

597

На правах рукописи

*Коротаяева*

КОРОТАЕВА СВЕЛАНА ЭНГЕЛЬСОВНА

**ЭКОЛОГО-ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ  
РОСТА ХАРИУСОВ ПРИУРАЛЬЯ**

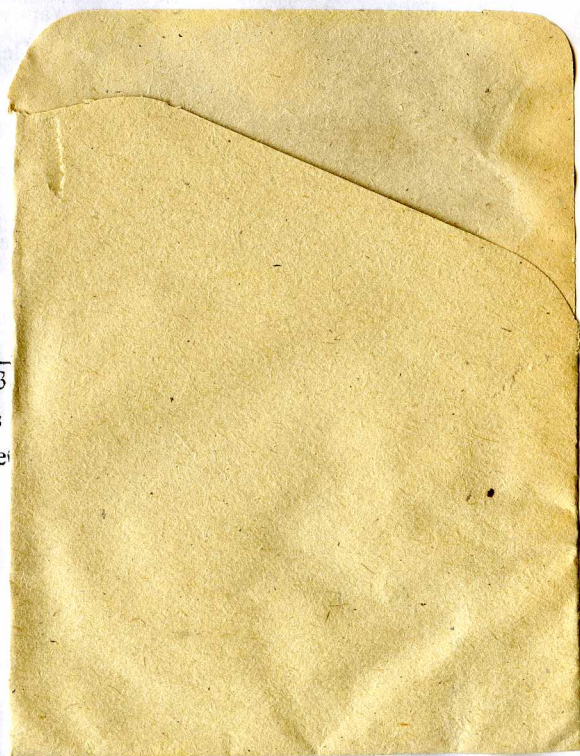
специальность 03.00.16. - экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Пермь 2003

Подписано в печать 30 января 2003  
Усл. печ. л. 1. Тираж 130 экз. Заказ  
Отпечатано на ризографе ООО Уче  
614990 г. Пермь, ул. Букирева, 15.





Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных и экологии Пермского государственного университета

**Научный руководитель:**

кандидат биологических наук, доцент **Зиновьев Евгений Александрович**

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук, профессор **Богданов Владимир Дмитриевич**  
кандидат биологических наук, **Мельникова Алла Геннадьевна**

**Ведущая организация:**

Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства  
(г. Тюмень)

Защита диссертации состоится **13 марта 2003 г. в 15<sup>00</sup>** часов на заседании диссертационного совета **Д 212.189.02** при Пермском государственном университете по адресу: 614600 г. Пермь, ул. Букирева, 15, зал заседаний Ученого Совета. Факс: (3422) 33 39 83

С диссертацией можно ознакомиться в читальном зале научных работников библиотеки Пермского государственного университета

Автореферат разослан «        » февраля 2003 г.

Ученый секретарь

Диссертационного совета,

кандидат биологических наук, доцент

**Н.Л. Колясникова**

**ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ**

Европейский или обыкновенный хариус, *Thymallus thymallus* (Linné, 1758) широко распространён в Европе от Великобритании на западе до Уральского хребта на востоке. Северной границей распространения являются водоёмы Скандинавии, Кольский и Канинский полуострова. На юге отмечен в бассейнах Роны, Луары, По, Дуная (Световидов, 1936; Берг, 1948; Зиновьев, 1967; и др.). В пределах обширного ареала хариус встречается не повсеместно, а населяет главным образом быстро текущие ручьи, может встречаться в реках с чистой, холодной водой и в озёрах с высоким содержанием кислорода, а также в эстуариях и опреснённых предустьевых участках морей (Peterson, 1968). Для европейского хариуса, как и для большинства лососевидных рыб, характерна высокая межпопуляционная разнокачественность, связанная с особенностями обитания в водоёмах различного типа (Мельянцев, 1954; Кудерский, 1966; Зиновьев, 1967, 1978 и др.). В северо-восточной части ареала это выражается в достаточно чёткой дифференцировке на три экологических типа (речной, ручьевой, озёрный или озёрно-прудовой) и ряд субэкотипов, специфичных по комплексу морфобиологических признаков. Для северо-западной части ареала выявлены три близких экотипа: речной, озёрный, озёрно-речной. В достаточно хорошо изученных западной и южной частях ареала разделения на чёткие экотипы не отмечено, но, вероятнее всего, они и здесь имеются.

В Уральском регионе европейский хариус является объектом исследования на протяжении нескольких десятилетий. Долгое время был модельным видом проекта «Вид и его продуктивность в ареале» программы ЮНЕСКО «Человек и биосфера». В настоящее время используется для долговременного мониторинга водных экосистем региона. В пределах крайней восточной периферии ареала вида обитает несколько десятков изолированных популяций речного экотипа, единичные популяции озёрного или озёрно-прудового экотипа и тысячи ручьевых популяций, приуроченных к ручьям и мелким рекам (Зиновьев, 1992). У разных экотипов хариуса достаточно хорошо изучены особенности демографической структуры популяций, морфотипы и их размерно-возрастная изменчивость, некоторые вопросы морфофизиологии, спектр питания, размножение и плодовитость (Зиновьев, 1967, 1969, 1970, 1992, 1995 и др.). Установлено, что экологическая изменчивость европейского хариуса более значительна, чем географическая: популяции из соседних водоёмов могут отличаться существенно, нежели удалённые друг от друга на тысячи километров. Отмечена высокая устойчивость к антропогенному прессу, в том числе и через образование корот-



коциклических форм с быстрым темпом воспроизводства. Тем не менее, как для Уральского региона, так и для других участков огромного ареала, ряд вопросов, касающихся особенностей роста на экотипическом уровне, сезонной и годовой динамики роста, его внутривидовой дисперсии, зависимости от различных факторов среды остаются недостаточно изученными. Экологические факторы могут действовать как пусковые механизмы специфических каналов развития, характеризующихся определённой скоростью роста (Waddington, 1957). В условиях Камско-Печорского Приуралья при высоком разнообразии среды обитания хариуса, наличии водоёмов с разной степенью антропогенного влияния имеются возможности для исследования этих особенностей.

**Цель исследования** - изучить внутривидовую изменчивость роста европейского хариуса, выявить специфические особенности роста разных экотипов и популяций в пределах северо-восточной части ареала на фоне сравнения с данными по другим местообитаниям.

