

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА**

Биологический факультет

На правах рукописи



Мальцев Александр Юрьевич

**СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ КАМЧАТСКОЙ МИКИЖИ
PARASALMO MYKISS (WALBAUM) В ЭКОСИСТЕМАХ
ЛОСОСЕВЫХ РЕК РАЗНОГО ТИПА**

03.00.10 – ихтиология

Автореферат диссертации на
соискание ученой степени кандидата биологических наук

МОСКВА - 2007

Работа выполнена на кафедре ихтиологии биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Научный руководитель:

академик РАН

доктор биологических наук,

Павлов Дмитрий Сергеевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор

кандидат биологических наук

Решетников Юрий Степанович

Леман Всеволод Николаевич

Ведущая организация:

Институт биологии

Карельского научного центра

РАН

Защита состоится «26» октября 2007 года в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д 501.001.53 при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу:

119991, ГСП-1, Москва, Ленинские горы, МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, аудитория 557.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан « » сентября 2007 г.

Ученый секретарь



Т.И.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы.

Тихоокеанские благородные лососи рода *Parasalmo* обитают в Северной части Тихого океана (Гребницкий, 1897; Суворов 1912; Берг, 1948; Савваитова и др., 1973; Павлов и др., 2001; Snyder, 1925; Kesner, Barnhart, 1972 и др.). В Северной Америке они весьма разнообразны в таксономическом плане и являются предметом длительного изучения (Behnke, 1966, 1992). На Камчатке этот род представлен только одним видом – микижей *P. mykiss* (Walbaum). Основы современных знаний о виде *P. mykiss* на Камчатке заложены работами сотрудников кафедры ихтиологии МГУ в 60-70-е и 90-е годы XX века (Савваитова, Лебедев, 1966; Максимов, 1972, 1974; Савваитова и др., 1973; Савваитова и др., 1975; Павлов и др. и др.).

Микижа на Камчатке представлена формами с разными жизненными стратегиями - типично проходной, проходной со стадией полуфунтовика, эстуарной, речной эстуарной и речной резидентной (Павлов и др., 1999), их распространение на ареале вида неодинаково (Савваитова, 1975; Павлов и др., 2001). Вариации жизненных стратегий у микижи имеют эпигенетический характер и определяется конкретными условиями окружающей среды (Павлов и др., 1999; Савваитова и др., 2002, 2003).

Проходная форма камчатской микижи в 1983 году занесена в Красную книгу РФ (Павлов и др., 1999). Места ее обитания находятся, как правило, в труднодоступных районах, что позволило популяциям сохранить свою первозданную структуру (Павлов и др., 2001).

Согласно выдвинутой гипотезе (Павлов и др., 2001), мигрантная жизненная стратегия у микижи преобладает в простых, небольших речных системах, в которых невозможна реализация полного жизненного цикла крупных лососей, а кормовая база обеспечивает выживание молоди лишь до ее ската в море и созревание мелких карликовых самцов. Резидентная стратегия преобладает в сложных, более крупных речных системах. В таких реках достаточно энергетических ресурсов, чтобы обеспечить созревание рыб в пресной воде и успех резидентной репродуктивной стратегии.

Однако, возможные факторы окружающей среды, влияющие на формирование фенотипов микижи с разной жизненной стратегией и структура

локальных популяций в реках, различных по геоморфологической сложности и продуктивности детально не изучались. Выявление и определение этих факторов представляет не только теоретический, но и практический интерес в связи с проблемами сохранения микижи как вида Красной Книги РФ.

Цель работы и задачи исследования.

Целью работы является выявление структуры локальных популяций микижи и определение факторов окружающей среды, влияющих на формирование жизненной стратегии вида в реках разного типа – Коль и Кехта (западная Камчатка).

В соответствии с целью были поставлены следующие задачи:

1. Изучить фенетическое разнообразие, структуру и параметры популяций микижи в реках разного типа и провести их сравнительный анализ;
2. Изучить особенности размножения микижи с разной жизненной стратегией в реках разного типа;
3. Выявить основные факторы, влияющие на формирование разных типов жизненных стратегий в популяциях микижи.

Научная новизна.

На основе исследований фенетической структуры популяций микижи в соседних модельных реках разного типа, доказано преобладание микижи с резидентной жизненной стратегией в геоморфологически сложной реке Коль и проходной – в реке канального типа Кехта.

Впервые выявлены факторы окружающей среды, связанные с геоморфологической сложностью речных систем и влияющие на формирование жизненной стратегии.

Установлено, что популяция микижи в реке Кехта имеет более сложную структуру, чем считалось ранее: впервые для Камчатки показано, что типично проходная микижа представлена двумя расами – яровой и озимой.

Подтверждена приуроченность нереста микижи только к тундровым рекам. Время и место нереста микижи зависит от динамики температуры воды, нерестового субстрата и специфического гидрологического режима.

Выявлено, что нерест особей с разными жизненными стратегиями в пределах одной речной системы происходит совместно на одних и тех же нерестилищах.

Научно-практическая значимость.

Полученные данные по фенетическому разнообразию и структуре популяций микижи дополняют биологические основы сохранения этого вида, включенного в Красную Книгу РФ.

Результаты исследований были учтены при создании специализированного лососевого заказника «река Коль – Кехта» и необходимы для организации его устойчивого функционирования. Материалы диссертации используются при чтении курсов лекций по систематике рыб, частной и общей ихтиологии на каф. ихтиологии биологического ф-та МГУ им. М.В. Ломоносова.

Апробация работы.

Материалы диссертации доложены на коллоквиумах каф. ихтиологии МГУ им. М.В. Ломоносова; Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2006» и «Ломоносов-2007», Москва 2006 и 2007 гг.; VII научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», П-Камчатский 2006 г.; совещании ученых «All scientist meeting», Монтана, США - 2005 и 2006 г.г.; диссертация апробирована на заседании кафедры ихтиологии Биологического факультета МГУ.

По материалам диссертации опубликовано 5 работ; 2 работы приняты к печати.

Структура и объем диссертации.

Диссертация включает 219 страниц печатного текста. Текст состоит из введения, 8 глав, включая обзор литературы; физико-географическую характеристику модельных речных систем; материалы и методы; структуру и параметры популяции микижи р. Коль; особенности экологии молоди микижи р. Коль; структуру и параметры популяции микижи р. Кехта; особенности экологии молоди микижи р. Кехта; сравнительную характеристику структуры популяций микижи из рек разного типа, связь структуры популяций с

факторами окружающей среды; выводов, списка литературы и приложений. Библиография включает в себя 148 источников, из них 82 работы отечественных и 66 работ зарубежных авторов. Работа иллюстрирована 69 рисунками и 104 таблицами, приложение содержит 34 таблицы.

