ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА ЯКОВЛЕВИЧА ЛЕВАНИДОВА

V. Y. Levanidov's Biennial Memorial Meetings

2001 **Вып. 1**

БИОЛОГИЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КОРЮШЕК ПРИМОРЬЯ

И.З. Парпура, Н.В. Колпаков

Тернейская научно-исследовательская станция ТИНРО-Центра, п. Терней, Приморский край

Корюшки (Osmeridae) занимают существенное место в ихтиоценах прибрежных и внутренних вод Дальнего Востока и, соответственно, в прибрежном промысле. При некоторой активизации отечественных и зарубежных исследований дальневосточных корюшек, в последние годы проявился дефицит информации по этим рыбам из вод Приморья – крупного и своеобразного в биогеографическом отношении района Дальнего Востока. Необходимость инвентаризации фауны корюшек и возможно полного изучения их внутривидовой структуры и экологии в пределах всего ареала очевидна. Помимо решения задач рационального использования и сохранения биологического разнообразия корюшек, эти данные нужны и для решения теоретических проблем – классификации и филогении семейства.

В данном сообщении изложены некоторые результаты исследований распространения и биологии корюшек, выполненных Тернейской НИС ТИНРО-Центра в северном Приморье в 1996–2000 гг. Основное внимание уделено биологическим особенностям и вопросу внутривидовой организации этих рыб.

Работы проводились по общепринятым методикам ихтиологических исследований. Возраст рыб определялся по чешуе. Морфометрический анализ выполнялся на левой стороне рыб, на свежем материале. В трудных случаях видовая принадлежность определялась по остеологическим признакам (McAllister, 1963; Клюканов, 1977). В связи с отсутствием единой методологии популяционных исследований за основу интерпретации внутривидовой дифференциации корюшек нами принят подход М.К. Глубоковского (1995). При выделении группировки в качестве популяции учитывались следующие критерии: ее пространственная дискретность в репродуктивный период, фенотипическое своеобразие, независимая от других совокупностей динамика (прежде всего, численности) при прочих равных условиях. В тексте и таблицах приняты следующие обозначения: FL – длина рыб по Смитту, см; M – масса рыб, г; IAP – индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. шт.; t – возраст, лет; C – длина головы; o – диаметр глаза; r – длина рыла; op – заглазничное расстояние; hC – высота головы; io – межглазничное расстояние; lm – длина верхней челюсти; ld – длина нижней челюсти; H – максимальна высота тела; h – минимальная высота тела; lD, lA, – длина оснований спинного, анального плавников; lP, lV – длина грудного, брюшного плавников; hD, hA – высота спинного, аналь-

ного плавников; AD, PD, PV, VA, AA, AV – антедорсальное, постдорсальное, пектовентральное, вентроанальное, антеанальное, антевентральное расстояния; pl – длина хвостового стебля; squ – число поперечных рядов чешуи; sb – число жаберных тычинок. D, A, P, V – число всех лучей в спинном, анальном, грудном, брюшном плавниках; rbr – число жаберных лучей; lim – пределы изменчивости признака; X – среднее; S – среднее квадратическое отклонение; m_x – ошибка средней, n – число исследованных особей; t_{st} – критерий Стьюдента; R – коэффициент корреляции.

Результаты и обсуждение

В Приморье (от мыса Поворотный до мыса Невельского) обитает четыре вида корюшек: морская малоротая (*Hypomesus japonicus* (Brevoort)), японская малоротая (*Hypomesus nipponensis* McAllister), обыкновенная малоротая (*Hypomesus olidus* (Pallas)) и азиатская (*Osmerus mordax dentex* Steindachner). Наши данные дополняют и уточняют имевшиеся сведения о распространении корюшек (Клюканов, 1977; Гриценко, Чуриков, 1983) в отношении *H. olidus* и *H. nipponensis*.

Обыкновенная малоротая корюшка

Обнаружена в лагунном оз. Бурное (47° с. ш.) и нижнем течении р. Самарга. По-видимому, это южная граница распространения обыкновенной корюшки по материковому побережью Японского моря, бассейн которого предлагалось включить в ареал данного вида (Гриценко, Чуриков, 1983).

Пластические и меристические признаки корюшки из оз. Бурного представлены в табл. 1. У обыкновенной корюшки, в отличие от сходной с ней внешне японской малоротой корюшки отсутствует рукоятка сошника, а ductus pneumaticus соединяется с нижней стороной плавательного пузыря (McAllister, 1963); для нее характерно более широкое межглазничное расстояние, более массивный хвостовой стебель, длиннее грудной и анальный плавники (табл. 1, 2). Судя по имеющимся литературным данным (Гриценко, Чуриков, 1983; Saruwatari et al., 1997; Черешнев и др., 1999) *H. olidus* фенотипически стабильна в ареале.

Размеры исследованной половозрелой корюшки типичны для вида: длина (FL) трехлеток (2+) варьирует от 11 до 12,5 см (11,9±0,14), масса от 13 до 20 г (16,6 ±0,58).

H. olidus разделяется на проходную и озерно-речную формы, популяциям отдельных водоемов свойственны достоверные морфологические отличия (Гриценко, Чуриков, 1983). Популяция оз. Бурного весьма малочисленна и относится к жилой форме. Миграций корюшки этого вида в прибрежной зоне Приморья не отмечалось.

