

**ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ
КРАСНОПЕРОК РОДА *TRIBOLODON* В БАССЕЙНАХ
РЕК ПРИМОРЬЯ**

Ю.И. Гавренков¹, В.В. Свиридов²

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр (ТИНРО-Центр)¹,
Дальневосточный государственный университет², г. Владивосток

В Приморском крае известны 2 вида красноперок рода *Tribolodon*: мелкочешуйная *T. brandti* (Dyb.) и крупночешуйная *T. hakonensis* (Gunth.) (Гавренков, Иванков, 1979). Ареалы обитания обоих видов в данном регионе в значительной степени перекрываются. Крупночешуйная красноперка распространена от р. Туманная (п-ов Корея) до рек Шантарских островов, включая нижнее течение Амура. Мелкочешуйная красноперка встречается вдоль побережья Японского моря от р. Туманная на юге до 47° 19' с. ш. Особенно высока численность данных видов в реках южного Приморья, впадающих в зал. Петра Великого (Гавренков, Иванков, 1979). Численность и биомасса мелкочешуйной красноперки с юга на север убывает, а крупночешуйной возрастает (Гавренков, 1989). Морфологические различия между самками и самцами данных видов описаны для популяций о-в Сахалин (Гриценко, 1974). Представляется актуальным исследование полового диморфизма дальневосточных красноперок на примере популяций Приморья для оценки степени дифференцирующей значимости каждого из признаков по более подробной схеме измерений.

В работе использованы материалы, собранные с 1976 по 2000 г. в весенне-летние периоды в бассейнах рек Тесная, Цукановка, Гладкая, Рязановка, Пойма, Брусья, Нарва, Барабашевка, Амба (Хасанский район), Раздольная (Надеждинский район), Артемовка, Шкотовка, Суходол (Шкотовский район), Киевка (Лазовский район), залив Ольга, р. Аввакумовка (Ольгинский район), озерах Японское, Бурное, реках Джигитовка, Серебрянка, Светлая, Самарга (Гернейский район). Запасы на отдельных реках в период нерестового хода и нереста оценивались по уловам ставных ловушек, ставных и накидных сетей, закидных неводов по методике Ю.Т. Сечина (1990). В период исследований было выполнено 650 постановок ставных сетей и 95 ставных ловушек, более 100 ловов закидными неводами. В заливе Петра Великого запасы красноперок в преднерестовых и нагульных скоплениях учитывались во время донных траловых съемом методом площадей (Аксютина, 1968). Траления проводились с борта МРС-055 донным 20-метровым тралом с мягким грунтопом в светлое время суток. В период исследований выполнено 700 тралений. Коэффициент уловистости принимался равным за 0,2.

Для проведения исследования полового диморфизма использовали схему измерений по Ю.И. Гавренкову и В.Н. Иванкову (1979), являющуюся расширенной схемой измерений карповых. Для сравнения использован 31 признак, выраженный в процентах от длины тела до конца чешуйного покрова и от длины головы. Различия принимались достоверными при 95%-ном уровне значимости. Материал собран в бухте Киевка (Лазовский район) в июле 2000 г. Морфологическому анализу было подвергнуто 25 экз. самок и 25 экз. самцов обоих видов сходных размеров (длина тела до конца чешуйного покрова (AD) колебалась в пределах 30,4–36,3 см, средние значения AD для всех исследованных выборок достоверно не различались).

Информация по промысловой статистике получена в Приморрыбводе, а также собрана непосредственно на местах промысла. Данные по нерегулируемому лову были получены в результате личных наблюдений и путем опроса местных жителей и рыбинспекторов.

Смертность рассчитывалась по возрастному составу методом Робсона-Чемпмена (Рикер, 1979). Возраст определен у 1,2 тыс. экз.

Для исследования эмбрионально-личиночного периода обоих видов использовали живую икру и личинок, полученных в заводских условиях и взятых с естественных нерестилищ. Проводились визуальные наблюдения за поведением производителей красноперок во время нерестового хода и нереста, описание нерестилищ и велись наблюдения за термическим и гидрохимическим режимом вод на нерестилищах.

