

Биологические основы внутривидовой дифференциации зубастой корюшки *Osmerus mordax* в водах Сахалина

На основании анализа материалов по экологии, а также биологических особенностей зубастой корюшки предложена схема ее внутривидовой структуры. В пределах исследуемого региона выделены три группировки популяционного ранга — «амурская», «анивская» и «терпеньевская».

Проблема внутренней дифференциации вида является одной из основополагающих в рыбохозяйственной науке, поскольку именно четкое выделение единиц запаса лежит в основе успешной эксплуатации имеющихся ресурсов. Это первый из трех основных этапов в реализации популяционного подхода как основы управления живыми ресурсами. Два других этапа — определение набора необходимых параметров управляемой группировки и выбор стратегии управления с учетом ее биологических возможностей — непосредственно вытекают из первого.

В предлагаемой статье данная проблема рассматривается на примере зубастой корюшки (*Osmerus mordax dentex*) — единственного представителя рода *Osmerus* в дальневосточных морях.

Несмотря на относительно небольшую численность, ее активный промысел ведется уже не одно десятилетие. В то же время в литературе найдется не более десятка работ, посвященных в основном систематике, эмбриогенезу и особенностям питания зубастой корюшки. Другие аспекты ее биологии изучены слабо. В частности, остается открытым вопрос о популяционной структуре. Первым и пока единственным исследователем, коснувшимся в своих работах внутривидовой структуры зубастой корюшки Сахалина, является О.Ф. Грищенко (1990). Он выделяет «три группы популяций (экотипы), различающихся по комплексу признаков, связанных с размножением. Популяции первой группы воспроизводятся в малых реках, ... популяции второй группы воспроизводятся в малых и средних реках, ... популяции третьей группы воспроизводятся в наиболее крупных реках (Тынь и Пороная)» (стр. 197—198). Однако полученные нами в последнее время материалы дают основания пересмотреть эти положения.

Целью предлагаемой работы является анализ внутривидовой структуры зубастой корюшки, обитающей у берегов Сахалина, на основе многолетних данных.

Исследование проведено на базе материала, собранного на судах типа СРТМ в ходе осенних траловых съемок в 1984—1992 гг., а также результаты икорной съемки, проведенной весной 1988 г. на нерестилищах зубастой корюшки в реках Татарского пролива.

Отлов рыб производился в период нерестового хода с помощью закидного невода длиной 30—35 м с размером ячеи 10 мм в предустьевых участках, в устье и нижнем течении рек. Анализы и массовые промеры выполняли на протяжении всего нерестового хода, с интервалом в 3—4 дня. Возрастной состав определяли по методу Морозова — Майоровой (Чугунова, 1959). На каждый сантиметр дли-

ны производили от 10 до 20 определений возраста по чешуе. Линейный рост изучали как по наблюдаемым, так и по расчетным данным, используя для определения темпа роста метод обратного расчисления.

Для определения плодовитости рыба была отобрана из уловов в предустьевых участках рек. Выбирали самок с икрой, находящейся на IV стадии развития.

Темп полового созревания рассчитали на базе первичного материала, собранного в ходе траловых съемок в ноябре-декабре 1984—1986, 1988 годов.

Морфометрический анализ выполняли согласно стандартной схеме (Правдин, 1966). В целом было промерено 26 пластических и 6 меристических признаков. Морфометрический анализ проводили согласно схеме, разработанной И.Ф. Правдиным (1966). У каждой особи рассчитывали в процентах от длины головы длину заглазничного отдела головы (L.), высоту головы через середину глаза (Hc.), межглазничное пространство (i.o.), длину рыла (Lr), а также диаметр глаза (do). Все остальные признаки относили к длине тела по Смитту, а именно: длину тела до чешуйного покрова (L), длину туловища (Lm), длину головы (Lc.), антедорсальное (aD), постдорсальное (pD), антеанальное (aV), антеанальное (aA), пектоанальное (pV), вентроанальное (VA) расстояния, а также наибольшую и наименьшую высоту тела, расстояние от конца основания спинного плавника до начала основания жирового (DD), длину основания спинного плавника (lD), высоту спинного плавника (hD), соответственно анального (lA, hA), длину брюшного (lV) и грудного (lP) плавников. Из меристических признаков использовали число лучей в спинном и анальном плавниках, число жаберных лучей и тычинок, число позвонков, считая уростиль. Для исследования в каждом из изучаемых районов отбирали половозрелых особей размерами 14—16 см в количестве 25 экз. самцов и 25 экз. самок.

Измерения проводили на фиксированных 4-процентным формалином рыбах, на левой стороне тела. При математической обработке использовали методы параметрической статистики.

Существует несколько трактовок понятия «популяция», поэтому, прежде чем приступить к изложению результатов исследований, уточним терминологию. Свои рассуждения мы основывали на формулировке, предложенной А.Я. Яблоковым (1987): «Популяция — минимальная воспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного периода времени населяющего определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое гиперпрост-

ранство» (стр. 150). Единство популяции обуславливается степенью обособленности группировки, что для рыб, в частности, определяется миграционными циклами (Кушинг, 1979). Исходя из вышеописанного подхода, изложение результатов исследования предварили представлением по районам данных по нагульным и нерестовым миграциям и их анализом с точки зрения существования у предполагаемых группировок функционально полноценных ареалов, собственной репродуктивной и нагульной области и всех фаз жизненного цикла.

Материалы траловых съемок позволяют выделить в прибрежных водах острова несколько достаточно обособленных районов концентрации нагульных скоплений зубастой корюшки: северная часть Татарского пролива, залив Анива, залив Терпения и шельф северо-восточного Сахалина. Физико-географическое положение острова и характер его береговых линий определяют существенные различия океанологических условий в этих участках, в связи с чем можно предположить, что в каждом из них корюшка представлена самостоятельной локальной популяцией. Данные икорных съемок свидетельствуют о наличии соответствующих этим районам крупных воспроизводящих систем, состоящих, как нам представляется, из основной, «материнской», и нескольких десятков второстепенных, «дочерних», рек.