Работа по теме диссертации выполнена в 2004-2006 гг. в рамках программ: 20-летняя программа «Камчатский стальноголовый лосось. Изучение и сохранение вида Красной книги России (1994-2014 гг.)»; программа «Биоразнообразие и структурно-функциональная организация экосистем лососевых рек Камчатки. Научные основы мониторинга 2005-2015 гг.»; Межправительственное российско-американское соглашение по охране окружающей среды, Проблема 5, тема 02.05-8103 «Камчатский стальноголовый лосось»; Программа ПРООН-ГЭФ согласованная с Правительством РФ «Биоразнообразие лососевых Камчатки, сохранение и устойчивое использование».

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе приведен анализ отечественной и зарубежной литературы относящейся к исследованиям по данной тематике. Описана биология вида, его основные характеристики, популяционная структура на ареале - на азиатском и северо-американском побережьях Тихого океана. Обобщены основные знания, имеющиеся к настоящему времени. Проведен сравнительный анализ источников литературы. Описана и обоснована актуальность решаемых задач.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОДЕЛЬНЫХ РЕЧНЫХ СИСТЕМ.

Материал был собран в 2004-2006 гг. в экспедициях кафедры ихтиологии МГУ, при поддержке Центра Дикого Лосося (США) и фонда «Природные Дикие рыбы и биоразнообразие». Материалы 1999 и 2003 гг. любезно предоставлены в наше распоряжение лабораторией «Систематики и популяционной экологии рыб» кафедры ихтиологии МГУ им. М.В Ломоносова.

Работы проводили на западном побережье полуострова Камчатка в южной части Соболевского района Камчатской области на соседних реках разного типа – Коль и Кехта (табл. 1).

Выбранные нами реки находясь на незначительном расстоянии (около 15км) друг от друга, значительно различаются по своим физико-

географическим и гидрологическим параметрам, таким как: длина реки, площадь водосбора, уклон ложа, расход воды, цветность воды, температурный режим реки, наличие солоноватоводного лимана при впадении реки в море, динамика русловых процессов.

Таблица 1. Параметры речных систем Коль и Кехта

Параметры	Р. Коль	Р. Кехта
тип реки	горный и предгорный	равнинный, тундровый
притоки	много, тундрового и горного типов, последние преобладают	единичны, только тундрового типа
длина реки, км	≈130	≈62
водосбор реки, км ²	≈1580	≈657
расход воды, м ³ /сек паводок/межень	≈111/56	≈12/25
уклон ложа, м/км	более 5	3-4
скорость течения, м/сек (в паводок/в межень)	1.4/0.7	0.8/0.15
геоморфологическая сложность	разветвленная речная система (на 1 км основного русла – 29 км придаточной системы)	единый канал, придаточная система не выражена
цветность воды	бесцветная	коричневая
температура воды	неодинакова в разных участках реки	однородна на всем протяжении
наличие солоноватоводного лимана при впадении реки в море	отсутствует	имеется
динамика русловых процессов	активные русловые процессы, сильная эрозия берегов	русловые процессы слабо выражены, эрозия берегов незначительная
встречаемость древесного материала в русле	повсеместно, большое количество завалов и заломов	единично, завалы и заломы не выражены

Разная геоморфологическая сложность рек определяется параметрами представленными в таблице 1. Это делает реки Коль и Кехта уникальными модельными объектами для выполнения поставленных нами задач.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования охватывали все аспекты жизни микижи в речной период. Отлов рыб производили разнообразными орудиями лова (нахлыстовые и

поплавочные удочки, спиннинги, мережи, мальковые ловушки, невода, электролов, ставные и плавные жаберные сети с размером ячеей 15x15, 30x30, 65x65, 75x75 мм). Объем выборок представлен в таблице 2.

Таблица 2. Количество собранного и обработанного материала.

Виды анализа	Р. Коль (2003-2006)				Р. Кехта (2003-2006)		
	молодь	резидентные рекруты	резидентные производители	проходные производители	молодь	резидентные производители	проходные производители
биоанализ (экз.)	712	184	189	32	608	6	146
возраст(экз.)	416	184	189	32	270	6	146
морфометрия (экз.)	230	54	53	16	82	-	33
распространение в пределах речных систем (мечение рыб) (экз.)	286	130	126	16	123	5	113
фракционный состав грунта в нерестовых буграх (количество проб)	-	-	26	55	-	-	-

Были изучены сроки хода производителей проходной микижи в реки на зимовку и нерестовые миграции проходной и резидентной микижи непосредственно в реке; экология размножения и взаимоотношения индивидуумов с разной жизненной стратегией, локализация нерестилищ, их характеристики; покатная миграция молоди микижи; пространственное распределение микижи в речных системах. Проведен биологический и морфометрический анализ (Правдин, 1966); определен пол и стадия зрелости гонад (Мурза, Христофоров, 1991).

Во время всего периода наблюдений (с мая по октябрь 2004 – 2006 годов) проводили исследования абиотических параметров речных систем – температура воды, гидрохимия, гидрология, взаимодействие руслового и подруслового потоков на нерестилищах микижи. Вычислена сумма градусодней на нерестилищах – сумма среднесуточных температур, деленная на количество дней.

Была проведена камеральная обработка собранного материала, работа с электронными базами данных. Отпечатки чешуи сканировали и переводили в цифровые аналоги. Все чешуйные препараты были подвергнуты полному анализу: подсчет количества склеритов; измерение межсклеритного расстояния

(Bilton, 1974) и ширины годовых приростов; определение возраста, повторности нереста, фенотипа; анализ роста и др. (Савваитова, Максимов, 1969; Павлов и др., 1999; Кузищин и др., 1999).

Полученные данные подвергнуты математическому анализу, они количественно соответствуют минимальным статистически достоверным выборкам. Статистическая обработка материала включала унивариантные и многомерные методы математического анализа (Афифи, Эйзен, 1982; Лакин, 1990). При сравнении выборок применяли критерий Стьюдента (tst) и коэффициент различия Майра (CD) (Майр и др., 1956).