Многолетние исследования, проведенные на реках в период нерестового хода и нереста в бассейнах рек южного Приморья, показали, что площадь нерестилищ мелкочешуйной красноперки в 2,5 раза больше, чем у крупночешуйной. Однако в период интенсивного нереста плотность производителей на нерестилищах у нее в 1,5 раза ниже, чем у крупночешуйной. Эффективность использования нерестилищ у красноперок в целом определяется в пики нереста, тогда как в другое время заполнение нерестилищ у обоих видов практически одинаково. У крупночешуйной известен один пик нереста в середине апреля, у мелкочешуйной – два (май–июнь) (Гавренков, 1982). Численность производителей мелкочешуйной красноперки во время первого пика (май) в 1,5–2,5 раза больше, чем численность производителей крупночешуйной красноперки в разгар ее нереста.

Таблица 1

Основные фенотипические признаки двух видов красноперок в период нереста

Мелкочешуйная	Крупночешуйная
Брачная окраска	
Одна красная полоса ниже боковой линии и красное пятно за жаберной крышкой	Три оранжевые полосы: одна – выше боковой линии, другая – по боковой линии, третья – ниже нее; в области анального плавника две нижние сливаются в одну, которая продолжается до конца чешуйного покрова
Окраска грудных, брюшных, анального плавников	
Красная	Оранжевая
Жемчужная сыпь	
У обоих полов – белые точки на голове, частично на спине и грудных плавниках	У самцов хорошо выражена, расположена на голове и вдоль спины до хвостового плавника; у самок представлена белыми точками на голове и грудных плавниках
Форма тела	
Вальковатое, торпедообразное	Уплощенное с боков
Форма рыла, рта, губ	
Длинное; типично нижний; массивные, мясистые	Короткое; конечный; тонкие не мясистые

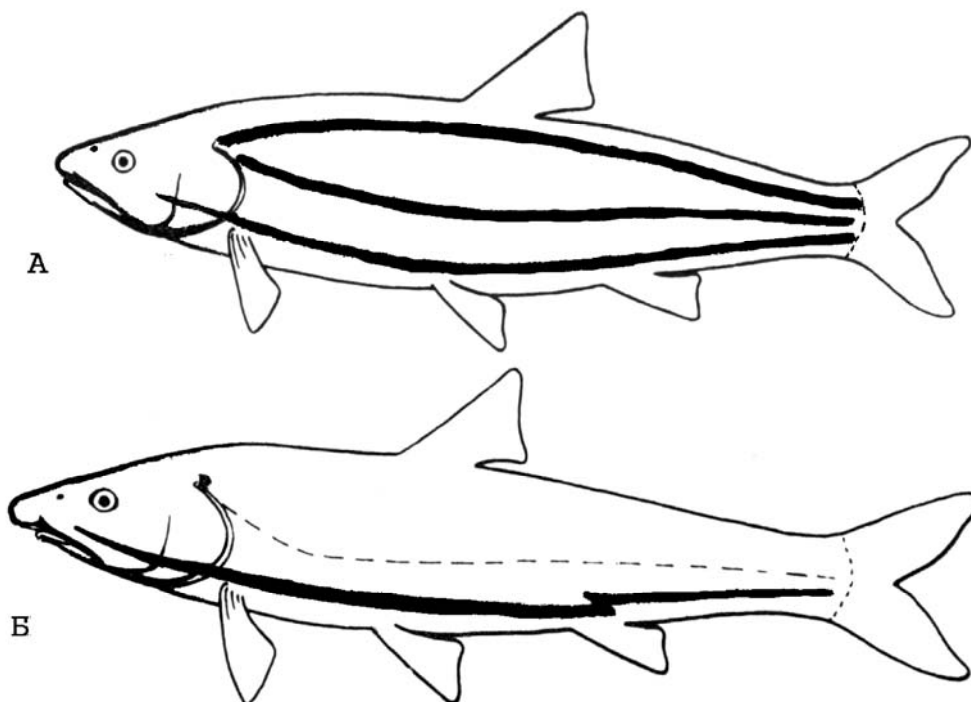


Рис. 1. Форма тела и тип нерестовой окраски краснопёрок южного Приморья.