Западный Сахалин (Татарский пролив, Амурский лиман). По ряду обстоятельств именно корюшка Татарского пролива, имеющая наиболее сложную внутривидовую структуру, оказалась наименее изученной. Одним из фактов, заслуживающих пристального внимания, является то, что численность половозрелой части группировки, определяемая в ходе сезонных съемок, значительно превышает количество рыб, заходящих на нерест в реки сахалинского побережья Татарского пролива в соответствующем году. Так, например, по данным тралово-акустической съемки, проведенной в декабре 1987 г. — январе 1988 г., нагульное стадо корюшки насчитывало 166,2 млн. шт., или 5,6 тыс. тонн, из которых половозрелые особи составляли 76,9 млн. шт., или 3,5 тыс. тонн. В то же время общая численность производителей, зашедших на нерест в реки северо-западного Сахалина весной 1988 г., по подсчетам, выполненным на основе икорной съемки, не превышала 10,6 млн. шт., или 650 тонн. Разумным объяснением этому факту, с нашей точки

зрения, может быть то, что мы имеем дело с крупной группировкой, большая часть которой нагуливается в северной части Татарского пролива, а нерестится — в реках бассейна Амурского лимана и северной части Татарского пролива (как сахалинского, так и материкового побережий).

К сожалению, мы не располагаем сведениями о количестве производителей, нерестившихся в 1988 г. в р. Амур. Однако привлекает внимание то обстоятельство, что в течение последних 10 лет здесь велся активный промысел. Уловы были весьма стабильны и в среднем составляли 1,5 тыс. тонн, в то время как на сахалинском побережье Татарского пролива, равно как и на всем западном побережье острова, объем вылова, как правило, не превышает 200 тонн, составляя в среднем 160 тонн (табл. 1). Это несоответствие косвенно указывает на возможность существования единого нагульного пространства для корюшки Амурского лимана и северной части Татарского пролива.

Что касается остальной части Татарского пролива, то результаты анализа данных траловых съемок за ряд лет свидетельствуют о полном отсутствии нагульных скоплений корюшки на участке южнее 50° с.ш. в осенне-зимний период (октябрь-декабрь), хотя ежегодно в мае-июне отмечаются заходы представителей этого вида на нерест в реки юго-западного Сахалина.

На основании изложенного мы предположили, что в Татарском проливе представлены периферии двух крупных группировок популяционного ранга: «амурской» и «анивской», условно названных по районам образования наибольших концентраций.

Зона влияния «амурской» группировки распространяется на северную часть пролива, участок севернее 49-й параллели. «Материнской» рекой является Амур. На сахалинском побережье воспроизводство этой группировки обеспечивают 24 нерестовые реки различной протяженности, 18 из которых впадают в Татарский пролив на участке побережья от 50° до 51° с.ш., остальные — в Амурский лиман. Нерестилища расположены от самого устья, зачастую от границы действия прилива, однако протяженность их невелика, в среднем 3—4 км. Общая площадь активно используемых зубастой корюшкой нерестилищ составляет около 250 тыс. кв. м. Данная репродуктивная система обеспечена своей областью нагула, что определяет функциональную полноценность ареала «амурской» группировки. Практически весь ее миграционный

Таблица 1

Вылов зубастой корюшки в реках северо-западного Сахалина и в р. Амур в 1976—1990 гг.

Район	Год													
	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1988	1989	1990
Северо-запад Сахалина	711	173	17	104	83	153	177	164	182	174	87	123	75	35
р. Амур	1300	1192	1380	1693	1793	1807	1057	1686	1285	1646	1622	1200	1610	1350

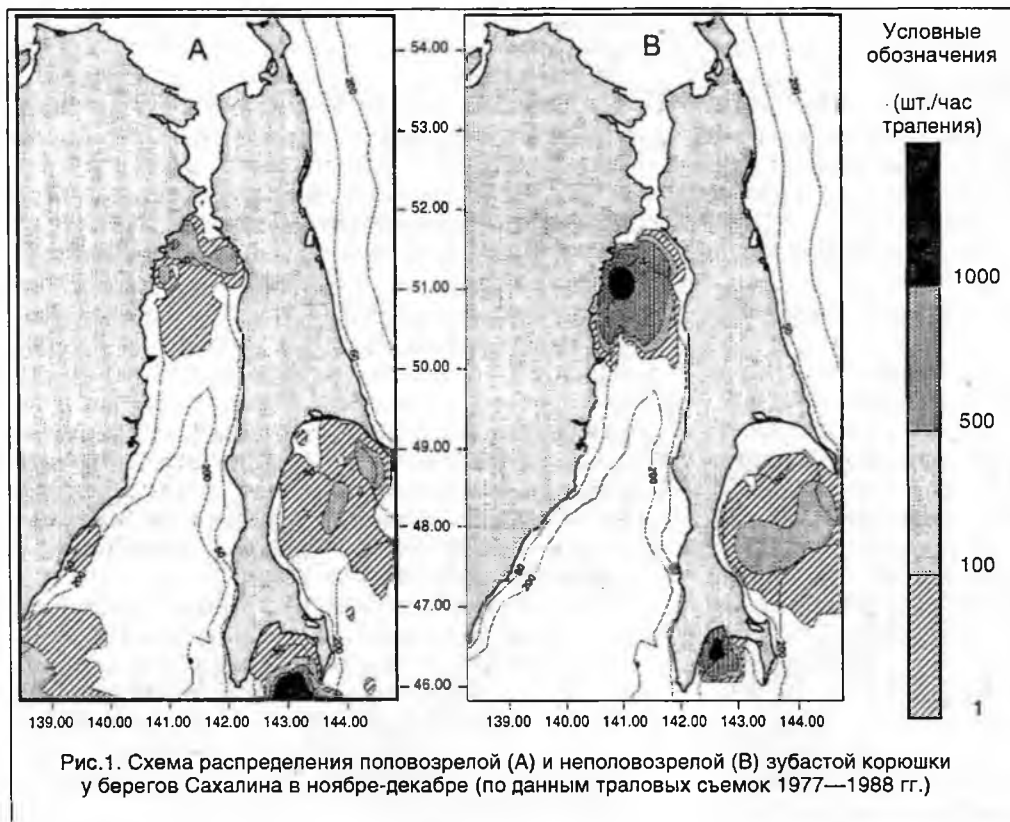


Рис. 1. Схема распределения половозрелой (А) и неполовозрелой (В) зубастой корюшки у берегов Сахалина в ноябре-декабре (по данным траловых съемок 1977—1988 гг.)

цикл проходит на участке, расположенном севернее 49° с.ш. По данным тралово-акустических съемок, в Татарском проливе наибольшая плотность нагульных скоплений корюшки отмечается в конце октября-декабре в пределах координат $51^{\circ}00'—51^{\circ}45'$ с.ш. $140^{\circ}45'—142^{\circ}00'$ в.д. (рис. 1 А). Молодь в это время держится на глубинах 30—40 м отдельно от взрослых рыб, как правило, севернее $50^{\circ}10'$ с.ш. (рис. 1 В).