Для достижения этой цели решались следующие **основные задачи**:

1. Выявить особенности формы и поверхностной скульптуры чешуи хариуса на субвидовом уровне для объективизации возрастных определений и установления возможных экотипических маркёров на основе возрастрестирующихся структур.
2. Описать морфологию отолитов европейского хариуса и оценить эффективность их применения для определения возраста.
3. Исследовать внутри- и межпопуляционную изменчивость роста одновозрастных группировок европейского хариуса различных экотипов.
4. Установить особенности роста хариуса в сезоне и онтогенезе на уровне экотипа.
5. Составить обзор роста европейского хариуса в ареале.

**Научная новизна и теоретическая значимость.** Впервые детально описаны особенности поверхностной скульптуры и некоторые параметры чешуйной пластинки европейского хариуса в разные периоды онтогенеза на уровне экотипов. На основании полученных данных выявлены экотипические маркёры и обоснована необходимость стандартизации зоны отбора чешуйных проб. Подробно описана морфология отолитов, специфика и успешность определения возраста по разным структурам (чешуя, отолиты). Впервые для европейского хариуса на вариационно-статистических материалах показаны достоверные расхождения показателей роста у экологически разнотипных популяций, описана сезонная и возрастная динамика ростовых процессов на экотипическом

уровне, установлены момент появления и некоторые причины эколого-популяционной специфики роста у европейского хариуса. Полученные результаты позволяют расширить представление о механизмах, обеспечивающих устойчивость популяций в изменяющихся биотических и абиотических условиях среды.

**Положения, выносимые на защиту.**

1. Форма чешуйной пластинки и некоторые склеритометрические показатели достоверно различаются у представителей различных экотипов европейского хариуса.
2. Характер и интенсивность роста европейского хариуса зависят от географической локализации популяции, а в пределах одной географической зоны – от типа водоёма и характера биотопа.
3. Популяции хариуса, характерные для бассейна р. Камы, обладают спецификой ростовых процессов на уровне экотипа: речные хариусы крупнее одновозрастных ручьевых, а также отличаются от них по характеру линейного роста в сезоне и по его динамике в онтогенезе.
4. Экотипические различия в скорости роста возникают уже у сеголетков, увеличиваются с возрастом и могут рассматриваться как маркёр популяции, с учётом её географического расположения.

**Практическая значимость.** Результаты исследования представляют интерес, так как они касаются популяций, подвергшихся значительному антропогенному воздействию и популяций относительно свободных от него. Таким образом, полученные данные могут служить основой для выявления и анализа изменений в разнотипных популяциях европейского хариуса, возникающих под влиянием антропогенных факторов, а также базой для мониторинговых исследований водоёмов Урала, разработки и своевременного введения охранных мер, специфических для каждого типа популяций.

**Апробация.** Материалы диссертационной работы были представлены на межвузовской конференции молодых учёных «Исследования молодых учёных в области химии и биологии» (Пермь, 1988), совещании «Охрана природных территорий. Проблемы выявления, исследования, организация систем» (Пермь, 1994), на международной конференции студентов и молодых учёных «Проблемы охраны окружающей среды на урбанизированных территориях» (Пермь, 1995), юбилейной конференции, посвящённой 80-летию Пермского госуниверситета (Пермь, 1996), региональной конференции «Проблемы региональной Красной Книги» (Пермь, 1997), научно-практической конференции «Рыбные



ресурсы Камско-Уральского региона их рациональное использование» (Пермь, 2001).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 4 научные статьи.

**Структура и объём диссертации.** Диссертация состоит из введения, 10 глав, выводов, библиографического списка и приложений. Работа изложена на 279 страницах машинописного текста, содержит 52 таблицы, 56 рисунков и 10 приложений. Библиографический список включает 284 источника, из них 123 иностранных.

### СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

#### Глава 1. Обзор исследований по росту европейского хариуса

Глава содержит хронологически упорядоченные сведения о развитии исследований по определению возраста и росту европейского хариуса. Проанализированы литературные данные об особенностях строения чешуи хариуса как возрастрегистрирующей структуры и возможном индикаторе некоторых биологических процессов. В связи с проблемами сравнения скорости роста разнотипных популяций обобщены сведения о способах измерения длины тела, применяемых у хариусовых и предпочитаемых математических моделях реконструкции роста. Особое внимание уделено литературным данным по экологической структуре вида и характеристике экотипов. Отмечено увеличение количества публикаций, посвященных исследованию экологических особенностей европейского хариуса, в связи с использованием его для экологического мониторинга водоёмов.

#### Глава 2. Краткий физико-географический и гидробиологический очерк района исследований

Исследования проводились на разнотипных водотоках северо-восточной части ареала европейского хариуса, относящихся, главным образом, к бассейнам двух наиболее крупных рек Приуралья: р. Камы и р. Печоры. Для бассейна р. Камы исследованиями охвачены водоёмы пяти гидрологических округов из семи выделяемых на территории области (Комлев, Черных, 1984). Среди водных объектов представлены средние реки (длина 101-300 км; р. Сылва, р. Вишера, р. Коса), малые реки (26-100 км; р. Вёлс, р. Мойва, р. Ниолс, р. Вильва, р. М. Утка, р. Ашка), очень малые реки (11-25 км; р. Быковка, р. Васильевка, р. Пыж, р. Сарабаиха). Среди них представлены горные, полугорные, полугорно-равнинные типы рек. В главе даны краткие гидрологические характеристики рек, отмечены характер и степень загрязнения. Для бассейна р. Печоры исполь-

зована схема деления на три участка (верхний, средний, нижний; Зверева, 1969).

### Глава 3. Материал и методы исследования

Сборы осуществлены в период с 1962 г. по 1999 г. преимущественно сотрудниками, студентами и выпускниками кафедры зоологии позвоночных и экологии Пермского государственного университета. Часть материалов собрана автором. Использовались как промысловые (сети), так и любительские орудия лова (удочка, «кораблик»).

По разным параметрам были проанализированы чешуйные пробы от 7446 особей, обработано 1002 экземпляра сеголетков, а также отолиты от 160 хариусов (таблица). Часть крупных рыб измерялась в свежем виде, большинство особей фиксировались целиком в растворе формалина и обрабатывались в лабораторных условиях по стандартным методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966).

Таблица

Объём исследованного материала по европейскому хариусу, экземпляры

Вид исследования	Бассейн р. Кама		Бассейн р. Печора	Прочие водоёмы
	экотипы			
	ручьевой	речной		
Соотношение измеряемых длин	1517	1260	340	709
Морфология чешуи	2356	2497	246	-
Склеритометрические показатели чешуи	1715	1808	42	-
Отолиты	-	219	-	-
Анализ линейного роста по эмпирическим данным	1830	2196	1900	67
Темп роста	1600	1736	1860	39
Весовой рост и упитанность	1234	980	1045	52
Молодь по разным параметрам	230	460	301	28
<b>Всего</b>	<b>8448</b>			

Возраст определялся по чешуе и отолитам. Чешую всегда брали на уровне 1-3 ряда чешуй выше боковой линии под передней частью спинного плавника на левом боку рыбы. Определение возраста и измерение чешуи производились с



помощью бинокулярного микроскопа МБС-1 (или МБС-9) при увеличении 2×8. Для реконструкции роста за прожитые годы жизни чешуя измерялась по переднему диагональному радиусу.

