

80

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ МОРЯ

На правах рукописи

КОВАЛЕВ МИХАИЛ ЮРЬЕВИЧ

**БИОЛОГИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МОЛОДИ НЕРКИ
РЕКИ КАМЧАТКИ**

03.00.10 - ихтиология



Автореферат
диссертации на соискание учёной степени кандидата
биологических наук

Владивосток - 1995 г.

Работа выполнена в Лаборатории популяционной биологии рыб Института биологии моря ДВО РАН.

Научный руководитель : доктор биологических наук
М. К. Глубоковский

Официальные оппоненты : доктор биологических наук
Е. И. Соболевский
кандидат биологических наук
А. Ю. Семенченко

Ведущее учреждение - Московский государственный университет (МГУ), Москва

Защита диссертации состоится "16" мая 1995 года в 12 час. 00 мин. на заседании специализированного совета Д 003.66.01 при Институте биологии моря ДВО РАН по адресу : 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, д. 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института.

Автореферат разослан "14" мая 1995 г.

Учёный секретарь института
совета Д 003.66.01 кандидат биологических наук

(Л. Л. Будникова)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

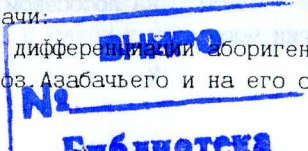
Актуальность проблемы. Для разработки вопросов по динамике численности, прогнозированию нерестовых подходов и рациональной эксплуатации популяций тихоокеанских лососей необходимо систематическое наблюдение за ростом молоди в пресноводный период жизни. Особенно важны такие исследования при изучении длиннопериодных видов лососей, молодь которых продолжительное время нагуливается в пресной воде до ската в море. Нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) - один из самых ценных видов тихоокеанских лососей, который составляет наибольший удельный вес в общем вылове лососей в реке Камчатке (Жолудев, 1988). В отдельные годы 90 - 95% всего улова нерки в Азии дают стада рек Камчатка и Озерная (Бугаев, 1994).

Среди всех лососей рода *Oncorhynchus* нерка отличается наиболее разнообразной продолжительностью пресноводного нагула: её молодь может задерживаться в пресной воде от 0 до 6 лет (Коновалов, 1980; Бугаев, 1992). Кроме того, этот вид характеризуется и наиболее дифференцированным возрастным составом и в целом может образовывать до 22 разных годовых градаций производителей-мигрантов (Forster, 1968). Известно, что размерно-возрастная изменчивость нерки начинает проявляться ещё в особенностях роста её молоди (Дирин, 1984).

По материалам авиаучётов начиная с 50-х годов было показано, что в бассейне р. Камчатки наиболее многочисленными группировками этого вида являются локальные стада оз. Азабачьего и р. Еловки (Бугаев, Остроумов, 1986). Озеро Азабачье является выростным водоёмом для нерки трёх популяций. Кроме двух популяций аборигенной нерки - весенней и летней (Коновалов, 1980; Глубоковский и др., 1988), в этом озере нагуливается молодь, заходящая сюда из притоков нижнего течения р. Камчатки, преимущественно из р. Еловки (Бугаев, 1981б). По данным В. Ф. Бугаева (1994), оз. Азабачье служит основным выростным водоёмом в бассейне р. Камчатки, где нагуливается до 50-70% всей молоди нерки из бассейна этой реки.

Цель и задачи исследования. Целью данной работы является выяснение особенностей роста молоди в пресноводный период жизни и механизма формирования возрастной структуры покатников, в том числе разрешение спорных вопросов по поводу определения пресноводного возраста нерки оз. Азабачьего. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) разработать метод дифференциации аборигенной и заходящей молоди нерки в бассейне оз. Азабачьего и на его основе выявить особен-



ности роста молоди каждой из указанных группировок в период их совместного пресноводного нагула;

2) проследить за ростом аборигенной молоди нерки, формированием структуры её чешуи и разработать методику определения пресноводного возраста;

3) выяснить особенности питания и его сезонной динамики, степени сходства состава пищи аборигенной и заходящей молоди нерки, нагуливающейся в оз. Азабачьем;

4) разработать метод дифференциации молоди весенней и летней популяций азабачинской нерки для использования его в дальнейшем при наблюдении за ростом молоди в период совместного пресноводного нагула;

5) исследовать динамику возраста смолтификации азабачинской нерки за многолетний период и выяснить факторы, её определяющие.

Новизна и практическая ценность работы. Разработан метод дифференциации, позволяющий классифицировать молодь нерки в оз. Азабачьем на две группировки - аборигенную и заходящую сюда на нагул из притоков р. Камчатки. Были найдены различия в особенностях роста молоди каждой из группировок и установлены трофические взаимоотношения между ними. Сделана попытка дифференциации молоди двух аборигенных популяций оз. Азабачьего и показана сходность их экологии в период совместного пресноводного нагула. Систематические наблюдения за ростом аборигенной молоди и формированием структуры её чешуи позволили разрешить спорные вопросы, касающиеся определения пресноводного возраста нерки оз. Азабачьего. Прослежена динамика возраста смолтификации за многолетний период и выявлены факторы, её определяющие. Обнаружены достоверные различия в чешуйных характеристиках у потенциальных годовалых и двухгодовалых смолтов азабачинской нерки, что позволит заблаговременно прогнозировать возрастную структуру покатников и численность возвращающихся на нерест рыб-производителей. В целом, все полученные результаты способствуют более рациональной эксплуатации рыбных запасов и сохранению биологической структуры популяций нерки.

Апробация работы. Основные положения диссертации представлялись на III Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1988), на 4 Региональной конференции молодых учёных и специалистов Дальнего Востока (Владивосток, 1989), на Юбилейной и ежегодных конференциях ИБМ (1987 - 1993), на Лососевом и лабораторных семинарах Института биологии моря.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ и две статьи находятся в печати.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, шести глав и основных выводов. Содержит 6 таблиц и иллюстрирована 22 рисунками. Общий объём диссертации 161 страница. Список литературы включает 165 работ, из них - 44 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным материалом для работы послужила молодь нерки в количестве 2194 шт., отловленная в летние и осенние периоды 1986 - 1988 г.г. в бассейне оз. Азабачьего. Отлов нагуливающейся в озере молоди проводили многократно как вдоль побережья (закидным мальковым неводом), так и в центральной его части (мальковым тралом). Скатывающиеся смолтов и заходящую в озеро молодь отлавливали в протоке Азабачья, соединяющей озеро с р. Камчаткой, непосредственно в периоды ската (тралом) и захода (ловушкой).