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА И ПАРАМЕТРЫ ПОПУЛЯЦИИ МИКИЖИ РЕКИ КОЛЬ

4.1 Фенетическое разнообразие. Популяция реки Коль представлена: типично проходной, проходной со стадией полуфунтовика, речной эстуарной и речной жизненными стратегиями. Преобладает резидентная форма микижи $\approx 85\%$ от общего числа половозрелых рыб. Карликовые самцы единичны. Типичным элементом популяционной структуры микижи в р. Коль являются резидентные рекруты – неполовозрелые особи в возрасте от 4 до 6 лет и длиной тела не более 400 мм.

4.2 Биологическая характеристика микижи.

Проходная и речная эстуарная формы. Длина и масса тела, как проходных, так и речных эстуарных рыб значительно варьируют. Размерные и весовые характеристики самцов и самок проходной жизненной стратегии в среднем близки. Длина тела анадромной микижи от 594 до 854 мм и масса от 1950 до 7000 г. Возраст варьирует от 5 до 9 лет. Модальный возрастной класс самцов – 6+ (33,3%), самок – 5+ и 6+ (по 33,3% соответственно). Возраст первого полового созревания колеблется от 5 до 7 лет. Повторный нерест отмечается у 88% производителей. Соотношение полов $\text{♂}:\text{♀}$ - 1:1,3. У речной эстуарной формы самцы в среднем несколько меньше самок – 513 мм и 531 мм; 1587 г и 1783 г соответственно (табл. 3).

Резидентная половозрелая микижа. Длина тела 275-630 мм у самцов и 389-598 мм у самок. Масса тела от 321 до 2833 г среди самцов и от 644 до 2509 г у самок. Возраст варьирует от 5 до 11 лет. Модальный возрастной класс самцов - 8+ и 9+ (по 26,7% соответственно), самок - 7+ (33,8%). Возраст

первого полового созревания колеблется от 5 до 9 лет. Резидентная микижа нерестится несколько раз в жизни. Среди самцов преобладают дважды нерестящиеся рыбы (40,8%). У самок большинство рыб нерестится один и два раза (39,7 и 39,6% соответственно). Соотношение полов близко 1:1 (46% самки, 54% самцы) (табл. 3). Абсолютная плодовитость самок резидентной микижи составляет от 2786 до 3955 (в среднем 3065) икринок.

Карликовые самцы. Размеры тела варьируют от 125,6 до 274 мм, масса от 28,1 до 211 г; составляют 3,3% от всех производителей микижи и 8% от самцов.

Неполовозрелые резидентные рекруты. Длина тела колеблется от 143 до 398 мм, масса от 100 до 827 г. В выборке преобладают особи с возрастом 5+. Резидентные рекруты составляют около 35% от выборки популяции микижи р. Коль.

4.3 Распространение, численность. В реке Коль, с хорошо развитой придаточной системой, микижа не образует скоплений. Она предпочитает среднее и нижнее течения основного русла, тундровые притоки и боковые протоки второго порядка. Отсутствует в верхнем течении основного русла и притоках горного типа; в ключах встречается крайне редко. Места обитания в летне-осенний период определяются температурой (предпочитает температуру выше 10⁰С). В тундровых притоках преобладает молодь (в возрасте от 0+ до 3+), в основном русле – неполовозрелые резидентные рекруты и половозрелые резидентные рыбы.

Численность популяции микижи в пределах системы реки Коль невысока. Большую долю в ней составляют младшие возрастные классы и резидентные рекруты. Численность нерестовой части популяции микижи определялась подсчетом нерестовых бугров на нерестилищах (Кузищин и др. 2007). Общая численность резидентной половозрелой части популяции микижи в бассейне реки Коль составляет около 550-600 экземпляров. Количество проходной микижи, судя по числу ежегодно регистрируемых рыб и числу нерестовых бугров, составляет 25-30 особей.

4.4 Экология размножения микижи в реке Коль. Ход проходной и речной эстуарной микижи на зимовку в реку Коль происходит осенью. Миграция начинается в первых числах сентября, при падении температуры до 5-8⁰С. Всю зиму производители отстаиваются в ямах среднего и нижнего течения реки, а весной перемещаются в нерестовые притоки для нереста.

Нерест происходит во второй половине мая при температуре воды от 4,8-5,0⁰С (начало нереста) до 8-9⁰С (окончание нереста). Микижа нерестится в самых теплых участках речной системы Коль – в тундровых притоках (Кузищин и др. 2006), где температура воды на 0,5-2,5⁰С выше, чем в основном русле р. Коль (рис. 1).

Рисунок 1.

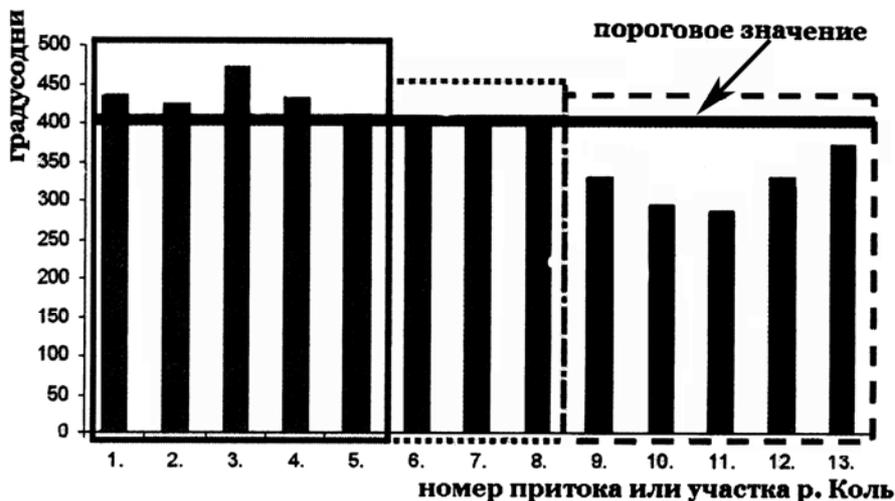
Температура воды в период инкубации икры в нерестовом притоке р. Красная и в основном русле р. Коль.



Изучение динамики температуры показывает, что среди чрезвычайного разнообразия местообитаний в бассейне реки Коль, микижа выбирает только те участки реки, в которых весной происходит интенсивный прогрев воды. Нерест проходит только там, где к концу второй недели мая температура воды достигает не менее 4,8⁰С. В итоге, сумма градусодней в местах нереста микижи за период с 30 мая по 14 июля - более 400 (Кузищин и др. 2006). В реке Нилкинка, (тундровый приток р. Коль имеющий разброс по сумме градусодней в разные годы) нерест микижи наблюдается только в годы, когда сумма градусодней составляет более 400 (рис. 2).