А – крупночешуйная, Б – мелкочешуйная

Таким образом, в бассейнах рек южного Приморья численность мелкочешуйной краснопёрки в период нереста в 3 раза выше, чем крупночешуйной. По среднелетним данным, подобное соотношение численности характерно для краснопёрок всего залива Петра Великого. При этом численность производителей прямо пропорциональна численности молоди у обоих видов (Вдовин, Гавренков, 1995).

Стабильность данного соотношения говорит о том, что у этих рыб имеются сходные тенденции в динамике численности. Механизм формирования урожайности поколений, тем не менее, у дальневосточных краснопёрок различен. Опыт рыборазведения на Рязановском рыбозаводе показал, что крупночешуйная краснопёрка, имея меньшую плодовитость, характеризуется более высоким выживанием икры и личинок. Благодаря указанному стабилизационному механизму промысловый возраст у обоих видов сходен (Гавренков, Иванков, 1979).

В период нерестового хода 2 вида краснопёрок различаются брачной окраской и формой тела (табл. 1, рис. 1).

В период нерестовой миграции и нереста у производителей обоих видов покровы тела уплотняются и утолщаются. Ослизнается брюшная часть вместе с грудными, брюшными и спинными плавниками. Чешуя у производителей краснопёрок как бы погружается в кожу и крепче держится, в отличие от особей, отловленных в преднерестовых скоплениях. Утолщение заметнее у самцов, чем у самок.

Нерестовая миграция крупночешуйной краснопёрки (по многолетним данным) в бассейнах рек Приморья приурочена к весеннему паводку и обычно начинается с начала 2-й декады апреля и продолжается до конца первой декады июня. Нерестовый ход 2 видов краснопёрок в бассейнах рек Приморья сильно растянут и имеет три пика нереста. Первый пик нереста для крупночешуйной краснопёрки с 15 по 30 апреля; второй – с 10 по 28 мая; третий – с 1 по 10 июня. Каждый из них соответствует 3 подходам на нерест самок.

Во время нереста 2 вида красноперок образуют 3 типа нерестилищ (площадь дна, занимаемая производителями). Мелкие – до 1 м²; средние: длина от 3 до 7 м, ширина от 2 до 2,5 м, средняя площадь 17,5 м². Крупные нерестилища: длина от 15 до 25 м, ширина от 2 до 3 м, средняя площадь 40,5 м² (рис. 2, 3). На мелких нерестилищах одновременно может нереститься около 60 производителей, на средних – до 750 экз., на крупных около 3500 производителей.

Нерестилища крупночешуйной красноперки располагаются в верхних участках рек. В крупных реках особи крупночешуйной красноперки поднимаются до 100 км вверх по течению (реки Раздольная, Киевка), а её нерестилища располагаются в основных притоках. В средних и мелких реках нерестилища располагаются в верхних участках, а протяженность нерестовой миграции производителей крупночешуйной до 20–25 км.

Нерест проходит при скорости поверхностного потока от 0,6 до 0,9 м/с, при температуре воды в реке от 6° до 14,5° С. Глубина нерестилищ колеблется от 15 до 30 см. Грунт нерестилища представлен мелкой галькой от 1 до 2,5 см, средний – от 3 до 6 см. Фракции крупной гальки от 6 до 10 см встречаются редко (Гавренков, 1989). Под мелкой галькой располагается крупный, а ниже мелкий песок.