Японская малоротая корюшка

В Приморье японская малоротая корюшка населяет прибрежные озера и нижние участки некоторых рек с медленным течением. По нашим данным р. Серебрянка является северной границей распространения вида по материковому побережью Японского моря. На островах Сахалин и Хоккайдо эта корюшка подразделяется на проходную и пресноводную – озерную и озерно-речную формы (Гриценко, Чуриков, 1983).

Исследованные нами группировки обитают в пресных водах. В прибрежной зоне эта корюшка практически не встречается. Очевидным признаком туводности вида в северном Приморье является и его низкая численность в этом районе. По сообщению Ю.И. Гавренкова в бассейне залива Петра Великого, где обитает проходная форма *H. nipponensis* (Гриценко, Чуриков, 1983), она весьма многочисленна и является объектом промысла.

Морфологическая характеристика. *H. nipponensis* свойствен хорошо выраженный половой диморфизм. При сравнении самцов и самок по 24 признакам (20 пластических и 4 счетных) (табл. 2) достоверные различия проявляются по 7–8. Однако в исследованных выборках речной и озерной корюшки они выражены по-разному. У речной они проявляются по длине головы, рыла, высоте головы, ширине верхней челюсти, пектовентральному, вентроанальному, антеанальному расстоянию, длине брюшных

плавников. У озерной по длине рыла, высоте головы, антеанальному расстоянию, длине грудных и брюшных плавников, высоте и длине основания анального плавника. При сравнении корюшек из р. Серебрянка и оз. Благодатное по 12 пластическим (сравнивались признаки, не подверженные половой изменчивости) и 4 счетным признакам статистически достоверные отличия обнаружены по 8 из них (табл. 2). У озерной корюшки больше диаметр глаза, длина верхней челюсти, антеанальное и постдорсальное расстояние, количество жаберных тычинок и поперечных рядов чешуй, а у речной корюшки больше длина основания спинного плавника и наименьшая высота тела. Очевидно, что выявленные отличия связаны с экологией сравниваемых группировок.

Достаточно велики отличия корюшки из наших сборов при сравнении ее с *H. nipponensis* из водоемов Сахалина (Гриценко, Чуриков, 1983). Североприморские популяции достоверно отличаются меньшим числом рядов чешуй, значительно меньшей высотой головы, большим антедорсальным расстоянием, меньшим межглазничным расстоянием. У рыб сахалинских популяций в меньшей мере выражены половые различия по 2 признакам.

Таблица 1

Морфометрические параметры *H. olidus* (оз. Бурное, n=10)

Признак	lim	X± m_x	S
Пластические признаки, в % FL			
r	4,27-6,07	5,38±0,21	0,66
op	10,26–11,11	10,60±0,12	0,39
o	4,96-5,38	5,15±0,07	0,21
C	20,94–21,97	21,45±0,13	0,40
hC	12,14–13,68	12,74±0,17	0,55
AD	42,74–47,01	45,13±0,51	1,63
PD	35,64–40,51	38,38±0,55	1,75
pl	11,45–14,36	12,14±0,37	1,18
lD	7,86-9,15	8,43±0,14	0,46
hD	12,31–14,70	13,76±0,27	0,84
lA	11,88–13,08	12,48±0,14	0,44
hA	6,67-8,97	7,73±0,27	0,86
lP	15,56–17,09	16,15±0,19	0,59
lV	13,68–14,70	14,27±0,14	0,45
PV	23,42–27,78	24,79±0,52	1,66
VA	22,05–25,64	23,59±0, 39	1,23
io	4,70-7,26	5,61±0,30	0,94
Меристические признаки			
squ	54–56	55,0±0,2	0,67
sb	32–34	33,0±0,2	0,67
D	9–10	9,6±0,2	0,52
A	14–16	15,0±0,2	0,67
P	11–13	11,8±0,2	0,79
V	8	8	-
rbr	6–7	6,2±0,1	0,42

Биологическая характеристика. Японская малоротая корюшка наиболее мелкая из всех корюшек, обитающих в водах Приморья. Она достигает длины 12 см и массы 14 г. В пробах длина самок варьировала в пределах 5,1–10,8 см, масса 0,5–10 г, возраст от 0+ до 2+ лет. Длина самцов изменялась от 5,4 до 9,7 см, масса от 0,5 до 6,5 г, возраст от 0+ до 1+ (табл. 3). Самки живут на год дольше. Относительная численность самцов выше, чем самок. Их доля в осенних и весенних сборах составляет около 60%.

Зависимость длина–масса хорошо описывается степенной функцией:

$$M = 0.0000004FL^{3,65} \ (R=0,95).$$

Таблица 2

Морфометрические параметры *H. nipponensis*

Признак	Р. Серебрянка		Оз. Благодатное		t_{st}
	♀ (n=37)	♂ (n=13)	♀(n=25)	♂ (n=25)	
Пластические признаки, % FL					
C	18,5–22 20,2±0,15	18,8–22,7 20,9±0,27	20,2–22,7 21,4±0,16	20,1–22,6 21,5±0,15	–
r	4,6–6,32 5,4±0,08	5,28–6,35 5,95±0,07	5,68-6,95 6,2±0,08	5,17–6,53 5,88±0,08	8,64
o	4,64–5,83 5,29±0,05	5,1–5,97 5,49±0,08	5,27-6,85 6,04±0,08	5,29–6,66 5,9±0,08	–
op	8,67–10,3 9,47±0,06	7,92–10,3 9,33±0,19	8,48-10,2 9,47±0,1	8,79–10,7 9,5±0,1	–
hC	10,6–13,4 12,2±0,1	10,0–12,8 11,5±0,23	10,5–12,9 12,1±0,13	10,5–12,5 11,6±0,12	–
lm	7,89–8,96 8,53±0,08	7,47–8,7 8,27±0,12	7,82-9,2 8,65±0,09	7,84–9,5 8,6±0,1	2,15
ld	9,86–11,2 10,5±0,1	9,4–10,9 10,3±0,11	9,26-11,7 10,4±0,13	9,41–11,3 10,5±0,08	–
io	2,97–3,7 3,38±0,06	2,53–3,87 3,36±0,1	3,03-3,94 3,53±0,04	3,03–3,82 3,41±0,04	–
AD	43,8–49,4 46,3±0,24	40,1–47,2 45,9±0,55	45,6-49,1 47±0,21	44,9–47,8 46,7±0,15	2,3
PD	36,1–42,2 38,5±0,27	35,3–43 39,4±0,53	36,5-41,4 39,6±0,23	38,6–41,6 39,9±0,23	3,73
PV	20,2–29,7 24,6±0,44	23,1–28 26,1±0,39	23,3-27 25,4±0,21	23,0–28,1 25±0,29	–
VA	20,4–24,1 22,3±0,19	19,3–23,2 20,9±0,4	20,1-25,3 22±0,26	19,3–23,9 21,5±0,22	–
AV	42,7–48,8 45,9±0,24	41,8–48,3 45,9±0,44	43,9-48,2 46±0,25	42,9–48 45,7±0,29	–
AA	65,7–70,2 67,5±0,19	59,8–68,8 65,8±0,64	66,3-71,3 67,8±0,23	63,6–69,6 66,6±0,32	–
hD	12,7–15,8 14,6±0,12	12,6–15,8 14,1±0,28	12,7-15,9 14,3±0,18	12,7–17 14,7±0,27	–
lD	7,22–9,24 8,18±0,09	7,65–8,86 8,21±0,1	6,81-8,66 7,63±0,1	6,67–8,52 7,61±0,11	5,68
lP	14,1–16,6 15,4±0,11	13,7–17,7 15,8±0,31	14,1–16,8 15,6±0,14	13,5–18,2 16,2±0,25	–
lV	12,2–15 13,6±0,11	10,9–16 14,7±0,35	11,9-15,6 14±0,19	12,6–16,5 14,8±0,2	–
lA	13,1–19,5 14,5±0,4	–	12,4-15,5 14,2±0,18	13,5–17,6 15,6±0,21	–
hA	8,6–10,2 9,1±0,08	–	6,51-10,4 8,81±0,22	6,79–13,1 9,52±0,33	–
H	14,7–16,3 15,4±0,11	–	13,8-16,5 15,2±0,13	12,9–16,6 15±0,22	–
h	6,12–7,29 6,57±0,08	–	4,9–6,55 5,89±0,08	5,06–6,67 5,87±0,09	6,84
Меристические признаки					
D	9–11 9,95±0,07	9–10 9,92±0,08	9–11 9,96±0,11	9–13 10±0,14	–
A	16–18 17,0±0,1	16–19 16,9±0,29	16-19 17,4±0,15	13–18 17,1±0,22	–
sb	31–35 32,9±0,18	31–33 32±0,12	30-36 33,9±0,29	33–35 33,9±0,15	5,37
squ	56–62 58,6±0,31	54–60 56,8±0,46	57-61 58,8±0,21	55–62 58,7±0,32	2,05

Примечание. Здесь и далее над чертой указаны пределы изменчивости, под чертой – среднее значение ± ошибка среднего. Значения критерия Стьюдента (t_{st}) указаны при P>0,99.

Линейный рост с возрастом (t) описывается уравнением параболы:

$$FL = 26,35 + 37,91t - 4,59t^2 \ (R=0,93).$$

Созревает японская корюшка большей частью в возрасте одного года. Плодовитость, определенная у 22 самок, колебалась от 420 до 7700 икринок (табл. 3), составив в среднем 3300 икринок. Зависимость плодовитости (шт.) от длины тела (мм) описывается степенной функцией:

$$IAP = 0,000193FL^{3,764} \ (R=0,86).$$

Внутривидовая структура. При относительной близости местообитаний рассмотренных нами двух группировок японской корюшки, значительные фенетические и экологические (экология размножения) различия свидетельствуют об их обособленности. В равной мере это относится и к другим подобным группировкам японской малоротой корюшки в северном Приморье. Иными словами, в данном регионе виду свойственна жесткая популяционная структура, и вероятная генетическая связь между популяциями минимальна или отсутствует.

Таблица 3

Биологические характеристики японской малоротой корюшки (оз. Благодатное)

Показатель	Возраст		
	0+	1+	2+
Самки (n=48)			
FL	5,1–6,84 58±1,02	7,5–9,1 8,3±0,1	8,6–10,8 9,9±0,5
M	0,5–2,5 1,43±0,23	3,1–6,5 4,63±0,23	5-10 8,42±1,16
n/%	21/43,8	23/47,9	4/8,3
IAP	0,42–1,6 0,84±0,26 (n=4)	1,5–4,81 3,13±0,27 (n=15)	7,33–7,7 7,47±0,12 (n=3)
Самцы (n=76)			
FL	5,36–6,43 5,8±0,1	7,2–9,7 8,58±0,1	–
M	0,7–2,6 1,64±0,24	3,9–8,5 4,01±0,36	–
n/%	21/38,2	55/61,8	–

Численность японской корюшки в водоемах северного Приморья невелика, хотя она является объектом любительского подледного лова (ежегодное изъятие не превышает 5 т). Угрозы сокращения биологического разнообразия вида (популяционной структуры) нет.

