

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

Биологический факультет

На правах рукописи

УДК 591.15.152:597.553.2(571.66)

Маркевич Григорий Николаевич

Интродукция жилой формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.)
в безрыбные водоемы Камчатки

03.00.10 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидат биологических наук

Москва – 2008

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

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор
Савваитова Ксения Александровна

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, член-корр. РАН
Юрий Юлианович Дгебуадзе
доктор биологических наук
Виктор Федорович Бугаев

Ведущая организация: Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Защита состоится 19 декабря 2008 года в ... часов ... минут на заседании
диссертационного совета Д 501.001.53 при Московском государственном
университете им. М.В. Ломоносова по адресу: 119992 ГСП2, Москва,
Ленинские Горы, д.1, корпус 12, МГУ им М.В. Ломоносова, биологический
факультет, аудитория 557.

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

Автореферат разослан «___» _____ 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Куга Т.И.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Исследование становления видов-интродуцентов в новых экосистемах является одной из важных проблем ихтиологии. Попадая в водоемы за пределами своего ареала, интродуцент не только воздействует на новую для него среду обитания, но и изменяется сам. Образовавшаяся дочерняя популяция может существенно отличаться от родительской. В ряде случаев даже за короткий срок изменения бывают существенными и могут затрагивать структуру и биологию вида (Карпевич, 1998).

На Камчатке в результате активных горообразовательных и вулканических процессов образовались небольшие озера, где полностью отсутствует ихтиофауна. В связи с этим КамчатНИРО была реализована программа по интродукции в них жилой формы нерки – кокани *Oncorhynchus nerka* (Walb.), преследующая цель увеличения числа рыбохозяйственных водоемов на полуострове. Программа по интродукции кокани дала результаты - создано несколько популяций, некоторые из которых являются потенциально промысловыми (Погодаев, Куренков, 2007). После вселения жилой нерки в водоемы Камчатки прошло более 20 лет. За последние годы в результате проведенных исследований накоплен большой массив данных по биологии кокани одной из самых крупных интродуцированных популяций из оз. Толмачевское. Получены также новые сведения о кокани, вселенной в озера Ключевое и Демидовское. Собраны новые материалы по биологии кокани из родительской популяции оз. Кроноцкое. По ряду показателей переселенцы отличаются от доноров (Куренков 1999, Погодаев, Куренков, 2007, Маркевич, 2007, 2008, 2008а). В связи с этим представляется важным оценить воздействие интродуцентов на экосистему, проследить динамику становления различных популяций кокани в новых условиях, провести сравнение дочерних и родительского сообществ, оценить возможность хозяйственного использования водоемов-реципиентов и дать оценку изменения вида в условиях инвазии.

Цель исследования – установить особенности формирования популяций кокани в условиях интродукции в безрыбные водоемы Камчатского полуострова.

В рамках этой цели были поставлены следующие **задачи**:

- выявить абиотические и биотические факторы, влияющие на становление популяции кокани в новых условиях среды;
- исследовать размерно-возрастной и половой состав интродуцированных популяций кокани в процессе их формирования и сравнить с родительской популяцией;
- изучить особенности созревания половых желез и их морфологию, становление конечной плодовитости, характер нереста и формирование брачной окраски кокани интродуцированных популяций;
- изучить питание кокани в новых условиях;
- сравнить морфологические характеристики кокани родительской и дочерних популяций и оценить степень различий между ними;
- оценить пространственное распределение кокани в оз. Толмачевское и динамику уловов на промысловое усилие за период наблюдений;
- выявить общие закономерности формирования популяций кокани в условиях интродукции в безрыбные водоема Камчатского полуострова.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Формирование популяционной структуры и биологических адаптаций у кокани в безрыбных водоемах Камчатки подчиняется общим закономерностям;
2. Биологические показатели кокани в условиях интродукции в безрыбных водоемах Камчатки связаны в основном с численностью популяций и зависят от интенсивности воздействия рыб на кормовую базу. В условиях антропогенного воздействия амплитуда их изменений больше;
3. Характер изменений размерно-возрастной, половой структуры, воспроизводительной системы, питания, появление аномалий в строении

гонад, возрастание разнообразия нерестовой окраски, свидетельствуют об ухудшении условий существования кокани-интродуцентов в настоящее время;

Научная новизна. Впервые детально исследованы закономерности формирования популяций кокани в условиях интродукции в безрыбные водоемы Камчатского полуострова. Установлено, что при определении возраста кокани при наличии в первой годовой зоне чешуи более 9 склеритов следует вводить поправку на один год в сторону его увеличения. Впервые описано развитие воспроизводительной системы кокани, выявлена асинхронность развития половых клеток на всех стадиях зрелости, у самок и самцов найдены отклонения от нормы строения. Показано, что в новых условиях характер питания кокани изменился с планктонного на бентосное. Впервые получены сведения об успешной натурализации кокани в оз. Демидовское.