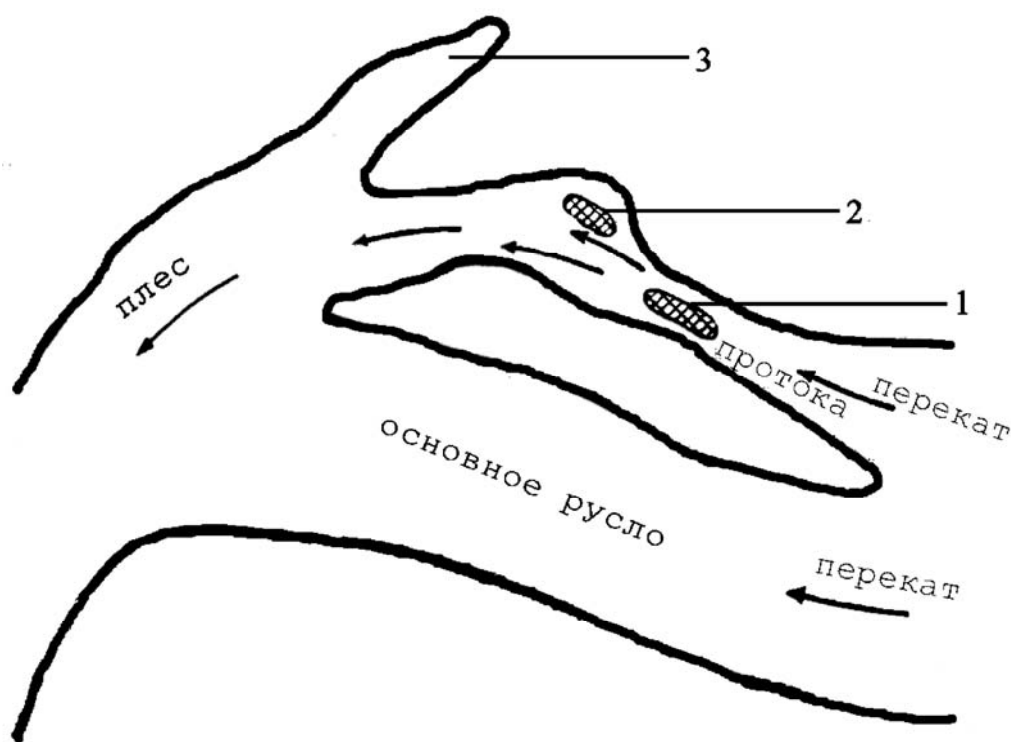


Рис. 2. Схема расположения совместных нерестилищ крупночешуйной и мелкочешуйной красноперки на р. Киевка в 22 км от устья. 1 – мелкочешуйная, 2 – крупночешуйная, 3 – отстойная яма

Во время икрометания производители крупночешуйной красноперки (оба пола) движениями тела, головами, грудными, брюшными плавниками разрывают поверхностный слой гальки, подобно лососям. Более активная роль в этом принадлежит самцам. В какой-то момент производители выставляют вверх хвостовые части своих тел, вызывая многочисленные всплески на поверхности воды. В этот момент самки прижимаются к углублениям дна и выметывают туда икру, а самцы выпускают сперму. С одной самкой контактирует от 4 до 10 самцов.

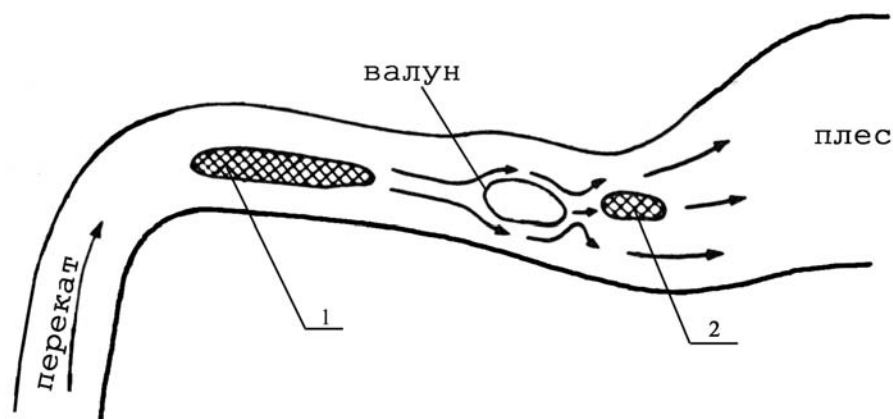


Рис. 3. Схема типичного расположения нерестилищ крупночешуйной красноперки на р. Кривая.
1 – крупное нерестилище, 2 – среднее нерестилище

После оплодотворения икра не клейкая или слабосклеиваемая, по удельному весу тяжелее воды, инкрустируется песчинками и оседает на дно нерестового участка. Оплодотворенная икра закапывается производителями на глубину 10–15 см. Нерест крупночешуйной красноперки коллективный, а нерестилище может быть рассмотрено как одно большое гнездо. Отметавшие икру самки скатываются вниз по течению на плес, а на смену им с «отстойных ям» поднимаются новые, не отнерестившиеся самки. Икрометание у самок – единовременное, а у самцов – порционное (до 2–3 порций спермы). Развитие икры происходит при содержании кислорода 6–8 мг/л, при pH = 6,0–6,5. Соотношение полов в среднем 1♀: 6,5♂.

