

## ИЗУЧЕНИЕ ТЕМПА ЛИНЕЙНОГО РОСТА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) ПО ЧЕШУЕ

© 2023 г. А. М. Каев<sup>1</sup>, \*, Л. В. Ромасенко<sup>1</sup>, Д. А. Каев<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

<sup>2</sup>Дальневосточный федеральный университет – ДВФУ, Владивосток, Россия

\*E-mail: kaev@outlook.com

Поступила в редакцию 03.03.2022 г.

После доработки 12.04.2022 г.

Принята к публикации 13.04.2022 г.

Представлены результаты ретроспективного изучения линейного роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по промерам чешуи рыб, вернувшихся для нереста на юго-восточное побережье о-ва Сахалин в 2005–2020 гг. Характеристики роста (прирост длины за время формирования одного склерита, вариабельность и асимметричность размерного состава по мере роста) сопоставлены с выживаемостью соответствующих поколений. Сопряжённость в изменениях показателей роста рыб с выживаемостью соответствующих поколений наблюдается только в течение раннего морского периода жизни. Установлено, что изменения в расчисленном размерном составе у выживших рыб в какой-то мере аналогичны таковым, которые прослеживаются у поколений в процессе становления их численности. Такой феномен увеличивает долю неопределённости в оценках размерно-селективной смертности при сопоставлении расчисленных по чешуе длин сеголеток с фактически наблюдаемыми.

**Ключевые слова:** горбуша, чешуя, межсклеритные расстояния, темп роста, размерный состав, выживаемость поколений.

**DOI:** 10.31857/S004287522301006X, **EDN:** CZBIPY

В рыбопромысловых исследованиях издавна считалось, что изучение роста рыб способствует предвидению изменений их численности в популяциях (Дементьева, 1976). В настоящее время возрос интерес к изучению роста тихоокеанских лососей вследствие появления гипотезы “критического размера и периода”, в соответствии с которой достижение определенного размера в течение летнего нагула обеспечивает лучшие шансы на выживание во время зимовки (Beamish, Mahnken, 2001; Howard et al., 2016; Neville, Beamish, 2018). Стали широко обсуждаться оценки размерно-селективной смертности на основе натурных наблюдений размеров сеголеток и их длины, рассчитанной по измерениям чешуи выживших рыб (Beamish et al., 2004; Yasumiishi et al., 2016; Veacham et al., 2017, 2018; Farley et al., 2018). При этом показано, что изучение роста лососей по регистрирующим структурам даёт вполне адекватные результаты вследствие согласованности между изменениями длины тела и радиуса чешуи или диаметра отоли-та, причём более точные оценки получаются при использовании межсклеритных расстояний чешуи, а не суточных приростов отоли-тов (Courtney et al., 2000; Walker, Sutton, 2016). Вопросы, связанные с пониманием процесса формирования чис-

ленности тихоокеанских лососей, весьма актуальны для горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, учитывая большую изменчивость не только величины её уловов, но и межсклеритных расстояний, характеризующих рост рыб разных поколений (Каев и др., 2022).

Результаты предварительного исследования показали, что выживаемость поколений в морской период жизни в большой мере может быть обусловлена ростом рыб только в течение нагула молоди у побережья (Каев, 2021). Однако эти данные получены с использованием ряда допущений при расчёте темпов роста, вследствие чего для снижения риска появления неверных результатов анализ был проведён на основе изучения только самок. Учитывая характер полученных результатов, свидетельствующих о возможных ошибках оценок размерно-селективной смертности у лососей, наше исследование проведено уже на более высоком уровне, позволяющем исключить принятые ранее допуски при расчётах темпа роста. Цель данного исследования – установить особенности линейного роста горбуши у поколений с высокой и низкой выживаемостью рыб в течение морского периода жизни.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

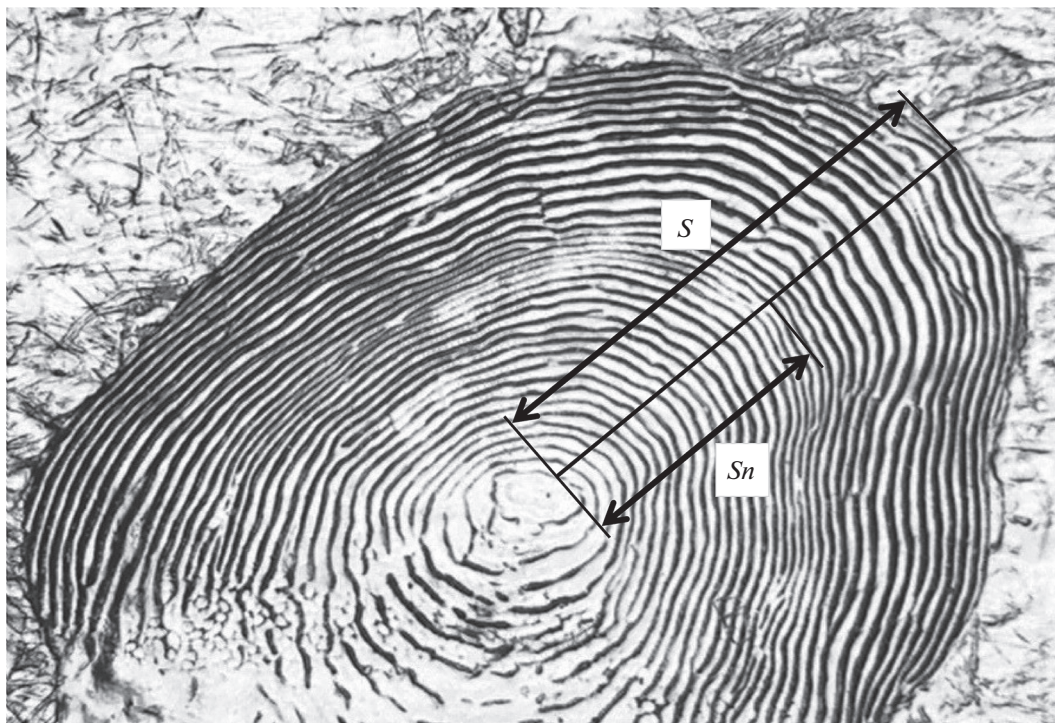
Объектом исследования послужила горбуша юго-восточного побережья о-ва Сахалин. Для оценки выживаемости поколений в течение морского периода жизни использовали процентное отношение численности взрослых рыб в возвратах к численности молоди, скатившейся с нерестилищ рек и выпущенной с лососёвых рыбоводных заводов (коэффициент возврата – КВ). Возврат каждого поколения представлен рыбами, выловленными при промысле, и особями, зашедшими в реки для нереста. Количество выловленных рыб определяли по биомассе уловов (промысловая статистика Сахалино-Курильского территориального управления Росрыболовства – СКТУ) и средней массе особей (результаты биологических анализов). Количественный учёт производителей на нерестилищах вели в основном сотрудники Сахалинского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов (далее – Сахрыбвод) методом визуального подсчёта рыб при пешеходных обходах ряда рек (Шевляков и др., 2013). Количественный учёт покатной молоди осуществляли сотрудники Сахрыбвода и СахНИРО ежегодно в двух-трёх подконтрольных реках на побережье методом выборочных обловов (Воловик, 1967). Расчёт численности производителей в реках побережья проведён по средневзвешенной плотности их скоплений на обследованных нерестилищах, дикой молоди – по так называемому индексу ската, отражающему отношение числа покатников, учтённых в подконтрольных реках, к установленному ранее числу производителей, зашедших в эти водоёмы (Каев, Irvine, 2016). Данные по выпускам заводской молоди соответствуют статистике СКТУ.