Практическое значение. Результаты исследования могут быть использованы для оценки темпов изменения состояния интродуцированных популяций кокани и разработки рекомендаций по ее промыслу. Разработаны методические рекомендации по определению возраста у кокани. Результаты диссертации могут быть использованы в курсах лекций по зоологии позвоночных и ихтиологии для студентов ВУЗов.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на международных конференциях «Сохранение биоразнообразия лососевых» (США, Flethead Lake, 2006), «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Минск, 2007), «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2007, 2008). Диссертация апробирована на заседании кафедры ихтиологии Биологического факультета МГУ.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 5 работ, в том числе 2 в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 12 глав, выводов и списка литературы. Материалы изложены на 190 страницах, иллюстрированы 40 рисунками и 29 таблицами. Список литературы включает 223 источников, из них 69 – на иностранных языках.

Благодарности. Работа проведена при частичной финансовой и материальной поддержке: «ВНИРО», «КамчатНИРО», Проекта ПРООН/ГЭФ «Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование»; РФФИ, грант №05-04-48413; Ведущие научные школы РИ-112/001/707; Университеты России № 07.03.011.

Автор благодарен научным сотрудникам и лаборантам, принимавшим в участие в полевых сборах материалов: М.Ю. Петрову, С.В. Шмигалеву, Е.Д. Павлову, А.И. Манухову; за помощь в обработке, интерпретации материалов и написании работы автор сердечно благодарен: к.б.н. Е.В. Лепской, к.б.н. В.В. Чебановой, С.Э. Френкель, д.б.н. Н.В. Кловач, к.б.н. К.В. Кузищину, д.б.н., чл.-корр. РАН Е.А. Криксунову, д.б.н. М.В. Мине, к.б.н. М.А. Седовой, к.б.н. О.М. Лапшину, к.б.н. Л.А. Базаркиной, Т.К. Уколовой, В.Д. Свириденко, С.В. Шубкину, Ф.С. Лобыреву, А.В. Карлышевой. Я глубоко признателен д.б.н., проф. К.А. Савваитовой, к.б.н. В.Н. Леману. и к.б.н. Н.И. Виленской за всестороннюю помощь и поддержку на всех этапах проведения работы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Историческая справка. Интродукция кокани в оз. Толмачевское была проведена в два этапа. В 1985 г. из оз. Кроноцкого переселено 90 производителей; в 1988 г. – 800 сеголетков. В оз. Ключевое кокани была переселена в 1985 г. (110 производителей), в оз. Демидовское – 1987 и 1988 гг. (100 и 400 сеголетков). В первые же годы интродуценты сформировали самовоспроизводящиеся популяции. В оз. Толмачевское с 1993 по 2001 гг. проводили промышленный лов, ежегодно изымали 5–6 т рыбы.

Глава 2. Биологические основы инвазий. Жилые формы тихоокеанских лососей и мировой опыт по интродукции жилой нерки (обзор литературы). Описаны общие закономерности вселений; основные

предпосылки успехов и неудач интродукций; этапы становления вида от момента вселения до завершения процесса натурализации; обсуждено воздействие чужеродных видов на экосистемы. Приведены примеры переселений рыб, иллюстрирующие различные варианты формирования популяций в новых условиях.

Особое внимание уделено реализации жизненных стратегий у видов рода *Oncorhynchus*. На основе данных литературы сделана попытка выявить географические и экологические закономерности их формирования. В заключительной части дан краткий обзор результатов интродукции кокани в водоемы Японии, США, Швеции.

Глава 3. Характеристика районов работ. Исследованные водоемы расположены в горных районах центральной и юго-восточной части Камчатского полуострова. Морфологические характеристики водоемов представлены на рис. 1.