При исследовании морфологических особенностей чешуи использовались методики, предложенные Теш (Tesch, 1968), В.Д. Бурдак (1979), Омбредан, Ричард (Ombredan, Richard, 1990). Были измерены: продольный диаметр (D), поперечный диаметр (H), радиусы чешуи (R, передний, передний диагональный, латеральный, каудальный). Определялись число склеритов на чешуе (C) и в отдельных годовых зонах по разным радиусам ( $c_n$ ). По результатам измерений рассчитывались следующие чешуеметрические характеристики: показатель формы чешуи ( $F=H/D$ ); коэффициент степени удлиненности передней части чешуи ( $Rcr/D$ ), относительная длина ( $D/L_{sm}$ ) чешуи, межсклеритные расстояния ( $R/C$ ,  $r_n/c_n$ ). Реконструкция роста рыб за предыдущие годы производилась, главным образом, по методу Леа (Lea, 1910). Коэффициент упитанности рассчитывался по формуле Фультона.

Для контроля точности возрастных измерений были использованы отолиды. Отолиды собраны как от свежих, так и от фиксированных экземпляров, при этом последние отличались повышенной хрупкостью. Предварительная обработка отолидов включала выдержку в растворе нашатырного спирта ( $NH_4OH$ , 2,5% раствор, 10-12 часов) и в просветляющей жидкости (ксилол, глицерин). Отолиды рассматривались под бинокулярным микроскопом (увеличение 2×8, 4×8) в просветляющей жидкости (глицерин, ксилол). Кроме того, применялась методика окрашивания отолидов растворами кислого фуксина и Amido-Schwartz (Bouain, Slay, 1988). На высушенном отолите гиалиновые зоны окрашивались в оттенки синего цвета, а opakовые в розовый цвет разной интенсивности. Отолиды от фиксированных особей практически не окрашиваются. Для обоих отолидов у каждой рыбы определялся вес в мг, измерялись продольный размер или длина ( $L_o$ ) и поперечный размер или высота ( $D_o$ ).

Статистическая обработка данных проводилась по стандартным методикам на персональном IBM-совместимом компьютере с использованием программного пакета Microsoft Excel (версия 7).

#### **Глава 4. Особенности измерения длины у хариусовых и соотношение разных длин в разнотипных популяциях**

Для характеристики роста европейского хариуса используются разнообразные промеры длины (всего 5 длин), что осложняет, а иногда делает невозможным сравнительный анализ. Наиболее употребительны в работах, посвя-

щённых хариусу, промеры: L (полная длина),  $L_{sm}$  (длина по Смитту), l (стандартная длина). Абсолютное расхождение в величине  $L_{sm}$  и l, в зависимости от величины рыбы, может колебаться от 4,7 мм до 37,0 мм у наиболее крупных особей. Отличия между L и указанными выше длинами ( $L_{sm}$ , l) ещё значительнее: от 20,0 до 67,0 мм. Учитывая существенную величину расхождений, для получения сопоставимых данных необходимы коэффициенты перевода длин. Наиболее подробно рассмотрено соотношение между  $L_{sm}$  и l, так как эти длины наиболее употребительны и хотя бы одна из них встречается в любой работе, особенно l (стандартная длина). Для разнотипных популяций определены соответствующие коэффициенты в формулах  $l=L_{sm} k_1$  и  $L_{sm}=l k_2$ , отражающих взаимосвязь между двумя длинами. Длины, вычисленные по коэффициентам, отличаются от эмпирических не более чем на 1-3 мм, вне зависимости от размера рыбы, а в ряде случаев (45 %) полностью совпадают. Такая точность вполне достаточна при характеристике роста.

Коэффициенты перевода l в  $L_{sm}$  несколько выше в среднем у популяций ручьевого экотипа, чем у речного (соответственно 1,0603 и 1,0590), но различия статистически недостоверны ( $p>0,05$ ). Средняя величина коэффициента перевода  $L_{sm}$  в l составляет 0,9432.

Применение коэффициентов перевода позволяет унифицировать разнообразные промеры длин, используемые разными авторами, делает возможным сравнительно-популяционный анализ показателей линейного роста. Коэффициенты перевода обладают популяционной спецификой, но зависимости от принадлежности к тому или иному экотипу пока не обнаружено. В диапазоне возраста от 1+ до 10+ лет для перевода длин могут использоваться коэффициенты, общие для вида в целом.

#### **Глава 5. Морфологические особенности чешуи ручьевого и речного экотипов европейского хариуса в разные периоды онтогенеза**

Изучение чешуи, как регистрирующей структуры, в биологических и экологических исследованиях рыб представляет общепризнанный интерес. Изучение изменчивости роста рыб предполагает особую корректность в использовании чешуи для установления и описания связей между событием жизни рыбы и элементом структуры чешуи. Данная глава содержит три подраздела, в ней подробно рассмотрены морфологические особенности и склеритометрические параметры чешуи европейского хариуса в связи с объективизацией определения возраста и выявлением экотипических маркёров.



При исследовании характера формирования чешуйного покрова у молоди хариуса обнаружены достоверные ( $p < 0,05$ ) отличия в длине рыбы при закладке чешуи и окончании формирования чешуйного покрова в разнотипных популяциях. Локализация закладки первых чешуй, направление развития чешуйного покрова и изменчивость показателя формы чешуи в сезоне одинаковы у хариусов речного и ручьевого экотипов.

Проведено сравнение показателя формы чешуйной пластинки в разнотипных популяциях. Установлено достоверное ( $p < 0,05$ ) различие по этому признаку на экотипическом уровне (рис. 1). Хариусы ручьевого экотипа имеют чешую более удлинённой формы и большую площадь перекрывания чешуй по сравнению с речными хариусами. Это может рассматриваться как адаптация к условиям жизни в ручьях, где вероятность жёсткого соприкосновения с твёрдым субстратом выше, чем в реках, и соответственно возможно усиление защитной функции чешуи.

