



Ромасенко
Лариса Валериевна

**ВОСПРОИЗВОДСТВО И СТРУКТУРА СТАД
ГОРБУШИ И КЕТЫ НА КУНАШИРЕ
(ЮЖНЫЕ КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)**

03.02.06 – иктиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва, 2018 г.

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ СахНИРО).

Научный руководитель:
Каев Александр Михайлович,
доктор биологических наук, главный научный сотрудник
ФГБНУ «Сахалинский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ СахНИРО), г.
Южно-Сахалинск

Официальные оппоненты:
Строганов Андрей Николаевич,
доктор биологических наук, доцент, ведущий научный со-
трудник лаборатории онтогенеза рыб кафедры ихтиологии
биологического факультета ФГБОУ ВО "Московский госу-
дарственный университет имени М.В. Ломоносова" ФГБОУ
ВО "МГУ имени М.В. Ломоносова")

Темных Ольга Сергеевна,
доктор биологических наук, главный научный сотрудник
ФГБНУ "Тихоокеанский научно-исследовательский рыбо-
хозяйственный центр" ("ТИНРО-Центр"), г. Владивосток

Ведущая организация:
Федеральное государственное бюджетное учреждение
науки «Национальный научный центр морской биологии»
Дальневосточного отделения РАН (НИЦМБ ДВО РАН), г.
Владивосток

Защита диссертации состоится 19 октября 2018 г. в 11⁰⁰ на заседании дис-
сертационного совета Д 307.004.01 при ФГБНУ «Всероссийский научно-
исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ
«ВНИРО») по адресу: 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, дом 17.
Телефон: +7(499) 264-91-76, электронный адрес: sedova@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБНУ «ВНИРО»
- http://www.vniro.ru/files/disser/2018/Romashenko_disser.pdf

Автореферат разослан «16» 09 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета, *Stegod* Марина Александровна Седова
кандидат биологических наук

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Биология и воспроизводство горбуши и кеты на о-ве Кунашир, имеющим давнюю историю их промысла, до начала 1990-х гг. были практически не изучены, так как все сведения основывались на редких эпизодических наблюдениях. Систематическое изучение начато с 1994 г. специалистами Сахалинрыбвода и СахНИРО с использованием единых методиче-ских подходов (Каев, Струков, 1999). Накопленная к настоящему времени про-мыслово-биологическая информация позволяет описать основные особенности воспроизводства горбуши и кеты на о-ве Кунашир. Данное обобщение матери-алов актуально ещё и по причине полного прекращения исследований с 2015 г.

Цель и задачи исследования. Цель исследования – определение основ-ных параметров динамики стада горбуши и кеты, воспроизводящихся на о-ве Кунашир. При этом предполагается решение следующих задач:

1. Выявить особенности нерестовой миграции и распределения горбуши и кеты на нерестилищах.
2. Оценить численность и исследовать биологические показатели рассматрива-емых видов рыб (возраст, пол, длина, масса все, абсолютная плодовитость).
3. Изучить покатную миграцию и динамику численности молоди лососей.
4. Определить выживаемость поколений в течение пресноводного и морского периодов жизни.
5. На основе полученных данных описать структуру стад горбуши и кеты на о-ве Кунашир.

Исходя из результатов решения исследовательских задач, на защиту вы-носятся следующие основные положения:

1. Динамика нерестовых подходов и биологических показателей горбуши обу-словлены миграцией в реки острова её ранней и поздней сезонных форм.
2. Различия биологических показателей кеты в речных и озерно-речных систе-мах острова связаны с нерестом её разных экологических форм – речной и озёрной.

Научная новизна. Впервые представлены многолетние систематизированные данные по численности и биологическим показателям горбуши и кеты о-ве Кунашир и их межгодовой динамике. Изучены особенности нерестового хода рыб и покатной миграции молоди этих видов. Рассчитаны коэффициенты ската и возврата горбуши и кеты для отдельных поколений. Показано, что особенность годовой динамики нерестового хода и биологических показателей горбуши и её распределения по нерестилищам обусловлены подходами разных сезонных форм. Впервые на многолетнем материале проведен сравнительный анализ речной и озёрной экологических форм кеты.

Степень достоверности. Достоверность и обоснованность представленных в работе научных положений и выводов определяются многолетним систематизированным сбором материалов, репрезентативностью выборок, статистической обработкой полученных данных, использованием общепринятых и рекомендованных методов ихтиологических исследований.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты имеют фундаментальное значение, расширяя представления об адаптивных способностях видов, направленных на более полное освоение среды обитания (функциональное сезонных форм у горбуши, речного и озёрного экотипов у кеты). Материалы диссертации с 2005 г. используются при разработке годовых и квартальных промысловых прогнозов возврата и рекомендованного вылова лососей на Кунашире, а также служат основой для оперативных рекомендаций по управлению лососевым промыслом Комиссией по регулированию добычи (вылова) анадромных видов рыб в Сахалинской области. Кроме того, по заказу областной администрации они использовались при разработке генеральной схемы развития лососеводства на территории области.

Личный вклад автора. При непосредственном участии автора в период с 1988 по 1995 гг. проведен сбор ихтиологического материала горбуши и кеты и их молоди из водоемов островов Итуруп и Кунашир, их камеральная обработка. С 1999 г. по 2013 г. автор осуществлял камеральную обработку и анализ со-

бранного материала из рек и побережья о-ва Кунашир. Анализ, теоретическое обобщение полученных данных, подготовка публикаций, формулирование положений и выводов выполнены при непосредственном участии соискателя.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на всероссийской конференции «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в мировом океане» (Москва, 2001), «Чтениях памяти Владимира Яковлевича Леванидова» (Владивосток, 2003), совместном (NPAFC-PICES) симпозиуме «Состояние тихоокеанских лососей и их роль в морских экосистемах Северной Пацифики» (Республика Корея, Jeju Island, 2005), международной научной конференции «Динамика численности тихоокеанских лососей и прогнозирование их подходов» (Южно-Сахалинск, 2007), а также в виде 27 годовых научных отчетов СахНИРО в 1991–1992, 1995–1997, 2000–2014, 2016 гг. Содержание диссертации полностью опубликовано (монография).

Объём и структура работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Текст изложен на 147 страницах, включает 20 таблиц и 36 рисунков. Список литературы состоит из 208 источников.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность главному научному сотруднику СахНИРО и научному руководителю д.б.н. А.М. Каеву. Автор также благодарен старшему инженеру лаборатории лососевых рыб СахНИРО Д.В. Авдееву и сотрудникам Южно-Курильской КНС Сахалинрыбвода за огромную помощь в сборе первичных материалов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материалы и методы

Материалы и методы, положенные в основу исследований, разделяются на два блока. Первый блок отражает ежегодный сбор и обработку материалов в ранге мониторинга, второй – решение специальных задач, возникавших в процессе изучения особенностей воспроизводства горбуши и кеты.