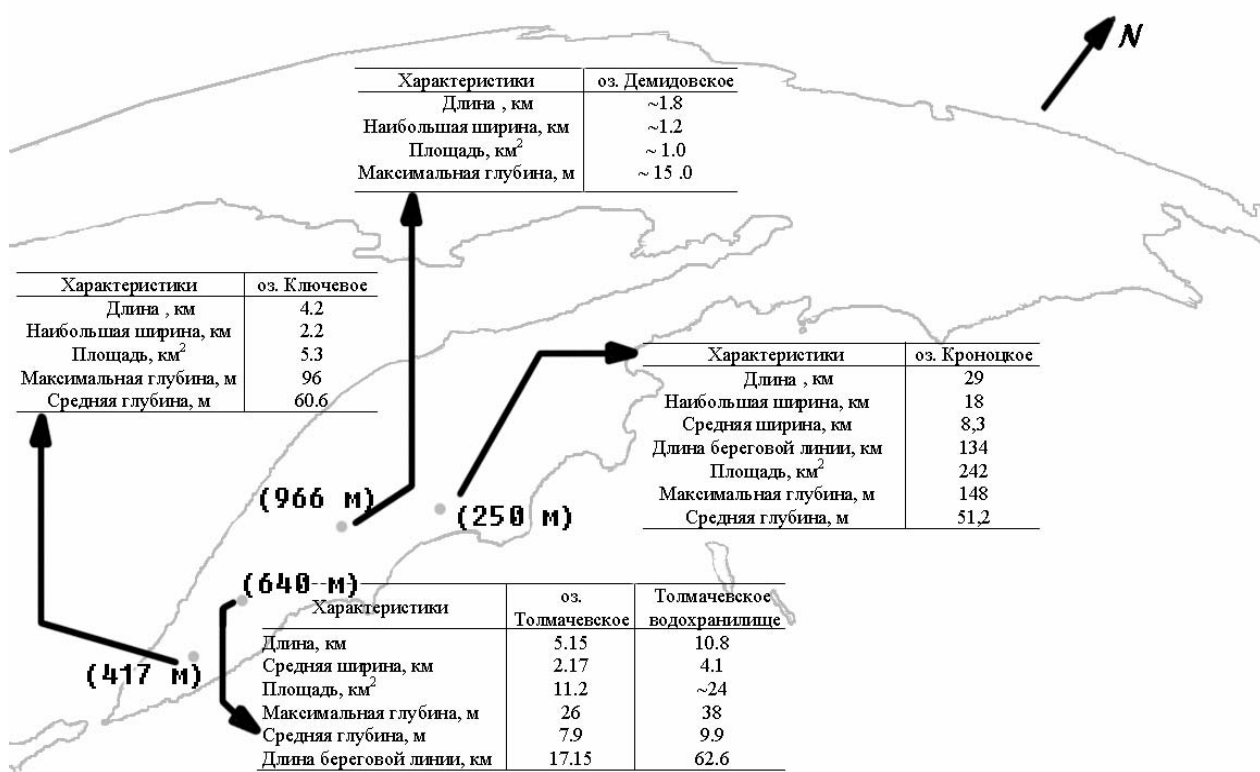


Рис. 1. Районы работ (в скобках – высота над уровнем моря)

Глава 4. Материалы и методы. Материал собран в оз. Кроноцком, где обитает родительская популяция кокани (август – сентябрь 2003 и 2004 гг.) и в озерах-реципиентах: Толмачевское (июль – сентябрь 2003, 2004, 2006, 2007 гг.),

Ключевое (сентябрь 2006 г.), Демидовское (август – сентябрь 2007 г.). Объем исследованного материала представлен в таблице. 1.

Таблица 1. Характеристика и объем материала

| Виды работ* | Озера, годы | | | |
|-----------------------------------|---------------------------|------------------|---------------------|------------------------|
| | Толмачевское 2003-2007 | Ключевое 2006 | Демидовское 2007 | Кроноцкое 2003-2004 |
| Гидрологические разрезы | 1 | – | – | – |
| Гидрохимические разрезы | 12 | – | – | – |
| Первичная продукция | 3 | – | – | – |
| Фитопланктон | 12 | – | – | – |
| Зоопланктон | 15 | – | – | – |
| Бентос | 11 | – | – | – |
| Длина и масса тела молоди | 618 | – | – | 68 |
| Длина и масса тела производителей | 2458** | 74 | 51 | 123 |
| Возраст и рост | 857 | 72 | 44 | 59 |
| Соотношение полов | 4996 | 74 | 51 | 123 |
| Нерестовая окраска | 2478 | – | – | – |
| Гистология половых желез | 132 | – | – | – |
| Питание | 1636 | 74 | 51 | – |
| Внешняя морфология и остеология | 75 | 20 | 51 | 90 |
| Эхолотирование | 1 | – | – | – |
| Число обловов | 71 | – | – | – |

* Примечание: в столбцах указано число проб, серий, экземпляров.

** кроме полного биоанализа, в 2007 г. проведены тотальные промеры длины рыб в уловах. Всего промерено 5407 экз.

Помимо собственных материалов в работе использовали данные, собранные совместно с КамчатНИРО (гидрохимия и гидробиология) и ВНИРО (гистологические исследования половых желез).

Для оценки изменения биологических параметров производителей кокани обловы проводили во всех водоемах в течение всего периода исследований стандартными сетями (длина сети 30 м, высота стенки 3.5 м, шаг ячеи 30 мм), со стандартным временем застоя. Биологический анализ включал стандартные параметры (Правдин, 1966). Молодь кокани облавливали только в оз. Толмачевское мальковым неводом длиной 30 м, шагом ячеи в куте 3 мм.

Морфометрический анализ проведен по 24 пластическим и 11 меристическим признакам (Правдин, 1966). Хондрокраниумы и покровные кости черепа исследовали по схеме, предложенной Л.С. Гликманом (1976). Исследовано 12 параметров по хондрокраниумам и 18 – по покровным костям (*supraethmoideum*, *vomer*, *palatinum*, *praemaxillare*, *basihyale*, *parasphenoideum*). Для костей, имеющих зубное вооружение, учитывали количество зубов.

Степень различий оценивали по CD-критерию (Майр и др., 1956). Возраст определяли по чешуе и отолитам (Маркевич, 2007). Для обратного расчисления длины использована формула Р. Ли (Чугунова, 1959). Расчет удельной скорости роста проведен по уравнению Шмальгаузена-Броди (Мина, Клевезаль, 1976).