Морская малоротая корюшка

Морская малоротая корюшка – обычный вид прибрежной зоны Приморья и далеких миграций не совершает. Биологической особенностью вида в северном Приморье является заход некоторой части на зимовку в приустьевые участки рек, имеющие лимнический характер. Однако такие миграции нерегулярны и их связи с гидрологическими факторами пока не установлено. В значительных количествах зимой малоротая корюшка концентрируется в заливах Ольги, Владимира, Рында, Чихачева.

Морфологическая характеристика. В целом, по морфометрическим признакам приморская малоротая корюшка соответствует таксономическим описаниям вида по другим районам ареала (табл. 4, 5). Фенотипические особенности исследованы по выборкам с 3 удаленных друг от друга нерестилищ (бухты Русская, Яша, Сковородка) по 16 пластическим и 4 меристическим признакам. Половые различия обнаружены в каж-

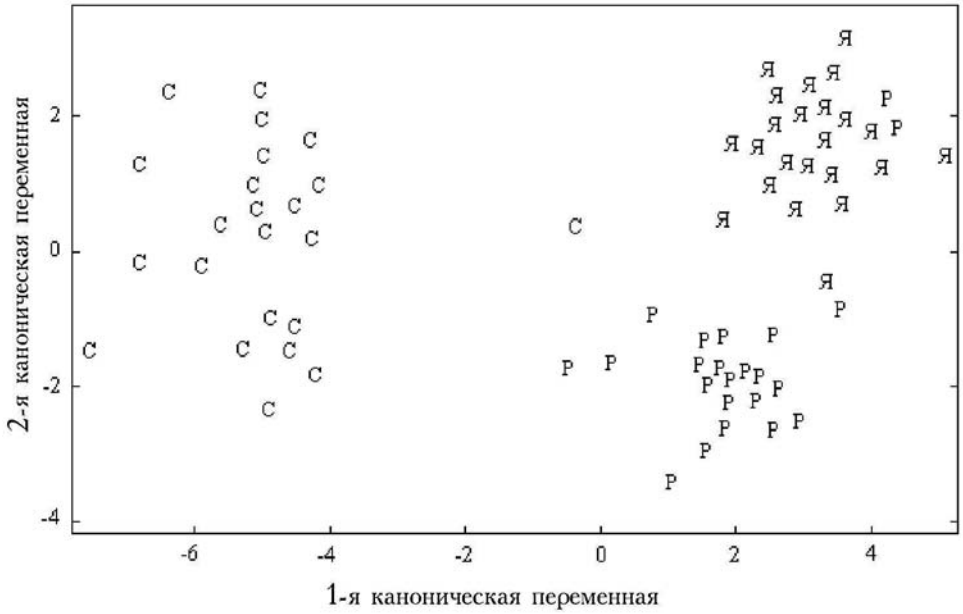
дой совокупности. Однако уровень половой изменчивости в них различен. Меньше всего различий между самками и самцами у корюшки бухты Яша по одному признаку, в бухте Русская по 10 признакам, в бухте Сковородка по 6 признакам. Сопоставление рыб с этих трех нерестилищ между собой по 11 признакам (не подверженным половой изменчивости) также выявило наличие между ними статистически достоверных отличий (табл. 4). Сравниваемых корюшек можно разделить на две группы: корюшка из южной части района исследований (бухта Русская) и северной части (бухты Яша и Сковородка). Рыбы бухты Русская отличаются от таковых бухты Яша по 6 из 7 пластических признаков, а бухты Сковородка по 4. Между собой корюшки бухт Сковородка и Яша различаются лишь по 2 признакам. По длине рыла исследованные корюшки отчетливо разделяются на два фенотипа: «длиннорылую» из бухт Яша и Сковородка и «короткорылую» из бухты Русской. Несложный расчет показывает, что уровень различия форм по «критерию Майра» (Майр, 1974) превосходит принятый для подвидов (1,28). По этому признаку выделенные группы легко диагностируются визуально. Феномен существования столь сильно различающихся морфотипов корюшек требует дальнейшего изучения, поскольку приморское побережье отличается слабой риасовостью и отсутствием физических границ, которые могли бы стать причиной длительной изоляции группировки малоротой корюшки и формообразования.