Образцы чешуи собраны в 2005–2020 гг. по стандартной методике (McLellan, 1987) у рыб, пойманных закидными неводами или сетями в нижней части рек и ставными неводами в прилегающем морском побережье в ходе ежегодного мониторинга биологических показателей горбуши, проводимого на локальном участке побережья (Каев и др., 2022). Всего изучено 2946 образцов чешуи из 44 проб (ежегодно от 2 до 6, в среднем 2.75 пробы). Особенности изучения чешуи (измерения межсклеритных расстояний, первичная обработка полученных данных и их соответствие нормальному распределению, нормирование по числу склеритов) представлены ранее (Каев, 2015а; Каев и др., 2022). Расчёт абсолютных приростов проведён традиционно по формуле, отражающей пропорции между измеренными расстояниями на чешуе и соответствующими значениями длины тела с введением очевидной поправки, учитывающей длину тела мальков при закладке чешуи (Ли, 1926). Одна из попыток совершенствования таких расчётов связана с введением в формулу ещё одного

уточнения – размера чешуйной пластинки в начале её формирования при соответствующей длине мальков (Morita et al., 2005). На наш взгляд, это не приводит к существенному уточнению результата, учитывая ничтожно малый размер данной пластинки по отношению к радиусу чешуи у взрослых рыб. К тому же оно мало значимо ещё и по той причине, что измерения чешуи мальков и выживших взрослых рыб осуществляются у разных особей.

При отсутствии фактических наблюдений длина тела рыб в момент формирования чешуи может быть рассчитана по уравнению регрессии между установленными ранее изменениями длины мальков и диаметра чешуйных пластинок (Хрусталева, Леман, 2007). Использование такого подхода не привело к положительному результату, несмотря на высокую достоверность связи между этими параметрами у молоди горбуши, выращиваемой в садках в морской воде на юго-восточном побережье Сахалина в 1977 г. ( $R^2 = 0.99$ ,  $n = 142$  – по: Каев, 2003) и отловленной в морском побережье о-ва Итуруп ( $R^2 = 0.96$ ,  $n = 178$ , сборы 1984 и 1985 гг. – по: Каев, 2003). Рассчитанная длина мальков при начале формирования чешуи (соответственно 5.51 и 5.24 см) явно превосходила реальную, так как при длине от 6.3 до 7.0 см на чешуе уже завершается формирование центральной чешуйной пластинки (ЦЧП). Равным образом рассчитанные по чешуе взрослых рыб их длины при сформированной ЦЧП (1-й склерит) примерно в 1.5 раза превышали реальные. В обоих случаях завышение результатов явилось следствием того, что промеры чешуи у молоди осуществляли по направлению наибольшего радиуса ЦЧП, которое не совпадает с направлением наибольшего радиуса чешуи у взрослых рыб (рис. 1). В связи с этим длина молоди при начале формирования чешуи принята равной 3.5 см (Иванков, 1968). Фактически это длина только что скатившихся из рек смолтов с незначительной изменчивостью её индивидуальных и годовых значений. Так, по нашим наблюдениям в р. Рыбацкая (о. Итуруп), средняя длина покатников горбуши в 1981–1984 гг. составляла 3.26 см с наименьшим значением в 1984 г. ( $M = 3.23$ ,  $SD = 0.107$ ,  $n = 971$ ) и наибольшим – в 1982 г. ( $M = 3.30$ ,  $SD = 0.114$ ,  $n = 1159$ ).

Другой проблемой является то, что измерения расстояний до каждого из склеритов вели не от центра чешуи, а начиная с первого склерита, так как ЦЧП у многих рыб на завершающем этапе нерестовой миграции подвержена разной степени деформации, приводящей к увеличению её радиуса (Каев, 2015а). Поэтому радиус ЦЧП рассчитан пропорционально изменениям смежных межсклеритных расстояний, отражавших реально сложившиеся условия роста мальков. По измерениям чешуи вышеуказанной молоди горбуши на о-ве Итуруп в 1984 и 1985 гг. соотношение между радиусом ЦЧП и расстоянием между первым и третьим скле-



**Рис. 1.** Схема измерений чешуи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (по: Каев, 2015б):  $S$  – расстояние от 1-го склерита до края чешуйной пластинки,  $S_n$  – расстояние от 1-го до  $n$ -ного склерита (в данном случае до внешнего края первой годовой зоны роста).

ритами составило в среднем 1.78 и, что важно, незначительно изменялось у разных мальков ( $SD = 0.054$ ,  $n = 120$ ). Так как эти измерения были осуществлены по направлению наибольшего радиуса ЦЧП, использование данного соотношения при ретроспективном изучении роста также вело к завышению длины мальков. Поэтому по результатам подбора (соответствие расчётной и наблюдаемой длин при одном склерите на чешуе) радиус ЦЧП по направлению измерения чешуи у взрослых рыб принят равным расстоянию между первым и третьим склеритами, умноженному на 1.135.

При попарном сравнении прироста длины рыб за время формирования соответствующих склеритов оценивали различия между его средними значениями, достоверность которых установлена по критерию Фишера ( $F$ ). Статистическая обработка материалов проведена в программе Microsoft Office Excel. В тексте использованы следующие обозначения:  $M$  – среднее значение,  $SD$  – стандартное отклонение,  $CV$  – коэффициент вариации,  $A_s$  – коэффициент асимметрии,  $lim$  – пределы варьирования показателя,  $r$  – коэффициент корреляции Пирсона,  $R^2$  – величина значения аппроксимации,  $p$  – уровень значимости нуль-гипотезы,  $n$  – объём выборки,  $FL$  – длина по Смитту.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Поколения горбуши ранжированы на группы с низкими, средними и высокими значениями КВ. В основу ранжирования положили следующий принцип: среднюю группу составят поколения со значениями КВ в диапазоне  $\pm 0.5 SD$  от его среднего значения ( $M = 7.61\%$ ,  $SD = 5.417$ ,  $n = 16$ ). В соответствии с этим в группу с низкой выживаемостью вошли поколения со значениями КВ  $< 4.85\%$ , а в группу с высокой выживаемостью – со значениями КВ  $\geq 10.32\%$  (табл. 1). Выживаемость (%) поколений нечётных ( $M = 6.84$ ,  $SD = 5.417$ ,  $lim$  0.87–15.09,  $n = 8$ ) и чётных ( $M = 8.39$ ,  $SD = 6.008$ ,  $lim$  1.78–18.02,  $n = 8$ ) лет нереста не сильно различалась по средним значениям ( $F = 0.31$ ,  $p > 0.05$ ) и амплитуде варьирования, что позволило рассматривать их в едином массиве данных для увеличения объёма выборок. Значение КВ поколения возврата в 2014 г. несколько завышено за счёт появления в уловах рыб курильского происхождения (Каев, Животовский, 2016). Поэтому рост рыб этого поколения изучен только в трёх пробах, собранных в первой половине августа, то есть до появления дополнительного пика промысловых уловов, соответствующего по срокам периоду наиболее массовых уловов горбуши на о-ве Итуруп, а значение КВ этого поколения не использовали при выявлении корреляционных связей.