Рисунок 2.

Сумма градусодней в речной системе Коль за период с 30 мая по 14 июля. 1 - р. Красная (434); 2 - руч. Глинистый (423); 3 - руч. Сквичик (472); 4 - руч. Чаевый (432); 5 - р. Извилинка (410); 6 - р. Нилкинка



2004 г. (405); 7 - р. Нилкинка 2005 г. (396); 8 - р. Нилкинка 2006 г. (396); 9 - р. Коль, среднее течение основного русла (331); 10 - р. Коль, верхнее течение основного русла (296); 11 - Медвежий (ортофлювиальный) родник (285); 12 - Иванов (ортофлювиальный) родник (331); 13 - руч. Симовый ручей (372). (в скобках сумма градусодней); нерест происходит; нерест только в те годы, когда сумма градусодней более 400; нерест не происходит.

Нерестилища микижи приурочены к концу плеса – началу переката. Это места со специфическим гидрологическим режимом, где русловой поток направляется в грунт (даунвелинг). В связи с этим, температура воды в нерестовом бугре сходна с таковой в самом притоке. Нерестовый субстрат состоит из мелких (0,3-1 см, крупный песок) и средних фракций (1-3 см и 3-5 см, мелкая и крупная галька).

Эти фракции встречаются в нижнем течении тундровых притоков р. Коль. В местах, где доля песка (<0,3 см) или крупного гравия с камнями (5-10 см, >10 см) составляет более 30%, нерест не происходит.

На нерестилищах наблюдается совместный нерест всех известных в р. Коль фенотипов микижи (Кузицин и др., 2007). Установлено, что проходная микижа образует нерестовые пары с резидентной. Пары производителей комбинируются самым разным образом: проходная самка – проходной самец, проходная самка – резидентный самец, резидентная самка – проходной самец, резидентная самка – резидентный самец, речная эстуарная самка – речной самец. Таким образом, проходная и жилая микижа образуют единую, панмиктическую нерестовую совокупность.

ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МОЛОДИ МИКИЖИ РЕКИ КОЛЬ.

5.1 Ранний пресноводный период.

Сеголетки микижи. Массовый выклев свободных эмбрионов происходит в первых числах июля. В связи с тем, что в реке Коль большую часть нерестовой части популяции составляют резидентные особи с относительно мелким диаметром икры (4,5 мм), длина большинства эмбрионов в момент вылупления составляет всего 10-13 мм. Примерно через две недели после выклева личинки выходят на поверхность и начинают первичное расселение вверх и вниз по течению. Закладка чешуи происходит в начале августа, при достижении длины тела около 38 мм. В течение августа-сентября сеголетки микижи частично выходят из нерестового притока в основное русло. В этот период плотность

сеголетков в нерестовых притоках сокращается с 0,49 до 0,23 экз./м², тогда как ниже устья притоков она увеличивается с 0,02 до 0,30 экз./м². Таким образом, расселение из нерестовых притоков начинается в первое лето жизни. Размерные и весовые характеристики сеголетков в конце августа в пределах речной системы варьируют от 33,4 до 66 мм, и от 0,5 до 10 г.

Пестрятки микижи в большинстве своем приурочены к нерестово-вырастным тундровым притокам, в основном русле реки Коль немногочисленны. Средняя длина пестряток микижи в возрасте 1+ года 91,0 мм (64-118 мм, n=81) масса 11,7 г (5-75 г, n=72), в 2+ года – 133,6 мм (86-198 мм, n=200) и 30,1 г (7-100 г, n=151), в 3+ года – 150,0 мм (118-287 мм, n= 72), масса 80,1 г (22-163 г, n=25). Наибольший рост молоди наблюдается в основном русле р. Коль. В небольших нерестовых притоках молодь растет медленнее.

5.2 Покатная миграция смолтов и пестряток микижи. Скат молоди из нерестовых притоков начинается в начале июня при температуре воды от 6,9 до 8°С (в зависимости от года) и происходит на фоне ее роста, преимущественно, в темное время суток. Максимум ската смолтов приходится на период устойчивого повышения температуры воды более 10°С и продолжается около 5-10 дней. Среди покатников выделяются две основные группы – 1) смолты, которые выходят из нерестовых притоков в море и транзитом проходят основную реку; 2) пестрятки, которые покидают нерестовый приток и расселяются внутри речной системы. Таким образом, в нерестовых притоках р. Коль формируется разнокачественная молодь в последующем реализующая разные жизненные стратегии.

Длина тела смолтов в среднем 211,7 мм (114-288 мм), масса в среднем 99,5 г (14,5-198 г). Длина тела пестряток в среднем 138,9 мм (86-255 мм), масса в среднем 23,3 г (7,1-99 г). Модальный возрастной класс смолтов 3+ (54,8%), пестряток 2+ (56,8%). Соотношение самцов и самок у смолтов равно 1:2,7, в пользу самок, у пестряток примерно 1:1.

ГЛАВА 6. СТРУКТУРА И ПАРАМЕТРЫ ПОПУЛЯЦИИ МИКИЖИ РЕКИ КЕХТА

6.1 Фенетическое разнообразие популяции. Популяция микижи реки Кехта представлена следующими жизненными стратегиями: типично проходной, проходной со стадией полуфунтовика, эстуарной, речной эстуарной и резидентной. Карликовые самцы единичны. Проходная микижа доминирует в

объединенной выборке за все годы исследований (2004-2006 гг.) $\approx 90\%$, доля других фенотипов в целом не значительна и, как правило, не превышает 10% от общего числа половозрелых рыб. Резидентные рекруты не обнаружены.

Озимая и яровая расы. Нами впервые установлено, что на азиатском побережье Тихого океана внутривидовая структура микижи более сложная, чем предполагалось ранее. Типично проходная жизненная стратегия включает в себя две расы – озимую, зимующую перед нерестом в реке и яровую, заходящую в реку на нерест весной. Производители озимой микижи несколько крупнее яровой. Рыбы озимой и яровой рас отличаются окраской во время нереста – озимая раса после зимовки в реке имеет ярко выраженный брачный наряд; особи яровой расы, зашедшие в реку весной, имеют более светлую окраску, вплоть до серебрения основания лучей хвостового плавника. Так же различна и стадия зрелости гонад в момент захода производителей в реку. Озимая раса заходит в реку с гонадами на III, III-IV стадии зрелости и дозревает в течение зимы. Яровая раса заходит в реку непосредственно перед нерестом на IV, IV-V стадии зрелости гонад.