На юго-западную часть Татарского пролива, по нашему мнению, приходится глубокая периферия довольно мощной «анивской» группировки (см. ниже), в связи с чем общая численность производителей, заходящих в реки на участке побережья от $45^{\circ}50'$ до $46^{\circ}50'$ с.ш., крайне невелика.

Реки, впадающие в пролив между $49^{\circ}10'$ и $46^{\circ}50'$ с.ш., особой ценности для воспроизводства зубастой корюшки не представляют, поскольку имеющиеся на них нерестилища либо ограничены по площади, либо таковые вообще отсутствуют. Не исключено, однако, что в посленерестовый период, когда корюшка большей частью держится на глубинах до 20 м, не образуя значительных скоплений, в этой зоне происходит некоторое смешение группировок.

Восточный Сахалин (залив Терпения). Пространственная структура нерестового фонда зубастой корюшки залива Терпения очень близка к таковой «амурской» группировке: наряду с крупной «материнской» рекой — Поронаем присутствуют до десятка небольших речек, площадь нерестилищ корюшки в каждой из которых не превышает 10 тыс. кв. м. Реки эти берут начало на восточных склонах Западно-Сахалинских гор и Камышового хребта и имеют выраженный горный характер.

$143^{\circ}10'—144^{\circ}30'$ в.д., наиболее плотные концентрации наблюдаются на 2 участках — $47^{\circ}50'—48^{\circ}30'$ с.ш. $143^{\circ}40'—144^{\circ}00'$ в.д. и $48^{\circ}20'—49^{\circ}00'$ с.ш. $144^{\circ}00'—144^{\circ}40'$ в.д. (рис. 1 А). Как и в предыдущем случае, молодь пространственно дифференцирована. В ноябре—декабре она населяет участок $47^{\circ}30'—48^{\circ}30'$ с.ш. $143^{\circ}00'—144^{\circ}30'$ в.д. (рис. 1 В).

Южный Сахалин (залив Анива). Базой воспроизводства зубастой корюшки «анивской» группы служат прежде всего реки залива Анива. «Материнской» рекой является Лютота. Кроме того, воспроизводство обеспечивают 12 «дочерних» рек, большая часть которых носит горный характер, за исключением самой Лютоты и Сусуи, относящихся к горно-равнинному типу. Отличительной чертой данного нерестового фонда является то, что его составляют реки средней величины. Да и сама Лютота имеет относительно небольшую длину водотока — 130 км. Это самая маленькая из «материнских» рек Сахалина.

Основным районом нагула данной группировки является участок $45^{\circ}45'—46^{\circ}20'$ с.ш. $142^{\circ}35'—143^{\circ}35'$ в.д. (рис. 1 А), но, как было сказано выше, ее влияние простирается вплоть до залива Мордвинова, где в весенне-зимний сезон подо льдом происходит интенсивный нагул части «анивской» популяции. Истоки таких довольно сложных для данного вида миграций, как нам кажется, следует искать в геологическом прошлом изучаемых регионов. Молодь формирует скопления в координатах $46^{\circ}20'—46^{\circ}45'$ с.ш. $142^{\circ}25'—143^{\circ}00'$ в.д. (рис. 1 В).

По нашим наблюдениям, размножение корюшки в большинстве районов имеет не только пространственную, но и временную разобщен-

Ситуация с реками, впадающими в залив южнее перешейка Поясок (48° с.ш.) и севернее залива Мордвинова (47° с.ш.), аналогична таковой в водоемах Татарского пролива на участке от $49^{\circ}10'$ до $46^{\circ}50'$ с.ш.: при наличии довольно больших, пригодных для нереста данного вида площадей, в каждом водоеме реально используется от 0,5 до 1,5 тыс. кв.м. Вероятнее всего, на этом участке происходит некоторое смешивание группировки залива Терпения и группировки залива Анива, влияние которой может распространяться, по нашему мнению, вплоть до $47^{\circ}30'$ с.ш.

Область основных нагульных скоплений ограничена координатами $47^{\circ}30'—49^{\circ}$ с.ш.

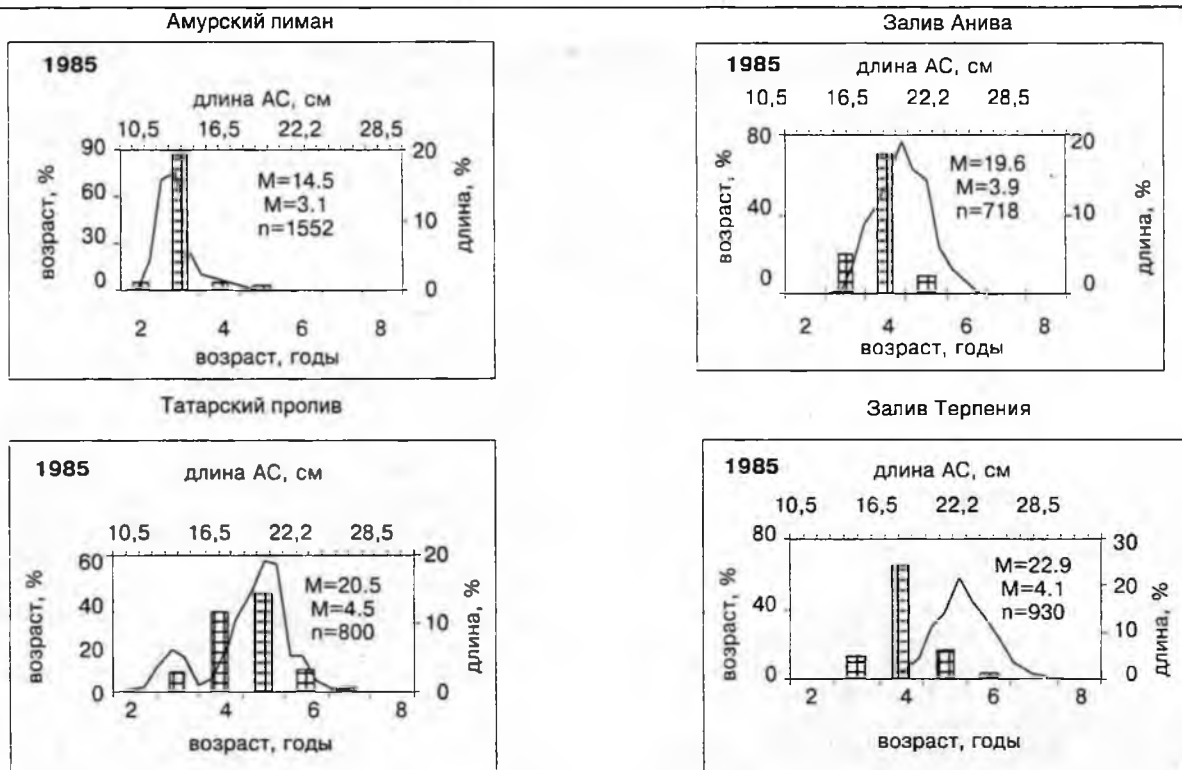


Рис. 2. Размерно-возрастной состав зубастой корюшки в 1985 г.