Мониторинг. В основу исследований положены натурные наблюдения, проведённые в 1990–2014 гг. в период нерестовой и покатной миграции горбуши и кеты в прибрежных и внутренних водах о. Кунашир.

Анализ промысловых уловов. Промысел ведётся в основном ставными неводами, т.е. пассивными орудиями лова, что позволяет использовать уловы для характеристики динамики подходов лососей к побережью. Различия в сроках подходов горбуши разных поколений оценивали по датам, на которые приходилась половина выловленных рыб. Биомасса лососей в уловах и их распределение по отдельным участкам побережья установлена при анализе промысловой статистики. Численность выловленных рыб определяли по данным статистики суточных уловов и массе особи (по биологическим анализам).

Численность производителей в реках определяли визуальным подсчётом рыб при пешем обходе рек. Регулярные наблюдения проводили в р. Илюшина (рис. 1), в котором площадь типичных нерестилищ горбуши составляет 21 тыс. м², кеты – 4 тыс. м². При определении численности лососей в период их массового нереста использован либо сплошной учёт в конце октября (кета), либо двукратный (первая половина сентября и начало октября) на отдельных стандартных участках нерестилищ (горбуша). В прочих реках из-за их труднодоступности наблюдения были эпизодическими (чаще всего в реках Филатова (3), Прозрачном (5), Валентины и Асин (12), Серебрянка (15) и в притоках озёр Серебряное (6) и Валентины (14), рис. 1). В случае существенной разницы данных по плотности скоплений рыб проводилась коррекция расчёта их общей численности во всех реках, выполняемого через среднюю плотность в р. Илюшина.

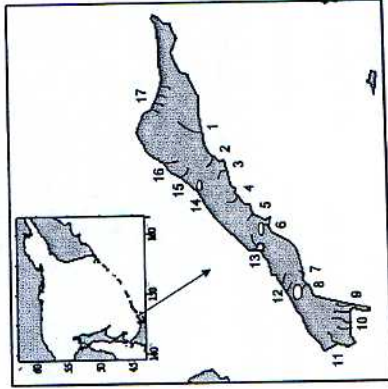


Рис. 1. Основные водоёмы нереста лососей на о. Кунашир, мониторинг проводится в р. Илюшина (4) и в р. Серноводка, протоке оз. Песчаное (8).

Биологические показатели. Пробы горбуши и кеты собирали закидным неводом и накидной сетью в р. Илюшина, а также в течение ночи вели тотальный облов кеты, заходящей в р. Серноводка, полностью перекрывая русло сетями. Начиная с 2003 г., сбор проб осуществлялся также из промышленных уловов ставного невода в бухте Перухина (13, см. рис. 1). Объём проб состоял обычно из 100 рыб (меньше, если не удавалось отловить их требуемое количество). Биологические анализы (длины AS и AD, масса тела, пол, стадия зрелости, масса гонад и плодовитость самок) выполнены по традиционным методам (Правдин, 1966). Если в тексте нет уточнений, то при использовании термина «плодовитость» имели в виду индивидуальную абсолютную плодовитость (АИП). Фрагменты ястыков для её определения брали у 25–30 самок горбуши из пробы и почти у всех самок кеты, за исключением рыб с гонадами на 5 стадии зрелости. Чешуя у рыб собрана в соответствии с рекомендациями NPAFC (McLellan, 1987). Всего обработано 119 проб (9535 рыб) горбуши (в т.ч. 30 проб или 2769 рыб из уловов ставного невода), а также кеты – 4168 рыб из р. Илюшина и 1494 рыб из р. Серноводка.

Биологические показатели для поколений горбуши рассчитывали путём «взвешивания» значений отдельных проб по динамике уловов (Каев, Romasenko, 2007). Для кеты – как среднее значение рыб в собранных пробах (Каев, Romasenko, 2003), необходимость такого подхода будет показана в 3-й главе. В р. Илюшина собирали обычно по 3 пробы кеты в течение октября (период массового хода), в р. Серноводка – одну пробу в середине октября.

Численность покатной молоди. Определение численности покатников по их уловам мальковой ловушкой в ночное время в р. Илюшина проводилось с конца апреля по начало июля методом выборочных обловов, адаптированного к небольшим рекам региона (Воловик, 1967). Полученные результаты экстраполировали на другие водоёмы через расчётное значение количества мальков, скатившихся в р. Илюшина от нереста одной самки, и суммарную численность рыб в реках острова.

Расчёты. По полученным данным рассчитаны коэффициенты ската (доля покатинок от суммарной плодovitости самок в реке), как показатель эффективности воспроизводства лососей в пресноводный период жизни, и возврата (доля вернувшихся взрослых рыб от численности покатинок), как показатель выживаемости рыб отдельных поколений в течение морского периода жизни.

Специальные задачи. В ряде случаев для анализа использовали коэффициент упитанности по Фульстону, обозначенный в таблицах как *K_{уФ}*, и относительную плодovitость самок, рассчитанную как частное от деления *АИП* на длину по Смитту. Особенности роста рыб некоторых поколений в раннем онтогенезе изучены по структуре чешуи, для чего измеряли межсклеритные расстояния в первой годовой зоне (*ПЗ*), включая годовое кольцо. Измерения проводили от центра чешуи по наибольшему радиусу. При необходимости осуществляли нормирование склеритограмм по среднему числу склеритов в *ПЗ*. Сопоставление склеритограмм проведено по первому годовому кольцу, что позволяет установить их специфические различия у рыб разных популяций из бассейна Охотского моря, связанные как со скоростью роста в локальных прибрежных районах, так и со сроками начала формирования чешуи (Каев, 1998). Изучение чешуи проводилось, в том числе, и на рыбах из других районов воспроизводства. Районы и объёмы таких сборов, а также некоторые специфические методические подходы для удобства восприятия указаны в соответствующих главах.

Глава 2. Характеристика района исследований

Район исследований характеризуется с точки зрения условий воспроизводства в его водах тихоокеанских лососей. Поэтому приводится широкий спектр данных от традиционно используемых физико-географических особенностей до развития инфраструктуры на о. Кунашир как отражающей уровень антропогенного воздействия.

2.1. Физико-географический очерк

Кунашир – это самый южный из островов Большой Курильской гряды. От соседнего Итурупа его отделяет пролив Екатерины. На западе за проливами Кунаширский и Измены видно гористое побережье о. Хоккайдо. В юго-

западном направлении за Южно-Курильским проливом располагается Малая Курильская гряда. Для Кунашира характерен горный рельеф из цепи вулканов. Берега острова имеют абразионный характер в различных стадиях развития.