6.2 Биологическая характеристика.

Проходная форма. Наибольшую длину и массу тела имеет типично проходная форма: средняя длина 739,3 мм, масса – 4545 г. Размеры проходной со стадией полуфунтовика несколько меньше, средняя длина 729,9 мм, масса 4409 г. Размерные и весовые характеристики самцов и самок, как типично проходной, так и проходной со стадией полуфунтовика в среднем практически сходны. Возраст типично проходных рыб варьирует от 4 до 8 лет, с преобладанием 6 лет; проходных особей со стадией полуфунтовика от 5 до 9 лет, доминируют семи и восьмилетние рыбы. Большая часть особей обоих фенотипов впервые нерестится на 6 году жизни, 39,2 и 33,2% соответственно. Преобладают особи, нерестящиеся единожды в жизни. У типично проходной микижи процент повторно нерестующих рыб составляет всего лишь около 30%, у проходной со стадией полуфунтовика не больше 17%. В нерестовом стаде типично проходной микижи соотношение самцов и самок 1:2,4, среди проходной со стадией полуфунтовика 1:3 соответственно. Плодовитость самок проходной микижи составляет от 5053 до 9027 (6717 в среднем) икринок (табл. 4).

Эстуарная и речная эстуарная микижа. Длина тела эстуарной микижи 390 и 262 мм, масса тела 755 и 243 г для рыб с возрастом 3.2+ и 2.3+ соответственно. Длина тела речных эстуарных особей 415, 413, и 412 мм. Эстуарная микижа

имела возраст 5 лет, речная эстуарная – 6,7-9 лет. Эстуарная микижа начинает нереститься в возрасте 5 лет, речная эстуарная в возрасте 7 лет (табл. 4).

Резидентная половозрелая микижа. Размерные и весовые характеристики половозрелых рыб резидентной формы переменны. Длина тела от 362 до 575

Таблица 3. Структура и параметры популяции микижи реки Коль

Формы	Длина тела, мм	Масса тела, г	Возраст, годы	Продолжительность жизни в реке	Продолжительность жизни в море, эстуарии	Возраст первого полового созревания	Повторность нереста	Соотношение полов (♂:♀)
проходная	<u>736 (15)</u> 594-584	<u>4222 (15)</u> 1950-7000	5-9	3-4	1-5	5-8	1-3	1:1,4
речная эстуарная	<u>556(18)</u> 414-516	<u>1637(18)</u> 718-2631	6-9	1-5	1-2	3-8	1-4	1,1:1
резидентная	<u>475(285)</u> 275-630	<u>1267(185)</u> 321-2833	5-11	-	-	5-9	1-5	1:1
карликовые самцы	<u>186(7)</u> 126-274	<u>95(7)</u> 28-211	2-4	-	-	2-4	1	-

Примечание: над чертой среднее значение, под чертой пределы варьирования; в скобках количество экземпляров

Таблица 4. Структура и параметры популяции микижи реки Кехта

Формы	Длина тела, мм	Масса тела, г	Возраст, годы	Продолжительность жизни в реке	Продолжительность жизни в море, эстуарии	Возраст первого полового созревания	Повторность нереста	Соотношение полов (♂:♀)
типично проходная	<u>739(116)</u> 555-917	<u>4545(116)</u> 1704-8569	4-8	2-5	1-4	4-7	1-3	1:2,4
проходная со стадией полуфунтовика	<u>730(12)</u> 625-835	<u>4409(12)</u> 2717-6310	5-9	3-4	2-5	5-9	1-2	1:3
эстуарная	<u>326(2)</u> 262-390	<u>499(2)</u> 243-755	5	2-3	2-3	5	-	1:0
речная эстуарная	<u>413(3)</u> 412-415	<u>702(1)</u> -	6-9	3-4	1-2	7	2	1:0
резидентная	<u>424(6)</u> 362-575	<u>903(6)</u> 423-2041	6-8	-	-	6-7	1-2	1:0
карликовые самцы	<u>194(1)</u> -	<u>89(1)</u> -	4	-	-	4	1	-

Примечание: над чертой среднее значение, под чертой пределы варьирования; в скобках количество экземпляров

мм (в среднем 423,6 мм) и масса тела от 423 до 2041 г (в среднем 903,4 г). Все особи – самцы, составляют около 16% от общего числа самцов принимающих участие в нересте. Модальный возрастной класс 6+ (43%). Возраст первого полового созревания колеблется от 6 до 8 лет (чаще 6 лет). Преобладают особи, нерестящиеся один раз в жизни – 71,4%.

Карликовые самцы. Длина тела 194 мм, масса 88,6 г. Возраст 4+, первый нерест отмечен в этом же году. За весь период исследований была поймана только одна особь.

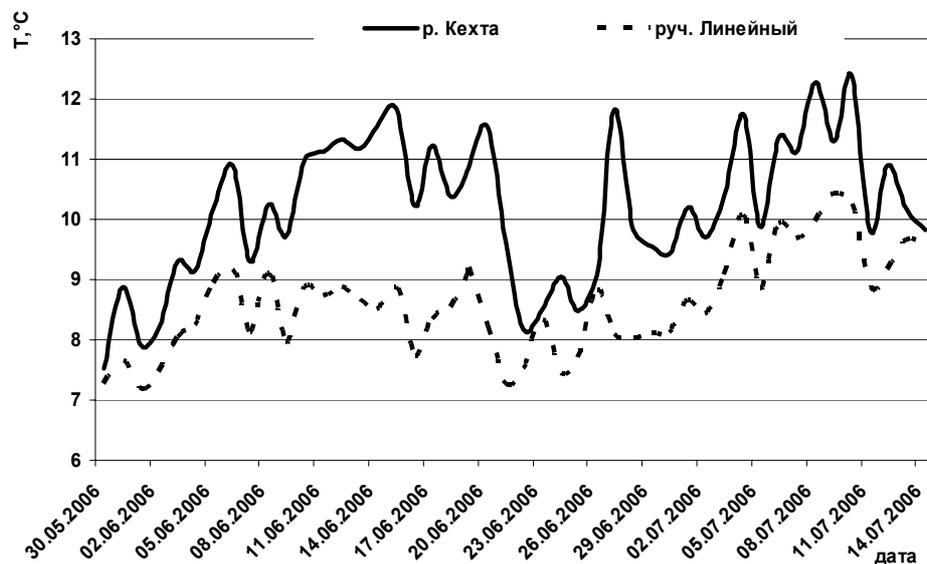
Неполовозрелые резидентные рекруты. За все годы исследований микижи в реке Кехта рекрутов не обнаружено в связи с тем, что популяция резидентной микижи очень мала, а рекруты являются ее пополнением. Они несомненно присутствуют в данной речной системе, но нам их найти не удалось.