ность. Нерестовые миграции начинаются с залива Анива. В реках Лютюга и Сусуя первые гонцы появляются уже в конце апреля. Массовый ход довольно растянут и в целом по району может продолжаться свыше месяца. Обычно пик хода отмечается с 5 мая по 10 июня.

Несколько позднее нерестится корюшка залива Терпения. Как и в предыдущем случае, миграция начинается с самой крупной реки — Поронай. Продолжительность массового хода — с середины мая по первую декаду июня. Однако в отдельные годы сроки значительно смещаются, и заход производителей в реки залива может наблюдаться вплоть до 1 июля.

Сроки нереста в Татарском проливе значительно варьируют. Например, в 1980 году нерест основной части популяции происходил в период с 20 мая по 14 июня, в 1981 году — с 6 по 25 июня, в 1987 году — с 28 мая по 1 июля.

В реках сахалинского побережья Амурского лимана нерестовый ход начинается в конце мая — начале июня и в целом длится не более 10—12 дней.

Таким образом, каждая из группировок имеет свой функционально полноценный ареал, обеспеченный собственной репродуктивной и нагульной областью. Кроме того, имеется пространственная и временная разобщенность основной репродуктивной фазы жизненного цикла. Следовательно, минимальные условия для гипотезы о выделении популяции выполнены. Приступим к рассмотрению биологической основы выдвигаемой гипотезы.

Размерно-возрастной состав. Учитывая значительную межгодовую изменчивость размерно-воз-

растного состава нерестового стада корюшки, целесообразно сравнение данных проводить дифференцированно по годам. При сравнении этих параметров необходимо, чтобы выборка охватывала весь период нерестового хода, поскольку разница между производителями в его начале, середине и конце даже в одной и той же реке бывает довольно существенна. В качестве примера на рис. 2 приведен размерно-возрастной состав корюшки четырех исследуемых районов в 1985 году. Наибольшую среднюю длину имела корюшка, нерестящаяся в реках северной части Татарского пролива (21,77 см), наименьшую — рыбы, отловленные в реках Амурского лимана (14,53 см). Эти различия обусловлены неоднородностью возрастного состава: в нерестовом стаде из рек северной части Татарского пролива были представлены особи в возрасте от 2 до 7 лет, с преобладанием пятигодовиков, а в реках Амурского лимана возрастной диапазон составлял от 2 до 5 лет, модальный возраст — три года.

Производители из рек заливов Анива и Терпения имели довольно близкие средние показатели. Доминирующий возраст на нерестилищах в реках бассейнов заливов Анива и Терпения — 4-годовики, но их доля в общей численности различна.

Функциональные зависимости. Своеобразие генетической системы популяции проявляется в фенотипических особенностях особей, составляющих ту или иную группировку. Наличие и степень фенотипических различий можно оценить, анализируя функциональные зависимости, такие, как длина тела — плодовитость, длина тела — масса, поскольку их характер связан с конкретными экологическими условиями и может

Параметры уравнения регрессии, отражающие зависимость массы тела от длины АС (см) для корюшки четырех районов Сахалина

Район	r	b	a	S ²	Объем проб, экз
Залив Анива	0,82	0,48±0,006	10,9	7,16	1498
Залив Терпения	0,92	0,43±0,007	12,02	0,51	798
Татарский пролив	0,9	0,52±0,01	9,72	5,99	657
Амурский лиман	0,88	0,54±0,04	8,81	4,52	510

быть неодинаков в различных местах обитания. Для каждого из районов был проведен расчет параметров уравнений, описывающих эти зависимости (табл. 2, 3).

Сравнение коэффициентов уравнений регрессии, отражающих зависимость массы тела от его длины, показало отсутствие различий для корюшки всех исследуемых районов (табл. 4). В то же время, при анализе функции, описывающей зависимость абсолютной плодовитости от длины тела, было выделено две статистически различные по свободному члену группы (табл. 5): в первую вошли особи, обитающие в Амурском лимане, Татарском проливе и заливе Терпения, во вторую — рыбы из залива Анива. Рыбы из рек залива Анива характеризовались меньшей плодовитостью, чем одноразмерные особи, нерестящиеся в реках залива Терпения, Татарского пролива и Амурского лимана. Но если столь сходный характер зависимости для корюшки Амурского лимана и северной части Татарского пролива, вероятнее всего, объясняется единством группировки, то ее общность с группировкой залива Терпения, с нашей точки зрения, связана с условиями нереста.

Темп роста и полового созревания. Одной из важнейших популяционных характеристик является

темп полового созревания. По нашим данным, наиболее раннее начало полового созревания, в возрасте 2 года, характерно для рыб, обитающих в Татарском проливе, тогда как в нерестовом стаде заливов Анива и Терпения 2-годовики, как правило, отсутствуют. Массовое созревание (70%) происходит по районам: в заливе Анива — в среднестатистическом возрасте 3,7 года при длине 17,6 см; в заливе Терпения — в возрасте 3,2 года при длине 16,8 см; в Татарском проливе — в возрасте 3,5 года при длине 17,9 см.

По корюшке Амурского лимана, к сожалению, данных нет.

Своеобразие условий обитания не могло не отразиться и на характере роста рыб. Как показано в таблице 6, наибольшим темпом роста обладает корюшка залива Анива. Особи, обитающие в заливе Терпения, Татарском проливе и Амурском лимане, имеют сходные между собой показатели.

