Эти различия имеют направленный характер, в связи с чем можно говорить о географической изменчивости исследованных признаков, связанных с широтным распространением кеты.

2. Наряду с различиями существуют общие тенденции в изменении признаков, свидетельствующие об общих закономерностях, которым подчиняются все популяции. К ним в первую очередь относится связь колебаний численности рыб с изменениями условий нагула.

3. Одним из важнейших факторов, определяющих в настоящее время численность кеты, является промысел и прежде всего морской, действие которого заключается не только в общем сокращении численности лососей, но и в нарушении нормальных компенсаторных реакций популяции. В первую очередь это сказалось на снижении воспроизводительных возможностей популяций, которое не компенсируется повышением абсолютной индивидуальной плодовитости. Поэтому необходимо не только ограничивать масштабы промысла, прежде всего морского, но и регулировать его воздействие, с тем чтобы не нарушалась естественная структура нерестовых стад.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М., «Наука», 1969, 291 с.

Бирман И. Б. О проблеме биологической продуктивности водоемов и ее значении при разработке биологических оснований рыбного хозяйства. — «Зоологический журнал», 1951, т. 30, вып. 6, с. 493—495.

Бирман И. Б. О воздействии дрейфтерного промысла лососей в открытом море на качественную структуру стада. — «Рыбное хозяйство», 1963, № 6, с. 7—16.

Бирман И. Б. Закономерности распределения тихоокеанских лососей в море и влияние факторов среды на их численность. — В сб.: Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М., 1964, с. 17—35.

Бирман И. Б., Леванидов В. Я. Закономерности динамики стада и пути усиления воспроизводства проходных лососей Амура. — «Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства», 1953, вып. 1, с. 61—76.

Волобуев В. В., Никулин О. А. Материалы к биологии анадырской кеты. — «Известия ТИНРО», 1970, т. 71, с. 219—229.

Грачев Л. Е. Изменение количества овоцитов у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) во время морского периода жизни. — «Вопросы ихтиологии», 1971, т. 11, вып. 4 (69), с. 686—696.

Двинин П. А. Лососи Южного Сахалина. — «Известия ТИНРО», 1952, т. 37, с. 69—108.

Иванков В. Н. Влияние морского дрейфтерного промысла на структуру нерестовых стад горбуши. — «Известия ТИНРО», 1968, т. 65, с. 263—265.

Иванков В. Н., Андреев В. Л. Плодовитость тихоокеанских лососей (р. *Oncorhynchus*) — «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 1 (54), с. 80—89.

Ивлев В. С. Методы оценки популяционной плодовитости рыб. — «Труды Латвийского отделения ВНИРО», 1955, вып. 1, с. 37—41.

Иоганзен Б. Г. К изучению плодовитости рыб. — «Труды Томского государственного университета», 1955, т. 131а, с. 15—35.

Кузнецов И. И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей. — «Известия ТОНС», 1928, т. 2, вып. 3, с. 196.

Куликова Н. И. Локальные стада кеты Советского Дальнего Востока. Автореферат кандидатской диссертации, Владивосток, 1970, с. 25.

Крогиус Ф. В., Крохин Е. М., Меншуткин В. В. Сообщество пелагических рыб оз. Дальнего. Л., «Наука», 1969. 85 с.

Крыхтин М. Л., Смирнов А. Г. О взаимосвязи численности и качественных показателей нерестовых стад амурских лососей. — «Вопросы ихтиологии», 1962, т. 2, вып. 1 (22), с. 29—42.

Лапин Ю. Е., Юровицкий Ю. Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости у рыб. — «Журнал общей биологии», 1959, т. 20, вып. 6, с. 439—446.

Леванидов В. Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура. — «Известия ТИНРО», 1969, т. 67, с. 3—38.

Макеева А. П., Никольский Г. В. Половая структура нерестовой популяции рыб, ее приспособительное значение и способы регуляции. — В кн.: Теоретические основы рыболовства», М., 1965, с. 53—72.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., «Наука», 1965, 379 с.

Никольский Г. В., Белянина Т. Н. Об особенностях динамики стад некоторых форм атлантической сельди. — «Журнал общей биологии», 1959, т. 20, вып. 3, с. 116—173.

Персов Г. М. «Потенциальная» и «конечная» плодовитость у рыб на примере горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.), акклиматизируемой в бассейне Белого и Баренцева морей. — «Вопросы ихтиологии», 1963, т. 3, вып. 3 (28), с. 490—496.

Пробатова А. И., Фридлянд И. Г. Некоторые закономерности изменения плодовитости у тихоокеанской сайры. — «Ученые записки Ростовского-на-Дону государственного университета», 1957, т. 28, вып. 5, с. 4—9.

Северцев С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941, 253 с.

Семко Р. С. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование. — «Известия ТИНРО», 1954, т. 41, с. 3—109.

Тимофеев-Ресовский Е. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969, 407 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., «Наука», 1968, 410 с.

ON FECUNDITY OF POPULATIONS OF CHUM SALMON OFF THE NORTH COAST OF THE SEA OF OKHOISK

V. K. Klókov

SUMMARY

Long-term observations on the absolute fecundity of chum salmon from three populations occurring off the north coast of the Sea of Okhotsk have shown that the sharp decline observed in the number of spawners in all spawning stocks is followed with leaping changes in all indices investigated: an increase in the size and weight of females, earlier maturation of fish and decrease in the number of females. Although the individual absolute fecundity in all populations increases the reproductive ability determined through the index of population fecundity has lowered. The main cause of the phenomena is believed to be a high intensity of marine fisheries which use selective drift nets.