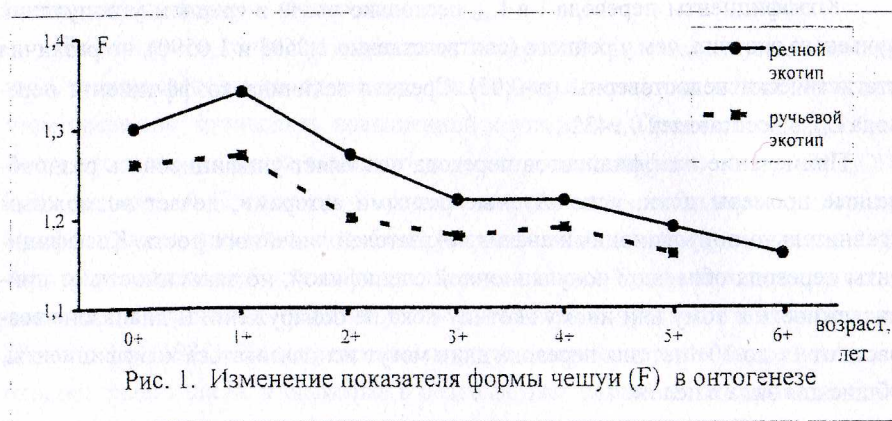


Рис. 1. Изменение показателя формы чешуи (F) в онтогенезе

В главе также рассмотрены особенности строения поверхностной скульптуры чешуи у разных экотипов европейского хариуса, описаны особенности расположения склеритов в различных секторах чешуи и закономерности формирования границы годовых зон разных лет жизни. Приводятся характеристики дополнительных отметок (мальковое кольцо, нерестовая марка, ложное кольцо) и аномалий на чешуе хариуса, рассмотрено их влияние на определение возраста. Раздел проиллюстрирован фотоматериалами.

Установлено, что на ранних стадиях онтогенеза внешнее сходство чешуи у разных популяций значительно, с возрастом чешуя хариуса различных популяций приобретает специфические черты, связанные с характером формирования

«зимней» зоны, типом и частотой встречаемости дополнительных отметок, величиной годовых зон роста. Доказано, что первый год жизни не всегда фиксируется на чешуе молоди как речного, так и ручьевого экотипов. Во всех исследованных популяциях наиболее пригодны для определения возраста и прочих измерений боковой сектор и особенно область «плеча» чешуи (передний диагональный радиус). Характерных особенностей поверхностной скульптуры чешуи, способных служить «маркерами» отдельных экотипов, не обнаружено. Описанные нюансы строения имеют скорее популяционный характер и не специфически связаны с динамикой условий окружающей среды.

Формирование первых склеритов прироста текущего года происходит в середине мая и всегда начинается в латеральном секторе чешуи, затем продвигается в область «плеча» чешуи. Первый склерит прироста легко дифференцируется, благодаря чётко концентрической форме и значительной ширине. У всех исследованных популяций наибольшее число склеритов отмечено во второй годовой зоне (от 10,7 до 18,0, в среднем - 14,6). Наиболее интенсивное увеличение числа склеритов у неполовозрелых особей приходится на начало сезона открытой воды, а у половозрелых — на его вторую половину. С увеличением возраста наблюдается уменьшение числа склеритов в соответствующих годовых зонах. Установлено, что, начиная с третьего года жизни, хариусы речного экотипа имеют достоверно ( $p < 0,05$ ) большее количество склеритов в годовой зоне по сравнению с ручьевыми. Несмотря на наличие экотипической специфики в склеритообразовании, внутри каждого экотипа в одной географической зоне встречаются популяции, характеризующиеся аномально большим (р. Васильевка, ручьевого экотип) или малым (р. Вильва, речной экотип) числом склеритов в годовой зоне. Формирование склеритов «зимней» зоны может начинаться уже в августе, в популяциях ручьевого экотипа несколько раньше, чем в речных. В условиях Камско-Печорского Приуралья в период с декабря по апрель склеритообразования у хариуса не зафиксировано.

Проведено сравнение величины межсклеритных промежутков на чешуе одновозрастных хариусов разнотипных популяций, исследована изменчивость этого показателя в течение одного сезона роста. Установлены достоверные ( $p < 0,05$ ) расхождения этого показателя у хариусов разных экотипов в возрасте трёх лет и старше (рис. 2). Величина межсклеритных промежутков максимальна в июне, относительно стабильна в июле-начале августа и уменьшается со второй половины августа. Изменение величины межсклеритных промежутков может служить объективным критерием времени формирования как «летней»,



так и «зимней» зоны. Популяции речного экотипа во всех возрастных группах характеризуются более чётко выраженным уменьшением межсклеритных расстояний в связи с формированием «зимней» зоны. Наибольшая средняя величина межсклеритных промежутков зарегистрирована на втором году жизни, с возрастом расстояния между склеритами в годовой зоне уменьшаются.

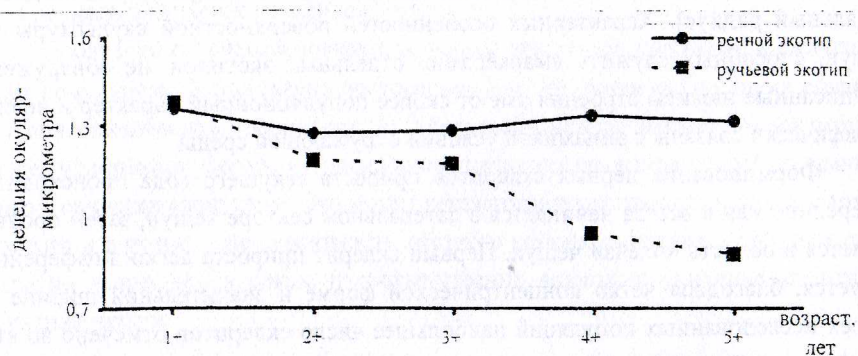


Рис. 2. Величина межсклеритных промежутков на чешуе хариуса разных экотипов

Таким образом, чешуя хариуса разнотипных популяций, несмотря на внешнее сходство, характеризуется рядом морфологических особенностей на уровне экотипов. Установленные специфические характеристики можно использовать в качестве экотипических маркёров, применять для изучения динамики ростовых процессов.