Таблица 4

Морфометрические параметры морской малоротой корюшки

Признак	Бухта			t_{st}		
	Русская (Р)	Яша (Я)	Сковородка (С)	Р-Я	Р-С	Я-С
Пластические признаки, % FL						
r	3,89–4,58 4,20±0,03	4,17–5,88 5,22±0,05	4,07–5,92 4,99±0,08	19,86	9,58	–
op	8,13–9,87 9,11±0,07	8–9,92 8,97±0,06	8,81-11,1 9,75±0,06	–	7,11	3,90
C	15,9–18,3 17,10±0,09	16–19,3 18,1±0,1	17,3–20,6 18,9±0,09	7,43	13,95	2,54
lm	5,85–7,05 6,27±0,04	5,85–7,25 6,4±0,04	5,66–7,8 6,38±0,06	2,41	–	–
hC	9,82–12,5 11,3±0,08	10,7–13 11,7±0,08	9,51–12,3 11,3±0,09	3,54	–	–
AD	44,3–48,3 46,2±0,13	44,4–51,2 47±0,17	43,9–50 46,1±0,2	3,76	–	–
pl	11,2–14,1 12,7±0,1	11,2–13,7 12,2±0,09	9,66–13,5 12,1±0,12	3,73	3,87	–
Меристические признаки						
D	10–11 10,9±0,07	10–11 10,7±0,17	10–12 10,3±0,08	–	5,64	2,13
A	14–16 15,1±0,14	14–17 15,7±0,33	15–18 16,0±0,11	–	5,06	-
sb	31–38 34,8±0,23	30–34 32,2±0,22	32–39 35,9±0,23	8,17	3,38	11,62
squ	60–67 63,9±0,47	61–68 63,2±0,8	60–67 64,4±0,27	–	–	–

Однако, не исключено, что такими границами могут быть особенности гидрологического режима различных участков приморского прибрежья (Викторовская, Матвеев, 2000). Сравнение морфометрических параметров выборок с трех нерестилищ методом многомерной статистики (пошаговый дискриминантный анализ) показывает их полную обособленность в пространстве канонических переменных и значительное расстояние между центрами выборок (рисунок).



Распределение выборок морской малоротой корюшки (*Hypomesus japonicus*) в плоскости первых двух канонических переменных. Бухты: Р – Русская, С – Сковородка, Я – Яша

Для оценки различий географически удаленных группировок малоротой корюшки сопоставлены морфометрические параметры корюшки из б. Сковородки и из зал. Анива (Гриценко, Чуриков, 1983) по 15 пластическим (раздельно по полу) и 6 меристическим (оба пола) признакам. Самки достоверно отличаются по 9 мерным признакам; самцы – по 7 (табл. 5). По счетным признакам исследованные корюшки различаются по количеству лучей в грудных плавниках, числу жаберных тычинок и поперечных рядов чешуй. Отметим, что сахалинская корюшка относится к «длиннорылой» форме. По меристическим признакам (D, A, squ) также проявляется некоторая изменчивость, которая может носить как клинальный, географический, характер, так и быть отражением межпопуляционных различий.

Биологическая характеристика. Как правило, возраст корюшек определяется по чешуе. Однако интерпретация ее структуры у североприморской *H. japonicus* осложняется нечеткостью первых слеритов. При этом возраст впервые нерестующих двухгодовиков длиной 12–13 см может быть занижен на один год. В этом случае количество склеритов в зоне первого года роста достигает 20–25, что маловероятно. Около 10% чешуй имеют четко выраженную зону первого года жизни с 3–7 склеритами. С учетом того, что у этой корюшки чешуя закладывается при длине тела около 3 см (Василец, 1998), расчитано, что в возрасте одного года она достигает длины 5–7 см. В нерестовых скоплениях морская малоротая корюшка представлена рыбами 2–6 полных лет роста (зона сближенных склеритов закладывается в весеннее время). Численно преобладают 3–4 годовики (табл. 6). Самцы живут на год меньше самок, их предельный возраст 5 лет.

H. japonicus наиболее крупная из малоротых корюшек (табл. 6). Ее длина в северном Приморье достигает 25,5 см, масса 150 г, т. е. выше, чем в других частях ареала.

На о-ве Хоккайдо ее длина не превышает 19 см (Yanagawa, 1981), на ове Сахалин 22 см (Гриценко, Чуриков, 1983), в заливе Петра Великого 23 см (Задорина, 1980). Самки у корюшки несколько крупнее самцов.

Зависимость массы рыб от длины удовлетворительно описывается уравнением степенной функции:

$$M = 0{,}0000005FL^{3{,}538} \ (R=0{,}95).$$

Линейный рост корюшки с возрастом аппроксимируется уравнением параболы:

$$FL = 29{,}82 + 60{,}46t - 5{,}387t^2 \ (R=0{,}79).$$

Созревание. Созревает малоротая корюшка в возрасте 2–3 лет. Широкое варьирование размеров корюшки внутри одного возрастного класса (табл. 6) связано с существованием в каждом поколении двух когорт, различающихся темпом роста и полового созревания. Для определения их соотношения была построена кривая распределения относительных годовых приростов трехгодовиков (отдельно для самок и самцов) в последний год жизни. На кривой выделяются две группы рыб с высоким и низким темпом роста. Можно предположить, что рыбы с низким приростом созрели в последний год жизни (энергия расходовалась преимущественно на генеративный рост), а с высоким темпом роста в предыдущем.