Материал для изучения питания молоди нерки собирали из уловов 1987 г.. На исследование ежемесячно отбирали по 25 желудков от каждой из указанных группировок молоди. Обработку содержимого желудков вели согласно Методическому пособию... (1974). Для количественного выражения степени сходства состава пищи - "объёма конкуренции" - использовали предложенный А.А. Шорыгиным (1946; 1952) способ вычисления индексов пищевого сходства.

В работе также использован многолетний материал по рыбам-производителям нерки из субизолятов Тимофеевская-2 (1551 экз.) и Рыбоводная (1388 экз.) соответственно весенней и летней популяций. Ежегодно, с 1977 по 1993 г.г., на каждом из этих нерестилищ было отловлено около 100 особей нерки и проводился их биологический анализ.

Многолетние данные по численности зоопланктона (*Cyclops scutifer* Sars и *Daphnia galeata* Sars) в оз. Азабачьем любезно предоставлены сотрудницей КО ТИНРО Л.А. Базаркиной.

Все расчёты проведены на ЭВМ ЕС-1060 в вычислительном центре Института автоматизации и процессов управления ДВО АН России и на компьютере IBM PC AT с использованием пакетов статистических программ BMDP (BMDP ..., 1977) и SYSTAT (Wilkinson, 1988).

Выполнение этого исследования во многом связано с поддержкой и помощью коллег, параллельно изучающих другие аспекты жизненного цикла лососевых рыб. В связи с этим хочу выразить глубокую призна-

тельность за консультацией, особенно на начальных этапах своего исследования, М. К. Глубоковскому, за помощь в работе в экспериментальных условиях Камчатки сотрудникам Лаборатории популяционной биологии рыб ИБМ В. А. Паренскому, В. И. Островскому, И. И. Максимова, за множество полезных советов по математической обработке научного материала А. И. Карпенко и А. В. Подлесных.

ГЛАВА 2. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ АБОРИГЕННОЙ И ЗАХОДЯЩЕЙ МОЛОДИ НЕРКИ В ПЕРИОД ПРЕСНОВОДНОГО НАГУДА В ОЗЕРЕ АЗАБАЧЬЕ

Наличие в оз. Азабачье двух совместно нагуливающихся группировок молоди создаёт определённые затруднения при изучении биологии каждой из них. Из-за отсутствия до недавнего времени надёжного метода дифференциации указанных групп молоди, все предшествующие работы по питанию, паразитофауне, строению чешуи, росту и возрасту смолтификации молоди нерки в период нагула в оз. Азабачье (Велюсова, 1974; Коновалов, 1980; Вугаев, 1984, и др.) проводились на смешанном материале, объединявшем абorigенную и заходящую молодь нерки. Это привело к тому, что результаты перечисленных выше работ не применимы ни к одной из конкретных группировок молоди, ни к рыбам-производителям двух абorigенных популяций оз. Азабачье.

Методом главных компонент (Влакит, 1968) найдены три признака - расстояние от первого до шестого склерита, среднее расстояние между склеритами от шестого до последнего и усреднённый темп роста, с помощью которых можно надёжно дифференцировать совместно нагуливающихся абorigенную молодь нерки, происходящую от популяций оз. Азабачье, и заходящую в это озеро молодь нерки из притоков р. Камчатки.

Методом дискриминантного анализа была получена функция классификации, которая позволила технически просто и с большой достоверностью (94 - 96 %) классифицировать молодь нерки, отловленную в 1986 г., на две указанные группировки. Для проверки надёжности выбранных регистрирующих структур была проделана аналогичная работа по дифференциации молоди нерки из уловов 1987 г. Процент верно классифицированной в этом случае молоди остался таким же высоким. Для успешной дифференциации молоди в последующие годы необходимо построение новых функций классификации с теми же признаками, исходя в качестве эталона параметры чешуи заходящей молоди нерки в периоды её миграции в озеро.

Оказалось, что заходящая в оз. Азабачье молодь характеризуется

наличием чешуи типа "d" (по классификации С. М. Коновалова (1980)). Скопления такой молоди наблюдаются в прибрежной зоне озера с начала августа. Абorigенная молодь нагуливается в центральной части озера и имеет чешую типа "e" или "h".

ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ РОСТА И ФОРМИРОВАНИЕ ЧЕШУИ АБОРИГЕННОЙ МОЛОДИ НЕРКИ В ПЕРИОД ПРЕСНОВОДНОГО НАГУДА

Классифицировав молодь нерки (отловленную ежемесячно в течение летне-осенних сезонов 1986 - 88 г.г.) на две группировки - абorigенную и заходящую, смогли проследить за ростом и изменением чешуйных характеристик каждой из них. Выšlo обнаружено, что к концу первого года жизни в наблюдаемые годы на чешуе абorigенной нерки образовалось всего от 3 до 8 склеритов (в среднем 5,3). Малое количество склеритов, образованных за первый год жизни, можно объяснить туторосостью абorigенной молоди.

При сравнении размерно-весовых показателей годовиков оз. Азабачье с многочисленными данными по молоди нерки такого же возраста из разных популяций, как азиатских, так и североамериканских, оказалось, что молодь нерки оз. Азабачье в годовалом возрасте очень значительно отстаёт в росте от своих сверстников из дальнего большинства других водоёмов (Никудин, 1970; Крогнус и др., 1987; Foerster, 1968; Ricker, 1972; Eggert, 1978; Robinson, Battaglouh, 1982; McDonald, Nime, 1984; Vutner, 1987). Более того, годовики нерки, заходящие сеголетками на нагуд в оз. Азабачье из притоков нижнего течения р. Камчатки и пойманные одновременно с абorigенными годовиками, оказались гораздо крупнее последних.