Нерестовый ход мелкочешуйной красноперки в бассейнах рек Приморья приходится на начало второй декады мая и продолжается до конца третьей декады июня. Нерестовый ход приурочен на конец весеннего паводка и начало летней межени. Брачная окраска представлена в табл. 1. Первый пик нереста мелкочешуйной красноперки с 15 по 25 мая; второй – с 1 по 15 июня; третий – с 20 по 30 июня. Нерест протекает при температуре 10–18° С, при скорости поверхностного потока воды в реках от 0,8 до 1,4 м/с. Глубина нерестилищ 25–50 см. У мелкочешуйной красноперки нерестилища располагаются в средних участках основных русл крупных, средних, мелких рек.

Грунт нерестилищ представлен средней и крупной фракцией гальки. Перед икрометанием производители мелкочешуйной красноперки очищают поверхность крупных камней и гальки от ила и обрастания. Нерест протекает на быстрине, на стрежне реки. Самки мечут икру на боковую часть крупных камней и в расщелины между крупной галькой. С одной самкой нерестится от 3 до 15 самцов. Икра сильно клейкая, после оплодотворения прочно приклеивается к камням и гальке. Развитие икры происходит при содержании кислорода до 9–11 мг/л при pH = 6,3–6,5. Соотношение полов 1♀:7,5♂.

Нерестовый ход и сроки нереста значительно различаются у обоих видов. Однако в некоторых случаях они занимают под нерестилища разные участки дна, грунта и соответственно разные скорости течения.

Гонады у мигрирующих производителей крупночешуйной красноперки находились: у самок на стадии зрелости IV–V, у самцов – V; у мелкочешуйной самки – на IV–V, самцы – на IV–V, чаще V.

Абсолютная плодовитость за многолетний период наблюдений у крупночешуйной во всех размерных группах в среднем составляла 20 тыс. икринок, у мелкочешуйной – 35 тыс. икринок. Для обоих видов отмечено увеличение плодовитости с возрастом, массой, длиной тела.

До попадания в воду зрелые икринки мелкочешуйной красноперки имеют диаметр от 1,8 до 2,3 мм, в среднем – $1,96 \pm 0,02$ мм, в то время как у крупночешуйной диаметр от 2,1 до 2,7 мм, в среднем $2,41 \pm 0,03$ мм. У мелкочешуйной красноперки окраска икринок от бесцветного до зеленоватого цвета, у крупночешуйной – от красноватого до оранжевого цвета. Слабая пигментация икры мелкочешуйной красноперки и её прозрачность делают её в толще воды малозаметной для хищников. Интенсивность пигментации икры крупночешуйной красноперки обусловлена за счет повышенного содержания каротиноидов: лютеина (желтого) и астаксантина (красного) и прямо связана с кислородным режимом на нерестилищах мелкочешуйной красноперки. По способу икрометания и развития, крупночешуйную красноперку можно отнести к реофилам, мелкочешуйную – к литофилам (Гавренков, 1989).

Посленерестовый скат производителей крупночешуйной красноперки длится с середины второй декады мая до середины июня, мелкочешуйной – со второй декады июня до конца второй декады июля.

Эмбриональное и постэмбриональное развитие 2 видов красноперок протекает при разных температурах и с разной скоростью. У крупночешуйной эмбриональное развитие происходит 10 сут, или 104° /дней, при естественной температуре воды в реке, в среднем $10,4^\circ$ С, у мелкочешуйной – 5,5 сут, или $72,1^\circ$ /дней, при температуре воды в реке в среднем $13,1^\circ$ С.