6.3 Распространение. В бассейне реки Кехты микижа распространена в верхнем, среднем и нижнем течении. В придаточной системе она не встречается и наибольшей плотности достигает в верхнем течении, где представлена преимущественно молодью.

6.4 Экология размножения микижи в реке Кехта. Весенний ход производителей на нерестилища начинается при температуре воды более 4⁰С, нерест проходит при 8⁰С в конце мая начале июня. Нерестилища микижи в реке Кехта приурочены только к основному руслу реки, как самому теплему участку речной системы, в котором температура воды выше, чем в притоках. В период инкубации икры с 30 мая по 14 июля (30-40 дней при среднесуточном показателе температуры воды 10,2⁰С) сумма градусодней в основном русле в

Рисунок 3.

Температура воды в период инкубации икры в основном (нерестовом) русле реки Кехта и притоке - ручье Линейном



районе нерестилищ микижи составляет 479, в притоках – значительно меньше (ручей Линейный – 405) (рис. 3). Расположение нерестилищ в среднем и верхнем течении реки связано с наличием подходящего нерестового субстрата, состоящего из крупного песка (0,3-1 см), средней и крупной гальки (1-5 см). Нерестилища приурочены к местам даунвелинга. Ниже перекатов имеются глубокие подперекатные ямы, в которых отстаиваются производители. Все фенотипы производителей микижи в реке Кехте нерестятся совместно.

ГЛАВА 7. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МОЛОДИ МИКИЖИ РЕКИ КЕХТА

7.1 Ранний пресноводный период.

Сеголетки микижи. Массовый выклев свободных эмбрионов происходит в первых числах июля, их размеры достигают 20 мм. Примерно через две недели после выклева личинки выходят на поверхность и начинают первичное расселение вверх и вниз по течению. К середине августа их количество, размерные и весовые характеристики в разных участках речной системы отличаются (табл. 5).

Таблица 5. Размерные и весовые характеристики и плотность сеголетков микижи в разных участках реки Кехта (середина августа)

Характеристика	Нижнее течение, n=30	Среднее течение, n=144	Верхнее течение, n=153
длина тела, мм	39.3 ± 0.62 33-47	37.0 ± 0.38 29-48	37.7 ± 0.27 32-45
масса тела, мм	0.69 ± 0.040 0.3-1.2	0.51 ± 0.020 0.1-1.1	0.54 ± 0.020 0.2-1.3
плотность, экз./м ²	0.18	0.79	1.73

над чертой среднее значение, под чертой пределы варьирования

К концу августа сеголетки микижи уже достигают 40-50 мм и расселяются на расстояние более 12 км от нерестилищ вниз по течению.

Пестрятки микижи. Пестрятки микижи встречаются только в основном русле р. Кехта, преимущественно в среднем и верхнем течении. В возрасте 1+ средняя длина тела составляет 81,5 мм (57-101 мм, n=42), масса – 7,7 г (3-17г, n=42); в возрасте 2+ - 124,7 мм (78-167 мм, n=106) и 26,4 г (6-64 г, n=106); в возрасте 3+ - 138,0 мм (118-189 мм, n=81) и 27,6 г (14-83 г, n=81). Модальный возрастной класс 2+ (46,3%). Соотношение полов ♂:♀ – 1:1,1.

7.2 Покатная миграция молоди микижи в 2006 г. началась в середине июня, общий период ската составил около 20 дней. Первыми мигрировали серебристые и светлые пестрятки, затем серебрянки. Пик покатной миграции пришелся на 3 декаду июня. Пестрятки начинали покатную миграцию вместе со смолтами, но их количество незначительно и максимум приходился на завершение ската в море в первой декаде июля. Средняя длина тела смолтов в возрасте 3+ - 161,8 мм (113-225 мм, n=114) и масса 42,3 г (8,9-126 г, n=113); в возрасте 4+ - 186,1 мм (148-215 мм, n=30) и 65,3 г (35,8-106 г, n=29). Средняя длина тела пестряток 129,5 мм (78-210 мм, n=140), масса 24,8 г (6-119 г, n=60). Модальный возрастной класс смолтов и пестряток – 3+ (75% и 60% соответственно). В покатной миграции микижи в реке Кехта участвуют как смолты, так и пестрятки микижи, перемещающиеся внутри основного русла реки. Особи старших возрастов в большей степени были представлены серебрянками (75%). Соотношение полов покатных пестряток микижи примерно 1:1, среди смолтов 1:1,7 (♂:♀). Молодь микижи имеющая быстрый рост, скатывается на стадии серебрянки в более раннем возрасте. Особи с замедленным ростом в первые годы жизни, скатываются в возрасте 4+, так как не успевают вырасти до размеров необходимых для миграции в море.

ГЛАВА 8. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ МИКИЖИ ИЗ РЕК РАЗНОГО ТИПА. СВЯЗЬ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ С ФАКТОРАМИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

8.1 Структура популяций микижи из рек разного типа на примере рек Коль и Кехта. В популяции микижи реки Коль производители представлены четырьмя жизненными стратегиями из пяти известных: типично проходной ($\approx 6,5\%$), проходной со стадией полуфунтовика ($\approx 1,0\%$), речной эстуарной ($\approx 7,5\%$) и резидентной ($\approx 85,0\%$). В некоторых притоках встречаются карликовые самцы ($\approx 3,0\%$ от всех производителей). Эстуарной формы не обнаружено, что может быть связано с отсутствием лимана или эстуария. В реке Коль значительно преобладает резидентная жизненная стратегия, доля других фенотипов в целом невелика и, как правило, не превышает 15% от общего числа половозрелых рыб. В популяции микижи реке Коль встречаются резидентные рекруты – молодые неполовозрелые особи в возрасте от 4 до 6 лет и длиной тела не более 400 мм. Резидентные рекруты в выборке микижи из реки Коль составляют около 35%. Соотношение полов среди них близко к 1 (1:1).