Подготовленность рыб к нересту оценивали по окраске, состоянию гонад и степени вставания чешуи в кожу. Анализ содержимого желудков выполнен по стандартным методикам (Шорыгин, 1952, Руководство по изучению..., 1986). Пробы на питание собирали один раз в месяц по 7 станциям, расположенным в разных частях водоема, отдельно рассматривали питание у мелких (до 160 мм, в основном неполовозрелых) и крупных (более 160 мм, половозрелых) рыб. Кормовые объекты рассматривали по группам (насекомые, моллюски, хирономиды и т.д.), определяли их количество и массу. Был рассчитан индекс наполнения желудков ($^{\circ}/_{000}$) и частота встречаемости кормовых объектов. Оба эти показателя рассчитывали с учетом пустых желудков, встречаемость кормовых объектов приведена без учета растительных остатков и камней.

Распределение кокани по акватории оз. Толмачевское изучали путем систематических обловов по фиксированным станциям стандартными орудиями лова в 2004, 2006 и 2007 гг.

Глава 5. Среда обитания кокани. Строительство плотины в 1997 г. и преобразование оз. Толмачевское в водохранилище изменило экосистему водоема. В результате повышения уровня воды на 12 м появились обширные литоральные зоны, которые быстро прогреваются в летний период. Гниение растительных остатков явилось причиной формирования сероводородной зоны в придонном горизонте. Изменение гидрохимического режима привело к структурной перестройке фитопланктонного сообщества, численность и биомасса фитопланктона за последние годы снизилась в 2 раза.

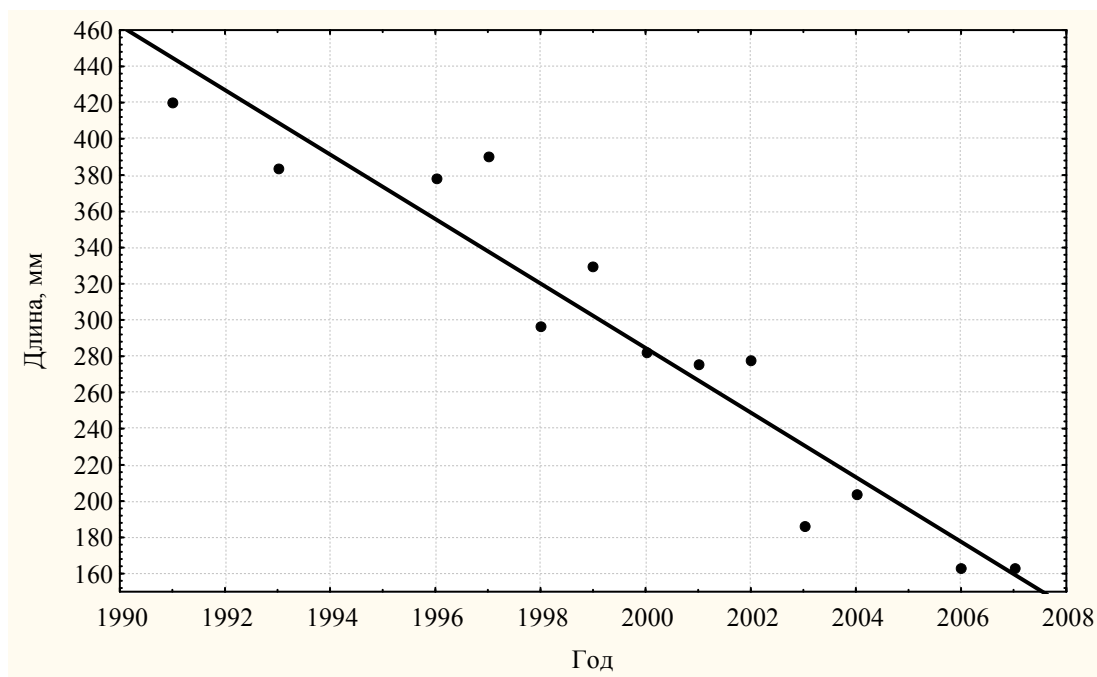
Крупные виды планктонных ракообразных (*Daphnia pulex*, *Neurodiaptomus angustilobus*, *Cyclops scutifer*), формировавшие в озере кормовую базу, утратили доминирующее положение и заменились на мелких

малоценных в пищевом отношении ракообразных (*Bosmina longirostris*) (Куренков, 1997). Биомасса зоопланктона за период существования популяции кокани в оз. Толмачевское значительно снизилась: с начала 90-х гг. по настоящее время более чем в 25 раз. С 2001 по 2007 гг. увеличилась концентрация *Holopedium gibberium*, что, связано с преобразованием озера в водохранилище и последовавшим за этим закисление среды. В настоящий момент, наряду с *Bosmina longirostris*, он является одним из доминирующих видов. Вклад этих двух видов в формирование биомассы зоопланктона к 2007 г. достиг 90%. В других озерах-реципиентах (Ключевое, Карымское), не подвергавшихся антропогенному воздействию, также произошла перестройка зоопланктонного сообщества и депрессия численности кормовых ракообразных (Погодаев, Куренков, 2007).

Параметры экосистемы оз. Толмачевское изменились с одной стороны, в результате роста плотности кокани, с другой – в результате строительства плотины ГЭС. Преобразование озера в водохранилище и последовавшее за этим изменение гидрохимического режима, перестройка фито- и зоопланктонного сообщества не могли не повлиять на процессы натурализации кокани в водоеме.