Структура чешуи. В связи с решением задачи дифференциации группировок корюшки представляет интерес изучение структуры чешуи рыб из различных мест обитания. Исследуя рост параметров структуры чешуи (радиусов, числа склеритов, средней величины межсклеритных расстояний), мы обнаруживаем основные возра-

Таблица 3

Параметры линии регрессии, отражающие зависимость плодовитости (шт.) от длины тела АС (см), для корюшки четырех районов Сахалина

Район	r	a	b±m	S ²	Объем пробы, экз
Залив Анива	0,94	1,39	3,43±0,05	11,96	470
Залив Терпения	0,96	4,23	3,07±0,06	2,76	186
Татарский пролив	0,95	4,59	3,02±0,04	2,31	235
Амурский лиман	0,94	4,54	2,98±0,05	1,91	120

Таблица 4

Результаты сравнительного анализа параметров уравнений регрессии*, отражающих зависимость массы от длины тела АС с применением критерия Стьюдента

Район	Залив Анива	Залив Терпения	Татарский пролив
Залив Терпения	0,46 0,29	-	-
Татарский пролив	1,19 0,45	0,60 0,65	-
Амурский лиман	0,79 0,89	0,25 0,68	0,37 1,23

Примечание. * Числитель — для параметра А, знаменатель — для В.

Таблица 5

**Результаты сравнительного анализа параметров уравнений регрессии*,
отражающих зависимость плодовитости от длины тела АС с применением критерия Стьюдента**

Район	Залив Анива	Залив Терпения	Татарский пролив
Залив Терпения	$\frac{4,10^{***}}{0,17}$	-	-
Татарский пролив	$\frac{5,20^{**}}{0,13}$	$\frac{0,94}{0,50}$	-
Амурский лиман	$\frac{6,26^{***}}{0,46}$	$\frac{1,98^*}{1,13}$	$\frac{1,07}{0,78}$

Примечания. * Числитель — для параметра В, знаменатель — для А.

** Значения критерия для 5% уровня значимости.

*** Значения критерия для 1% уровня значимости.

стные изменения в многолетнем росте рыб без анализа специфики его сезонных изменений (Ваганов, 1978).

На первом этапе работ в этом направлении ограничили рассмотрением лишь некоторых параметров чешуйной пластинки, а именно — радиуса, числа склеритов и средней ширины межсклеритных расстояний 2-го и 3-го годовых колец.

Данные, представленные в таблице 7, свидетельствуют о существовании статистически значимых различий в структуре чешуи выделяемых групп. Неоднородность выявлена по 4 из 6 рассматриваемых признаков: радиусам 2-го и 3-го годовых колец и количеству склеритов в них. Исключение составили особи из залива Терпения и Амурского лимана, имеющие сходные значения по этим параметрам. Различия достоверны на уровне третьего порога вероятности, но транс-

грессия в рядах распределения слишком велика, чтобы пользоваться этими критериями как самостоятельными для дифференциации группировок.

Только одна характеристика обладает невысокой вариабельностью, а следовательно, наиболее пригодна для проведения сравнительного анализа — величина межсклеритных расстояний. Применение критерия Стьюдента позволяет выделить две достоверно различные группы: как и в предыдущем случае, первая включает корюшку залива Терпения, Татарского пролива и Амурского лимана, вторая представлена особями из одного района — залива Анива.

Таким образом, на основе анализа многолетних данных по ряду отдельных показателей (темпа роста и созревания, величины межсклеритных расстояний) и функциональным зависимостям (длина-плодовитость) выделили две

Таблица 6

**Средний темп роста зубастой корюшки, по данным обратных расчислений,
в различных районах Сахалина**

Район	Возраст, лет				
	1	2	3	4	5
Залив Анива	5,2±0,07	12,0±0,08	17,2±0,10	21,0±0,09	24,4±0,10
Залив Терпения	4,6±0,08	10,7±0,09	15,3±0,14	18,8±0,14	нет данных
Татарский пролив	4,3±0,07	11,1±0,09	15,5±0,10	19,0±0,13	22,2±0,14
Амурский лиман	4,2±0,06	10,8±0,09	15,3±0,09	18,8±0,10	нет данных

Таблица 7

**Некоторые параметры 2-го и 3-го годовых колец чешуи корюшки
из различных районов Сахалина***

Район	Радиус годового кольца		Расстояние между склеритами		Число склеритов в годовом кольце	
	второго	третьего	во 2-м кольце	в 3-м кольце	во втором	в третьем
Залив Анива	30,77±0,49	25,62±0,30	3,31±0,04	2,80±0,04	10,54±0,08	9,41±0,06
Залив Терпения	23,81±0,75	19,20±0,76	3,06±0,04	2,79±0,03	7,92±0,16	7,63±0,12
Татарский пролив	25,68±0,63	20,41±0,34	3,00±0,04	2,68±0,04	9,12±0,09	8,71±0,07
Амурский лиман	23,90±0,40	21,75±0,48	3,00±0,04	2,77±0,03	8,08±0,13	7,45±0,09

Примечание. * Все измерения выражены в делениях окулярмикронметра (усл. ед.), увеличение.

статистически различные группы, в одну из которых вошли особи, обитающие в заливе Терпения, на севере Татарского пролива и в Амурском лимане, в другую — рыбы, отловленные в заливе Анива. Присутствие в одной группе рыб залива Терпения и северо-западного Сахалина мы объясняем схожестью некоторых факторов среды. Прежде всего это условия нереста. Он протекает в этих районах в близкие сроки при сходном температурном режиме. Как было показано выше, общие черты имеет и структура нерестовых площадей: наряду с крупной «материнской» рекой присутствуют до десятка мелких речек. Корюшка, отловленная в заливе Анива, обладает оригинальными свойствами и имеет присущий только этой группировке характер вышеупомянутых зависимостей.

Очередным шагом в наших исследованиях было проведение морфометрического анализа корюшки из четырех районов сахалинского шельфа.

Детальное исследование фенотипических особенностей группировок показало, что корюшка из

рек заливов Анива и Терпения отличается от корюшки из рек западного побережья Сахалина большей высотой головы, но меньшей высотой спинного и длиной грудного плавников (табл. 8, 9). У корюшки залива Анива анальный плавник расположен несколько ближе к переднему, а спинной — к заднему концу тела, чем у особей из рек залива Терпения, Татарского пролива и Амурского лимана.

Достоверность этих различий подтверждается и результатами сравнительного анализа с помощью параметрических критериев (табл. 10). Так, между параметрами корюшки из залива Анива и Татарского пролива, залива Анива и Амурского лимана для 5%-го уровня значимости достоверны различия по восемнадцати признакам; залива Терпения и Амурского лимана, залива Терпения и Татарского пролива — по четырнадцать признаков; заливов Анива и Терпения — по тринадцать признаков и лишь по двум — для особей из Татарского пролива и Амурского лимана.