2.2. Климат

Климат на Кунашире является типично морским. Для него характерен плавный без резких колебаний годовой ход температуры воздуха при сравнительно небольшой годовой амплитуде. Продолжительность довольно мягкой зимы, в которой нередки оттепели с туманами и дождями – с середины декабря по март. Весна, холодная и влажная, начинается в апреле и продолжается три месяца. Лето наступает в конце июня и продолжается до трёх месяцев. Большая влажность воздуха способствует образованию частых и продолжительных туманов. Атмосферные осадки чаще всего случаются в результате циклонической деятельности. Наибольшее их количество выпадает при прохождении тайфунов, скорость ветра при которых может достигать 60 м/с.

2.3. Прибрежные морские воды

Взаимодействие целого ряда разнородных водных масс способствует высокой продуктивности морских вод у южных Курильских островов. Наиболее высокая первичная продукция характерна с охотоморской стороны для вод в районе проливов Фриза и Буссоля, с тихоокеанской стороны – у проливов Екатерины и Буссоля (Налетова и др., 1997). Однако Кунашир единственный остров Большой Курильской гряды, у которого режим в прибрежье преимущественно определяется притоком тёплых вод течения Соя.

2.4. Внутренние воды о. Кунашир

Грунтовое питание в реках Курильских островов составляет в среднем около 50 % годового стока, в то время как для рек Сахалина эта величина колеблется от 20 до 30 % (Ресурсы..., 1973). На о. Кунашир протекают 518 рек в основном горного типа длиной от 4 до 18 км и глубиной от 0,5 до 1,0 м. Исключение представляют лишь некоторые реки в равнинных низинах острова, к примеру, Серноводка и Серебрянка (протоки озёр Песчаное и Серебряное). На

острове только два вулканических озера. В основном же озёра представляют собой расширенные устья рек, отделённые от моря протоками. Ихтиофауна внутренних водоёмов включает 26 представителей из 7 семейств. Из тихоокеанских лососей, кроме горбуши и кеты, представлены сима, нерка и кижуч (Иванков, 1968), однако эти виды крайне малочисленны.

2.5. Население и инфраструктура

Население на Кунашире составляет около 8 тыс. человек, из которых около 6,2 тыс. проживают в пос. Южно-Курильск. Остальная часть рассредоточена по 6 посёлкам. Хозяйственная деятельность связана в основном с добычей рыб и их переработкой, сосредоточенной в Южно-Курильске. Низкая плотность населения, небольшие объёмы сельского хозяйства и слабо развитая дорожная сеть позволили многим рекам сохраниться в первоначальном виде.

Глава 3. Биология и показатели воспроизводства горбуши и кеты на острове Кунашир

Промысловая статистика уловов лососей на Кунашире за годы наблюдения включает данные по вылову только двух видов – горбуши и кеты, которые рассматриваются в настоящей главе и в диссертации в целом.

3.1. Промысел и нерестовый ход

Промысел лососей на о. Кунашир с начала 1990-х гг. ведёт в основном ставными неводами (96–100% уловов). За 40-летний период уловы изменялись от почти полного отсутствия до 7,73 тыс. т у горбуши и до 3,24 тыс. т у кеты. Причём, эти изменения были отнюдь не хаотичными (рис. 2). Если у горбуши рост запаса с конца 1980-х гг. соответствовало такому же процессу в других районах региона, то у кеты резкий рост уловов в начале XXI в. был связан с перестройкой промысла.

Первые уловы горбуши фиксируются в 4-й или 5-й пятиневках июля, период наибольших уловов приходится на две последние декады августа и первую декаду сентября, подходы в промысловых количествах прекращаются

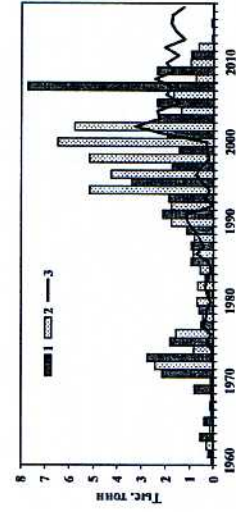


Рис. 2. Динамика вылова горбуши в нечётные (1) и чётные (2) годы и кеты (3) на о. Кунашир в 1960–2017 гг.

сентября наступает период её наибольших уловов. Одной из причин постепенного снижения добычи кеты в октябре является сокращение числа ставных неводов из-за опасения их потери при осенних штормах. По этой же причине её лов завершается в основном в конце 1-й декады ноября.

Список основных нерестовых водоёмов включает около 30 рек и 7 озерно-речных систем (266 тыс. м² нерестилищ горбуши и 51 тыс. м² – кеты; Каев, Струков, 1999). Рунный ход горбуши приходится на сентябрь. Характеризуя распределение горбуши по рекам, следует отметить совпадение расположения основных центров её размножения с районами интенсивного промысла. В отличие от горбуши, появление кеты в уловах ставных неводов (середина августа) не означает, что наступает время её нерестового хода. Первые стайки производителей фиксируются в реках во второй половине сентября. На Кунашире кета

расселена практически повсеместно, чему способствует глубокая циркуляция подземных вод и их интенсивный выход в ложе рек и озёр. Отличительной особенностью Кунашира является отсутствие сравнительно крупных, как на Итуруле, водотоков. В то же время на острове насчитывается много озерно-речных систем. В итоге доля «озёрной» формы кеты составляет около половины в воспроизводстве этого вида на острове (Каев, Ромасенко, 2003). При организации изучения кеты исходили из вероятного существования, как на Итуруле, двух её экотипов, озёрного и речного (Иванков, 1984; Каев, Ардавичус, Ромасенко, 1996), поэтому биологические показатели рыб изучали в реках Илюшина и

во второй половине сентября, в некоторые годы – в начале октября. Кета по-прежнему является в неводах в начале августа. Существенный рост её уловов наблюдается только в третьей декаде этого месяца, в результате чего уже в первой декаде сентября наступает период её наибольших уловов.

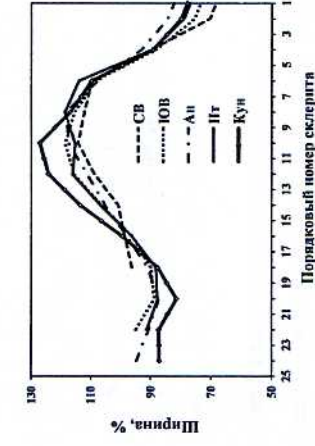
Серноводка (протока озера). Ручной ход в большинстве рек острова приходится на вторую половину октября – начало ноября. К середине ноября интенсивность захода рыб в реки резко ослабевает. Большинство рыб заходит в реки с развитыми брачными изменениями и с гонадами на IV, IV-V и даже V стадиях зрелости. Но если нерест происходит в озерно-речных системах, то рыбы мигрируют в них из моря с менее зрелыми гонадами и с меньшим размером икринок (Каев, Romasenko, 2003a). Массовый нерест протекает с середины октября по середину ноября. У кеты не отмечается соответствия районов интенсивного промысла с основными районами её нереста.