Кроме того оказалось, что с октября по май абorigенная молодь нерки практически не растёт. За 8 месяцев значения длины, массы тела и количества склеритов на чешуе почти не увеличались. Во время "зимнего" роста и по достижении годовалого возраста на чешуе сеголетков образуется всего 2 - 3 тонких первыстных и служенных склеритов.

Слишком малые размеры годовиков оз. Азабачье, по сравнению с молодь нерки идентичного возраста из других мест ареала этого вида рыб, и нечётко выраженное первое годовое кольцо на их чешуе, видимо, и привели к ошибочному определению пресноводного возраста азабачинской нерки. Считалось невозможным образование за год жизни такого малого количества склеритов (5 - 7) и указывалось на ложный характер подбоных зон на чешуе, в результате чего истинных

двухгодовиков принимали за ложных (Коновалов и др., 1971).

На постоянство этого явления указывает следующий факт. При просмотре чешуи производителей нерки, отловленных в 1977 - 1993 г.г. на нескольких субизолятах оз. Азабачье, оказалось, что в подавляющем числе лет количество склеритов, образованных за первый год жизни, очень близко к числу склеритов у молоди в 1986 - 1988 г.г. и в среднем за пятнадцатилетний период составило 6,6 шт..

Явление закладки ложных зимних зон на чешуе молоди нерки некоторых популяций под влиянием изменений биотических и абиотических факторов отмечено в научной литературе (Bilton, Robins, 1971; Погодаев, 1994б), но при этом их образование и время закладки регистрировалось регулярными отловами молоди. Произведённые нами систематические отловы молоди нерки в оз. Азабачье не выявили на её чешуе образования дополнительных зон суженных склеритов.

Необходимо отметить, что к концу первого года жизни у молоди азабачинской нерки сохраняется одновершинный характер распределения молоди по длине тела. Тогда как для нерки и многих других видов лососевых рыб, нагул которых в пресной воде продолжается свыше 1 года, к этому возрасту характерно хорошо выраженное бимодальное распределение, т.е. происходит расщепление на медленно- и быстро-растущих особей - потенциальных двух- и годовалых смолтов (Thorpe, 1977; Thorpe, Morgan, 1980; Броневский, 1985; Крочиус и др., 1987; Hirata et al., 1988, и др.).

ГЛАВА 4. ТРОФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МОЛОДИ НЕРКИ В ОЗЕРЕ АЗАБАЧЬЕМ

Работы по изучению питания молоди нерки в оз. Азабачье проводились и ранее (Симонова, 1972; Велоусова, 1974; Коновалов, 1980), но без учёта разделения нагуливающейся молоди на заходящую и аборигенную. В результате ежемесячных отловов в летне-осенние периоды было выявлено, что скопления молоди нерки с типом чешуи "d" (по нашему определению это заходящая молодь) наблюдаются вдоль берега озера по его периметру (литераль). Тогда как в центральной части озера (пелагиаль) уловы в основной своей массе были представлены молодью нерки с чешуёй типа "f" и "h" (аборигенная молодь). Лишь в середине октября заходящая молодь покидает литераль озера и перемещается в его центральную часть. Кроме того известно (Коновалов, 1980), что для молоди с чешуёй типа "d" характерна сильная инвазия паразитом *Muhobolus neurobius*, заражение которым происходит

при заглатывании рыбой спор этого паразита, скапливающихся у дна. Инвазия молоди нерки процеркоидами *Diphyllbothrium* sp. происходит при поедании некоторых видов копепод, т.е. связано с питанием планктоном. Зараженность этим паразитом наблюдалась у молоди с типом чешуи "h" и "f".

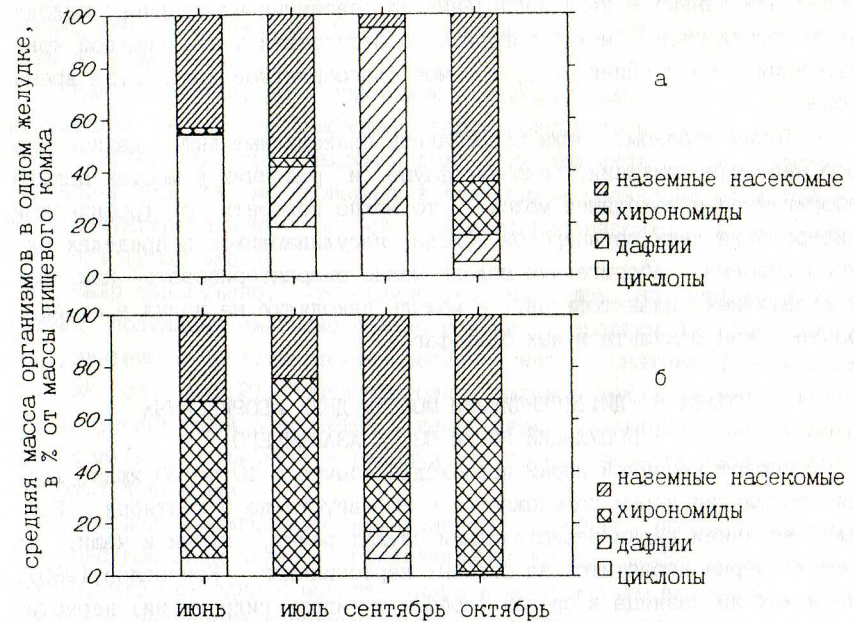


Рис. 1. Сезонные различия в питании аборигенной (а) и заходящей (б) молоди нерки в оз. Азабачьем в 1987 г..

Рассматривая трофическое различие двух групп молоди нерки в оз. Азабачьем было отмечено качественное сходство их пищевых спектров, при довольно значительных количественных различиях (рис. 1). Основными пищевыми компонентами для заходящей молоди в летне-осенний период являются наземные насекомые и куколки хирономид, для аборигенной - планктонные ракообразные и наземные насекомые. Получены следующие индексы степени пищевого сходства между аборигенной и заходящей молодью по месяцам (в %): июнь - 39,7; июль - 24,6; сентябрь - 22,1; октябрь - 47,3.