Глава 6. Биологическая характеристика популяций кокани озер Камчатки

Данные по темпам роста в интродуцированных популяциях в первые годы после вселения кокани отсутствуют, но поскольку на протяжении всего периода мониторинга обловы проводили стандартными орудиями лова со стандартным временем застоя, мы считаем правомочным оценивать многолетние изменения размеров тела рыб по средним показателям. Длина кокани с момента ее вселения в оз. Толмачевское в 1985 и 1988 гг. ежегодно снижалась (рис. 2). За период с 1991 г. по настоящее время она снизилась в 2.6 раз. По нашим данным, масса кокани за период с 2003 по 2007 гг. снизилась в среднем с 90 до 55 г. В последние годы очень низкими показателями длины и массы характеризуется также кокани, интродуцированная в другие озера Камчатки.



Примечание: данные за 1991-2002 гг. взяты из архива КамчатНИРО, обловы проведены стандартными сетями.

Рис. 2. Изменение средней длины тела толмачевской кокани за период с 1991 по 2007 гг.

В оз. Ключевом в 1986 г. средняя длина составляла 330 мм, а масса 710 г, к 1992 г. эти показатели снизились соответственно до 182 мм и 63 г (Куренков, 1997), к 2006 г. – до 120 мм и 9 г. В оз. Демидовское в 2007 г. длина и масса рыб близка к соответствующим показателям в оз. Толмачевское за 2006 и 2007 гг. В родительской популяции оз. Кроноцкое в 2003 и 2004 гг. длина и масса производителей была выше, чем в дочерних – в среднем 225 мм, 138 г.

На чешуе у кокани в первой годовой зоне нами было отмечено от 4 до 19 склеритов. Проанализировав температурный режим в водоемах, где она обитает, мы установили, что сумма градусо-дней в них меньше, чем во многих хорошо исследованных озерах, где обитает проходная нерка. На основании литературных сведений о скорости формирования склеритов у проходной нерки при разных температурах воды (Бугаев, 1995), а также учитывая размерное распределение сеголетков и перезимовавшей молоди кокани, количество образовавшихся на их чешуе склеритов, было рекомендовано при наличии в первой годовой зоне более 9 склеритов вносить поправку на один год в сторону увеличения возраста.

В оз. Толмачевское в 2003 и 2004 гг., как и в оз. Кроноцкое, преобладала возрастная группа 4+, рыбы в возрасте 2+, 3+ составляли не более 37% общего улова (табл. 2).

Таблица 2. Соотношение возрастных групп в сетных уловах

| Озеро | Год | Возрастные группы, % | | | | | | |
|--------------------------------|------|----------------------|------|------|------|------|-----|-----|
| | | 1+ | 2+ | 3+ | 4+ | 5+ | 6+ | 7+ |
| Кроноцкое »» | 2003 | – | – | 8.0 | 48.0 | 44.0 | – | – |
| | 2004 | – | – | 24.2 | 51.5 | 24.3 | – | – |
| Толмачевское »» »» »» | 2003 | – | 0.5 | 36.5 | 52.3 | 8.4 | 1.8 | 0.5 |
| | 2004 | – | 2.0 | 11.7 | 48.1 | 34.3 | 3.4 | 0.5 |
| | 2006 | – | 2.7 | 50.0 | 37.5 | 8.0 | 0.9 | 0.9 |
| | 2007 | – | 7.5 | 57.5 | 28.0 | 7.0 | – | – |
| Ключевое | 2006 | 4.2 | 75.0 | 20.8 | – | – | – | – |
| Демидовское | 2007 | 4.5 | 18.2 | 50.0 | 9.1 | 18.2 | – | – |

Примечание: возраст для всех популяций определен с учетом описанной выше поправки

В 2006 и 2007 гг. возрастной состав уловов в оз. Толмачевское изменился, доля младших возрастов увеличилась. В родительской популяции оз. Кроноцкое не отмечалось рыб в возрасте 6+ и 7+, в дочерней оз. Толмачевское такие рыбы присутствуют. В оз. Ключевое преобладали рыбы возрастом 2+, в оз. Демидовское – 3+, рыбы возрастом 6+ и 7+ нами не встречены. Удельная скорость роста кокани из разных озер представлена на рис. 3.