3.2. Биологические показатели

Одной из сторон единства со средой обитания является функционирование биологической структуры популяции, состоящей из рыб разного пола, размера, возраста, и формирование её воспроизводительной способности (Монастырский, 1949). Наиболее важными её свойствами являются плодовитость, рост и темп полового созревания.

Горбуша. Стада горбуши состоят из генеративно изолированных линий нечётных и чётных лет (нерест в возрасте 1+). Поэтому особое внимание обращено на изменения сроков подхода рыб к Кунаширу, так как такой процесс в определённой мере отражает изменения в темпе полового созревания. Длина рыб за годы наблюдений изменялась от 46,8 до 52,4 см (в среднем 50,4 см), масса – от 1202 до 1737 (в среднем 1579 г), плодовитость – от 1331 до 1776 шт. (в среднем 1533 шт. икринок). В 1990-х гг. горбуша была крупнее и плодовитее в нечётные годы, в последующий период произошло значительное укрупнение рыб генеративной линии чётных лет (Каев и др., 2010). При рассмотрении многолетних изменений срока подходов рыб к острову и их биологических показателей обращено внимание на их сопряжённость с численностью самих рыб, что свидетельствовало, на первый взгляд, о действии факторов, связанных с плотностью, и отличало горбушу Кунашира от горбуши из соседних районов её воспроизводства (Каев, Romasenko, 2003, 2007; Romasenko, 2007). В настоящее время сопряжённость в изменениях этих признаков значительно ослабела.

По размерам тела горбуша Кунашира наиболее крупная в Сахалино-Курильском регионе, что обеспечивается, видимо, её продолжительным нагулом перед нерестом в богатых планктоном прикурильских морских водах. В то же время, судя по характеру склеритограмм (рис. 3), для горбуши Кунашира можно констатировать сравнительно замедленный рост в ранний морской период жизни (Каев, Romasenko, 2001).



Кета. Кета в р. Илюшина, вопреки представлениям о крупных размерах рыб этого вида на южных Курилах (Иванков, 1968; Каев, 1986), характеризовалась сравнительно небольшой длиной (от 61,8 до 67,7, в среднем 64,7 см) и массой тела (от 2486 до 3573, в среднем 3086 г). По численности доминировали возрастные группы 3+ и 4+, доли групп 2+ и 5+ редко приближались к 10

Рис. 3. Склеритограммы III-IV стадий горбуши позднего хода в разных районах в 1997 г.: СВ – северо-восточный Сахалин, ЮВ – юго-восточный Сахалин, Ан – зал. Анива, Ит – о. Итуруп, Кун – о. Кунашир.

% . В 1990-е гг. отмечалось увеличение длины тела и плодовитости среди одновозрастных рыб, затем обозначилась смена тренда изменений этих показателей (рис. 4). В р. Серноводка кета при сходном возрастном составе была в среднем крупнее (66,2 см и 3445 г по массе) рыб речной формы. В то же время, во все годы наблюдений при сравнении рыб одинакового возраста самки озёрной формы, несмотря на более крупные размеры, были менее плодовиты (2047 против 2310 икринок у четырёхлеток, 2174 против 2450 у пятилеток).

Результаты анализа биологических показателей кеты Кунашира позволяют сделать два важных заключения. Во-первых, наметившаяся во второй половине 1990-х гг. (Каев, Romasenko, 2003) смену траектории многолетнего тренда изменения кеты можно считать состоявшейся реальностью, что противоречит

действуют экологические факторы, связанные с началом активного питания молоди в пресных водах, а у горбуши доминирующее влияние принадлежит, видимо, структуре нерестового стада.

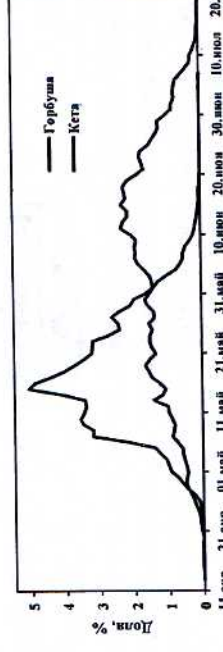


Рис. 5. Динамика покатной миграции молоди горбуши и кеты в р. Илюшина в среднем за 1991–1992, 1995–2014 гг.

3.4. Показатели воспроизводства

Горбуша. В реки острова за период наблюдений заходило от 32 до 2888, в среднем 1039 тыс. производителей. По наблюдениям в р. Илюшина, коэффициент ската составлял от 0,8 до 17,4, в среднем 9,8 %. В соответствии с этим, из рек скатывалось от 2,3 до 271,7, в среднем 84,8 млн мальков. В процессе возврата поколений в 1991–2013 гг. промыслом изымалось от 14 до 5011, в среднем 1778 тыс. рыб, что составляло (коэффициент промыслового изъятия) от 34,8 до 79,6 % (в среднем 61,3 %) от общей величины подходов рыб к остро-ву. Величина вылова тесно коррелировала с численностью рыб, заходящих в реки на нерест ($R = 0,92; p < 0,001$). Из этого можно полагать, что промысловый запас горбуши формируется в основном за счёт воспроизводства её местных популяций, что позволяет оценивать выживаемость отдельных поколений в те-чение морского периода жизни. Она составляла от 0,66 до 14,42, в среднем 3,99 %. Анализ изменений данных показателей указывает на тесную связь между численностью горбуши в реках Кунашира и последующим скатом молоди (рис. 8) и сравнительно слабою связь возврата с численностью покатников, что обу-словлено снижением выживаемости поколений с высокой численностью моло-ди, скатывающейся из рек (рис. 6).

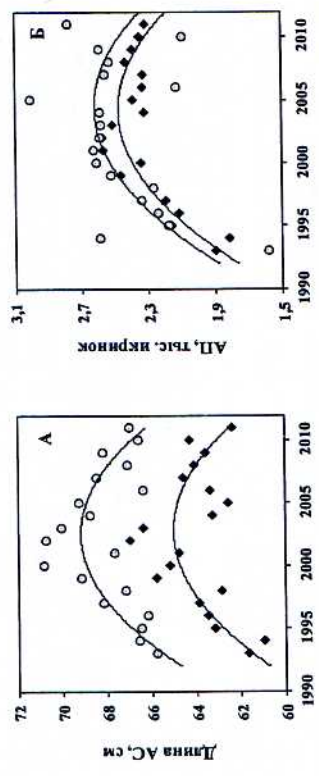


Рис. 4. Изменения длины тела (А) и плодовитости (Б) у четырехлеток (темные символы, сплошная линия) и пятилеток (светлые символы, пунктир) кеты в р. Илюшина в 1993–2012 гг.