В эмбриогенезе и постэмбриогенезе у 2 видов наблюдается сходство. Однако длина эмбрионов у крупночешуйной 7–7,6, у мелкочешуйной – 6,5–6,9 мм. В туловищном отделе у эмбрионов крупночешуйной 32, в хвостовом 19 сегментов, у мелкочешуйной 31 и 18 соответственно. В постэмбриональном развитии отмечена большая пигментация меланофорами у личинок крупночешуйной красноперки. Рот личинок крупночешуйной полунижний, мелкочешуйной – нижний.

Нерестовый ход 2 видов, как отмечалось ранее, имеет три пика нереста. Каждый из них соответствует 3 подходам на нерест самок. Соответственно имеются три размерные группы 10–12, 14–16 и 16–18. Переход к жизни в толще воды у личинок крупночешуйной красноперки происходит на 7-е сутки при массе тела 8,1 мг, у личинок мелкочешуйной – на 8 сут при массе 7,6 мг.

За многолетний период наблюдений в бассейнах рек Хасанского района (Цукановка, Гладкая, Рязановка, Пойма, Нарва, Барабашевка) нерестовые скопления крупночешуйной красноперки состояли из рыб в возрасте от 3+ до 7+ лет, основу составляли особи в возрасте 3+, 4+ лет (соответственно 27,1 и 34%). Возраст мелкочешуйной красноперки в скоплениях от 3+ до 8+ лет, наибольшее число рыб имело возраст 4+, 5+ лет (соответственно 28,2 и 36,1%). Половозрелыми оба вида красноперок становятся в возрасте 2+, 3+ лет.

В 1996 г. в уловах ставной ловушкой в период нерестового хода в р. Пойма производители крупночешуйной красноперки были представлены особями длиной от 29,0 до 42,7 см, в среднем 34,5 см, массой от 220 до 940 г, в среднем 416,9 г. Мелкочешуйная красноперка в нерестовых скоплениях представлена более крупными рыбами – длиной 29–49,5 см, в среднем 38,6 см, массой 210–1700 г, в среднем 713,5 г. Самцы у обоих видов красноперок по размерам тела мельче, чем самки. В 1999 г. в нерестовых скоплениях крупночешуйной красноперки в реках Артемовка (Шкотовский район) и Самарге (Тернейский район) доминировали две размерные группы: 29–31, 31–33 см, масса 350–450, 450–550 г. В нерестовых скоплениях мелкочешуйной красноперки доминировали две размерные группы: 33–35, 33–37 см, масса 550–650, 650–750 г.

Проведенный анализ пластических признаков показал достоверные различия между самками и самцами по 8 признакам для *T. brandti* и по 6 признакам для *T. hakonensis* ($P < 0,05$). При анализе пластических признаков головы достоверные различия между самками и самцами были получены по 5 признакам для *T. brandti* и по 4 признакам для *T. hakonensis*.

В результате пошагового дискриминантного анализа были выделены 11 наиболее значимых признаков (в порядке убывания дифференцирующей значимости: ширина лба, высота головы, заглазничное расстояние (в % от длины головы), длина головы, высота спинного плавника, антеанальное расстояние, высота анального плавника, антедорзальное расстояние, длина основания анального плавника, длина рыла, наименьшая высота тела (в % от длины тела до конца чешуйного покрова), позволяющих достоверно разделять ($P < 0,05$) каждую из выборок. При рассмотрении полученной матрицы классификаций очевидно, что неверно классифицированные экземпляры, хотя и были отнесены к другому полу, все попали к своему виду (табл. 2).

Таблица 2

Матрица морфологической классификации дальневосточных красноперок

Вид	Группа	<i>T. brandti</i>		<i>T. hakonensis</i>		% верных классификаций
		Самки	Самцы	Самки	Самцы	
<i>T. brandti</i>	Самки	25	0	0	0	100
	Самцы	1	24	0	0	96
<i>T. hakonensis</i>	Самки	0	0	22	3	88
	Самцы	0	0	1	24	96
	В целом	26	24	23	27	95

Вычисленные обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) указывают на несколько большие различия между самками и самцами у *T. brandti* по сравнению с *T. hakonensis* (рис. 4).