Габитуальных отличий между самцами и самками не выявлено. По своей сути они являются пополнением нерестового стада резидентных рыб.

У производителей микижи в реке Кехте отмечены все известные фенотипы: типично проходной ($\approx 80\%$), проходной со стадией полуфунтовика ($\approx 10\%$), эстуарный ($\approx 2\%$), речной эстуарный ($\approx 3\%$) и резидентный ($\approx 5\%$). Карликовые самцы единичны. В этой реке доминирует проходная жизненная стратегия, которая, в свою очередь состоит из двух сезонных рас – озимой и яровой, количество последней не превышает 20% среди половозрелых рыб. Различия локальных популяций микижи рек Коль и Кехта представлены на рисунке 4 и в таблицах 3, 4 и 6.

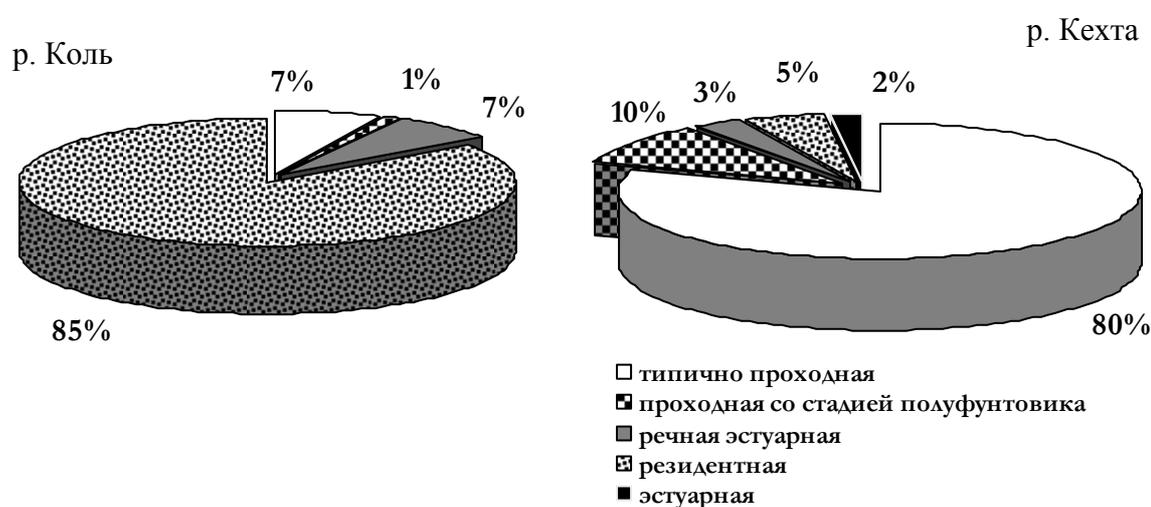


Рисунок 4. Соотношение фенотипов микижи с разной жизненной стратегией из рек Коль и Кехта

Таблица 6. Различия в структуре и параметрах популяций микижи из рек Коль и Кехта

Структура популяций	Р. Коль	Р. Кехта
преобладающая жизненная стратегия	резидентная (85%)	проходная (90%)
сезонные расы	озимая	озимая и яровая
стадия зрелости	III, III-IV	III, III-IV (озимая) и IV, IV-V (яровая)
резидентные рекруты	35% (от совокупной выборки микижи)	не обнаружены
возраст доминирующей стратегии	5-11 лет, чаще 7	4-8 лет, чаще 6
возраст первого полового созревания у рыб с доминирующей стратегией	5-9 лет, чаще 7	в 4-7 лет, чаще 6
повторность нереста доминирующей стратегии	1-5 раз, чаще 1	1-3 раза, чаще 1
соотношение полов ($\sigma:\text{♀}$)	проходная 1:1.5, резидентная 1:1	проходная 1:2.3, резидентная – только самцы

Наличие солоноватоводного лимана позволяет части смолтифицирующейся и скатывающейся из реки молоди реализовывать эстуарную и речную эстуарную жизненные стратегии. В связи с малочисленностью резидентной микижи, группировка рекрутов, как таковая не выражена.

8.2 Условия, определяющие формирование структуры популяций микижи в реках разного типа.

Геоморфологические особенности рек, а именно строение речной системы, определяют особенности реализации жизненной стратегии микижи. В реке горного типа Коль основную роль в воспроизводстве, раннем пресноводном периоде, в формировании анадромной жизненной стратегии и т.д., играют тундровые притоки. Напротив, в реке Кехта основную роль на всех этапах пресноводного периода жизни микижи играет основное русло, которое является тундровым на всем своем протяжении.

Нами выделены следующие основные факторы, влияющие на формирование разнообразия и доминирование определенных фенотипов в реках разного типа:

1) Площадь и локализация нерестилищ; их ограниченность нижним течением тундровых притоков в реке Коль и повсеместное распространение в основном русле реке Кехта определяет численность популяций микижи и количество крупных производителей в нерестовом стаде в реках разного типа;

2) Продуктивность речной системы – ее показатели: плотность, биомасса молоди лососевых и рост молоди микижи. Высокая продуктивность в сложной речной системе обуславливает достаточность энергетических ресурсов для созревания большей части популяции микижи, в том числе и самок, в реке без выхода на нагул в море и, как следствие, преобладание резидентного фенотипа;

3) Площадь местообитаний, пригодных для нагула резидентной микижи. В реке Коль площадь местообитаний микижи значительна и составляет 22-29% от площади реки на разных участках. В русле реки Кехты имеется ограниченное число подходящих мест для обитания речной микижи, суммарная площадь составляет всего около 0,5%. Таким образом, численность резидентной части популяции определяется площадью подходящих местообитаний (табл. 9)

Таблица 9. Основные факторы определяющие преобладание проходной или резидентной жизненной стратегии микижи