Отсюда следует, что степень пищевого сходства, а, значит, и потенциальная трофическая конкуренция между аборигенной и заходящей молодью нерки довольно низкая с июля по сентябрь. Увеличение индекса степени пищевого сходства происходит в моменты совместного

нагула в одних и тех же локальностях озера в периоды зимовки и ожидания ската, т.е. с октября по июнь.

Самые низкие индексы наполнения желудков и высокий процент встреченных пустых желудков у молоди нерки в оз. Азабачьем характерны для поздней осени и зимы (Белюсова, 1974; наши данные). Учитывая эти данные и наши наблюдения за сезонными миграциями молоди двух группировок, можно говорить об отсутствии у них пищевой конкуренции, по крайней мере, в самое благоприятное для нагула время года.

Таким образом, если сопоставить приведенные выше данные по особенностям питания, паразитофауне и различии в местах нагула аборигенной и заходящей молоди, то можно говорить о трофической дивергенции двух группировок молоди, нагуливающих в пределах одного водоема. Аборигенную молодь можно охарактеризовать как факультативных планктофагов, а молодь заходящую на нагул в оз. Азабачье - как факультативных бентофагов.

ГЛАВА 5. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МОЛОДИ ДВУХ АБОРИГЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НЕРКИ ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕГО

Нерест весенней нерки происходит обычно с 10 по 30 июля, летняя популяция нерки размножается с 20 августа по 5 сентября. Если для весенней нерки нерестилищами служат речки, ключи и чаши, то летняя нерка нерестится на озёрных нерестилищах (Коновалов, 1980). Не может ли разница в сроках нереста и типах (гидрологии) нерестилищ сказываться на последующей судьбе молоди каждой из популяций и структуре её чешуи?

Отловить во время нагула в оз. Азабачьем молодь конкретно весенней и летней популяций, для снятия с её чешуи промеров регистрирующих структур, невозможно - молодь нерки аборигенных популяций нагуливается и зимует вместе в центральной части озера, в его пелагиали. Поэтому при разработке метода дифференциации мы использовали чешую заведомо известных представителей весенней и летней популяций - отнерестившихся производителей нерки, отловленных непосредственно на нерестилищах. При этом фиксировали следующие регистрирующие структуры: 1. расстояние от центра до первого склерита; 2. расстояние от первого склерита до конца первого зимнего сужения; 3. расстояние от первого зимнего сужения до конца второго зимнего сужения; 4. количество склеритов, образованных за первый год жизни; 5. количество склеритов, образованных за второй год

жизни.

В связи с тем, что трофические и климатические условия в оз. Азабачьем ежегодно изменяются, логично проводить дифференциацию между рыбами, нагуливающимися в одинаковых условиях, т.е. в одни и те же годы. Для этого, зная морской возраст и год вылова нерки, мы объединили в отдельные группы рыб, скатившихся в море в одни и те же годы.

Как оказалось, доли годовалых и двухгодовалых смолтов в обеих популяциях нерки оз. Азабачьего почти совпадают в каждый из годов ската. Вследствие преобладающей доли двухгодовиков среди аборигенной нерки (80,9%), мы проводили в дальнейшем сравнение регистрирующих структур по чешуе особей, смолтифицировавшихся в возрасте двух лет (2352 экз.).

Было обнаружено, что количество склеритов на чешуе особей летней популяции ежегодно обычно меньше (в среднем на 1 склерит), по сравнению с представителями весенней нерки, скатившимися в море в те же годы (рис. 2). Почти ежегодная разница между числом склеритов в пресноводной зоне чешуи у нерки двух популяций, по нашему представлению, объясняется различием в сроках нереста производителей этих популяций.

Проследив межгодовую изменчивость средних значений радиуса пресноводной зоны чешуи у аборигенной нерки оз. Азабачьего, мы заметили, что ежегодно к моменту ската в море молодь весенней и летней популяций имеет приблизительно одинаковый радиус чешуи. Так как одноразмерные двухгодовалые покатники нерки имеют в среднем одинаковые радиусы чешуи (наши данные), можно сделать предположение о достижении одинаковых размеров тела у двухгодовалых смолтов весенней и летней популяций к моменту ската из оз. Азабачьего за счёт компенсаторного роста последних (Мина, Клевезаль, 1976).

Так как радиус пресноводной зоны чешуи и средние значения числа пресноводных склеритов не показывают четкой дифференциации молоди, мы обратились к одному из методов многомерной статистики - пошаговому дискриминантному анализу, используя при этом все 5 указанных выше признаков. При этом оказалось, что процент верно дифференцированных рыб за каждый из 15 лет ската отдельно достаточно высок и колеблется от 61,1 до 77% (в среднем 70,5). Построенные графики распределения особей нерки двух популяций (для каждого из годов ската отдельно) в плоскости двух главных компонент не обнаружили заметного разделения "облаков" точек, соответствующим

ших особям из двух разных популяций. Следовательно, надёжная дифференциация молоди нерки двух аборигенных популяций в период их нагула в оз. Азабачьем невозможна, по крайней мере с использованием вышеперечисленных признаков.

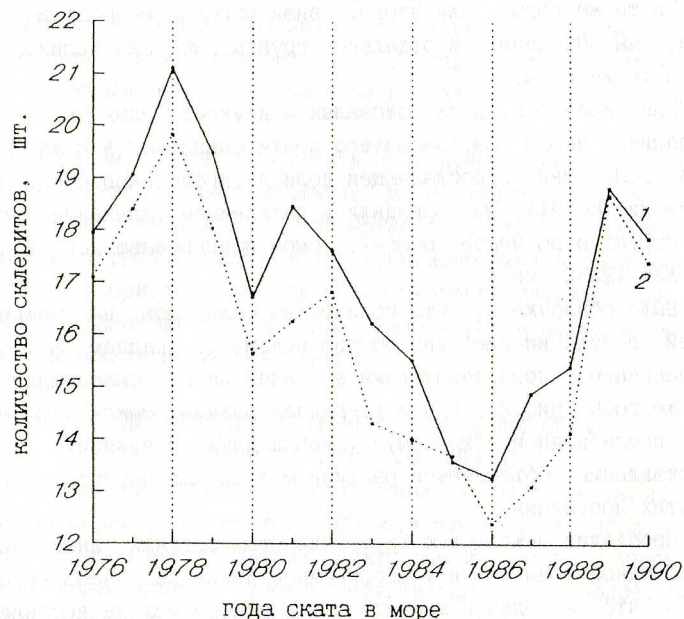


Рис.2. Средние значения количества пресноводных склеритов на чешуе двухгодовалых смолтов нерки весенней (1) и летней (2) популяций озера Азабачьего.