мнению о переполнении экологической ниши лососей в северной части Тихого океана (Ishida et al., 1993; Гриценко и др., 2000, 2002; и др.). Второе заключение касается существования устойчивых различий у кеты, мигрирующей в речные и озерно-речные системы, что требует проведения специального анализа этого вопроса, представленного в отдельной главе.

3.3. Покатная миграция

Покатная миграция завершает пресноводный период жизни лососей. Мо-лодь в сравнительно сжатые сроки мигрирует по руслу рек в направлении устья, что дает возможность определения численности поколения и оценки эф-фективности его воспроизводства в течение пресноводного периода жизни. Сроки ската (рис. 5) свидетельствуют о его специфичности у разных видов (Ка-ев, Ромасенко, 2001а). У кеты он более длителен по сравнению с горбушей и протекает в виде двух, а иногда и трёх «волн», связанных с лунными фазами. Такая особенность у кеты обусловлена тем, что она интенсивнее питается и растёт в пресных водах, и у неё сильнее проявляются поведенческие реакции, типичные для поздних этапов развития молоди. У горбуши динамика ската мо-лоди соответствующих поколений повторяет динамику подхода родителей (Ка-ев, Ромасенко, 2002). То есть, формирование особенностей покатной миграции молоди горбуши и кеты происходит на разной основе: у кеты в большей мере

Глава 4. Структура стада горбуши в связи с особенностями её воспроизводства

В 1990-х гг. произошло смещение сроков основных уловов горбуши на более ранние даты, резко в нечётные и плавное в чётные годы (рис. 8). Возврат последних поколений, возможно, обозначает смену траектории этой тенденции.

Следствием таких изменений стали заметные различия в сезонной динамике уловов горбуши. Характер возникавших диспропорций в соотношении численности ранних и поздних мигрантов может свидетельствовать о темпоральной структурированности нерестового потока. Она связывается с наличием сезонных рас (Иванков, 1971, 1984; Ефанов, 1989) или популяций второго иерархического уровня (Триценко, 1981). Судя по структуре чешуи (Каев, Ромасенко, 2001) и динамике уловов, подход разных группировок горбуши к восточному Сахалину и южным Курилам ассоциируется с двумя её «волнами» при миграции через прикурильские воды океана, ранней и поздней (Каев, 2002).

Наши данные подтверждают мнение В.Н. Иванкова (1967) о преимущественном нересте ранних мигрантов на верхних нерестилищах, а поздних – на нижних. Об этом можно судить как по динамике их заполнения в течение нерестового хода, так и по тому, что в годы доминирования поздней формы плотность скоплений рыб была значительно выше на средних нерестилищах, а при доминировании ранней формы – несколько выше на верхних нерестилищах.

Выше упоминалось, что динамика покатной миграции молоди зависит от структуры нерестового стада. Дополнительным подтверждением этому является следующее наблюдение. Период массовой миграции молоди (между кумуля-

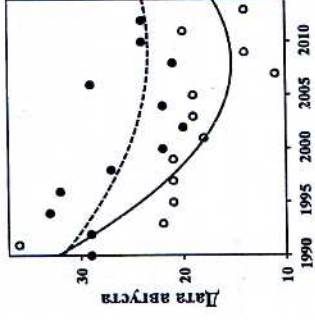


Рис. 8. Изменения даты достижения 50%-ой кумуляты вылова горбуши на о. Кунашир в нечётные (светлые символы, сплошная линия) и чётные (тёмные символы, пунктирная линия) 1991–2013 гг.

ми» при миграции через прикурильские воды океана, ранней и поздней (Каев, 2002).

Наше наблюдение следующее. Период массовой миграции молоди (между кумуля-

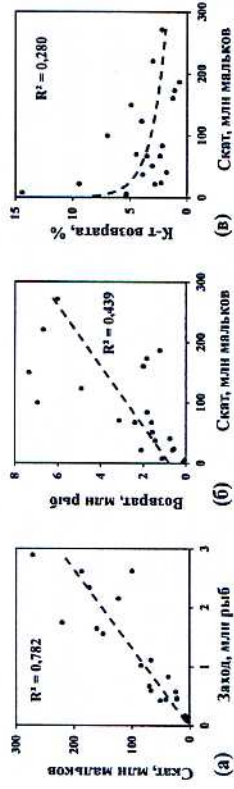


Рис. 6. Изменения численности покатной молоди в связи с численностью горбуши в реках Кунашира (а), а также возврата (б) и выживаемости рыб в морских водах (в) в связи с численностью покатной молоди соответствующих поколений

Кета. Несоответствие межгодовой динамики уловов и заходов рыб в реки (статистически незначимая, но всё же отрицательная корреляция: $R = -0,30$; $p > 0,05$; $n = 23$), указывает на значительную долю в уловах «транзитной» кеты, мигрирующей в другие районы. В дополнение к этому, отсутствуют достоверные данные по численности заходов рыб в озёра. Поэтому расчёт вероятного возврата поколений кеты проводится только для рыб, нерестящихся в р. Илюшина. В основу расчёта закладывается по аналогии с горбушей, 60%-е промысловое изъятие. В соответствии с этим, в р. Илюшина заходило от 0,8 до 26,4, в среднем 5,3 тыс. производителей, от нереста которых скатывалось от 112 до 4155, в среднем 1574 тыс. мальков. При этом значения коэффициента ската изменялись в пределах от 6,7 до 80,5 %, составив в среднем 31,9 %.

Основная масса рыб созревала в возрасте 3+ (четырёхлетки) (от 49,4 до 82,6 %) на втором месте по численности были пятiletки (от 8,9 до 43,4 %). Доли возраста 2+ и 5+ невелики (рис. 7). Суммарный возврат по поколениям составлял от 1,5 до 17,3 тыс. рыб, в соответствии с чем, выживаемость за морской период жизни изменялась от 0,19 до 0,84 % (в среднем 0,49 %).