Фактор	Р. Коль	Р. Кехта
Условия воспроизводства:		
-площадь нерестилищ -локализация нерестилищ	около 1000 м ² ограничены только тундровыми притоками	более 10 000 м ² повсеместно в верхнем и среднем течении основного русла тундровой реки
Показатели продуктивности реки:		
-плотность молоди всех видов лососевых - биомасса молоди лососевых - длина тела однообразной (3+) молоди микижи, мм Площади местообитаний пригодных для нагула резидентной микижи - % от площади основного русла реки	2.09-8.75 экз./м ² 3.13-13.75 г/м ² n=39162 (2003-2006 гг.) <u>173.1±4.34</u> 117-211 n=238 от 22.2 до 28.7 на разных участках	1.33-2.81 экз./м ² 2.73-3.54 г/м ² n=9548 (2004-2006 гг.) <u>141.0±1.43</u> 118-163 n=214 от 0.48 до 0.52 на разных участках

Проведенные нами исследования и полученные результаты соответствуют предположениям (Павлов и др., 2001) и данным литературы о том, что фенетическое разнообразие и преобладание той или иной жизненной стратегии в популяциях микижи в реках разного типа обусловлено геоморфологической сложностью речных систем (Савваитова, 1975; Павлов и др., 1999; Павлов и др., 2001; Кузищин и др., 2007 и др.). Так, в небольших по протяженности реках канального типа, имеющих простую геоморфологию, отсутствующую или слаборазвитую придаточную систему, резко преобладает мигрантная форма. В реках имеющих солонатоводный лиман или эстуарий возрастает доля эстуарных и речных эстуарных жизненных стратегий. С увеличением геоморфологической сложности речных систем, появлением и развитием придаточной системы численность проходных фенотипов сокращается. Популяции микижи в таких реках представлены в основном резидентными формами, доля особей с проходными фенотипами незначительна, либо они отсутствуют вовсе.

Таким образом, фенетическое разнообразие, распространение микижи в речных системах, формирование популяционной структуры и преобладание тех или иных жизненных стратегий, определяется геоморфологической

сложностью рек. Установлено, что основными факторами в реках разного типа влияющих на преобладание той или иной жизненной стратегии являются: площадь нерестилищ, площадь мест нагула и их продуктивность. Емкость нерестилищ лимитирует численность всей популяции микижи, площадь мест обитания и продуктивность речной системы лимитирует численность рыб с резидентной стратегией, а наличие или отсутствие эстуариев или лиманов – рыб, реализующих эстуарную и речную эстуарную стратегии.

* * *

В настоящее время, только проходная форма вида включена в Красную Книгу РФ. Установление причин возникновения в разных условиях проходного и резидентного фенотипов микижи, а так же их взаимоотношений, указывает на необходимость изменить стратегию сохранения вида и перейти к его охране во всем многообразии форм и популяций.

ВЫВОДЫ

1. Фенетическое разнообразие, распространение микижи в речных системах, формирование структуры популяций и преобладание тех или иных жизненных стратегий, определяется геоморфологической сложностью рек. Основными факторами являются: площадь нерестилищ, площадь мест нагула и их продуктивность. Площадь нерестилищ лимитирует численность всей популяции микижи, количество мест обитания лимитирует численность рыб с резидентной жизненной стратегией.

2. Для микижи исследованных рек установлены следующие фенетические различия: производители микижи реки Коль представлены четырьмя жизненными стратегиями, с преобладанием резидентной формы (85%); у производителей микижи в реке Кехте отмечены все пять известных фенотипов, преобладает проходная форма (90%).

3. Установлены различия в структуре и параметрах популяции: резидентная часть популяции микижи реки Коль состоит из половозрелых рыб и резидентных рекрутов – молодых неполовозрелых особей, составляющих около 35% от популяции микижи данной реки; проходная форма микижи представлена особями старших возрастов, повторно нерестующие рыбы составляют 47%; в реке Кехта в связи с малочисленностью резидентной микижи, группировка резидентных рекрутов как таковая не выражена, большая часть проходных производителей представлена рыбами младших возрастов, нерестящимися единожды в жизни (73%) в более раннем возрасте.

4. В нерестовой части популяции микижи из реки Кехта обнаружены сезонные расы – озимая, зимующая в реке и яровая, заходящая из моря в реку непосредственно перед нерестом. Озимая раса во время захода в реку имеет гонады на III, III-IV стадии зрелости, яровая – IV, IV-V. Нерест яровой и озимой микижи происходит одновременно на одних и тех же нерестилищах.

5. В исследованных реках установлен совместный нерест резидентной и проходной микижи, приуроченный к тундровым рекам и притокам с высокой температурой воды в период нереста и развития икры. Нерестовые площадки располагаются в зонах с песчано-гравийным субстратом (доля песка не более 20-30%) и специфическим гидрологическим режимом (места даунвеллинга).

Список печатных работ по теме диссертации

1. Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I., Gruzdeva M.A., Maslova E.A., **Mal'tsev A.Yu.**, Stanford D.A., Savvaitova K.A., and Ellis B. 2005. Downstream migration of juveniles of Kamchatka Mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka)// Journal of Ichthyology. Vol. 45, suppl. 2, pp. S185-S198.
2. Кузищин К.В., **Мальцев А.Ю.**, Груздева М.А., Савваитова К.А., Стэнфорд Д.А., Павлов Д.С. 2006. Размножение проходной и речной микижи в условиях симпатричного обитания // VII Международная научная конференция «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». П-Камчатский. Тез. докл. С. 78-81.
3. **Мальцев А.Ю.** 2006. Воспроизводство микижи (*Parasalmo mykiss* (Walb.)) в реке Коль // XIII Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2006». Москва. Тез. докл. Сек. биол. Макспресс. С. 150-151.
4. **Мальцев А.Ю.** 2007. Яровая раса микижи (*Parasalmo mykiss*) в р. Кехта Западной Камчатки // XV Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2007». Москва. Тез. докл. Сек. биол. Макспресс. С. 95-96.
5. Кузищин К.В., **Мальцев А.Ю.**, Груздева М.А., Савваитова К.А., Павлов Д.С., Стэнфорд Дж.А. 2007. О совместном нересте анадромной и резидентной микижи (*Parasalmo mykiss*) в реках западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 47, Вып. 3. С. 342-346.
6. Кузищин К.В., **Мальцев А.Ю.**, Груздева М.А., Савваитова К.А., Стэнфорд Дж.А., Павлов Д.С. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в реке Коль (западная Камчатка) и факторы среды, его определяющие // Вопр. ихтиологии. В печати.
7. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., **Мальцев А.Ю.**, Груздева М.А., Стэнфорд Дж.А. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в экосистемах малых лососевых рек разного типа // Вопр. ихтиологии. В печати.