Анализируя динамику возраста смолтификации, а также изменчивость по радиусу пресноводной части чешуи и числу пресноводных склеритов у нерки двух популяций были отмечены одинаковые тенденции в их характере за многолетний период. Очевидно, ежегодные изменения биотических и абиотических факторов в оз.Азабачьем одинаково влияют на рост молоди как весенней, так и летней популяций нерки в пресноводный период жизни. Исходя из этого, можно предположить сходство в экологии той и другой группировок молоди во время совместного нагула в оз.Азабачьем - одни и те же места обитания и потребление в пищу одних и тех же кормовых объектов ежегодно.

ГЛАВА 6. ДИНАМИКА ВОЗРАСТА СМОЛТИФИКАЦИИ НЕРКИ ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕГО И ФАКТОРЫ, ЕЁ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

Вопрос о продолжительности пресноводного периода жизни нерки оз.Азабачьего до сих пор однозначно не решён (Крогиус,1970; Симонина,1978; Бугаев,1981а;1983а;1987; Коновалов,1980; Островский,1994а, б). Однако, разработанные ранее методики определения пресноводного возраста азабачинской нерки получили широкое распространение в популяционно-биологических исследованиях (Коновалов, Щербинин,1973; Коновалов, Островский,1978; Островский,1983;1987; и др.).

Критерием для разделения молоди на возрастные группировки в указанных работах служили количество склеритов и радиус пресноводной зоны чешуи, значения которых оставались искусственно фиксированными при определении пресноводного возраста производителей азабачинской нерки в течение многолетнего периода (1970 - 1993 г.г.). Результатом применения данной методики явилась ошибка в определении возраста смолтификации нерки оз.Азабачьего: среди производителей нерки этой популяции ежегодно отмечалось в среднем около 40 - 50 % особей, имеющих пресноводный возраст 1 год (Коновалов, 1980; Островский, 1987).

Известно, что для нерки одинакового морского возраста характерны существенные различия массы и длины тела, обусловленные разной продолжительностью пресноводного периода жизни (Дирин, 1984). Эта особенность наблюдается у популяций нерки в пределах всего ареала вида. Однако у нерки оз.Азабачьего, по данным ряда исследователей (Коновалов, 1980; Островский, Кашкин, 1983; Чистяков, 1986), подобный эффект не отмечался. При этом все эти исследователи пользовались описанной выше и, по нашему мнению, ошибочной методикой определения пресноводного возраста азабачинской нерки.

Использование метода дифференциации заходящей и аборигенной молоди нерки и систематические наблюдения за ростом последней позволили разделить её в период катадромной миграции по возрастным группам и установить истинный возраст смолтификации нерки популяции оз.Азабачьего. Кроме того, наблюдение за формированием структуры чешуи молоди способствовало правильной оценке пресноводного возраста рыб-производителей, возвращающихся на нерест в это озеро, что позволило проследить динамику возраста смолтификации азабачинской нерки за многолетний период.

При просмотре чешуи рыб-производителей этого озера, отловлен-

ных с 1977 по 1993 г.г. непосредственно на нерестилищах, в большинстве случаев по численности преобладали особи с двухгодовалым пресноводным возрастом. Доля рыб в возрасте одного пресноводного года за пятнадцатилетний период составила всего 19,1%, при этом по численности годовалые смолты незначительно доминировали над двухгодовиками только в двух из всех лет ската. В большинстве других лет ската доля двухгодовиков приближалась к 100%.

Кроме того, мы смогли проследить динамику изменчивости количества склеритов и радиуса пресноводных зон чешуи нерки, отражающих рост молоди в период нагула, в зависимости от численности планктона в этом озере за многолетний период. Зная морской возраст и год вылова производителей нерки, выделили 15 группировок рыб, объединённых как по годам ската в море, так и по годам совместного нагула в оз. Азабачьем.

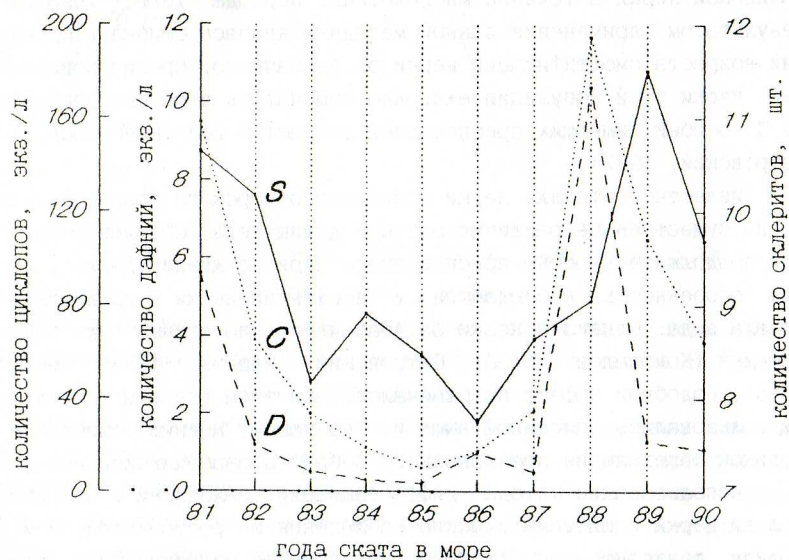


Рис. 3. Межгодовая изменчивость численности циклопов (С), дафний (D) в оз. Азабачьем и количества склеритов второго года жизни (S) у нерки аборигенных популяций.