#### Глава 6. Строение отолитов европейского хариуса

Для изучения особенностей морфологии и фиксации возраста исследованы отолиты хариусов речного экотипа в возрасте от 1+ лет до 10+ лет (длина по Смитту от 90 мм до 420 мм). Отмечено более интенсивное нарастание отолита в длину, чем в высоту до 6+ лет, позже интенсифицируется рост отолита в высоту. Относительные размеры отолита (к длине рыбы по Смитту) стабильны во всех размерно-возрастных группах. Совпадение возрастных определений по отолитам и чешуе составляет 88,6%-93,7%. Расхождения в определении возраста по двум структурам отмечены во всех возрастных группах, но отклонения не превышают одного года. На отолитах хариуса исследованных выборок обнаружены дополнительные (или ложные) «кольца», представленные гиалиновыми зонами внутри опаковых. Для их распознавания использовались критерии, приведённые Г.И. Рубан (1974), Магнан, Фитцджеральд (Magnan, Fitzgerald, 1983).

Исследование краевой зоны отолита показывает, что обнаружение прироста текущего года на отолите более затруднено, чем на чешуе. Выраженная слоистость опаковой зоны у особей старше пяти лет может вести к переоценке возраста, определяемого по отолитам. Использование отолитов для реконструкции роста затруднено из-за неодинаковой пригодности разных радиусов для определения возраста и низкой степени корреляции между величиной отолита и длиной рыбы.

Таким образом, для европейского хариуса Приуралья не выявлено преимущество отолитометрического метода над чешуеметрическим для определения возраста и исследования роста.

#### Глава 7. Характеристика линейного роста европейского хариуса различных экотипов по эмпирическим данным

Глава включает четыре подраздела, в которых рассмотрены внутри- и межпопуляционные особенности роста хариусов различных экотипов в разные периоды онтогенеза и зависимость линейного роста от некоторых абиотических факторов среды.

Данные по росту европейского хариуса в первый год жизни немногочисленны и основаны преимущественно на экспериментальном материале из рек Германии, Польши, Чехии, Словакии (Bielek, 1974; Penaz, 1975; Witkowski et al., 1986; и др.). Для исследования особенностей роста сеголетков и выявления возможной экотипической специфики были проанализированы материалы по 10 разнотипным популяциям из водотоков Уральского региона. В качестве модельных использованы ручьевая популяция р. Быковка и речные популяции из рек Вильва и Елец. Реки Быковка и Вильва расположены в пределах Пермской области в практически идентичных климатических условиях. Река Елец (бас. Печоры) находится за Полярным кругом. Для всех указанных популяций были проанализированы пробы, относящиеся к 1987 году. Использование проб, относящихся к одному году и, по возможности, к сходным сезонам, уменьшает искажение связи между ростом и средой (Lassette, 1979). Остальные популяции представлены одиночными пробами разных лет сборов.

Наименьшие показатели линейного и весового роста характерны для самой северной популяции хариуса из р. Елец. Длина сеголетков (по Смитту) в середине июля составила в среднем 14,5 мм, что приблизительно соответствует размерам личинок на 8-10 сутки жизни (Svetina, 1957; Vivier, 1958; и др.). В августе мальки из р. Елец в условиях Заполярья достигают 20,0-28,6 мм (в среднем 25,9 мм). Для сеголетков европейского хариуса р. Елец также отмечен ко-



роткий период активного роста. Учитывая величину особей при формировании чешуйного покрова, можно утверждать, что значительная часть молоди этих арктических и близких к ним популяций зимует без чешуйного покрова. Это в дальнейшем может приводить к ошибкам в определении возраста минимум на один год, как и отмечалось ранее (Богданов и др., 1978). Молодь ручьевых популяций хариуса бассейна р. Кама демонстрирует среднюю скорость роста, достигая в конце августа и сентябре первого года жизни 50-60 мм. Максимальная интенсивность роста отмечена для них в июле: к середине-концу месяца мальки составляют по длине 40-50 мм. В августе рост несколько замедляется. Самые высокие показатели линейного роста на первом году жизни обнаруживают популяции хариуса речного экотипа, кроме северных местообитаний. Уже в конце июня сеголетки могут достигать 30 мм и более, сохраняя преимущество в размерах до конца сезона (70-80 мм и более). По этому показателю популяции речного экотипа бассейна Камы приближаются к быстрорастущим популяциям из южных и западных районов в пределах видового ареала. Наиболее интенсивный рост относится к периоду, охватывающему конец июня, июль, начало августа. Скорость роста несколько снижается во второй половине августа и сентябре. Таким образом, популяции речного экотипа (кроме северных и приполярных) обнаруживают не только более высокий темп роста, но и более длительный его период в сезоне по сравнению с ручьевыми. Сеголетки хариуса из северных рек на первом году жизни имеют меньшие размеры, чем ручьевые из более южных мест обитания. Наибольшая внутривидовая разнокачественность линейного роста отмечена для сеголетков речных популяций, за исключением самых северных.

Полученные данные доказывают, что экотипические расхождения в темпе роста возникают очень рано. Вероятно, это связано уже с различиями в диаметре икринок перед нерестом у представителей различных экотипов (ручьевой экотип: от 1,7 до 2,3 мм; речной экотип: от 2,3 до 2,9 мм; озёрный: от 2,6 до 2,9 мм; Зиновьев, 1992, 1995). Увеличение доли самок, нерестящихся в раннем возрасте и однократно, также может приводить к увеличению количества мелких личинок и мальков и уменьшению в дальнейшем линейных размеров взрослых рыб. Это явление может наблюдаться в ручьевых популяциях и в некоторых речных, находящихся в зоне интенсивного облова. Межпопуляционные и экотипические расхождения в скорости роста на первом году жизни связаны также с различиями во времени наступления и продолжительности нереста, величине периода инкубации икры. В бассейне р. Камы нерест приурочен к маю, чаще

всего с 6 по 23 мая, задерживаясь при низких температурах до первой декады июня, особенно на севере Пермской области (Зиновьев, 1995). Продолжительность нереста также колеблется в значительных пределах: от 5-7 дней (при благоприятных условиях) до 12-18 дней (Vivier, 1958; Зиновьев, 1971, 1995; Кулида, 1976; и др.). Продолжительность периода инкубации икры составляет обычно 130-240 градусо-дней (Svetina, 1957; Vivier, 1958, Penaz, 1975; Maisse, Carmie, 1987; Зиновьев, 1995; и др.). Следовательно, в силу целого ряда факторов выклев личинок в северных водотоках происходит в более поздние сроки, что вызывает уже в начале сезона резкие расхождения наблюдаемых длины и веса с более южными и западными популяциями. Короткий период интенсивного летнего роста не позволяет компенсировать это отставание на первом году жизни. Таким образом, темп линейного роста в начальных фазах онтогенеза может считаться маркером типа популяции с учётом её географического положения.