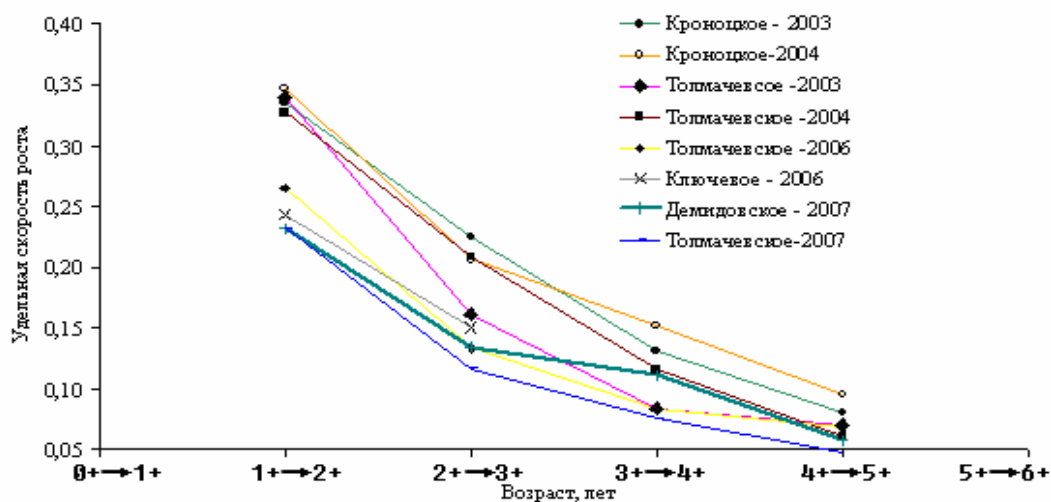


Рис. 3. Удельная скорость роста кокани из разных озер (в расчете на год)

По расчетным данным в возрасте 1+, 2+ темп роста рыб из выборок озер Толмачевское и Кроноцкое в 2003 и 2004 гг. сходен. Существенно отличаются от них выборки из озер Толмачевское за 2006, 2007 гг., Ключевое за 2006 г. и Демидовское за 2007 г. Удельная скорость роста в них значительно ниже. Снижение удельной скорости роста особей толмачевской популяции в

возрастном диапазоне от 1+ до 2+ с 2004 по 2007 гг. составляло 29%. На последующих этапах жизненного цикла наиболее высокой удельной скоростью роста обладали особи из оз. Кроноцкое, самой низкой - из оз. Толмачевское за 2007 г.

Многолетние данные по формированию годовых колец на чешуе в поколениях толмачевской популяции показывают, что годовые приросты на чешуе уменьшаются (табл. 3).

Таблица 3. Расстояния между годовыми кольцами у рыб разных поколений толмачевской кокани

| Поко- ление | Расстояние между кольцами, мм | | | | | | | |
|----------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|----------------|
| | центр→0+ | 0+→1+ | 1+→2+ | 2+→3+ | 3+→4+ | 4+→5+ | 5+→6+ | 6+→7+ |
| 1995 | – | 0,36 (1) | 0,21(1) | 0,22(1) | 0,25(1) | 0,13(1) | 0,37(1) | 0,11(1) |
| 1996 | – | <u>0,39(5)</u> | <u>0,33(5)</u> | <u>0,24(5)</u> | <u>0,21(5)</u> | <u>0,24(5)</u> | <u>0,11(5)</u> | <u>0,05(2)</u> |
| 1997 | 0,33(1) | 0,28 – 0,48 <u>0,34(25)</u> | 0,27 – 0,40 <u>0,31(25)</u> | 0,17 – 0,38 <u>0,21(25)</u> | 0,14 – 0,29 <u>0,19(25)</u> | 0,15 – 0,33 <u>0,09(25)</u> | 0,04 – 0,23 <u>0,06(7)</u> | – |
| 1998 | <u>0,25(25)</u> | 0,20 – 0,43 <u>0,33(184)</u> | 0,16 – 0,47 <u>0,26(184)</u> | 0,14 – 0,32 <u>0,20(184)</u> | 0,09 – 0,53 <u>0,12(184)</u> | 0,03 – 0,23 <u>0,07(72)</u> | 0,04 – 0,12 <u>0,26(2)</u> | <u>0,13(2)</u> |
| 1999 | 0,16 – 0,33 <u>0,23(120)</u> | 0,15 – 0,61 <u>0,31(178)</u> | 0,11 – 0,39 <u>0,23(178)</u> | 0,08 – 0,60 <u>0,16(178)</u> | 0,02 – 0,51 <u>0,08(100)</u> | 0,02 – 0,35 <u>0,24(2)</u> | <u>0,04(2)</u> | – |
| 2000 | 0,11 – 0,33 <u>0,23(23)</u> | 0,08 – 0,51 <u>0,28(43)</u> | 0,11 – 0,39 <u>0,21(43)</u> | 0,02 – 0,44 <u>0,13(42)</u> | 0,03 – 0,36 <u>0,14(18)</u> | <u>0,05(18)</u> | – | – |
| 2001 | 0,15 – 0,39 <u>0,22(54)</u> | 0,18 – 0,42 <u>0,28(103)</u> | 0,11 – 0,34 <u>0,21(103)</u> | 0,03 – 0,31 <u>0,15(99)</u> | 0,08 – 0,29 <u>0,08(99)</u> | 0,03 – 0,13 <u>0,06(14)</u> | – | – |
| 2002 | 0,10 – 0,35 <u>0,23(146)</u> | 0,13 – 0,49 <u>0,25(166)</u> | 0,05 – 0,40 <u>0,18(167)</u> | 0,08 – 0,27 <u>0,11(167)</u> | 0,02 – 0,27 <u>0,06(56)</u> | 0,03 – 0,15 | – | – |
| 2003 | 0,13 – 0,46 <u>0,22(113)</u> | 0,01 – 0,43 <u>0,25(121)</u> | 0,08 – 0,38 <u>0,18(121)</u> | 0,02 – 0,25 <u>0,08(115)</u> | – | – | – | – |
| 2004 | 0,12 – 0,33 <u>0,22(15)</u> | 0,15 – 0,45 <u>0,23(15)</u> | 0,09 – 0,32 <u>0,11(15)</u> | 0,02 – 0,16 | – | – | – | – |
| | 0,13 – 0,33 | 0,14 – 0,33 | 0,06 – 0,20 | – | – | – | – | – |