Оказалось, что радиус пресноводной зоны чешуи, а также количество склеритов второго года жизни на чешуе у этих рыб изменяются в зависимости от численности планктона в озере. Если в год, предшествующий скату, в озере отмечается высокая численность зоопланктона, то на чешуе молоди нерки в год ската в море будет наблюдаться

увеличение радиуса и количества склеритов (рис. 3), образованных в предыдущий год, по сравнению с годами с низкой численностью планктонных организмов.

Известно (Clutter, Whitesel, 1956), что темп роста молоди нерки находится в очень тесной связи со структурой её чешуи. В таком случае смолты с большим количеством склеритов на чешуе крупнее одновозрастных с ними рыб, имеющих меньшее количество склеритов. На рис. 3 хорошо видно, что самые крупные смолты нагуливались в озере в год с наивысшей численностью циклопов и дафний. Очевидно, что после тех лет, которые характеризуются повышенной численностью планктона в оз. Азабачьем, на скате среди смолтов можно ожидать увеличение доли годовиков.

Как хорошо видно на рис. 4, среди производителей нерки оз. Азабачьего, возраст которых определялся по нашему методу, доля пресноводных годовиков на скате низкая в годы с низкой численностью циклопов и высокая после тех лет, в которые наблюдалась повышенная концентрация планктона. Однако, при определении пресноводного возраста методом С.М. Коновалова, картина обратная, что ни как не со-

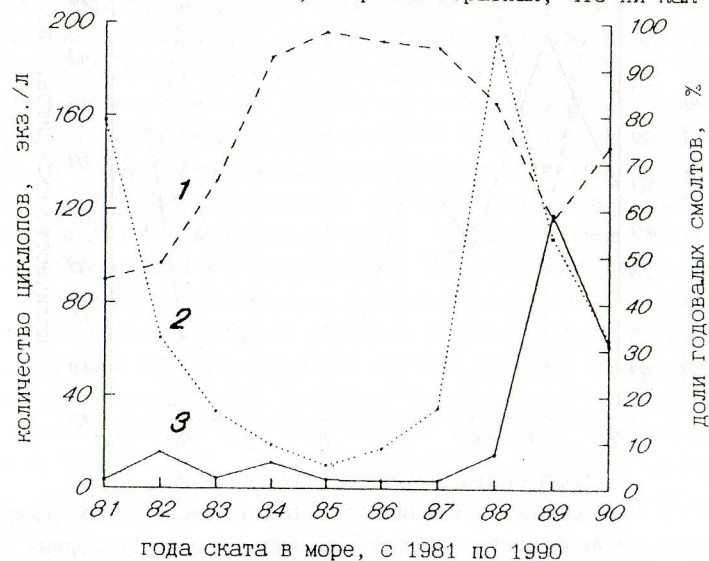


Рис. 4. Межгодовая изменчивость численности циклопов в оз. Азабачьем (2) и доли годовалых смолтов аборигенных популяций нерки, возраст которых определялся по методу С.М. Коновалова (1) и по нашей методике (3).

ответствует современным представлениям о росте рыб (Никольский, 1974а,б; Бретт, 1983).

Доли двухгодичных смолтов среди рыб-производителей нерки этого озера, возраст которых определялся нами и сторонниками метода С.М.Коновалова, очень сильно разнятся почти в каждый из годов ската с 1976 по 1990 г.г. (рис.5). Известно, что при более благоприятных трофических условиях повышается темп роста молоди и увеличивается количество склеритов на её чешуе, среди покатников растёт доля годовых смолтов, а доля двухгодичных, соответственно падает (Варнавский, 1990; Суханов, 1988). Такая закономерность хорошо прослеживается среди нерки, возраст которой определялся по нашей методике (рис.5). При определении пресноводного возраста по другой методике в основном наблюдается обратный процесс, при котором молодь достигает стадии смолтификации в более раннем возрасте при самых худших условиях, а в самые благоприятные годы смолтифицируется в более старшем возрасте.

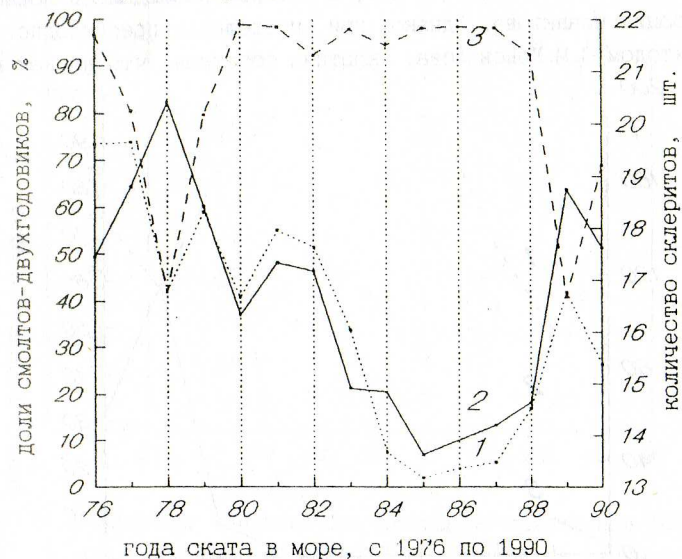


Рис.5. Межгодовая изменчивость числа пресноводных склеритов (2) у нерки озера Азабачье, имеющей на чешуе два пресноводных годовых кольца, и динамика возраста смолтификации этих рыб, возраст которых определялся по нашей методике (3) и по С.М.Коновалову (1).

По методике С.М.Коновалова критериями определения пресноводного возраста нерки озера Азабачье являются радиус чешуи и коли-

чество склеритов в её пресноводной зоне. При использовании этой методики большинство рыб, имеющих на чешуе менее 18 склеритов, попадают в группу годовиков и одно из двух колец суженных склеритов автоматически считается "ложным". Поэтому понятен сходный характер изменчивости по годам доли двухгодовиков и количества пресноводных склеритов на чешуе этих рыб в годы, когда число склеритов в среднем было менее 18 (рис.5).