**Таблица 1.** Выживаемость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в течение морского периода жизни с ранжированием поколений по низкому, среднему и высокому уровню её значений

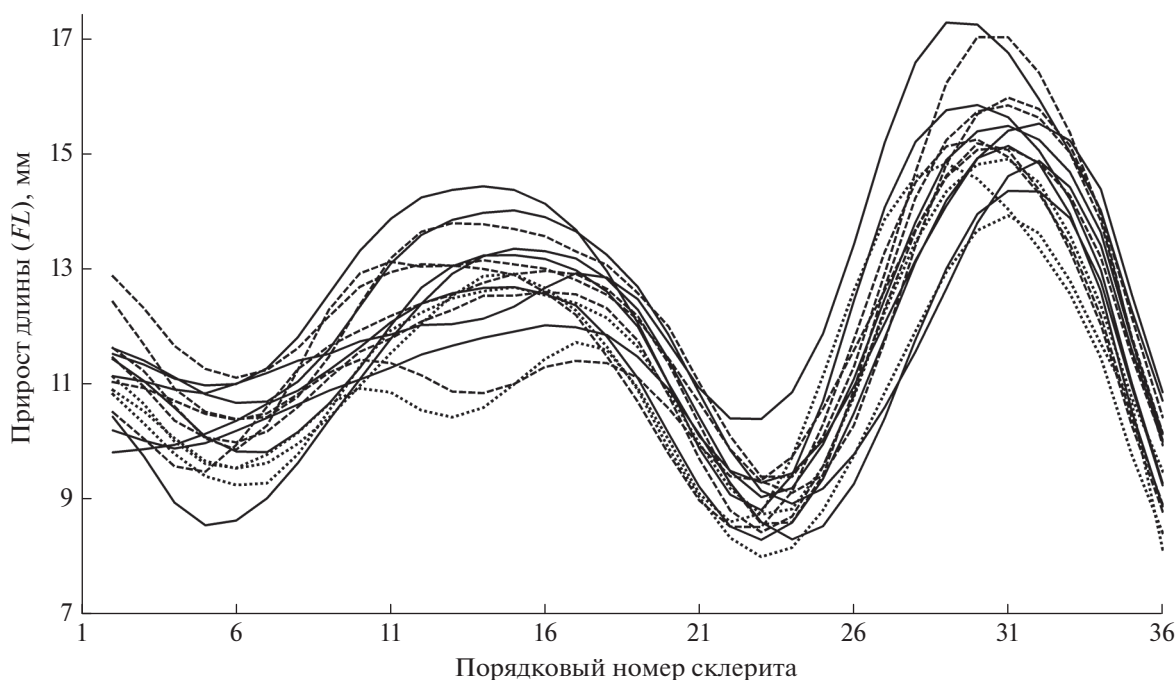
Градация выживаемости	Год возврата поколения	Коэффициент возврата, %	
		<i>M</i>	lim
Низкая	2015, 2017, 2019	1.57	0.87–2.36
	2008, 2016, 2018, 2020	2.64	1.72–4.20
Средняя	2005, 2007	7.09	6.53–7.65
	2012	8.77	8.77–8.77
Высокая	2009, 2011, 2013	11.94	10.32–15.09
	2006, 2010, 2014	15.00	12.09–18.02

**Примечание.** lim – пределы варьирования показателя. Здесь и в табл. 2: *M* – среднее значение.

Между приростами длины за время формирования соответствующих склеритов у рыб разных поколений в большинстве случаев отмечены статистически достоверные различия. Так, из 4320 сравниваемых пар значений в 342 парах значения критерия Фишера ( $M = 5.29$ , lim 3.90–6.75) превысили первый ( $p < 0.05$ ), в 371 парах ( $M = 8.90$ , lim 6.70–11.10) – второй ( $p < 0.01$ ) и в 2581 парах ( $M = 63.4$ , lim 11.0–625.6) – третий уровень ( $p < 0.001$ ) статистической значимости, что свидетельствует о существенных различиях в росте рыб разных поколений. Наиболее значимые расхождения отмечены при формировании на чешуе склеритов с порядковыми номерами от 12-го до 15-го (средние значения  $F 60.7–76.8$ ) и от 27-го до 29-го

( $F 49.8–56.4$ ), то есть при наибольших приростах длины при нагуле сеголеток в центрально-южной части Охотского моря и при миграции после зимовки в океане в направлении к району своего нереста (рис. 2).

Особое внимание обратим на ранний морской период жизни, который по ряду признаков является определяющим в становлении численности поколений (Parker, 1968; Wertheimer et al., 2010; Kaev, Irvine, 2016; Orsi et al., 2016). Среднее значение критерия  $F$ , характеризующее различия в приростах длины молоди разных поколений при формировании в это время первых шести склеритов ( $F = 43.2$ , lim 34.6–48.2 для разных порядковых номеров) также было выше значения, отражающего сред-



**Рис. 2.** Приросты длины за время формирования соответствующих склеритов у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* поколений с высокой (— — —), средней (·····) и низкой (—) выживаемостью в течение морского периода жизни (данные по длине при одном склерите представлены в табл. 2).



ний уровень различий между приростами для всех порядковых номеров склеритов ( $F = 39.4$ ). Поколение с самым быстрым ростом молоди в прибрежных морских водах (возврат в 2013 г.) относилось к группе поколений с высокой выживаемостью, а поколение с самым медленным ростом (возврат в 2020 г.) — к группе поколений с низкой выживаемостью. При этом выживаемость первого поколения не была рекордно высокой, а выживаемость второго — рекордно низкой. Выживаемость изученных поколений положительно коррелировала с суммарным приростом длины молоди за время формирования первых четырёх склеритов, однако связь была статистически недостоверной ( $r = 0.39$ ,  $p > 0.05$ ).