Причины фенотипической неоднородности группировок, с нашей точки зрения, следует искать

Таблица 8

Среднестатистические показатели пластических признаков зубастой корюшки из различных районов Сахалина

Признаки	Зал. Анива	Зал. Терпения	Татарский пролив	Амурский лиман
в процентах от длины головы				
hc	51,01±0,72	51,09±1,21	48,66±1,67	48,84±1,50
L	49,71±0,69	50,13±0,76	50,03±0,88	49,86±0,38
io	22,98±0,28	22,46±0,30	23,03±0,59	22,97±0,31
Lr	31,34±0,35	31,72±0,71	31,49±0,67	31,74±0,55
do	21,40±0,19	21,85±0,68	21,62±1,18	21,57±0,35
в процентах от длины тела				
L	93,24±0,09	92,88±0,15	93,20±0,31	93,20±0,13
Lm	71,47±0,27	70,71±0,27	72,08±0,91	72,00±0,72
Lc	23,71±0,07	24,80±0,41	24,59±0,28	24,48±0,14
VA	22,80±0,14	22,89±0,23	23,47±0,39	22,29±0,24
Dd	21,38±0,13	21,42±0,28	21,20±0,52	21,40±0,30
pD	37,79±0,24	38,41±0,31	39,62±0,65	39,49±0,33
AD	48,11±0,19	47,43±0,40	47,24±0,76	47,10±0,68
AV	48,39±0,24	49,77±0,91	50,14±1,07	49,89±0,49
pV	25,99±0,27	26,25±0,33	26,60±0,57	26,23±0,24
AA	69,97±0,27	71,49±1,03	71,61±1,19	71,44±1,15
Hc	13,80±0,07	13,83±0,15	14,61±0,23	14,79±0,18
hc	5,09±0,02	4,93±0,01	5,00±0,03	4,90±0,01
IC	11,59±0,11	11,11±0,12	12,40±0,23	12,30±0,10
ID	8,75±0,04	8,85±0,08	10,37±0,27	10,43±0,14
hD	15,20±0,08	15,60±0,22	15,71±0,38	15,66±0,18
IP	15,12±0,07	15,76±0,32	16,20±0,38	16,18±0,16
IV	12,93±0,05	13,74±0,30	14,18±0,27	14,07±0,23
IA	12,70±0,07	12,91±0,11	12,58±0,21	12,40±0,11
hA	9,25±0,07	9,63±0,30	10,14±0,19	9,96±0,11

Таблица 9

**Среднестатистические показатели меристических признаков зубастой корюшки
из различных районов Сахалина**

Признаки	Зал. Анива	Зал. Терпения	Татарский пролив	Амурский лиман
ll	18,39±0,13	19,75±0,34	20,27±0,42	20,10±0,47
D	8,80±0,02	8,84±0,02	8,56±0,06	8,58±0,04
A	13,60±0,05	13,64±0,08	13,20±0,10	13,19±0,08
r br	6,57±0,03	6,61±0,06	6,69±0,05	6,71±0,06
sp br	29,90±0,17	30,02±0,17	29,20±0,37	29,10±0,30
vert	64,33±0,06	64,38±0,07	64,00±0,16	64,29±0,12

Таблица 10

**Результаты сравнительного анализа морфометрических признаков корюшки
из различных районов Сахалина с применением критерия Стьюдента**

Признак	Анива-Татарский	Анива-Терпения	Анива-Амурский	Татарский-Терпения	Татарский-Амурский	Терпения-Амурский
hгол	4,09***	0,16	4,02***	3,80***	0,27	4,70***
Lзагл	0,7	0,98	0,41	0,2	0,4	1,04
io	0,16	1,94	0,04	1,61	0,18	2,33*
Lr	0,4	1,01	1,17	0,5	0,59	0,08
do	0,5	1,36	0,63	0,45	0,12	1,16
L	0,03	0,21	3,44**	0,17	2,77**	3,53***
Lm	1,47	2,94**	1,45	3,29**	0,16	3,98***
Lгол	3,95***	4,40***	4,67***	0,68	0,45	1,97
VA	2,42**	2,68**	3,55***	0,27	0,42	1,08
Dd	0,6	0,15	0,06	0,64	0,58	0,08
pD	5,19***	2,4**	6,28***	3,25**	0,34	4,75***
AD	2,38**	2,48**	2,96**	0,48	0,31	1,05
AV	4,04***	3,58***	4,86***	0,68	0,52	0,4
pV	1,78	0,95	0,96	0,96	1,06	0,09
AA	4,11***	4,28***	3,93***	0,22	0,29	0,1
Hc	6,74***	3,90***	5,45***	3,31**	0,74	5,77***
hc	1,16	2,07	1,16	0,85	1,3	0,75
IC	3,76***	2,84**	4,38***	5,81***	0,44	9,47***
ID	7,62***	0,76	10,8***	6,67***	0,21	10,8***
hD	2,01*	2,04*	2,51*	0,38	0,17	0,36
IP	4,26***	2,84**	6,08***	1,41	0,07	2,51*
IV	5,82***	3,72***	5,91***	1,56	0,4	1,75
IA	0,63	1,34	2,02*	1,52	0,84	3,90***
hA	4,69***	1,76	4,68***	1,97	0,85	2,31*
ll	6,77***	5,6***	6,08***	1,6	0,48	1,3
D	2,36*	0,58	2,56*	2,70**	0,18	3,46***
A	2,80*	0,33	3,11**	2,80***	0,05	4,03
r br	1,1	0,33	1,32	0,7	0,18	1,1
sp br	2,74**	0,35	3,44***	2,90***	0,33	4,36***
vert	0,3	0,29	0,29	0,5	1,44	0,65

Примечания. * Значения критерия для 5% уровня значимости.

** Значения критерия для 1% уровня значимости.

*** Значения критерия для 0,1% уровня значимости.



в неодинаковой протяженности нерестовых миграций, совершаемых особями крупных рек (Поронай, Амур), с одной стороны, и относительно небольших водотоков — с другой. Отличия в топографии плавников рыб с различной степенью подвижности теоретически обосновано с точки зрения функционального значения Алеевым (1957). Для более подвижных форм рыб характерна некоторая смещенность спинного и брюшного плавников к переднему концу, а анального — к заднему концу тела по сравнению с малоподвижными. Гриценко, сравнивая корюшку из р. Тымь — крупнейшей реки Сахалина, и р. Орловка, относящейся к категории малых рек, среди прочих различий отмечал в первом случае наличие более низкого хвостового плавника, расположенного ближе к голове (Гриценко, 1990, стр. 197). Данный факт согласуется с результатами наших исследований.