Распределение самок и самцов дальневосточных красноперок в пространстве трех первых главных компонент (рис. 5) с учетом 86,3% общей дисперсии свидетельствует, что все исследованные выборки хорошо делятся, а самки и самцы *T. brandti* по сравнению с *T. hakonensis* разнесены более значительно.

Таким образом, мнение О.Ф. Гриценко (1974) о том, что половой диморфизм присущ в большей степени *Tribolodon brandti*, чем *T. hakonensis*, подтверждается нашими данными. Характерно, что полученные нами межвидовые различия на порядок больше различий между полами.

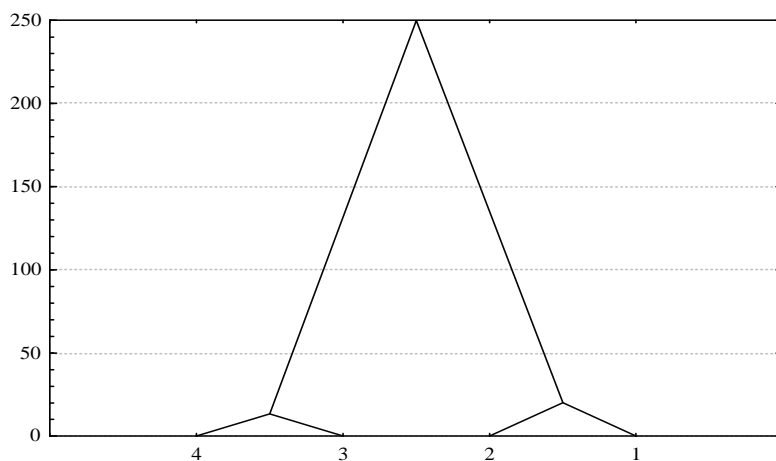


Рис. 4. Дендрограмма сходства между самками и самцами дальневосточных красноперок. D^2 — значение величины обобщенного расстояния Махаланобиса; обозначения исследованных выборок те же, что и в табл. 2

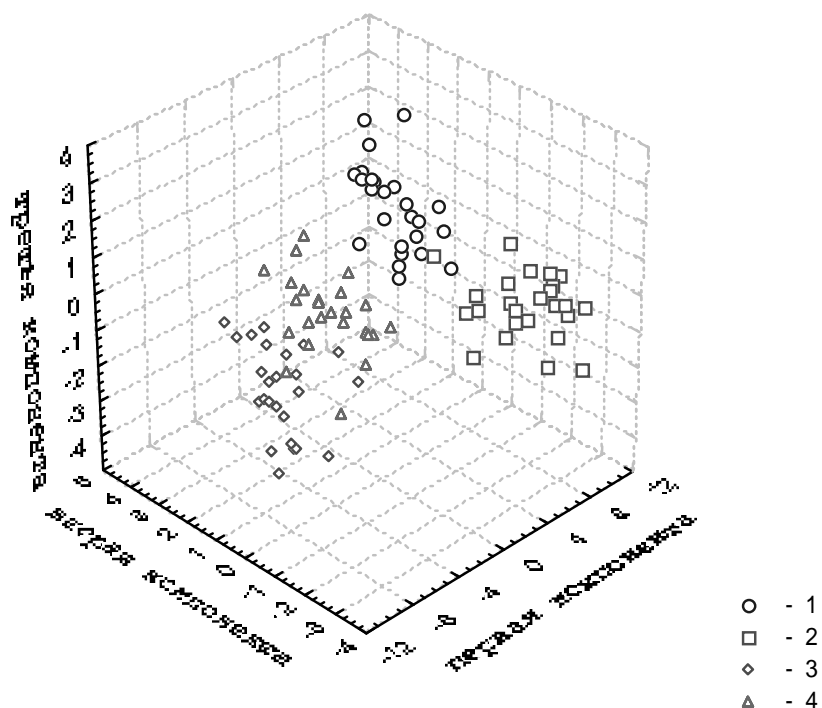


Рис. 5. Распределение самок и самцов дальневосточных краснопёрок в пространстве трех первых главных компонент. Обозначения исследованных выборок те же, что и в табл. 2

В начале 70-х годов суммарная биомасса краснопёрок в заливе Петра Великого составляла как минимум 14 тыс. т. С 1975 по 1990 г. запасы 2 видов краснопёрок находились в депрессивном состоянии. Увеличение запасов краснопёрок с 1992 г. связано как с естественными причинами, так и с уменьшением загрязнения и рядом рыбохозяйственных мероприятий. С 1992 до 2000 г. биомасса мелкочешуйной краснопёрки в заливе Петра Великого возросла с 3,5 до 5,1 тыс. т, т. е. в 1,4 раза (табл. 3).