Вместе с тем привлекают внимание особенности размерного состава ювенильных рыб в процессе их роста, выраженные в вариабельности ( $CV$ ) и конфигурации ( $A_s$ ) полученных распределений по длине на момент формирования соответствующих склеритов. В табл. 2 сопоставлены распределения рыб по длине при одном (условное начало роста в прибрежье), семи (после его завершения), 16 (завершение периода быстрого роста сеголеток в Охотском море) и 25 (завершение зимовки) склеритах. Для всех рассматриваемых групп рыб характерны одинаковые изменения вариабельности размерного состава: сначала она увеличивается за время обитания в морских прибрежных водах (особенно у поколений с низким уровнем выживания), а затем проявляется чётко выраженная тенденция снижения её значений. Причём в расчёте на один формируемый склерит темп этого снижения замедляется по мере роста. Так, снижение значений вариабельности размерного состава рыб в расчёте на один склерит в периоды их формирования с 7-го по 16-й и с 16-го по 25-й в группе поколений с высокой выживаемостью составило соответственно 0.11 и 0.04%, почти такое же снижение отмечено в группе со средней выживаемостью — 0.11 и 0.05%, а в группе с низкой выживаемостью — 0.17 и 0.09%. По асимметричности распределений длины тела нет такой хорошо выраженной тенденции изменения её значений между группами с разным уровнем выживаемости поколений, как при сопоставлении  $CV$ . Однако обращает на себя внимание большая разница между значениями  $A_s$  внутри групп при сопоставлении смежных значений по мере роста рыб. В среднем наибольшая разница этих значений характерна для группы поколений с низким уровнем выживаемости, особенно выраженная за время нагула молоди в прибрежных морских водах.

Учитывая такие особенности, рассмотрим, как изменялось частотное распределение длины молоди при одном и семи склеритах на чешуе в группах с низким и высоким уровнем выживаемости, то есть не только в группах-антиподах, но и с наи-

большим представительством изученных поколений. Непосредственное сопоставление размерных составов молоди проблематично, учитывая существенную разницу по длине тела в начале и при завершении нагула в прибрежье моря. Поэтому все вариационные ряды по длине тела молоди при одном и семи склеритах на чешуе совмещены по средним значениям длины. Частотные распределения в сторону меньших и больших значений построены исходя из размеров классовых промежутков, определённых для каждого размерного ряда при его подразделении на 10 классов. Полученные частотные распределения сгруппированы в соответствии с низким и высоким уровнем выживаемости (рис. 3). При сопоставлении классов со сравнительно высокой долей в выборке (>5%, так как при малых объёмах выше вероятность случайных отклонений) хорошо заметно увеличение к завершению нагула в прибрежье долей более крупных рыб в группе поколений с низким уровнем выживаемости, в то время как в группе поколений с высоким уровнем выживаемости этот процесс едва заметен, что хорошо иллюстрируется значениями критерия Колмогорова—Смирнова (Плохинский, 1970) при сопоставлении полученных рядов (0.197 против 0.091).

С таким изменением размерного состава сеголеток хорошо согласуются изменения асимметричности распределения длин по мере прироста числа склеритов (рис. 4). За время обитания в прибрежных морских водах (1–6-й склериты) у поколений с низким уровнем выживаемости сильно снижалась положительная асимметрия размерного состава молоди, в то время как у поколений с высокой выживаемостью этот процесс был выражен слабее. После откочёвки в центральную часть Охотского моря у сеголеток зарегистрировано небольшое увеличение положительной асимметрии распределения длин, что могло быть связано с увеличением доли особей с наиболее быстрым ростом. Во время зимовки и последующего нагула развитие этого процесса заметно замедлялось. В процессе роста в открытых морских водах отмечено небольшое попеременное доминирование по абсолютным приростам длины рыб между поколениями с высокой и низкой выживаемостью. При формировании первых склеритов быстро увеличивалась вариабельность размерного состава, затем следовало её плавное снижение со сравнительной стабилизацией значений на одном уровне, начиная с перехода в районы зимовки. При этом у сеголеток из группы поколений с низкой выживаемостью вариабельность по длине тела в первое лето роста была значительно выше.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по скорости роста горбуши в ранний морской период жизни и значений  $KV$  соответствующих поколений в целом соответствуют точ-

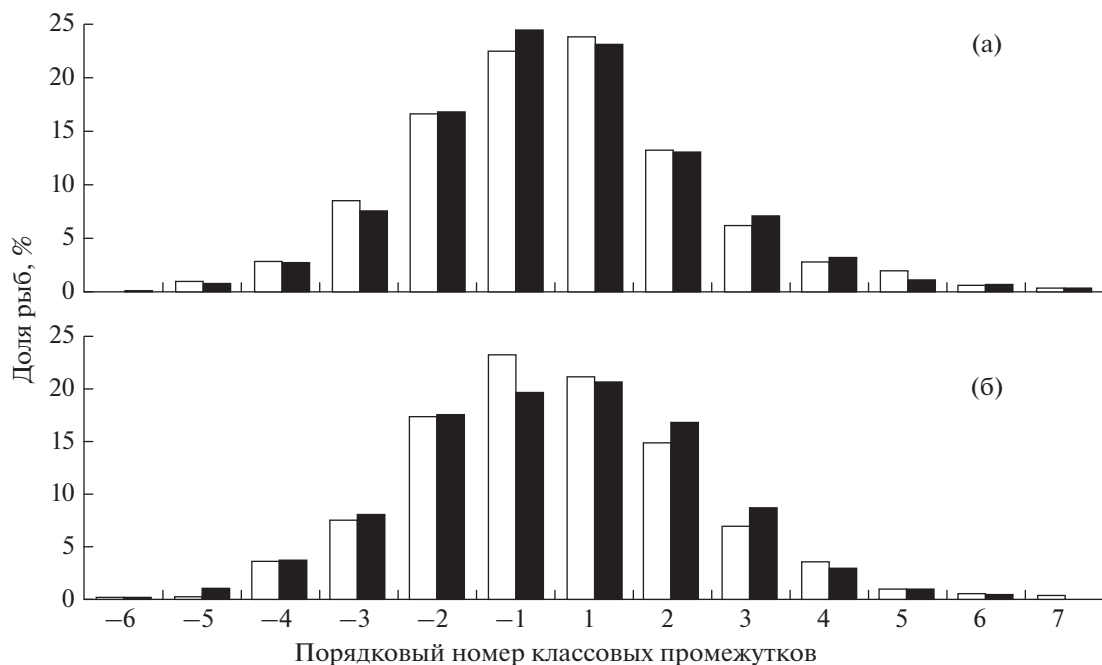
**Таблица 2.** Средняя длина ( $FL$ ), вариабельность ( $CV$ ) и асимметричность ( $A_s$ ) размерного состава горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при одном, семи, 16 и 25 склеритах на её чешуе у поколений с высокой, средней и низкой выживаемостью в течение морского периода жизни