При анализе счетных признаков обращает на себя внимание различие по количеству прободенных чешуй в боковой линии. Наибольшим их числом обладали особи из Татарского пролива и Амурского лимана, наименьшим — из залива Анива.

Оценку имеющихся данных можно проводить, анализируя попарно отдельные признаки с помощью целого ряда известных критериев. Однако такой путь позволяет описать только локальные

связи и дает возможность рассмотреть изменчивость лишь одного отдельного параметра. В данном случае нас больше интересуют результаты анализа комплекса признаков: проверка достоверности их различий, выявления внутрigrупповой и междугрупповой изменчивости применительно к корюшке прибрежных вод Сахалина, позволяющие в конечном итоге осмыслить сущность ведущих взаимосвязей в исследуемом материале.

Результаты применения методов многомерного анализа подтверждают значимость различий между корюшкой, нерестящейся в реках заливов Анива, Терпения, и корюшкой, заходящей в реки северо-западного побережья Сахалина. Различия в шести из семи случаев по F-критерию превышают стандартные значения третьего порога вероятности, что свидетельствует о статистической неоднородности данных выборок, за исключением корюшки из рек Татарского пролива и Амурского лимана, где особи представлены единой генеральной совокупностью (табл. 11). Согласно результатам расчетов, нулевая гипотеза об отсутствии различий между выборками по всей совокупности признаков отвергается в 4 случаях из 5 (при степенях свободы $30.73 F_{0.95} = 0.62$).

Метод среднего группы дает возможность на основе расчисленного расстояния Махаланобиса построить дендрограмму сходства исследуемых выборок (рис. 3).

Наибольшее сходство наблюдается между множествами, принадлежащими «амурской» и «татарской» группировкам ($D_2 = 1.87$). Помимо того, довольно близкими между собой оказались рыбы, отловленные в заливах Анива и Терпения. Наиболее удалены друг от друга «амурская» и корюшка залива Терпения ($D = 7.04$).

Таким образом, результаты проведенной научной работы свидетельствуют в пользу существования на исследованной акватории трех самостоятельных группировок зубастой корюшки. Группировки эти в достаточной степени пространственно изолированы. В качестве локализирующих, с нашей точки зрения, выступают 2 фактора. Во-первых, свал глубин, наиболее тесно подходящий к побережью на участках от $46^{\circ}50'$ с.ш. до $45^{\circ}50'$ с.ш. — у юго-западного побережья и от $47^{\circ}30'$ с.ш. до $46^{\circ}00'$ с.ш. — у юго-восточного (рис. 4).

Корюшка почти не встречается на изобатах свыше 100 м (табл. 12). Сказанное позволяет предположить, что подходящие близко к побережью глубоководные участки в достаточной степени ограничивают смешивание соседствующих группировок. Вторым ограничивающим фактором являются условия воспроизводства, ухудшающие

Таблица 11

Результаты многомерного анализа морфометрических признаков для зубастой корюшки из различных районов обитания с применением F-критерия Фишера и критерия Хоттеллинга

Район	Анива-Амурский	Анива-Татарский	Анива-Терпения	Амурский-Терпения	Амурский-Татарский	Татарский-Терпения
T2	144,5	82,2	58,7	156,8	48,9	137,6
F	5,85	4,27	2,62	6,17	1,6	3,81

еся по мере приближения к границам выделяемых нами участков.

Полученные результаты могут представлять интерес не только в плане выявления и описания скрытой пространственной (популяционной) структуры данных, но и их временной (эволюционной) структуры, определения уровня связи и масштабов взаимодействия выделяемых группировок в ходе эволюционного процесса. Исходя из вышеизложенного и опираясь на хронологию геологических катаклизмов последних эпох, предположим вероятный ход эволюции на уровне выделяемых нами группировок.

Согласно Линдбергу (1972), схема последовательности событий недавнего прошлого (конца четвертичного периода) может быть представлена в следующем виде. В результате наступившей относительно быстрой регрессии моря произошло восстановление связи между отдельными, разобщенными в прошлом, речками и создалась единая крупная речная система — Палеоамур.

Затем в результате имевших место провалов дна окраинных морей, а также в ходе 2-й бореальной трансгрессии нижний участок единой речной системы был затоплен. Тем самым вновь нарушилась связь отдельных речек с основной артерией. Протяженность этих водотоков сильно сократилась, изменилась скорость течения, некоторые участки оказались вовсе выпавшими из системы этих речек. Помимо этого, 2-я бореальная трансгрессия ознаменовалась образованием глубоких впадин восточных морей, Японских островов и о-ва Сахалин. На границе мезозоя и в кайнозойе возникают горы Сахалина, тем самым еще раз меняя характер речной системы острова, прерывая связь отдельных рек и меняя характер их течения. Существует также точка зрения, что русло палеореки на территории южной части Сахалина пролегло от устья реки Поронай вдоль восточного побережья острова до северной оконечности Сунайской низменности и по ней далее на юг до залива Анива (Никифоров и др., 1993).

Зубастая корюшка — первично пресноводная рыба (Никольский, 1971), не исключено, что в прошлом — эстуарный вид. Геологические катаклизмы, в ходе которых произошел разрыв русла праматери-реки на несколько отдельных речных систем, привели к тому, что единая прежде популяция оказалась раздробленной на несколько группировок. Для той части группировки, которая попала в зону шельфа, находящуюся под влиянием вод крупных рек, период адаптации к новым условиям обитания прошел успешнее, чем для той,