Примечание: над чертой $M(n)$, под чертой $min - max$; n – число исследованных рыб

За период наблюдений уменьшение составило: у особей в возрасте 0+ и 1+ около 35%, в возрасте 2+ и 3+ – около 55%, в возрасте 4+ и 5+ – 70%.

Соотношение полов в толмачевской популяции нестабильно, в разные годы преобладали то самцы, то самки (Куренков, 1999). В период с 2004 по 2006 гг. происходит увеличение доли самцов от 1:1 в 2004 г. до 3:1 в 2006 г. В 2007 г. доля самцов несколько снизилась, но осталась достаточно высокой (2:1). В популяции оз. Ключевое в 2006 г. отмечено более чем двукратное преобладание самок, в оз. Демидовское в 2007 г. соотношение полов приближалось к 1:1. В кроноцкой популяции в 2003–2004 гг. соотношение самцов и самок было близко к 2:1.

Возраст наступления половой зрелости у кокани в оз. Толмачевское в 2003 г. составлял 3+. Основу нерестового стада, как и в оз. Кроноцком, составляли рыбы в возрасте 4+. К 2006 и 2007 гг. структура репродуктивной части толмачевской популяции изменилась – появились половозрелые особи в возрасте 2+ (табл. 4). Минимальные размеры нерестующих особей за период с 2003 по 2007 гг. снизились с 146 до 126 мм. В оз. Кроноцкое минимальная длина нерестящихся рыб в 2003 – 2004 гг. составляла 190 мм. В оз. Ключевое производители встречаются в возрасте от 2+, в оз. Демидовское – от 3+.

Таблица 4. Возрастной состав и соотношение полов нерестовой части популяции кокани озер Кроноцкое и Толмачевское

| Озера | Год | Соотношение полов** | Возрастные группы | | | | |
|--------------|------------|---------------------|-------------------|----|----|----|-------|
| | | | 2+ | 3+ | 4+ | 5+ | 6+,7+ |
| Кроноцкое | 1973-1975* | – | – | 13 | 66 | 21 | – |
| »»» | 2003 | 2:1 | – | 8 | 48 | 44 | – |
| »»» | 2004 | 2.8:1 | – | 24 | 52 | 24 | – |
| Толмачевское | 2003 | 2.1:1 | – | 30 | 58 | 10 | 2 |
| »»» | 2006 | 2.1:1 | 2 | 42 | 42 | 12 | 2 |
| »»» | 2007 | 3.4:1 | 2 | 49 | 37 | 12 | – |

* – данные С.И. Куренкова (1979)

** – самцы:самки

Глава 7. Размножение кокани. Нерест кокани в оз. Толмачевское происходит в конце сентября – начале октября, примерно на две недели позже, чем в оз. Кроноцкое, что связано, вероятно, с более поздним освобождением оз. Толмачевское ото льда. Самцы созревают раньше самок. При приближении нереста у кокани, как и у проходной нерки, формируется брачная окраска. Ее вариации могут быть весьма значительными: от лимонно-желтой до насыщенно-красной. В период с августа по сентябрь доля рыб с хорошо выраженной брачной окраской закономерно повышается. Нерестилища кокани локализованы, вероятно, вдоль берегов на небольших глубинах – в таких местах в сентябре месяце ловится довольно много рыбы в брачном наряде.

В гонадах интродуцентов на разных стадиях зрелости выявлены многочисленные отклонения от нормы (в некоторых выборках до 40%). Так, например, асинхронность развития гамет – у одной и той же особи они могут различаться по размеру в 2-5 раз. Часто встречаются рыбы, у которых одна

гонада окрашена в нормальный (желтовато–розовый) цвет, а другая – в зеленый или зелено–черный. Гистологически установлено, что в гонадах зелено–черного цвета происходит тотальная и необратимая резорбция ооцитов (рис. 4). Визуально у кокани озер Ключевое и Демидовское также отмечены аномалии во внешнем строении половых желез.