В результате было выяснено, что сроки созревания у рыб разного пола различаются – самцы созревают в среднем несколько раньше. У них около 65% особей созревает на втором году жизни, примерно 35% на третьем; у самок около 45% особей созревает на третьем году, а 55% на втором. Размеры медленно и быстро растущих рыб в среднем различаются незначительно (примерно на 0,3 см). Уравнение параболы, описывающее рост длины тела с возрастом для самок, созревших в три года имело вид:

$$FL = 90{,}61t - 5{,}485t^2 - 54{,}55 \ (R=0{,}99),$$

для созревших в два года:

$$FL = 40{,}22t + 7{,}467t^2 - 18{,}38 \ (R=0{,}99).$$

Плодовитость *H. japonicus* в северном Приморье варьирует от 8 до 50 тыс. икринок. Зависимость между длиной (мм) и абсолютная плодовитостью (шт.) описывается степенной функцией:

$$IAP = 0{,}153FL^{2{,}272} \ (R=0{,}87).$$

В Приморье морская малоротая корюшка («прибойка», «surf smelt») нерестится на опресненных участках пляжей с крупным песком, защищенных рифами или скальными обломками, приуроченных к устьям небольших пресных водотоков. Мест, отвечающих этим условиям, сравнительно мало. Это и очевидная нестабильность физических факторов прибойной полосы в большой мере лимитируют численность вида. Значительная пространственная разобщенность и вероятная разнокачественность нерестилищ представляются нам достаточными условиями для репродуктивной изоляции нерестовых группировок и, в итоге, для существования выраженной популяционной организации. Мы предполагаем, что популяциям этой корюшки свойствен хоминг, который обусловлен гидрохимическими особенностями опресненных участков прибрежья.

Не исключено, что по характеру нереста *H. japonicus* подразделяется на две формы: уже указанную псаммофильную и фитофильную. В 1997 г. в бухте Сковородка нами отмечен случай откладки икры этой корюшкой на водоросли (*Sargassum*). Аналогичное явление в заливе Петра Великого наблюдал в 2000 г. Ю.И. Гавренков (устное сообщ.). О.Ф. Гриценко и А.А. Чуриков отметили (1983), что на о-ве Сахалин часть морской малоротой корюшки нерестует в лагунах и солоноватых озерах, но, к сожалению, ими не

описан характер нереста в этих водоемах. Таким образом, есть основания предполагать дифференциацию этой корюшки по экологии нереста.

В северном Приморье размножение морской корюшки начинается в третьей декаде мая и продолжается около месяца при температуре воды 7–10° С, наиболее интенсивно при 9–10° С. Биологическая структура нерестовой корюшки подвержена значительной динамике. Соотношение полов у этого вида близко к нормальному (1: 1). Но в начале нереста на нерестилищах численно преобладают самцы, к концу – увеличивается доля самок (до 94%). От начала к концу нереста происходит уменьшение среднего возраста и размеров производителей. Первыми на нерестилища подходят старшие, повторно нерестующие рыбы, вконце мелкие, впервые нерестующие особи.

Как правило, нерест этой корюшки происходит ночью в течение 2–3 часов, после чего количество нерестующих рыб заметно уменьшается и в утренние часы достигает минимума. Отмечена суточная изменчивость состава производителей: от вечера к утру снижаются размерные показатели рыб и относительная доля самок. Молодые, впервые созревшие особи остаются на нерестилищах до утра.

Корюшка очень чувствительна к шумам, огням и движению на берегу. Даже от слабых помех, например, света фонаря, направленного на море, огня костра, шума, она отходит от берега. Производители не подходят к берегу и при сильном волнении (при высоте волн более 40–50 см). В таких случаях нами наблюдался и дневной нерест.

Внутривидовая дифференциация. Дискретность нерестилищ и их разнокачественность, отчетливые морфологические различия нерестовых группировок, отмеченная нами различная динамика их численности и биологической структуры, являются наглядными доказательствами выраженной популяционной организации морской корюшки. При этом она явно соответствует модели системы типичных «локальных стад». Вопрос об интеграции популяций в группировки более высокого ранга требует дальнейшего изучения, причем с применением других методов исследований (паразитологических, биохимических). В равной мере это относится и к вероятной экологической дифференциации вида и свойственной ему эпигенетической изменчивости (по темпу роста и созревания).

Азиатская корюшка

Азиатская (зубастая) корюшка – анадромный вид корюшек. Особенностью вида в северном Приморье является характерное распределение в нерестовый период: как правило, эта рыба не размножается в реках, нижнее течение которых имеет характер лиманов. Малочисленна в южной части Приморья (от мыса Поворотный до мыса Егорова). Наиболее многочисленные группировки нерестовой корюшки отмечены в реках, впадающих в Татарский пролив: Ботчи, Самарга, Единка, Бурливая, Пещерная, Максимовка, Великая Кема.

Морфологическая характеристика. При сравнении особей разного пола по 20 пластическим и 4 меристическим параметрам достоверные отличия проявляются по 10 признакам: o, H, h, PD, lA, lP, lV, PV, VA, sb. Половые различия у зубастой корюшки из северной части Охотского моря выражены слабо, только по двум – AA и lA. Сравнение морфологии корюшки из разных частей ареала показало значительную изменчивость как пластических, так и счетных признаков (табл. 8), варьирует также и степень проявления полового диморфизма). Североприморская корюшка отличается наименьшим числом поперечных рядов чешуи, длиной хвостового плавника.

Биологическая характеристика. Как и у морской малоротой корюшки, рост азиатской может быть нечетко отражен в регистрирующей структуре чешуе и при определении занижен на год. По нашим данным, в водах северного Приморья эта корюшка нерестует в возрасте от 3 до 8 полных лет (самки). Продолжительность жизни самцов на год меньше, чем у самок.