Численность кормового зоопланктона зависит от количества биогенов (в частности фосфатов) в водоёме (Куренков, 1988). Характеры изменчивости численности по годам каждого из видов планктона очень сходны между собой (рис.3), что наводит на мысль об одинаковых причинах, влияющих на их количество в озере. Вспышка численности кормового зоопланктона в оз. Азабачье в 1987-1989 г.г., видимо, произошла в результате большого количества освобождённых биогенов из трупов нерки, отнерестившейся в 1983-1985 г.г. и численность которой в эти годы была сверхвысока, по сравнению с предыдущими годами.

Состояние нерки стада озера Азабачье в семидесятых годах носило депрессивный характер, сопровождающееся низким числом рыб-производителей на нерестилищах (Коновалов, Чистяков, 1987). Увеличение доли годовиков-смолтов в 1978 г., а также количества склеритов на чешуе у скатывающихся двухгодовиков в этот год (рис.5), было вызвано, по всей видимости, вспышкой численности планктонных организмов в результате природной фертилизации озера вулканическим пеплом из вулкана Толбачик в 1975 г.. Подтверждением этому могут служить исследования И.И.Куренкова (1975), который отмечал резкое увеличение численности циклопов в оз. Азабачье в 1960 - 1964 г.г. после удобрения его бассейна пеплом в результате извержения вулкана Безьямный в 1956 г.. Обращает на себя внимание одинаковый "инкубационный период" между природной фертилизацией и вспышкой численности планктона во всех трёх случаях. Видимо, столько времени занимает "накопление" определённого объёма первичной продукции в озере, необходимого для резкого повышения численности планктонных ракообразных.

Кроме уровня развития кормовой базы на темп роста и длительность пресноводного периода аборигенной молоди нерки влияют напряжённости конкурентных отношений, как внутривидовых, так и межвидовых. Если между аборигенной и заходящей молодью нерки относительно низкая трофическая конкуренция (глава 4), то судя по одинаковым

межгодовой изменчивости чешуйных характеристик пресноводных зон на чешуе и динамике возраста смолтификации за многолетний период у рыб-производителей двух аборигенных популяций нерки (глава 5), можно говорить о тесных трофических взаимоотношениях между ними в период пресноводного нагула в оз. Азабачьем.

Кроме аборигенной молоди нерки ихтиофауна планктофагов в оз. Азабачьем представлена трёхиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus*, малоротой корюшкой *Nipomesus olidus* и девятииглой колюшкой *Pungitius pungitius*. За период исследования в траловых уловах вместе с аборигенной молодью нерки в значительных количествах в основном встречались трёхиглая колюшка. В связи с этим была проделана работа по выяснению уровня конкуренции между аборигенной молодью нерки и трёхиглой колюшкой, отловленных одновременно в пелагиали оз. Азабачьего. Оказалось, что индексы степени сходства состава пищи между ними очень высоки в течение всего благоприятного для роста молоди периода: июнь - 68,4, июль - 85,8, сентябрь - 73,4.

Исследования В.Ф. Бугаева (1988) показали, что доля трёхиглой колюшки в траловых уловах 1980-1987 г.г. в оз. Азабачьем повышалась. Данные одновременных эхолотирования и траловых съёмок в этом озере 21 июля 1987 г. выявили, что трёхиглая колюшка доминировала по численности и биомассе (295,4 т) над молодью нерки (123,8 т) (Николаев и др., 1989). Вероятно, увеличение численности этого вида рыб в период 1980-1987 г.г. сказывалось и на количестве выедаемого ими зоопланктона, что, в свою очередь, могло отразиться на росте аборигенной молоди нерки и ее возрасте смолтификации (рис. 3-5).

Подводя итог вышеизложенного, можно говорить о соответствии полученных нами результатов с современными представлениями о росте рыб - основным лимитирующим фактором, влияющим на темп роста аборигенной молоди и, следовательно, на возраст смолтификации нерки оз. Азабачьего, является обеспеченность её пищей. Омоложивание популяции нерки оз. Азабачьего происходит только в условиях исключительно хорошей обеспеченности кормом, способствующей ускоренному темпу роста молоди нерки в пресноводный период жизни.

Прогнозирование численности и интенсивность эксплуатации промысловых животных, в том числе и рыб, основаны прежде всего на знании возрастной структуры популяций. Опираясь на полученные нами результаты о связи пресноводного возраста нерки оз. Азабачьего с численностью планктона в этом озере, можно заранее предсказывать увеличение или уменьшение доли покатников-годовиков аборигенной

нерки, используя данные о количестве кормового зоопланктона. Однако, как мы выяснили, кроме аборигенной молоди нерки в озере нагуливаются и другие рыбы-планктофаги, численность которых ежегодно меняется. Учитывать количество нагуливающейся молоди нерки, а также её пищевых конкурентов, на данном этапе исследований не представляется возможным. Поэтому и данные по концентрации планктона в такой ситуации не будут отражать реальной картины по обеспеченности кормом молоди нерки (Базаркина, Травина, 1994).

Возраст потенциальных годовалых и двухгодовалых смолтов многих длинноцикловых лососевых рыб может быть предсказан по скорости роста в раннем возрасте молоди: по хорошо выраженной бимодальности в распределении по длине тела к периоду ската в море (Thorpe, Morgan, 1980; Metcalfe Neil et al., 1990; Skilbrei Ove, 1991). Но, как оказалось, для сеголетков аборигенной нерки к концу первого года жизни характерна унимодальность в распределении по размеру тела.

Как было уже показано, темп роста и размеры молоди нерки находятся в тесной связи со структурой её чешуи. Поэтому мы попытались найти надёжные критерии для разделения у молоди нерки будущих смолтов по возрастным классам используя чешую рыб-производителей, отловленных в оз. Азабачьем за многолетний период. Для этого всех взрослых особей разбили по группам, каждая из которых объединяла рыб, "родившихся" в один и тот же год.



Рис. 6. Межгодовая изменчивость числа склеритов первого года жизни на чешуе годовалых (1) и двухгодовалых (2) смолтов.

Оказалось, что потенциальные годовики и двухгодовики по пресноводному возрасту отличаются между собой количеством склеритов, образованных за первый год жизни (рис.6). Причём эти ежегодные различия достоверны на уровне значимости $P < 0,05$!