Сопоставление средневозрастных длин хариусов разнотипных популяций бассейна р. Кама выявило достоверно ( $p < 0,05$ ) более высокие показатели линейного роста хариусов речного экотипа (рис. 3) по сравнению с ручьевыми, начиная с третьего года жизни. Это расхождение с возрастом увеличивается. Установлено, что для речного экотипа характерен более длительный период интенсивного линейного роста в онтогенезе и более значительная амплитуда его индивидуальных отклонений.



Рис. 3. Линейный рост хариуса разных экотипов в бассейне р. Кама по эмпирическим данным

Исследования сезонной динамики линейного роста европейского хариуса в естественных водоемах практически отсутствуют. Для изучения ритмов роста



различных возрастных групп в течение годового цикла были использованы материалы за ряд лет по трём ручьевым (р. Васильевка, р. Пыж, р. Сарабайха) и двум речным (р. Сылва, р. Вильва) популяциям хариуса. Установлено отсутствие линейных приростов в период с декабря по апрель. Обнаружена некоторая специфичность на уровне экотипов, проявляющаяся в наличии, числе и распределении "пиков" интенсивности линейного роста в сезоне. Хариусы ручьевых популяций, за исключением пятилеток, демонстрируют отчётливые периоды активного роста, обычно два на протяжении сезона. Увеличение линейных размеров отмечено со второй половины мая, к сентябрю скорость роста уменьшается, следовательно, продолжительность периода активного роста составляет не более 4-5 месяцев. Это может быть связано со специфическими условиями обитания хариусов этого экотипа, в частности с ранним замерзанием малых рек. Для речных популяций отмечена дифференциация возрастных классов по типу динамики роста в сезоне. Характер роста двухлеток близок к таковому двух-четырёхлеток из ручьевых популяций. Для особей более старших возрастных групп отмечен продолжительный период (5-6 месяцев) достаточно равномерного роста, со снижением интенсивности его в конце июля-начале августа и сохранением высокой скорости роста в осенние месяцы (до ноября включительно). Высокая индивидуальная вариабельность роста характерна для обоих экотипов, но несколько выше она в речных популяциях. В абсолютных единицах этот показатель к концу сезона несколько увеличивается, в относительных единицах (коэффициент вариации) лабилен и не обнаруживает сезонной динамики.

Известно, что скорость линейного роста рыб в естественных условиях зависит от разнообразных абиотических факторов, в частности от величины и колебаний температуры воды. На примере многолетних сборов хариуса из разнотипных водоёмов Приуралья исследован характер межгодовой динамики линейного роста с учётом величины среднедекадных температур воды. Установлено снижение темпа линейного роста в годы с неблагоприятным для хариуса термическим режимом (температура воды выше уровня благоприятных температур). Более существенное снижение скорости роста (по сравнению со средними показателями) отмечено в младших возрастных группах (1+ лет – 13,6%; 2+ лет – 9,4%). Воздействие неблагоприятных условий на ранних этапах онтогенеза оказывает влияние на рост поколения в последующие годы, при этом ручьевые хариусы обнаруживают меньшую, по сравнению с речным экотипом,

зависимость роста от неблагоприятных условий конкретного года в дальнейшем.

Сравнение скорости линейного роста хариуса по ареалу показывает, что наибольшей интенсивностью роста отличаются популяции западной и южной периферии ареала. Их преимущество значительно во всех возрастных группах, что, безусловно, связано с длинным вегетационным периодом в этих широтах: до 9-10 месяцев (Hellawell, 1969). Вместе с тем для них отмечен короткий возрастной ряд (особи старше 7+ лет не отмечены). Популяции из центрально-европейской части ареала характеризуются средними показателями линейного роста. Северные популяции хариуса обладают низкой скоростью роста, особенно в первые годы жизни, средним темпом роста в последующие годы, значительной протяжённостью возрастного ряда. Популяции восточной и северо-восточной частей ареала отличаются невысоким ростом в первые годы жизни (медленнее растут только популяции крайнего севера ареала) и ускорением роста в дальнейшем так, что средневозрастные длины старых рыб (6+ лет и более) этих популяций близки к таковым для самых быстрорастущих рыб из других участков ареала.

При сравнении данных Е.А. Зиновьева (1967) по росту хариуса бассейна р. Камы и более поздних наших данных можно отметить отчётливую тенденцию к измельчанию и омоложению популяций бассейна р. Кама. Значительное антропогенное воздействие на популяции хариуса может приводить к формированию короткоцикловых и ультракоткороткоцикловых популяций даже в сравнительно крупных водотоках, что и отмечалось неоднократно для бассейна р. Камы (Зиновьев, 1967, 1995; Зиновьев, Бакланов, 2000).

Таким образом, европейский хариус обнаруживает значительную внутривидовую разнокачественность роста. Интенсивность и особенности линейного роста зависят от географической локализации популяции, в одной географической зоне - от типа биотопа (ручей, река, озеро).

#### **Глава 8. Темп линейного роста европейского хариуса по данным обратных расчислений**

Основным объектом для реконструкции роста послужила чешуя. Изучение формирования чешуйного покрова и параметров чешуи подтверждают, что наиболее подходящее место для отбора чешуйных проб расположено в 1-3 рядах чешуй над боковой линией. Для установления степени корреляции между отдельными радиусами чешуи и длиной тела этот параметр был определён в трёх разнотипных популяциях для разноразмерных и разновозрастных особей.



Самый высокий коэффициент корреляции во всех исследованных популяциях обнаружен для отношения между длиной тела и передним диагональным радиусом (в среднем 0,8398), самый низкий - для латерального радиуса (в среднем 0,7056). Интересно, что коэффициент корреляции между длиной тела и отдельными радиусами в одной популяции отличается больше, чем однотипный коэффициент у разных популяций.

При реконструкции роста любыми методами проявляется феномен Р. Ли. Для исследования причин его появления были сопоставлены величина первого годового кольца, число склеритов в нём и длина рыб на первом году жизни в разновозрастных группах разнотипных популяций. Установлено, что число склеритов в первой годовой зоне относительно стабильно при тенденции к уменьшению величины первого годового кольца и реконструированной длины рыбы. Следовательно, причиной феномена Р. Ли служит не только неодинаковая смертность рыб разных возрастных групп, но и изменение параметров чешуи с возрастом рыбы, в частности увеличение толщины и выпуклости чешуйной пластинки в центральной части.