Таблица 3
Биомасса краснопёрок в заливе Петра Великого в 1992–2000 гг. по данным прямых учётов (тыс. т)

Вид	1992 г.	1993 г.	1994 г.	1995 г.	1996 г.	1997 г.	1998 г.	1999 г.	2000 г.
Мелкочешуйная	3,5	3,9	4,8	17,3	3,9	3,7	4,4	4,8	5,1
Крупночешуйная	0,5	0,7	1,3	4,3	1,5	0,5	0,7	1,3	2,0

Увеличились и запасы крупночешуйной краснопёрки в 4 раза. Соотношение биомасс 2,5: 1 с преобладанием мелкочешуйной, а соотношение биомасс краснопёрок за ряд последних лет 3,3: 1. В 1997–1998 гг. (табл. 3) биомасса крупночешуйной краснопёрки в заливе Петра Великого была довольно низкая. Два фактора снижения запасов – естественная смертность из-за неблагоприятного водного баланса рек юга Приморья в период её нерестового хода и нереста (апрель–май) и нерегулируемый промысел. В бассейнах рек северного Приморья численность и биомасса крупночешуйной возрастают. Соотношение биомасс 7: 1 с преобладанием крупночешуйной краснопёрки.

Общая промысловая смертность по многолетним данным у крупночешуйной краснопёрки составляет 50%, а у мелкочешуйной – 60%. Относительная смертность для крупночешуйной – 22%, для мелкочешуйной – 26%. Промысловая смертность несколько

выше естественной, что говорит о достаточно высокой интенсивности промысла, а масштабы нерегулируемого промысла в 5 раз превышают промышленный лов. Поэтому рекомендуемые квоты вылова красноперок не более 10% от общего запаса при коэффициенте промыслового изъятия 0,26 для мелкочешуйной и 0,24 для крупночешуйной.

Таким образом, стабильное соотношение численности красноперок, по всей видимости, обусловлено размерами ареалов этих видов и сложилось в результате дивергенции видов в середине позднечетвертичной эпохи, в неогене. Различия генома, возникшие за этот период, отразились не только на морфологии, но и на биологии, а также этологии видов (Гавренков и др., 1984).

Литература

- Аксютин З.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 1968. 288 с.
- Вдовин А.Н., Гавренков Ю.И. Оценка и состояние запасов дальневосточных красноперок залива Петра Великого // Вопр. ихтиол. 1995. Т. 35, вып. 5. С. 714–717.
- Гавренков Ю.И., Иванков В.Н. Таксономический статус и биология дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* южного Приморья // Вопр. ихтиол. 1979. Т. 19, вып. 3. С. 1014–1024.
- Гавренков Ю.И. Экология мелкочешуйной *Tribolodon brandii* (Dybowski) и крупночешуйной *Tribolodon hakonensis* (Gunther) дальневосточных красноперок в период размножения // Вопр. ихтиол. 1982. Т. 22, вып. 1. С. 49–53.
- Гавренков Ю.И., Коваль Е.З., Мизюркина А.В. Генетические исследования дальневосточных красноперок – мелкочешуйной *Tribolodon brandii* (Dyb.) и крупночешуйной *Tribolodon hakonensis* (Gunth.) (Cyprinidae) в южном Приморье // Вопр. ихтиол. 1984. Т. 24, вып. 3. С. 374–379.
- Гавренков Ю.И. Биология дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* как перспективного объекта аквакультуры южного Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ, 1989. 25 с.
- Гриценко О.Ф. Систематика дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиол. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 782–795.
- Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1979. 408 с.
- Сенин Ю.Т. Методические указания по оценке численности рыб в пресноводных водоемах. М.: ВНИИПРХ, 1990. 50 с.