Год возврата	$FL$ , см				$CV$ , %				$A_s$				Число образцов чешуи
	1	7	16	25	1	7	16	25	1	7	16	25	
<b>Высокая выживаемость</b>													
2009	6.14	12.78	24.41	34.51	5.01	6.78	6.27	5.75	0.64	0.30	0.72	0.84	81
2011	6.02	12.42	22.43	31.77	6.16	7.61	7.27	6.76	0.82	0.92	0.87	0.83	214
2013	6.35	13.40	24.88	34.62	5.42	7.00	6.22	6.00	0.32	0.16	0.23	0.60	202
2006	6.00	12.31	23.02	32.29	5.56	6.72	6.17	5.50	0.16	-0.08	0.56	0.71	142
2010	6.07	12.44	23.86	32.83	5.43	6.74	4.93	4.62	0.73	0.58	0.45	0.72	144
2014	5.83	11.85	22.91	32.44	6.25	8.04	6.30	6.15	0.20	0.43	0.47	0.70	227
<i>M</i>	6.07	12.53	23.59	33.08	5.64	7.15	6.19	5.80	0.48	0.39	0.55	0.73	
<b>Средняя выживаемость</b>													
2005	6.03	12.07	22.66	31.37	6.08	8.49	6.91	6.17	0.28	0.15	0.11	0.15	137
2007	5.86	11.75	22.36	31.70	6.16	8.52	8.14	7.56	0.47	0.47	0.35	0.26	117
2012	6.01	12.09	21.75	30.92	5.67	7.26	6.28	6.15	-0.07	-0.19	-0.04	0.59	149
<i>M</i>	5.97	11.97	22.26	31.33	5.97	8.09	7.11	6.63	0.23	0.14	0.14	0.33	
<b>Низкая выживаемость</b>													
2015	5.93	12.54	23.32	33.77	6.22	8.07	6.76	5.80	0.42	-0.03	0.00	0.18	165
2017	6.15	12.88	25.19	35.00	7.49	8.63	6.65	5.99	0.39	-0.03	-0.24	-0.12	186
2019	6.16	12.79	24.54	34.48	5.67	7.51	7.15	6.44	0.54	0.07	0.27	0.60	189
2008	6.00	12.28	23.24	32.89	7.37	10.76	7.50	6.69	0.24	0.14	0.45	0.49	121
2016	5.69	11.77	22.65	31.59	6.45	8.53	6.64	5.86	0.26	0.00	0.19	0.38	475
2018	5.98	12.05	22.33	31.44	6.56	7.86	6.31	5.49	0.61	-0.11	0.08	0.54	215
2020	5.94	11.48	22.29	32.07	5.52	6.79	6.21	5.02	-0.16	0.03	0.11	0.38	182
<i>M</i>	5.98	12.26	23.36	33.04	6.47	8.31	6.75	5.90	0.33	0.01	0.12	0.35	

ке зрения о более высокой выживаемости в среднем быстрорастущих организмов (Cross et al., 2008; Beamish, Neville, 2021). Судя по размерам молоди и её выживаемости у разных популяций горбуши в северной части зал. Аляска, предполагается, что это может быть связано со снижением потерь от воздействия хищников после откочёвки более крупных особей в открытые морские воды (Malick et al., 2011). Однако значение корреляции между приростом мальков в прибрежных морских водах и выживаемостью соответствующих поколений не достигает уровня статистической значимости. Повидимому, это связано не только с коротким рядом наблюдений. Существенные коррективы в рассматриваемую зависимость могут вносить, например, активность и размерный состав хищных рыб. Поэтому фрагменты кривых, характеризующих приросты молоди в прибрежных морских водах, у поколений с высокой выживаемостью хотя в целом и показывают более высокий рост этой группы поколений, тем не менее часть их расположена вперемежку с соответствующими фрагментами поколений с низкой выживаемостью (рис. 2).

Таким образом, скорость роста молоди сама по себе не всегда позволяет однозначно трактовать её как фактор, обеспечивающий разную выживаемость изученных поколений.

Важными характеристиками состояния популяции рыб являются также показатели их размерного разнообразия, характеризуемого вариабельностью и асимметричностью распределения длин (Поляков, 1975; Дгебуадзе, 2001). Уменьшение вариабельности размерного состава молоди по мере её роста в морских водах объясняется более высокой смертностью мелких особей в ювенильной популяции (Beacham et al., 2018). С этим вполне можно согласиться, но с определёнными оговорками. Так, по наблюдениям на о-ве Итуруп, у молоди горбуши и кеты *O. keta* после ската из рек сначала резко увеличивается разнообразие по длине тела. Этот процесс развивается не только по причине начинающегося быстрого и индивидуально разного их роста с переходом на внешнее питание. Свою долю в него вносит продолжительность пократной миграции (до двух месяцев), в результате которой к уже подросшим малькам в морском при-



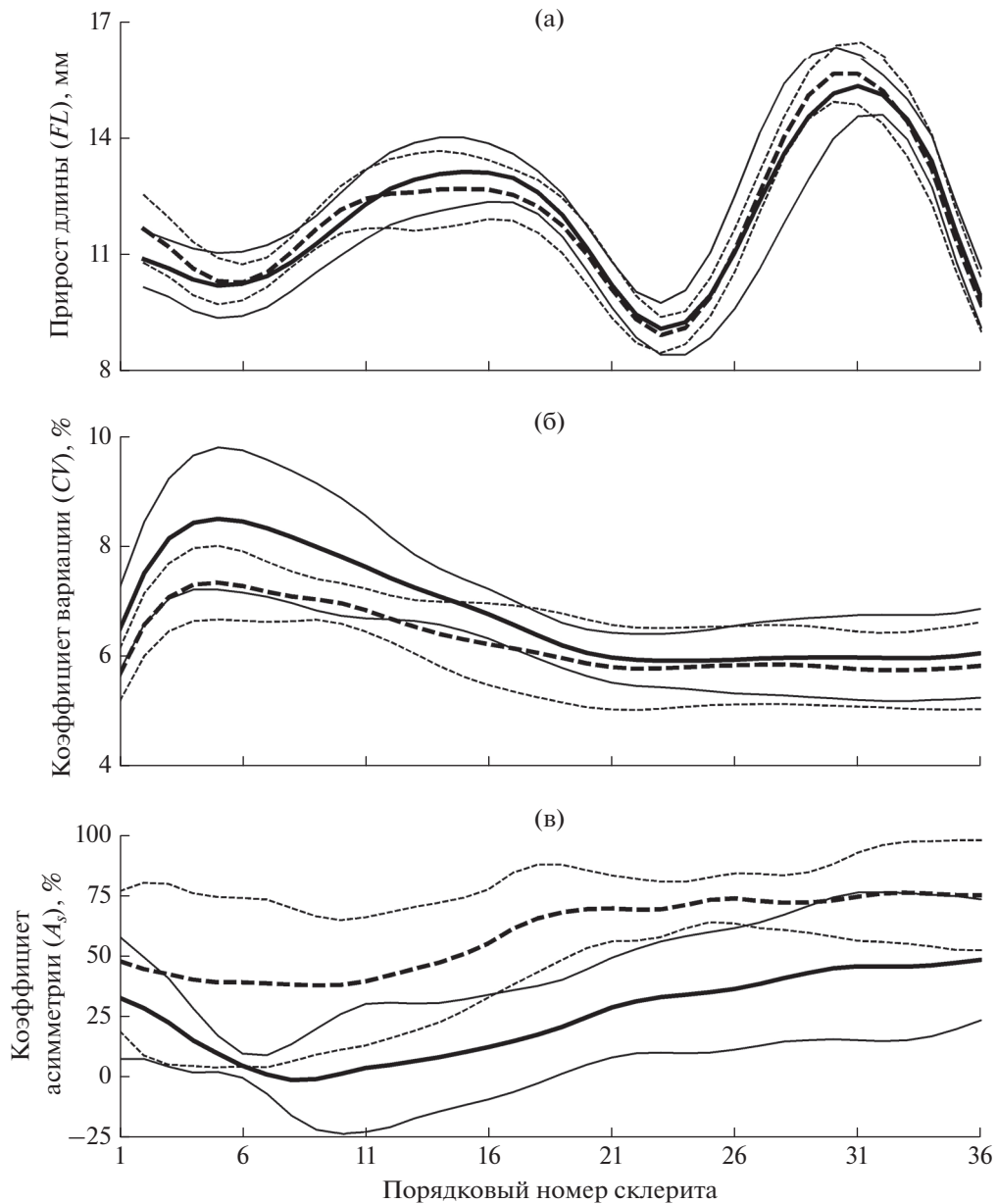
**Рис. 3.** Размерный состав горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при одном (□) и семи (■) склеритах на чешуе в среднем для поколений с высокой (а) и низкой (б) выживаемостью в течение морского периода жизни.