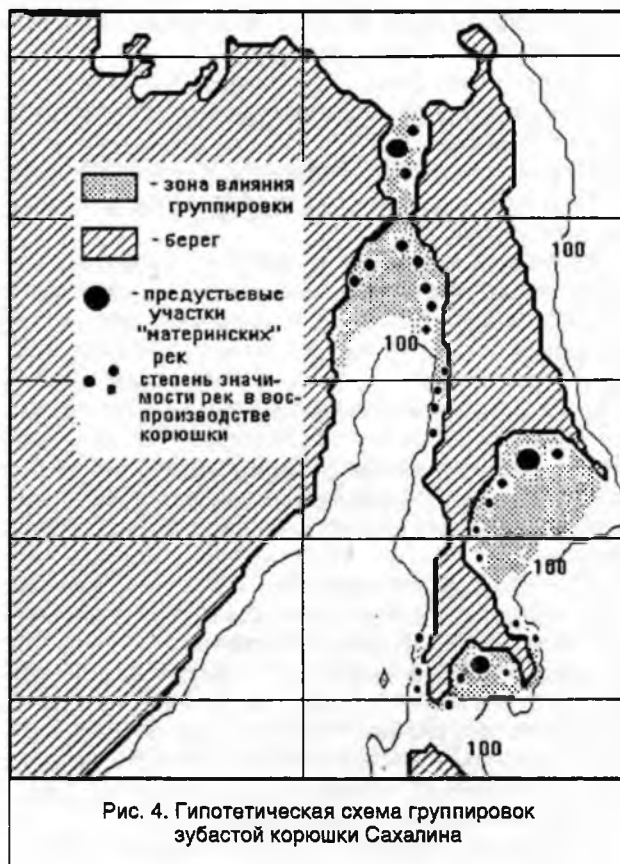


Рис. 4. Гипотетическая схема группировок зубастой корюшки Сахалина

которая вынуждена была приспособливаться к жизни в зоне резкого свала глубин (как на участках от $46^{\circ}50'$ до $45^{\circ}50'$ с.ш. — у юго-западного побережья и от $47^{\circ}30'$ до 46° с.ш. — у юго-восточного побережья) или к нересту в реках с короткими водотоками, имеющими горный характер течения (подобно рекам, впадающим в Татарский пролив, южнее 51° , но севернее $46^{\circ}50'$, а также в залив Терпения между 47° и 48° с.ш.). В результате образовалось несколько, в большей или меньшей степени, изолированных групп особей, приуроченных к вновь образованным крупным («материнским») рекам. А поскольку зубастая корюшка в период нагула не обладает большой миграционной активностью, развитие каждой из этих группировок в дальнейшем происходило собственным эволюционным путем.

В частности, предположительно существовавшая в недавнем прошлом связь залива Анива с заливом Мордвинова (Никифоров и др., 1993) вполне объяс-

Таблица 12

Зависимость величины среднего улова на траление от глубины для зубастой корюшки различных районов по результатам осенне-зимних тралово-акустических съемок 1984—1988 гг., %

Район	Глубина, м										
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	150
Анива	нет	4,1	7,5	2,3	1,4	5,5	4,1	24,1	46,5	3,4	нет
Терпения	37,5	10,4	4,5	0,2	4,2	13	14	36	4,5	нет	нет
Татарский		24	14,5	10,5	2	2	5	4,5	нет	нет	нет

няет сохранившееся до сих пор влияние анивской популяции корюшки на этот район.

В то же время у истоков Амура сохранилась довольно мощная группировка, район обитания которой включает как сам Амур с Амурским лиманом, так и северную часть Татарского пролива вместе с реками сахалинского и материкового побережий.

Как было показано в ходе исследования, по всем четырем районам наблюдается различие в размерно-возрастной структуре, а также некоторых параметров чешуи (количество склеритов и диаметры второго и третьего годовых колец). Однако различие по первичным показателям еще не является доказательством того, что выделяемая группировка является популяцией, равно как и отсутствие различий не свидетельствует о генетической однородности сравниваемых группировок.

Оценка функциональной зависимости между длиной тела и плодовитостью, а также величины межсклеритных расстояний позволяют выделить три статистически различные группы. Первую составляет корюшка залива Терпения, Татарского пролива и Амурского лимана, что является следствием сходных условий ее обитания. Корюшка залива Анива имеет присущий только ей характер этих зависимостей.

Результаты сравнительного анализа морфометрических признаков корюшки Татарского пролива, Амурского лимана, заливов Анива и Терпения свидетельствуют, о значительном сходстве между особями первых двух районов и существенном различии между рыбами, обитающими в заливах Анива, Терпения и у северо-западного побережья Сахалина.

В целом можно говорить о существовании на исследованной акватории трех самостоятельных группировок зубастой корюшки: «амурской», «анивской» и «терпеньевской». Группировки эти в достаточной степени пространственно изолированы, и каждая имеет свою репродуктивную систему с центром воспроизводства — «материнской» рекой и обеспечена своей областью нагула.

Влияние «анивской» группировки распространяется на участок юго-западного побережья

южнее 46°50' с.ш. и на участок юго-восточного побережья южнее 47°. В качестве фактора, ограничивающего смешивание, с нашей точки зрения, выступают глубины, превышающие 100 метров, наиболее тесно подходящие к побережью на участках от 46°50' до 45°50' — у юго-западного побережья Сахалина и от 47°30' до 46° — у юго-восточного.

Список литературы

- Гриценко О.Ф. 1990. Проходные рыбы острова Сахалин // Диссертация на соискание уч. степени д.б.н. Москва. 226 с.
- Гриценко О.Ф., Чуриков А.А., Родионова С.С. 1984. Экология размножения зубастой корюшки (*Osmerus mordax dentex* Steindachner) в реках острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 3. С. 407—416.
- Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология / М.: Высшая школа. 303 с.
- Кушинг Д.Х. 1979. Морская экология и рыболовство // М.: Пищевая промышленность. 288 с.
- Чутунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР. 162 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб // М.: Пищевая промышленность. 364 с.
- Бродский А.С., Ножкина Л.Б. 1967. Поверхностные воды // Атлас Сахалинской области. Главн. упр. геодез. и картограф. при Совете Министров СССР.
- Ваганов Е.А. 1978. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб // Новосибирск. Наука СО. 134 с.
- Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период // Л.: Наука. 547 с.
- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология // М.: «Высшая школа». С. 471.
- Андреев В.Л. 1980. Классификационные построения в экологии и систематике // М. Изд-во «Наука». 140 с.
- Никифоров С.Н., Макеев С.С., Беловолов В.Ф. 1993. Особенности распределения ихтиофауны в пресных водоемах южной части Сахалина и возможные пути ее формирования // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 4. С. 500—510.

Tschukina G.F. The biological basis of intraspecies differentiation of Asiatic smelt (*Osmerus mordax*) in Sakhalin waters.

On the base of analysis of materials on ecology and biological peculiarities of Asiatic smelt as well, a scheme of their intraspecies structure is called attention to. Within the studying region three groups of population grade – "Amurskaya", "Anivskaya" and "Terpenyevskaya" are singled out.