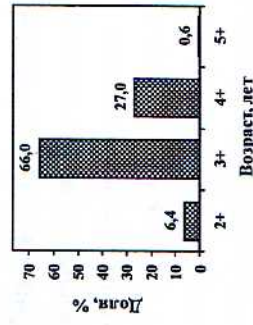


Рис. 7. Соотношение возрастных групп в возвратах поколений кеты в р. Илюшина, в среднем за годы наблюдений

тами 10 и 90 %) был сравнительно коротким, около 3 недель в сравнении 1,5-месячной продолжительностью ската. И если в межгодовой изменчивости сроков наступления ската нет каких-либо выраженных тенденций, то продолжительность массового ската молоди, начиная с середины 1990-х гг., имела хорошо выраженную тенденцию к сокращению (рис. 9). Если рассматривать сокращение продолжительности ската основной массы молоди как следствия увеличения доли покатников доли одной из сезонных форм, то динамика этого показателя вполне согласуется ($R = 0,48; p < 0,05; n = 20$) со сроками достижения 50% зрелости рыб-родителей (см. рис. 6). В данном случае нельзя ожидать более тесной связи, так как смешения сроков вылова рыб могут отражать не только изменения в нерестовом потоке соотношения разных сезонных форм горбуши, но и непосредственные межгодовые изменения сроков её миграции.

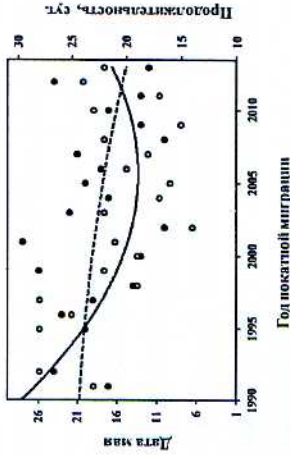


Рис. 9. Изменения даты наступления середины (тёмные символы, пунктирная линия) и продолжительности периода массового ската (светлые символы, сплошная линия) молоди горбуши в р. Илюшина в 1991–1992, 1995–2013 гг.

Рыбы второй половинки хода обычно крупнее. Причём длина увеличивается скачкообразно, что указывает на подход новой группировки. Даты такого увеличения длины тела определяются соотношением численности рыб разных форм. Если в подходах доминирует поздняя форма, то её появление по размерному составу рыб в пробах фиксируется раньше, если ранняя форма, то позже, что является отражением значительного перекрытия сроков миграции этих форм. Ещё одной особенностью размерного состава горбуши на Кунашире при смене в подходах ранней формы на позднюю является скачкообразное укрупнение только длины самцов, в то время как длина самок меняется мало (Ромасенко, 2012). В этом отношении горбуша Кунашира близка к горбуше Итурупа,

в то время как у этого вида на восточном Сахалине при смене сезонных форм заметно увеличивается длина рыб обоих полов (Каев, 2012).

Численность ранней формы горбуши в среднем за 20 лет наблюдений на Кунашире была равной 1685 (от 78 до 6408 в разные годы) тыс. рыб, поздней – 1279 (450 – 3959) тыс. рыб (рис. 10). В разные годы её доля в возвратах составляла от 23,3 до 87,2 %, в среднем 53,6 %. Ранняя форма доминировала в подходах обычно в нечётные годы (66,8 %, от 40,7 до 87,2 %), а поздняя форма – в чётные годы (59,7 %, от 37,7 до 76,7 %).

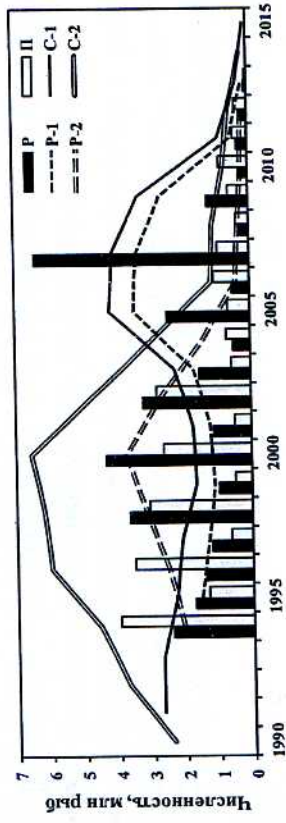


Рис. 10. Количественное соотношение ранней (P) и поздней (Ф) формы горбуши в возвратах горбуши на о-в Кунашир в 1994–2013 гг.: линии – скользящие средние, рассчитанные по трём смежным значениям; P-1 и P-2 – численность ранней формы, С-1 и С-2 – суммарная численность обеих форм в нечётные (1) и чётные (2) годы, соответственно.

Горбуше Кунашира свойственны некоторые особенности в динамике стада, отличающие её от горбуши на соседнем Итурупе. Прежде всего, они выражены в величине заходов производителей в реки. Межгодовая изменчивость этого показателя на Кунашире ($CV=85,5\%$; $90,3$ – кратность между экстремальными значениями) была несравненно выше, чем на Итурупе ($CV = 24,3\%$; $3,9$ – кратность). Именно это обстоятельство определяет сравнительно тесную связь между численностью горбуши в реках Кунашира и последующим скачком молоди, что несвойственно для малых рек как на Итурупе, так и в других районах её воспроизводства (Каев et al., 2007). В то же время, характер связи между численностью покатников из рек Кунашира и последующим возвратом рыб свиде-

тельствует о действии плотностных факторов, что не отмечается для горбуши Итурупа. При этом и уровень выживаемости в морских водах у горбуши Кунашира ниже и более изменчив ($M = 3,99\%$; $SU = 80,8\%$), чем у горбуши Итурупа для поколений тех же годов рождения ($M = 5,77\%$; $SU = 38,8\%$).

Повышение смертности в поколениях с высокой численностью молоди происходит, видимо, в ранний морской период жизни. Вследствие особенности течений, у Итурупа формируются благоприятные условия для нагула молоди лососей. Напротив, для кеты и горбуши Кунашира, находящегося под влиянием течения Соя, характерен сравнительно медленный темп роста в прибрежных водах, тестируемый по чешуе. Предполагаемый высокий уровень элиминации в течение раннего морского периода жизни вследствие действия факторов, связанных с плотностью, и частое появление малоурожайных поколений, при нересте которых отмечается неполное освоение нерестилищ, являются, видимо, отражением неблагоприятных условий обитания горбуши вблизи южной границы нерестовой части её ареала (Ромасенко, 2007, 2012).

Глава 5. Структура стада кеты в связи с особенностями её воспроизводства

Глубокая циркуляция подземных вод на Курильских островах обусловила возможность нереста кеты в ложе озёр и появление уникальной озёрной формы (Иванков, 1984). При заходе в протоки озёр кета отличается меньшей зрелостью гонад и слабым развитием брачных изменений. Эти рыбы высокотелые и по этой причине их масса тела больше, чем у одноразмерных речных рыб. Результаты исследования ДНК-маркёров кеты на Итурупе подтвердили предположение о репродуктивной изоляции этих форм (Каев и др., 2008). Тем не менее, изученность озёрной кеты оставалась слабой из-за фрагментарности сборов. Многолетний мониторинг на Кунашире позволил обобщить данные по морфологическим показателям речной и озёрной кеты на южных Курильских островах с привлечением всех доступных материалов сравнительного изучения этих форм на Итурупе (рис. 11).