брежье добавляются новые покотники (Каев, 2003). В итоге даже у расчисленных по измерениям чешуи длин мальков постепенному снижению варибельности предшествует её увеличение (рис. 4). Заметим, что в данном случае снижение выявлено среди выживших особей, то есть этот процесс является отражением не только избирательного воздействия хищников. Можно полагать, что после откочёвки в открытые морские воды с их богатыми кормовыми ресурсами (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002) большое значение в формировании размерного состава сеголеток начинает приобретать в среднем более быстрый рост особей в совокупности при сравнении с темпом расхождения их индивидуальных приростов.

Измеренная длина молоди при том или ином числе склеритов, как правило, меньше рассчитанной по измерениям чешуи взрослых рыб, что используется для оценки размерно-селективной смертности (Moss et al., 2005; Cross et al., 2009; Claiborne et al., 2011). Однако такой эффект может быть связан с тем, что часть крупной молоди не облавливается при сборе проб, что приводит к переоценке воздействия вышеуказанной смертности (Beacham et al., 2018). К примеру, по такой же причине происходила недооценка размерной неоднородности молоди горбуши в сравнении с молодью кеты в заливах о-ва Итуруп, так как подросшая молодь горбуши раньше откочёвывала в открытые морские воды (Каев, 2003). Показанная на примере расчисленных длин тенденция снижения доли мелких особей в размерных распре-

лениях при одном и семи склеритах на чешуе (рис. 3), более выраженная у поколений с низкой выживаемостью, соответствует критериям размерно-селективной смертности. Этот эффект повышает уровень неопределённости при оценках такой смертности, так как он выявлен среди выживших рыб, на что особо обращаем внимание. В свою очередь о более высоком уровне элиминации мелких особей в сообществе молоди свидетельствуют изменения асимметрии её размерного состава от положительной к нейтральной, также особенно выраженные у поколений с низкой выживаемостью (рис. 4). Такое изменение отражает смещение модальных групп в распределениях с мелких на средние размерные классы, что приходилось наблюдать при изучении размерного состава молоди кеты при неблагоприятных условиях её нагула в заливах о-ва Итуруп (Каев, 2003).

Полученное сочетание данных по темпу роста и изменчивости распределений длины позволяет считать, что в ранний морской период жизни размерно-селективная смертность может оказывать существенное влияние на величину итоговой выживаемости поколений горбуши в морских водах. Гипотеза о том, что замедленный рост мальков в прибрежье и сеголеток в открытых морских водах существенно сказывается на выживаемости поколений во время зимовки (Beamish, Mahnken, 2001), остаётся дискуссионной не только в отношении разных видов тихоокеанских лососей (Beacham et al., 2017, 2018; Farley et al., 2018), но и горбуши рассматриваемого района. Несмотря на



**Рис. 4.** Приросты длины (а) горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* за время формирования соответствующих склеритов и изменения вариабельности (б) и асимметричности (в) распределения длин в среднем для поколений с высокой (---) и низкой (—) выживаемостью в течение морского периода жизни (жирные линии —  $M$ , тонкие —  $M \pm SD$ ).

почти трёхкратные колебания биомассы крупных фракций зоопланктона в разные годы в районах нагула сеголеток тихоокеанских лососей (Волков, 2008), отрицательные последствия на обеспеченность их пищей не установлены. Если временами и возникал некоторый дефицит пищи, то он мог сказываться на темпе роста лососей и их распределении, но каких-либо достоверных фактов жёсткого лимитирования их численности пищевым фактором никто до сих пор не получил (Волков, 2016; Шунтов и др., 2017, 2019). Вполне можно согласиться с мнением, что в отношении выросших и

физиологически полноценных сеголеток вряд ли правомерно судить об их жизнестойкости только по темпу роста (Шунтов, Иванов, 2021). Также чревато абсолютизировать роль других факторов, например температуры воды, часто используемой при объяснениях изменений численности рыб. Так, в отношении горбуши восточного побережья Сахалина показано, что снижение её численности во многом обусловлено неблагоприятными условиями обитания молоди в эстуарно-прибрежный период жизни, важным индикатором которых являются аномалии температуры морской по-



верхности (Шатилина и др., 2018). Однако для выявления этой связи использованы данные по биомассе годовых уловов, в то время как траектория изменений численности рыб в возвратах может существенно отличаться вследствие 1.5-кратной амплитуды вариабельности средней массы рыб в разные годы. Снижение общей величины возврата некоторых поколений определяется ещё до ската молоди из рек в результате, например, размыва грунта нерестилищ при мощных осенних паводках (Каев, 2018). К тому же восточносahalинская горбуша представлена четырьмя стадами, изменения численности рыб в которых не всегда синхронны (Каев, 2012).