По данным реконструкции роста у хариусов из ручьёв и мелких речек наиболее интенсивный линейный рост наблюдается на первом году жизни: от 48,5 мм до 71,3 мм, в среднем 63,5 мм. На втором году сохраняется высокий темп роста (средняя величина приростов - 59,8 мм). С возрастом величина абсолютных линейных приростов существенно снижается. При сопоставлении относительных приростов за разные годы жизни оказалось, что максимум также наблюдается на первом году жизни. Для речных популяций максимальные абсолютные (47,5 - 74,5 мм, в среднем 68,2 мм) и относительные (95,6 % - 157 %, в среднем 119,5 %) линейные приросты отмечены на втором году жизни. Абсолютные линейные приросты в речных популяциях хариуса достаточно стабильны до 7+ лет, затем начинают уменьшаться. Относительные приросты с возрастом уменьшаются: на четвёртом году жизни они составляют в среднем 26,8 %, после шестого года не превышают 15,0 % от длины на предыдущем году жизни. Сопоставление расчисленных длин одновозрастных хариусов разных экотипов обнаруживает большие линейные размеры речных хариусов во всех сравниваемых возрастных группах. Полученные методом реконструкции показатели сопоставимы с эмпирическими в конце года.

Таким образом, несмотря на наличие медленно-, средне- и быстрорастущих популяций у каждого экотипа, ручьевые хариусы с третьего года жизни достоверно ( $p < 0,05$ ) уступают речным в скорости роста. Период наиболее ин-

тенсивного роста в онтогенезе не совпадает по времени у представителей разных экотипов: ручьевые - первый год жизни, речные - второй год жизни. Хариусы из рек характеризуются более продолжительным периодом интенсивного линейного роста в онтогенезе.

Данные, полученные по результатам обратных расчислений, в основном подтверждают закономерности географической изменчивости роста по эмпирическим средневозрастным длинам. При наличии трёх типов популяций по скорости роста во всех районах видового ареала, в западных и южных районах доминируют быстрорастущие популяции.

### Глава 9. Весовой рост хариуса

Глава содержит два подраздела, в которых рассмотрены сезонные особенности весового роста разнотипных популяций хариусов и сопоставлены показатели массы хариуса различных экотипов в Приуралье и по ареалу.

Показатели весового роста одновозрастных групп выше у хариусов речного экотипа, чем у ручьевого. Расхождение показателей с возрастом в абсолютных единицах увеличивается, а в относительных уменьшается. В условиях Приуралья наиболее активное формирование весовых приростов отмечено для июня и августа в различных возрастных группах у обоих экотипов. Наименее благоприятным периодом для весового роста оказался июль, что согласуется с данными о повышении температуры воды в это время и, соответственно, снижении интенсивности питания. Динамика формирования весовых и линейных приростов в онтогенезе сходна у разнотипных популяций. С возрастом отмечается увеличение весовых и уменьшение линейных приростов. Изменение соотношения весовых и линейных приростов происходит, как известно, после наступления половой зрелости. Период наиболее интенсивного весового роста для ручьевых хариусов отмечен с возраста 2+ лет, у речных - с 4+ лет (рис. 4), что соответствует данным о времени наступления половой зрелости у представителей различных экотипов (Зиновьев, 1967, 1992, 1995).

В пределах ареала наиболее интенсивный весовой рост характерен для южных популяций вида. Различия наблюдаются уже в возрасте 1+ лет и сохраняются во всех возрастных группах, увеличиваясь с возрастом. В возрасте 6+ лет превосходство южных популяций в весовом росте составляет 42% (по отношению к средним для вида). Высокие показатели весового роста связаны со значительной протяжённостью вегетационного периода в этих широтах. Популяции других участков ареала, за исключением самых северных, имеют близкие характеристики весового роста до возраста 2+ лет. В старших



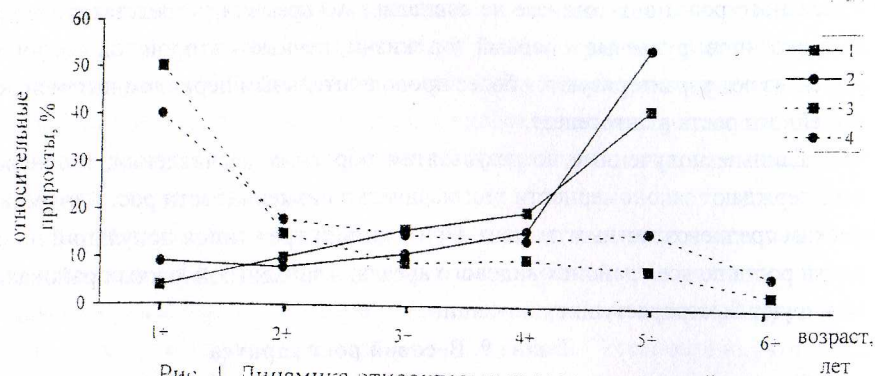


Рис. 4. Динамика относительных весовых и линейных приростов в онтогенезе (%), весовые приросты: 1-ручьи, 2-реки; линейные приросты: 3-ручьи, 4-реки

возрастных группах наименьшие показатели также отмечены для северных популяций, причём с возрастом различия увеличиваются. Популяции бассейна р. Кама демонстрируют среднюю интенсивность весового роста. В целом по весовому росту, как и по линейному росту, наблюдается дифференциация популяций на медленно растущие (до 20 г к концу второго года жизни), среднерастущие (до 30 г к концу второго года жизни), быстрорастущие (более 30 г к концу второго года жизни). Большинство популяций бассейна р. Камы относится к медленно растущим популяциям. Популяции с замедленным весовым ростом представлены в основном ручьевым экотипом, но встречаются и среди речных (р. Вильва). Вместе с тем, некоторые ручьевые популяции характеризуются высокой скоростью весового роста (р. Васильевка, р. М. Утка).

#### Глава 10. Упитанность европейского хариуса разнотипных популяций

Упитанность хариусов исследованных популяций можно признать средней в пределах ареала. Величина коэффициента упитанности является главным образом популяционной характеристикой, зависит в значительной мере от конкретных условий обитания рыб (температура, состояние кормовой базы и др.). Отчётливых экотипических особенностей в величине и сезонной динамике коэффициента упитанности не прослеживается, хотя ранее была констатирована меньшая средняя упитанность ручьевых популяций на большом материале (Зиновьев, 1992). Обычно колебания среднепопуляционных значений не выходят за пределы 1,10-1,40 при значительных годовых и сезонных отклонениях среднепопуляционных значений (Зиновьев, 1992).

## ВЫВОДЫ

1. В условиях Приуралья европейский хариус характеризуется мозаичным пространственным распределением, избирательно населяя ручьи, реки, проточные пруды, реже озёра с чистой, холодной водой, образуя три экологических типа (речной, ручьевой, озёрно-прудовой) и ряд переходных субэкотипов, специфичных по комплексу морфобиологических особенностей.