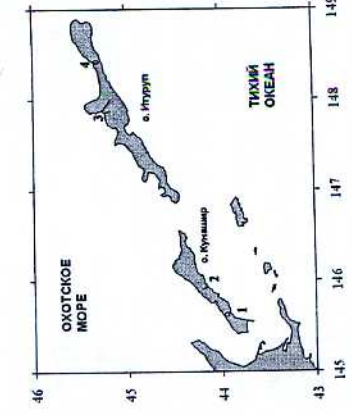


Рис. 11. Районы изучения речной и озёрной форм кеты на островах Кунашир и Итурупа: цифрами обозначены места впадения проток озёр Песчаное (1) и Сопочное (4) и рек Илюшина (2), Рыбачкой и Курилки (3).

На Кунашире озёрные рыбы в среднем за годы наблюдений были крупнее речных, однако различия между ними по длине тела в обеих возрастных группах статистически недостоверны. В то же время, для озёрных рыб характерны более высокие значения коэффициента упитанности ($3+ : F = 6,8, p < 0,05$; $4+ : F = 8,6, p < 0,01$). Самки озёрной кеты менее плодовиты ($3+ : F = 45,9, p < 0,001$; $4+ : F = 18,3, p < 0,01$). А так как они обычно крупнее, различия по относительной плодовитости между формами оказались в высшей степени достоверными ($3+ : F = 42,7, p < 0,001$; $4+ : F = 24,4, p < 0,001$).

На Итурупе озёрная форма кеты изучалась эпизодически. Тем не менее, несмотря на сравнительно короткий ряд наблюдений, получены сходные результаты: озёрная кета в среднем была крупнее и упитаннее и характеризовалась меньшими значениями абсолютной и относительной плодовитости. При сопоставлении биологических показателей для одних и тех же лет наблюдений на разных островах установлено, что во всех случаях среди речной и озёрной формы рыбы на Итурупе были заметно крупнее. В то же время, по абсолютной плодовитости самок различия были неопределёнными, то плодovitее самки с одного острова, то с другого. Причём, судя по изменениям относительной плодовитости, такая неопределённость не связана с размерами тела самок.

При попарном сравнении склеритограмм ПГЗ роста чешуи речной и озёрной кеты (рис. 12) во всех случаях (сборы 2002, 2004 и 2006 гг.) выявлены однонаправленные расхождения в левой части кривых, что свидетельствует о неслучайном характере их появления. У кеты Итурупа межсклеритные расстоя-

ния в этой части склеритогрaмм были шире у речной формы, а у кеты Кунашира, напротив, у озёрной формы. Несмотря на небольшое расхождение в левой части склеритогрaмм речной и озёрной форм, различия между средними значениями соответствующих распределений (по номеру склерита) были достоверными даже у кеты Кунашира. На этом фоне достоверность различий в этой части склеритогрaмм у кеты разных островов очевидна.

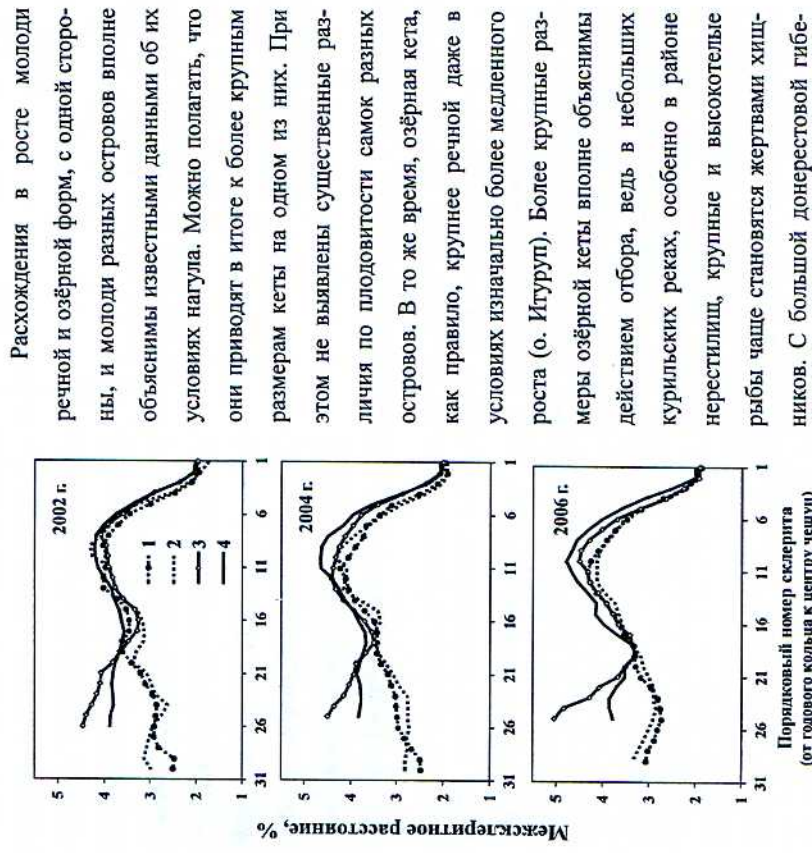


Рис. 12. Склеритогрaммы первой годовой зоны роста чешуи кеты островов Кунашир (1 и 2) и Итуруп (3 и 4), пойманной в 2002, 2004, 2006 гг.: 1 и 3 – речная кета, 2 и 4 – озёрная кета.

21

отличие от рек, протоки озёр либо короткие (Сопочное), либо глубокие – более 1 м (Песчаное), что резко снижает риск гибели рыб до нереста. Разница в уровне элиминации молоди разных форм в озёрах, реках и на морском мелководье, по-видимому, не является столь значимой. Даже при существенной разнице в условиях нагула молоди в прибрежье Итурупа и Кунашира различия между кетой этих островов значительно проявляются по темпу роста рыб, но не по абсолютной и относительной плодовитости самок.

Полученные результаты свидетельствуют об устойчивых по годам различиях по некоторым биологическим показателям кеты южных Курильских островов, обусловленных спецификой условий воспроизводства, с одной стороны, в водах разных островов (Итуруп и Кунашир), а с другой – в реках и озёрах каждого из островов. При этом расхождения между кетой разных островов сводятся к межпопуляционной изменчивости роста рыб, которая формируется в основном под действием экологических факторов. Прежде всего, это различия по темпу роста и числу склеритов в ПЗЗ роста чешуи, связанные с особенностями обитания в районах, фоновые характеристики которых определяются действием разных течений. Неодинаковый темп роста в связи с условиями нагула молоди характерен и для разных форм кеты в пределах каждого острова. Однако расхождения между кетой речной и озёрной экотипов в большей мере определяются действием «неэкологических» факторов (термин по: Дгебуадзе, 2001). Прежде всего, это отбор по размерам тела (включая высоту тела) и продуцирование неодинакового числа икринок самками как отражение разного уровня элиминации в процессе воспроизводства этих форм (Каев, Ромасенко, 2010).