Результаты непосредственного изучения тихоокеанских лососей в 2009 г. в районах их зимовки свидетельствовали о сравнительно небольшой смертности от воздействия хищных рыб (Старовойтов и др., 2010). Анализ многолетних данных по численности и питанию сеголеток горбуши в летне-осенние месяцы в морских водах и годовиков в океанских водах в зимне-весенние месяцы показал, что неоднократно высказываемые точки зрения о структурных изменениях и снижении биомассы в сообществах зоопланктона, ведущих к ухудшению состояния окружающей среды и питания лососей, являются сомнительными. К примеру, соотношение биомасс зоопланктона и нектона было очень низким в 2006 и 2014 гг., однако накормленность сеголеток оставалась на среднем и высоком уровнях, а состав пищи был представлен организмами, имеющими обычно первостепенное значение в рационе. В 2008 г. при огромной численности молоди горбуши появление в её рационе второстепенных объектов питания в сочетании с небольшими размерами сеголеток и более ранними сроками начала их миграции к району зимовки позволяло полагать о сравнительно неблагоприятных условиях нагула. Тем не менее это не отразилось негативно на результатах зимовки, судя по тому, что данное поколение обеспечило в итоге высокий возврат (Найденко и др., 2020). К этому можно добавить, что снижение ростовых показателей горбуши в зимний период не может быть квалифицировано только как результат прямого воздействия среды. В данном случае правомерно говорить также и о наступлении очередного этапа развития организмов, связанного с переходом к половому созреванию, что и объясняет близкий характер замедления роста у рыб в процессе зимовки как в холодных водах Охотского моря и течения Ойя-Сио, так и в более тёплых водах южных районов Субарктического фронта (Швыдкий, Вдовин, 1999).

Таким заключениям вполне соответствуют результаты ретроспективного изучения роста горбуши. Только в течение раннего морского периода жизни обнаружены существенные расхождения в изменениях асимметричности размерного

состава молоди, по которым можно судить о более высокой элиминации мелких особей в поколениях с низким уровнем выживаемости по сравнению с поколениями с высокой выживаемостью. Тенденции дальнейших изменений этого показателя, как и вариабельности размерного состава рыб при их обитании в открытых морских и океанских водах, не говорят о воздействии на них каких-то мощных летальных факторов, приводящих к заметным изменениям размерного состава за счёт убыли какой-то части особей (рис. 4). О том, что изменения роста горбуши в этот период не имеют существенного значения для выживаемости, свидетельствуют два поколения с аномально низкой скоростью роста сеголеток в открытых водах Охотского моря (рис. 2). Одно из них (2011 г. возврата) входило в группу с высоким, а другое (2012 г. возврата) — со средним уровнем выживаемости в течение морского периода жизни. Появление таких поколений даёт веские основания полагать, что величина смертности при зимовке, связанная с размером рыб, не является определяющей в формировании конечной численности поколений горбуши, что вполне согласуется с результатами реальных наблюдений за состоянием дальневосточных стад горбуши в зимний период (Найденко, Темных, 2016; Найденко и др., 2021).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты ретроспективного изучения роста горбуши у поколений с разным уровнем выживаемости в морских водах показывают, что его особенности, по которым можно судить о высоком уровне элиминации рыб, проявляются только в течение раннего морского периода жизни. Установлено, что изменения в расчисленном размерном составе у выживших рыб в какой-то мере аналогичны таковым, которые прослеживаются у всей совокупности особей в поколениях в процессе становления их численности. Такой феномен увеличивает долю неопределённости в оценках размерно-селективной смертности при сопоставлении расчисленных по чешуе длин сеголеток с фактически наблюдаемыми.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование не имело спонсорской поддержки.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам СахНИРО, проводившим сбор проб и биологические анализы горбуши с отбором образцов чешуи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волков А.Ф. 2008. Среднегодовалые характеристики зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) // Изв. ТИНРО. Т. 152. С. 253–270.
- Волков А.Ф. 2016. Элементарная трофология тихоокеанских лососей в Беринговом море. Видовые и региональные отличия. Обеспеченность пищей при различных условиях среды // Изв. ТИНРО. Т. 187. С. 162–186. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-187-162-186>
- Воловик С.П. 1967. Методы учета и некоторые особенности поведения поклатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 104–117.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.
- Дементьева Т.Ф. 1976. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М.: Пищ. пром-сть, 240 с.
- Дулепова Е.П. 2002. Сравнительная биопродуктивность макрозоосистем дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 274 с.
- Иванков В.Н. 1968. К методике определения возраста горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 65. С. 75–79.
- Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.
- Каев А.М. 2012. Развитие некоторых тенденций в динамике стад горбуши восточного Сахалина и южных Курильских островов // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 135–142.
- Каев А.М. 2015а. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: региональная изменчивость // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 3. С. 298–312. <https://doi.org/10.7868/S0042875215030078>
- Каев А.М. 2015б. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: межгодовая изменчивость // Там же. Т. 55. № 5. С. 570–585. <https://doi.org/10.7868/S0042875215050094>
- Каев А.М. 2018. Снижение численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Сахалино-Курильском регионе как следствие действия экстремальных факторов среды // Изв. ТИНРО. Т. 192. С. 3–14. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-3-14>
- Каев А.М. 2021. Особенности роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в поколениях с разным уровнем выживаемости в морском периоде жизни // Там же. Т. 201. № 1. С. 62–75. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-62-75>
- Каев А.М., Животовский Л.А. 2016. Новые данные к дискуссии о локальных и флуктуирующих стадах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Там же. Т. 187. С. 122–144. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-187-122-144>
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А. 2022. Сезонная и годовая изменчивость склеритограмм чешуи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Salmonidae) // Биология моря. Т. 48. № 2. С. 101–110. <https://doi.org/10.31857/S0134347522020061>
- Ли Р. 1926. Определение возраста рыб // Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб. Красноярск: Гос. тип. им. Вейнбаума. С. 17–32.
- Найденко С.В., Темных О.С. 2016. Выживаемость тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 185. С. 67–94. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-185-67-94>
- Найденко С.В., Хен Г.В., Фигуркин А.Л. и др. 2020. Условия нагула молоди горбуши в западной части Берингова моря осенью 2019 г. и в океане зимой 2020 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 171–195.
- Найденко С.В., Хен Г.В., Фигуркин А.Л. и др. 2021. Условия нагула молоди горбуши в осенне-зимний период на примере сезона 2019–2020 гг. // Вопр. рыболовства. Т. 22. № 4. С. 96–115. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2021-22-4-96-115>
- Поляков Г.Д. 1975. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 159 с.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 367 с.
- Старовойтов А.Н., Найденко С.В., Куренкова Е.В. и др. 2010. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в центральной части Северной Пацифики в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 160. С. 89–104.
- Хрусталева А.М., Леман В.Н. 2007. Межгодовая изменчивость линейно-весовых показателей, возрастной структуры и темпа роста кеты *Oncorhynchus keta* и факторы, на нее влияющие (бассейн реки Большая, западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 380–388.
- Шатилина Т.А., Великанов А.Я., Цицашвили Г.Ш., Радченкова Т.В. 2018. Аномальные гидрометеорологические условия в эстуарно-прибрежный период жизни горбуши Восточного Сахалина // Тр. ВНИРО. Т. 173. С. 181–192. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2018-173-181-192>
- Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. 1999. Сезонный рост горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* охотоморских группировок (эколого-физиологический аспект) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 2. С. 269–272.
- Шевляков Е.А., Шубкин С.В., Дубынин В.А. и др. 2013. Методики учета производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях миграции к ним // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 36–57.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 580 с.
- Шунтов В.П., Иванов О.А. 2021. “Неверная рыба” или неверные гипотезы: что происходит с нектоном прикурильских океанических вод? // Изв. ТИНРО. Т. 201. № 1. С. 3–23. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-3-23>
- Шунтов В.П., Темных О.С., Иванов О.А. 2017. Об устойчивости стереотипов в представлении о морской экологии тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) // Там же. Т. 188. С. 3–36. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-188-3-36>
- Шунтов В.П., Темных О.С., Найденко О.С. 2019. Еще раз о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp., сем. Salmonidae) в океанический период их жизни // Там же. Т. 196. С. 3–22. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-196-3-22>
- Beacham T.D., Neville C.M., Tucker S., Trudel M. 2017. Is there evidence for biologically significant size-selective mortality of coho salmon during the first winter of marine resi-