Знание возрастной структуры скатывающейся молоди позволит, в свою очередь, прогнозировать на ближайшие годы численность возвращающихся на нерест рыб-производителей. Таким образом, заблаговременный прогноз возрастной структуры скатывающейся в море азабачинской молоди нерки позволит более рационально эксплуатировать рыбные запасы озера и сохранить биологическую структуру этой популяции нерки.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Выявлены количественные критерии для дифференциации двух группировок молоди - аборигенной и заходящей, основанные на структуре их чешуи. Функции классификации, полученные методом дискриминантного анализа, позволяют технически просто и с большой достоверностью классифицировать совместно нагуливающих аборигенную молодь нерки, происходящую от популяций оз.Азабачьего, и заходящую в это озеро молодь нерки из притоков среднего и нижнего течения р.Камчатки.

2. Различия молоди нерки по местам нагула в пределах акватории оз.Азабачьего, по особенностям питания и по заражённости паразитами - экологическими индикаторами позволяют характеризовать аборигенную азабачинскую молодь нерки как факультативных планктофагов, а молодь, заходящую на нагул в оз.Азабачье, как факультативных бентофагов. Можно полагать, что две указанные группировки молоди нерки не конкурируют друг с другом за пищевые ресурсы, по крайней мере, в самое благоприятное для роста молоди (июль, август, сентябрь) время года.

3. Наличие трофической дифференциации между местной и заходящей молодь нерки является исторически сформировавшейся адаптацией, которая позволяет молоди максимально полно утилизировать пищевые ресурсы озера и сглаживать конкурентные отношения между этими группировками молоди в период их совместного нагула в оз.Азабачьем. В других озёрах п-ва Камчатки, в которых нагуливается только местная нерка, среди аборигенной молоди трофическая дифференциация отсутствует.

4. Параметры пресноводной зоны чешуи у представителей весен-

ней и летней популяций нерки оз.Азабачьего очень близки между собой. Тенденции динамики возраста смолтификации и изменчивости чешуйных характеристик у нерки двух названных аборигенных популяций в течение продолжительного периода времени также идентичны, что свидетельствует об одинаковом влиянии на рост молоди как весенней, так и летней популяций нерки факторов внешней среды. Это обстоятельство обусловлено тем, что молодь обеих популяций нагуливается в одних и тех же местах акватории озера и потребляет в пищу одни и те же кормовые объекты.

5. Благодаря разработанному методу дифференциации аборигенной и заходящей нерки впервые удалось проследить рост разновозрастных групп молоди из популяции оз.Азабачьего. Молодь нерки этого озера отличается тугорослостью сравнительно с молодь нерки большинства других азиатских и североамериканских популяций. Обеспеченность пищей оказывает основное влияние на темп роста и возраст смолтификации аборигенной молоди азабачинской нерки.

6. Систематические наблюдения за ростом и формированием структуры чешуи молоди азабачинской нерки позволили усовершенствовать метод определения пресноводного возраста. Оценки возраста, полученные по этому методу, существенно отличаются от предложенных ранее другими исследователями. Доказано, что количество склеритов и радиус пресноводной зоны чешуи не являются надёжными критериями для определения возраста нерки.

7. За пятнадцатилетний период наблюдения доминирующей по численности группой среди всей скатывающейся из оз.Азабачьего аборигенной нерки являлись двухгодовики. Кратковременные флуктуации доли годовалых смолтов на скате, наблюдавшиеся в 1978 и 1989 г.г., связаны с резкими всплесками численности кормового зоопланктона в озере, обусловленными природной фертилизацией озера. Продолжительность пресноводного нагула нерки также зависит от численности рыб-конкурентов, главным из которых является трёхглая колюшка.

8. Потенциальные годовалые и двухгодовалые смолты нерки оз.Азабачьего достоверно различаются между собой по числу склеритов первого года жизни. Использование этого критерия позволяет заблаговременно предсказывать возрастную структуру скатывающейся молоди, что, в свою очередь, способствует более точному прогнозированию численности возвращающихся на нерест рыб-производителей.

Работы, опубликованные по теме диссертации.

Ковалёв М.Ю. Метод дифференциации молоди нерки, нагуливающейся в озере Азабачьем (Камчатка) // Современное состояние исследований лососевидных рыб. - Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна, 1988. С.156 - 157.

Ковалёв М.Ю. Ревизия метода определения пресноводного возраста у нерки оз.Азабачьего (п-ов Камчатка) // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана. - Владивосток: ИБМ ДВО АН СССР, 1989. С. 42 - 43.

Ковалёв М.Ю. Рост молоди нерки в озере Азабачьем бассейна реки Камчатки // Деп. в ВИНТИ, N 4611 - В89. 1989. 19 с.

Ковалёв М.Ю. Различия аборигенной и заходящей молоди нерки в озере Азабачье (Камчатка) // Цитология, биохимия и физиология морских организмов. - Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 141 - 147.

Ковалёв М.Ю. Особенности роста аборигенной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в оз.Азабачьем (Камчатка) // Вопросы ихтиологии, 1990. Т.30. Вып.3. С. 432 - 438.

Ковалёв М.Ю., Максимов И.И. Трофическая дифференциация молоди нерки в озере Азабачьем (Камчатка) // Вопросы ихтиологии, 1994. Т.34. Вып.1. С. 41 - 47.

Ковалев М.Ю. Дифференциация двух группировок молоди нерки в озере Азабачьем (Камчатка) // Биология моря, 1995. Т.21. N 3.

Михаил Гресьвич КОВАЛЁВ

БИОЛОГИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МОЛОДИ НЕРКИ
РЕКИ КАМЧАТКИ

Автореферат

Лицензия ИР N 040118 от 15.10.91 г.

Подписано и печати 22.03.95 г. Формат 60x84/16.

Печать офсетная. Усл.п.л. I,25. Уч.-изд.л. I,34.

Тираж 100 экз. Заказ 323.

Отпечатано в типографии издательства "Дальнаука" ДВО РАН
690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7