Основные выводы

1. В 1991–1992, 1995–2014 гг. коэффициент ската горбуши из рек о. Кунашир составлял от 0,8 до 17,4, в среднем 9,8 %, последующая выживаемость поколений в течение морского периода жизни – от 0,66 до 14,42, в среднем 3,99 %.

Урожай покатной молоди горбуши тесно связан с численностью родителей ($R = 0,88$; $p < 0,001$; $n = 22$), при этом связь эффективности нереста от фактора плотности сравнительно слабая ($R = 0,44$; $p < 0,05$; $n = 22$). Связь последнего возврата рыб с численностью покатной молоди выражена не так чётко ($R = 0,66$; $p < 0,001$; $n = 21$), что связано с уменьшением выживаемости поколений с высокой численностью покатников ($R = -0,44$; $p < 0,05$; $n = 21$).

Различия в сезонной динамике уловов горбуши, как между разными генеративными линиями, так и по каждой из них в разные периоды, а также изменения в течение нерестового хода биологических показателей рыб связаны с миграцией в реки рыб ранней и поздней сезонных форм.

В 1991–1992, 1995–2014 гг. коэффициент ската кеты в р. Илошина составлял от 6,7 до 80,5, в среднем 31,9 %, последующая выживаемость поколений в течение морского периода жизни – от 0,19 до 0,84, в среднем 0,49 %.

На о. Кунашир воспроизводятся разные экологические формы кеты, речная и озёрная, различающиеся по особенностям нерестового хода и биологическим показателям рыб. Различия между кетой речного и озёрного экотипов в большей мере определяются действием «неэкологических» факторов, а именно: отбор по размерам тела, включая его высоту, и продуцирование неравномерного числа икринок самками как отражение разного уровня элиминации в процессе воспроизводства этих экотипов.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

Каев, А.М. Дифференциация пространственно-временных группировок горбуши Сахалино-Курильского региона на основании изучения склеритограмм / А.М. Каев, Л.В. Ромасенко // *Вопр. рыболовства*. – 2001. – Т. 2, № 4. – С. 638–652.

Каев, А.М. Покатная миграция и формирование изменчивости по длине тела у молоди горбуши и кеты / А.М. Каев, Л.В. Ромасенко // *Изв. ТИРО*. – 2002. – Т. 130. – С. 819–828.

3. Каев, А.М. Морфобиологические особенности речной и озёрной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах / А.М. Каев, Л.В. Ромасенко // *Вопр. ихтиологии*. – 2010. – Т. 50, № 3. – С. 318–327.

4. Ромасенко, Л.В. Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) острова Кунашир / Л.В. Ромасенко // *Изв. ТИРО*. – 2012. – Т. 168. – С. 42–58.

Монографии:

- Рыбы Курильских островов: коллективная монография (под ред. О.Ф. Гриценко). – М.: Изд-во ВНИРО, 2012. – 384 с.
 - Промысел биоресурсов в водах Курильской гряды: современная структура, динамика и основные элементы: коллективная монография (под редакцией А.В. Буслова). – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2013. – 264 с.
 - Каев, А.М. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел): монография / А.М. Каев, Л.В. Ромасенко (рецензенты: В.Н. Иванков, д.б.н., О.С. Темных, д.б.н.). – Южно-Сахалинск: СахГУ, 2017. – 124 с.
- Публикации в иных изданиях:
- Каев, А.М. Внутривидовая изменчивость кеты *Oncorhynchus keta* острова Итуруп в связи с топографией нерестилищ / А.М. Каев, А.И. Ардавичу, Л.В. Ромасенко // *Рыбохозяйственные исследования в Сахалинском районе и сопредельных акваториях*. – Тр. СахНИРО. – 1996. – Т. 1. – С. 7–13.
 - Каев, А.М. Формирование изменчивости по длине тела у горбуши и кеты в раннем онтогенезе / А.М. Каев, Л.В. Ромасенко // *Вопр. рыболовства*. – Прилож. 1. – Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в мировом океане. – 2001. – С. 112–113.
 - Каев, А.М. Сравнительная характеристика кеты в речной и озёрно-речной системах острова Кунашир (Курильские острова) / А.М. Каев, Л.В. Ромасенко // *Чтения памяти В.Я. Леванидова*. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – Вып. 2. – С. 478–483.

11. Каев, А.М. Some results of studying chum salmon in Ilushin and Semnovodka rivers on the Kunashir Island (Kuril Islands) / Каев А.М., Romasenko L.V. // Док. NPAFC. – 2003. – № 670. – P. 1–14.
12. Каев, А.М. Some results of studying the Kunashir Island pink salmon (Kuril Islands) / Каев А.М., Romasenko L.V. // Док. NPAFC. – 2003. – № 671. – P. 1–16.
13. Каев, А.М. Особенности динамики стада горбуши в южных районах ее воспроизводства в Сахалинской области / А.М. Каев, А.А. Антонов Л.В. Ромасенко, В.А. Руднев, В. М. Чулахин // Бюлл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток: ТИПРО, 2006. – С. 196–202.
14. Каев, А.М. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Kunashir Island, a southernmost population in Asia / Каев А.М., Romasenko L.V. // Bull. NPAFC. – 2007. – № 4. – P. 319–326.
15. Ромасенко, Л.В. Некоторые вопросы динамики стада горбуши о. Кунашир / Л.В. Ромасенко // Бюлл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток: ТИПРО, 2007. – С. 252–255.
16. Каев, А.М. Результаты мониторинга подходов горбуши в основных районах ее промысла в Сахалинской области в 2010 г. / А.М. Каев, Д.В. Авдеев, А.А. Антонов, А.А. Живоглядов, А.В. Захаров, Ю.И. Игнатьев, Д.А. Качур, М.В. Ковгун, Х.Ю. Ким, А.А. Койнов, О.В. Кораблина, В.С. Огородников, И.Е. Онщенко, Л.В. Ромасенко, В.А. Руднев // Бюлл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток: ТИПРО, 2010. – С. 30–35.

Подписано к печати:

22.08.2018

Формат: 60×84¹/₁₆

Объем: 1,5 п. л.

ФГБНУ «ВНИРО»

Копировально-множительное бюро

107140, г. Москва,

ул. В.Красносельская, 17

Заказ № 754

Тираж: 100