В наших сборах зубастая корюшка достигала длины 34,7 см и массы 500 г (табл. 9). Одновозрастные самки крупнее самцов. Зависимость между длиной и массой описывается степенной функцией:

$$M = 0{,}000001FL^{3{,}379} \ (R=0{,}92).$$

Рост корюшки с возрастом описан уравнением параболы:

$$FL = 10{,}22 + 69{,}22t - 3{,}855t^2 \ (R=0{,}92).$$

Как уже было сказано выше, зубастая корюшка созревает в возрасте 3–4 лет. У этого вида так же, как и у *H. japonicus*, внутри каждого возрастного класса выделяется две группы рыб, различающихся темпом роста и возрастом полового созревания. По вышеописанной методике было определено, что у самок в возрасте четырех лет впервые созрело около 63% рыб, повторно нерестующих особей было 37%, у самцов 35 и 65% соответственно. То есть в среднем самцы созревают несколько раньше.

Длина впервые и повторносозревающих четырехгодовиков у зубастой корюшки заметно различается: у самок она составила в среднем 22,9 и 25,4 см соответственно, у самцов 21,3 и 24,2 см.

Абсолютная плодовитость зубастой корюшки в наших сборах варьировала от 21 до 189 тыс. икринок. Зависимость плодовитость–длина тела аппроксимировали степенной функцией:

$$IAP = 0{,}000004FL^{4{,}208} \ (R=0{,}86).$$

Нерестовая миграция корюшки в реки северного Приморья начинается в третьей декаде мая после прохождения весеннего паводка. Существует связь между колебаниями уровня воды в реках и интенсивностью нерестового хода ($R=0{,}34$, $t_{st}=2{,}15$). Продолжительность миграции зависит от численности производителей и, обычно, составляет 20–40 дней.

Заход корюшки в реку начинается с наступлением густых сумерек и может продолжаться всю ночь. По характеру нереста зубастая корюшка типичный литофил. Нерестилища располагаются в нижнем течении рек в 1,5–3 км от устья (в крупных реках выше). Это глубокие плесы (до 3 м) с галечно-песчаным дном и скоростью течения 0,4–0,7 м/с. Температура воды в реках в этот период составляет 7–14° С. Скат личинок отмечен на 26 сутки после начала нерестовой миграции. По-видимому, продолжительность эмбрионального развития составляет около 25–30 дней и соответствует имеющимся данным (Гриценко и др., 1984).

Биологическая структура азиатской корюшки, как и у *H. japonicus*, в период нереста подвержена изменчивости. От начала к концу миграции размерные показатели как самок, так и самцов снижаются. Аналогично меняется и возрастной состав производителей. По-видимому, созревание повторно нерестующих рыб происходит быстрее. К концу нерестового хода, в уловах нарастает доля впервые нерестующих рыб младших возрастов.

В северном Приморье у зубастой корюшки численно преобладают самцы, общая доля которых в уловах достигает 60–70%. В начале миграции их относительная численность достигает 90–100%. Затем постепенно увеличивается доля самок, достигая своего максимума (50–60%) в середине миграции. Период, когда доля самок максимальна, совпадает с максимумом уловов. К концу хода доля самок стабилизируется на уровне 40–45%.

Внутривидовая дифференциация. Зубастую корюшку подразделяют на две экологические формы: I – нагуливающуюся и зимующую в заливах и II – обитающую в открытых частях морей (Василец и др., 1998). «Морская» корюшка отличается большими размерами, повышенным темпом роста, продолжительностью жизни, плодовитостью, численным преобладанием самцов. Корюшке, экологически связанной с заливами, свойственны меньшие размеры, плодовитость и прочее.

По данным тралово-акустических съемок в летний нагульный и зимний периоды зубастая корюшка в Японском море и прилегающих водах образует несколько пространственно обособленных скоплений, которые явно связаны с районами воспроизводства и одновременно могут быть отнесены к той или иной экологической форме. Одно из них (несомненно «морская» форма), наиболее крупное, дислоцируется в северной части Татарского пролива, второе – в заливе Анива (Щукина, 1999). Третьей крупной группировкой, по-видимому, является пространственно обособленная (что подтверждается и отсутствием вида в реках южной части северного Приморья) зубастая корюшка залива Петра Великого, которая характеризуется указанными выше признаками (Шкарина, 1991). По некоторым данным (Дудник, Щукина, 1990; Черешнев, Попов, 1987) в ареале этого вида можно выделить несколько подобных стад.

Как и лососи, в период размножения такие группировки разделяются на локальные стада, генетически (хоминг очевиден) связанные с бассейнами отдельных рек. По ряду признаков, прежде всего, независимой динамике численности, экологии нереста и биологическим особенностям такие группировки являются популяциями зубастой корюшки. По-видимому, зубастая корюшка является видом с «классической» иерархической популяционной структурой и подразделяется на крупные географические группировки (суперпопуляции) и локальные стада (популяции).