2. Первые чешуйные пластинки появляются у мальков хариуса в области хвостового стебля на боковой линии и вдоль неё при длине 36,3-37,4 мм. Формирование чешуйного покрова происходит одновременно в краниальном и в дорзо-вентральном направлениях и завершается у ручьевых хариусов при меньшей длине (в среднем 54,5 мм), чем у речных (в среднем 57,5 мм). Часть мальков (менее 40 мм длиной) в северных районах ареала может зимовать с неполным чешуйным покровом, кроме того, первый год жизни может не фиксироваться на чешуе самых медленно растущих особей из более южных водотоков.

3. Чешуя европейского хариуса разнотипных популяций имеет сходный облик. Сходство выше на ранних стадиях онтогенеза, с возрастом и ростом она приобретает специфические черты как популяционного, так и экотипического уровня. Ручьевые хариусы имеют чешую достоверно ( $p < 0,05$ ) более удлиненную в продольном направлении (в среднем  $F=1,20$ ), чем речные (в среднем  $F=1,25$ ), и большую площадь перекрытия чешуи. Различие в величине показателя формы чешуи можно использовать в качестве одного из маркёров типа популяции.

4. У хариусов разных экотипов число склеритов сопоставимо в первых двух годовых зонах (9,9 и 13,0 у ручьевых; 8,2 и 12,3 у речных). В последующих годовых зонах число склеритов у речных хариусов достоверно ( $p < 0,05$ ) больше, чем у ручьевых. Зимняя зона на чешуе хариуса Приуралья начинает формироваться в конце августа-начале сентября, у ручьевых популяций несколько раньше, чем у речных. В период с декабря по апрель процесс склеритообразования у хариуса бассейнов р. Камы и р. Печоры практически прекращается. Первые склериты прироста отмечены у неполовозрелых молодых особей в середине мая, у половозрелых – в начале июня. Максимальное количество склеритов для всех экотипов формируется на втором году жизни, что согласуется с данными о скорости линейного роста. Изменение величины межсклеритных расстояний может служить объективным критерием формирования «зимней» зоны на чешуе.



5. Совпадение возрастных определений по чешуе и отолитам колеблется в разных популяциях от 88,6 % до 93,7 %. Расхождения не превышают одного года. В ряде случаев (5-10 % для разных популяций) зафиксирована асимметрия в регистрации возраста на отолитах одной и той же особи. Повышенная слоистость опаковой зоны и появление в ней прерывистых гиалиновых прослоек ограничивает возможности использования отолитов при определении возраста особей старших возрастных групп (4+ лет и более). У отолитов не обнаружено единой зоны с чёткой фиксацией возраста, низка корреляция с длиной рыбы. Изъятие отолитов приводит к гибели рыбы, тогда как при использовании электролова возможно получение чешуи и сохранение жизни рыбы. Учитывая это, чешуя остаётся наиболее удобной и достаточно надёжной возрастрестирующей структурой у хариуса по сравнению с отолитами.

6. Межпопуляционные и экотипические различия в скорости линейного роста возникают уже у сеголетков. Это связано с разницей в возрастном составе нерестовой популяции, времени наступления и продолжительности нереста, с различиями в величине икринок у хариуса разных экотипов. Наиболее интенсивный рост сеголетков характерен для периода с июля по август. К концу первого года жизни хариусы ручьевых популяций достигают длины 60-70 мм, речных - 80 - 90 мм. Сеголетки из самых северных мест обитания имеют наиболее мелкие размеры, уступая одновозрастным особям ручьевого экотипа из более южных и западных участков ареала. Темп роста на начальных стадиях онтогенеза может считаться маркером типа популяции с учётом её географического расположения.

7. Хариус речного экотипа характеризуется более высокими показателями линейного роста во всех возрастных группах, как по эмпирическим данным, так и реконструированным. С возрастом преимущество в линейных размерах речных хариусов над ручьевыми увеличивается. Экотипическая специфика ростовых процессов у хариусов бассейна р. Камы проявляется также в сокращённом периоде роста в сезоне (4-5 месяцев) и онтогенезе (1-2 года) у ручьевых хариусов по сравнению с речными, более высокой индивидуальной изменчивости показателей линейного роста и чёткой дифференциации возрастных классов по динамике роста в сезоне у речных хариусов. Весовой рост и упитанность хариуса бассейна р. Кама являются средними для ареала. Сезонные изменения скорости весового роста и коэффициента упитанности близки у разных экотипов.

8. Наибольшей интенсивностью линейного и весового роста отличаются популяции западной и южной периферии ареала при относительно сокращённом возрастном ряде (особи 6+ -7+ лет представлены единичными экземплярами). Популяции востока (бассейн р. Кама) и северо-востока (бассейн р. Печора) при низких показателях линейного роста в первые годы, в старших возрастных группах приближаются к лучшим для вида. Как эмпирические, так и расчисленные данные подтверждают наличие трёх типов популяций по скорости линейного роста (быстро-, средне-, медленнорастущие) в разных районах видового ареала, хотя в западных и южных его участках доминируют быстрорастущие популяции.

9. Необходимы дальнейшие исследования закономерностей ростовых процессов в разнотипных популяциях хариуса, особенностей воздействия разнообразных экологических факторов на рост. Выявление экологических закономерностей изменчивости роста необходимо для организации долговременного мониторинга водоёмов Приуралья, рациональной охраны редких видов рыб на уровне экотипов, субэкотипов и оригинальных популяций, то есть для сохранения биологического разнообразия.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Коротаева С.Э., Зиновьев Е.А., Рост хариуса в бассейне р. Чусовой //: Биоресурсы. Камских в-щ и их использование. Пермь, 1992. С. 130-136.
2. Коротаева С.Э., Богданова Е.В., Шаламова Н.М., Зиновьев Е.А. Жук В.В. К специфике онтогенеза и охране уникальных популяций хариуса». // Проблемы регион. Кр. книги. Межвед. сб. науч. тр. Пермь, 1997. С. 48-50.
3. Коротаева С.Э., Зиновьев Е.А. Некоторые закономерности роста хариуса в бассейне р. Печора // Вестник Перм. ун-та. Сер. Биология. 1997. вып.3. С. 189-201.
4. Коротаева С.Э. К специфике и динамике роста хариусов Прикамья // Рыбные ресурсы Камс-Урал. региона и их рац. исп. М-лы науч.-практ. конф. Пермь. 2001. С. 71-73.