- dence? // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 146. № 3. P. 395–407.  
<https://doi.org/10.1080/00028487.2017.1285349>
- Beacham T.D., Araujo H.A., Tucker S., Trudel M.* 2018. Validity of inferring size-selective mortality in Pacific salmon from scale circulus spacing // *NPAFC Tech. Rep.* № 11. P. 56–58.  
<https://doi.org/10.23849/npafctr11/56.58>
- Beamish R.J., Mahnken C.* 2001. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change // *Prog. Oceanogr.* V. 49. № 1–4. P. 423–437.  
[https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(01\)00034-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(01)00034-9)
- Beamish R., Neville C.* 2021. The natural regulation of wild and hatchery Coho salmon production in the Strait of Georgia // *Fisheries.* V. 46. № 11. P. 539–551.  
<https://doi.org/10.1002/fsh.10651>
- Beamish R.J., Mahnken C., Neville C.M.* 2004. Evidence that reduced early marine growth is associated with lower marine survival of Coho salmon // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 133. № 1. P. 26–33.  
<https://doi.org/10.1577/T03-028>
- Claiborne A.M., Fisher J.P., Hayes S.A., Emmett R.L.* 2011. Size at release, size-selective mortality, and age of maturity of Willamette River hatchery yearling Chinook salmon // *Ibid.* V. 140. № 4. P. 1135–1144.  
<https://doi.org/10.1080/00028487.2011.607050>
- Courtney D.L., Mortensen D.G., Orsi J.A.* 2000. Digitized scale and otolith microstructures as correlates of juvenile pink salmon size // *NPAFC Bull.* № 2. P. 337–345.
- Cross A.D., Beauchamp D.A., Myers K.W., Moss J.H.* 2008. Early marine growth of pink salmon in Prince William Sound and the coastal Gulf of Alaska during years of low and high survival // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 137. № 3. P. 927–939.  
<https://doi.org/10.1577/T07-015.1>
- Cross A.D., Beauchamp D.A., Moss J.H., Myers K.W.* 2009. Interannual variability in early marine growth, size-selective mortality, and marine survival for Prince William Sound pink salmon // *Mar. Coast. Fish.* V. 1. № 1. P. 57–70.  
<https://doi.org/10.1577/C08-005.1>
- Farley E.V. Jr., Yasumiishi E., Moss J. et al.* 2018. Critical size and period for Pacific salmon: a review and response to Beacham et al. (2018) // *NPAFC Tech. Rep.* № 11. P. 59–63.  
<https://doi.org/10.23849/npafctr11/59.63>
- Howard K.G., Murphy J.M., Wilson L.I. et al.* 2016. Size-selective mortality of Chinook salmon in relation to body energy after the first summer in nearshore marine habitats // *NPAFC Bull.* № 6. P. 1–11.  
<https://doi.org/10.23849/npafcb6/1.11>
- Kaev A.M., Irvine J.R.* 2016. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril Region, Russia // *Ibid.* № 6. P. 297–305.  
<https://doi.org/10.23849/npafcb6/297.305>
- Malick M.J., Haldorson L.J., Piccolo J.J., Boldt J.L.* 2011. Growth and survival in relation to body size of juvenile pink salmon in the northern Gulf of Alaska // *Mar. Coast. Fish.* V. 3. № 1. P. 261–270.  
<https://doi.org/10.1080/19425120.2011.593467>
- McLellan S.E.* 1987. Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon. Nanaimo: Dept. Fish. Ocean., Fish. Res. Branch, Pac. Biol. Stat., 27p.
- Morita K., Morita Sh.H., Fukuwaka M., Matsuda H.* 2005. Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp. // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 62. № 12. P. 2752–2759.  
<https://doi.org/10.1139/f05-182>
- Moss J.H., Beauchamp D.A., Cross A.D. et al.* 2005. Evidence for size-selective mortality after the first summer of ocean growth by pink salmon // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 134. № 5. P. 1313–1322.  
<https://doi.org/10.1577/T05-054.1>
- Neville C.-E.M., Beamish R.J.* 2018. Understanding the mechanisms that regulate Coho salmon abundance in the Strait of Georgia, British Columbia, Canada // *NPAFC Tech. Rep.* № 11. P. 67–71.  
<https://doi.org/10.23849/npafctr11/67.71>
- Orsi J.A., Fergusson E.A., Wertheimer A.C. et al.* 2016. Forecasting pink salmon production in Southeast Alaska using ecosystem indicators in times of climate change // *NPAFC Bull.* № 6. P. 483–499.  
<https://doi.org/10.23849/npafcb6/483.499>
- Parker R.R.* 1968. Marine mortality schedules of pink salmon of the Bella Coola River, central British Columbia // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 25. № 4. P. 757–794.  
<https://doi.org/10.1139/f68-068>
- Walker B.M., Sutton T.M.* 2016. Growth-increment formation using otoliths and scales for age-0 Chinook salmon // *N. Am. J. Fish. Manag.* V. 36. № 5. P. 995–999.  
<https://doi.org/10.1080/02755947.2016.1184202>
- Wertheimer A.C., Orsi J.A., Fergusson E.A., Sturdevant M.V.* 2010. Calibration of juvenile salmon catches using paired comparisons between two research vessels fishing nordic 264 surface trawls in Southeast Alaska, July 2009 // *NPAFC Doc.* № 1277. 19 p.
- Yasumiishi E.M., Farley E.V., Ruggerone G.T. et al.* 2016. Trends and factors influencing the length, compensatory growth, and size-selective mortality of juvenile Bristol Bay, Alaska, sockeye salmon at sea // *Mar. Coast. Fish.* V. 8. № 1. P. 315–333.  
<https://doi.org/10.1080/19425120.2016.1167793>