Заключение

При наличии многих публикаций по фауне и распространению корюшек на Дальнем Востоке России (Клюканов, 1977; Черешнев, 1998; и др.) в действующих правилах рыболовства до настоящего времени фигурирует «корюшка». Соответственно, промысел этих рыб осуществляется без должного учета биологического разнообразия и особенностей биологии этих рыб. Меры регулирования промысла носят абстрактный характер. Следствием такого положения стало повсеместное снижение уловов. Например, в северном Приморье объемы вылова «корюшки» сократились с 130 т в 1988 г. до 1,5 т в 2000 г. (данные Амуррыбвода). Однако, истинные масштабы сокращения запасов корюшек оценить трудно, поскольку органами рыбоохраны учитывается только официальная промысловая статистика, а основная масса этих рыб добывается самодеятельно, бесконтрольно. Поскольку лов основных промысловых видов – морской малоротой и зубастой корюшек, как правило, ведется либо на нерестилищах, либо в устьях нерестовых рек, возникла реальная угроза исчезновения многих популяций и сокращения генофонда корюшек.

Результаты наших работ (естественно, не претендующие на полноту информации) позволяют обоснованно сформулировать принципы оптимизации эксплуатации запасов корюшек.

1. Регулирование промысла корюшек путем квотирования и регламентации добычи должно основываться на данных о видовом составе, внутривидовой структуре и состоянии запасов видов корюшек в конкретном промысловом районе.

2. Единицами эксплуатации корюшек должны быть популяции. Но, при очевидной сложности инвентаризации популяционного состава и практической невозможности распределения адекватной биологическому состоянию группировок промысловой нагрузки следует свести к минимуму вылов этих рыб в период размножения. Основная промысловая нагрузка должна ложиться на смешанные скопления, что возможно в нагульный период. Рационализация добычи зубастой корюшки во время нерестовых миграций может быть достигнута путем чередования дней лова и пропуска (в северном Приморье: сутки – лов, двое – пропуск).

Имеющиеся к настоящему времени сведения о дальневосточных корюшках носят, в основном, описательный (морфобиологический) характер, необходимый на этапе изучения дифференциации видов и их фенотипической изменчивости. Однако, опубликованные данные малооперабельны. Очевидной причиной этого является отсутствие общего

подхода и общепринятых, типовых методик исследований. Прежде всего, это относится к технике проведения морфометрического анализа. Традиционно используемая схема промеров Правдина-Смитта (Правдин, 1966) весьма несовершенна и обычно сопровождается «операторскими» девиациями. Очевидно, что необходима объективная («инструментальная») методика, сводящая к минимуму ошибки измерений. Такой техникой может быть метод проекций, использованный для промеров горбуши (Глубоковский, 1995).

Естественное в многообразных условиях обширных ареалов и при сложной внутривидовой дифференциации корюшек, фенотипическое и экологическое разнообразие видов может стать причиной таксономического кризиса. Мы имеем в виду очередную, и преждевременную, на наш взгляд, ревизию рода *Hypomesus* (Saruwatari et al., 1997) с выделением групп видов. В ее основу положены сомнительные различия варьирующих и перекрывающихся морфологических признаков. Очевидно, что односторонний типологический подход при классификации такой сложной группы рыб, какой представляются корюшки, бесперспективен. Необходимо комплексное изучение этих видов. Достаточно сложная и в то же время более простая, чем у лососевых, внутривидовая структура этих рыб представляется нам удобным объектом исследования природы экологической дифференциации.

Литература

Василец П.М., Винников А.В., Золотов О.Г. Распределение и численность тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner в прикамчатских водах Охотского моря // Изв. ТИНРО. Владивосток, 1998. Т. 124, ч. 1. С. 360–374.

Викторовская Г.И., Матвеев В.И. Связь сроков размножения морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* с температурой воды у побережья северного Приморья // Океанология. 2000. Т. 40, № 1. С. 79–84.

Гриценко О.Ф., Чуриков А.А. Систематика малоротых корюшек рода *Hypomesus* (Salmoniformes, Osmeridae) азиатского побережья Тихого океана // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 4. С. 553–563.

Гриценко О.Ф., Чуриков А.А., Родионова С.С. Экология размножения зубастой корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner в реках острова Сахалина // Вопр. ихтиол. 1984. Т. 24, вып. 3. С. 407–416.

Клюканов В.А. Происхождение, расселение и эволюция корюшковых (Osmeridae) // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 13–27.

Коротаева О.Б., Коротаев Ю.А. Морфобиологическая характеристика зубастой корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner р. Тигиль (охотоморское побережье Камчатки) // Изв. ТИНРО. Владивосток, 1999. Т. 126. С. 296–302.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.

Черешнев И.А., Попов С.А. Первые данные по биологии азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner Тауйской губы (северо-западное побережье Охотского моря) // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 128-146.

Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: ДВО РАН, 1998. 130 с.

Чуриков А.А., Гриценко О.Ф. Экология тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner в нагульный период // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1983. С. 123–137.

Шкарина Т.В. Биология тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* (Steind.) Южного Приморья // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. Владивосток: ДВГУ, 1991. С. 77–84.

Щукина Г.Ф. Распределение и миграции зубастой корюшки *Osmerus mordax dentex* Сахалино-Курильского шельфа // Вопр. ихтиол. 1999. Т. 39, вып. 2. С. 253–257.

Saruwatari T., Lopez J.A., Pietsch T.W. A Revision of the Osmerid Genus *Hypomesus* Gill (Teleosteige: Salmoniformes) with the Description of a New Species from The Southern Kuril Islends // Species Diversity, 1997. Vol. 2, N 1. P. 59–82.

Yanagawa H. Studies on the local form and dispersal of the chica *Hypomesus pretiosus japonicus* (Brevoort) in Japan // Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University, 1981. V. 27, N 1/2. 161 p.