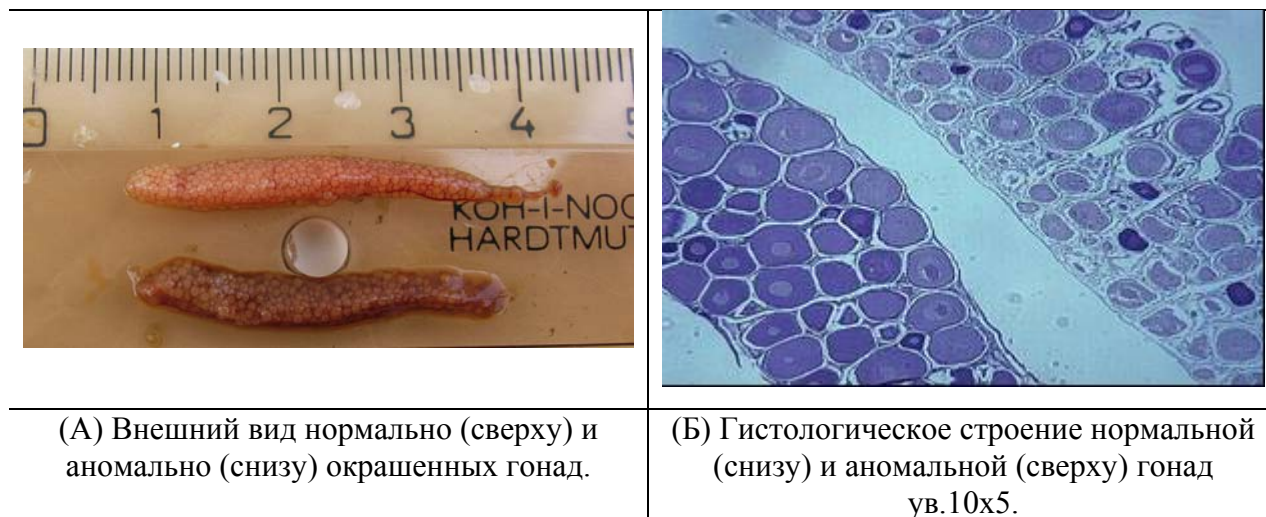


Рис. 4. Внешний вид и гистологическое строение нормальных и аномальных половых желез самок кокани из оз. Толмачевское

Абсолютная плодовитость толмачевской кокани в 2001 – 2007 гг. варьировала в широких пределах – у отдельных особей от 36 до 946 икринок. За период наблюдению ее средние показатели снизилась более чем в 3 раза – с 517 до 150 икринок, что является результатом измельчания рыб. В донорской популяции, по данным С.И. Куренкова (1979), при средней длине рыб 235 мм средняя плодовитость составляла около 335 икринок. Длина 235 мм, по проведенным нами расчетам, соответствует массе в 143 г. У толмачевской кокани в 2007 г., при такой же массе, расчетная плодовитость – 270 икринок, т.е. в 1.2 раза ниже, чем у кроноцкой. Такое снижение может быть связано с резорбцией значительной части половых клеток на II-III стадии зрелости гонад, что подтверждается результатами гистологического исследования.

Нами не обнаружены публикации, на основании которых можно было бы судить о том, наблюдалась ли тотальная и частичная резорбция ооцитов и заметные отклонения в строении гонад в первые годы после вселения кокани в озера Камчатки. Возможно, все нарушения воспроизводительной системы

связаны с изменениями условий параметров среды обитания рыб (температуры, продолжительности летнего периода, химического состава воды и т.п.), изменением питания и ростом численности в условиях интродукции. Однако можно предположить, что некоторые отмеченные особенности развития воспроизводительной системы связаны с переходом от проходного образа жизни к жилному. В таком случае, они должны быть характерны и для родительской популяции. К сожалению, данные о строении воспроизводительной системы кокани в нативной популяции в литературе отсутствуют.

Глава 8. Питание кокани. Основой питания кокани в условиях интродукции в оз. Толмачевское являются имаго насекомых и бентосные организмы (табл. 5). Анализ содержимого желудков в июле и августе показал, что за эти месяцы значительных изменений в питании не происходит, что позволяет нам объединить данные за весь летний период.

Таблица 5. Частота встречаемости кормовых объектов в желудках кокани оз. Толмачевское в июле – августе 2003 – 2007 гг.

| Кормовые объекты | Годы | | | |
|--------------------|------|------|------|------|
| | 2003 | 2004 | 2006 | 2007 |
| Имаго насекомых | 72 | 40 | 70 | 66 |
| Куколки хирономид | 38 | 0.6 | 18 | 36 |
| Гаммарусы | 17 | 37 | 35 | 16 |
| Личинки хирономид | 13 | 6 | 15 | 23 |
| Личинки ЕРТ* | 15 | 1 | 0 | 2 |
| Моллюски | 2 | 7 | 14 | 10 |
| Придонный планктон | 1 | 0 | 1 | 0.3 |
| Остракоды | 0 | 0 | 3 | 4 |
| Икра кокани | 0 | 0 | 0 | 0.1 |
| Прочее | 0 | 0 | 4 | 9 |

Примечание: * – ЕРТ –отряды *Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Trichoptera*.

Летом на всех участках озера заметных различий в питании мелкой и крупной кокани не наблюдается (K_{NS} 76 – 82), рыбы обеих групп предпочитают имаго насекомых. Осенью, когда количество этого обильного и легкодоступного корма уменьшается, неполовозрелые и половозрелые рыбы переходят на разные пищевые объекты. Сходство питания разноразмерных рыб резко снижается (K_{NS} 12-75), тем не менее, и те и другие предпочитают бентосные организмы, планктоном питаются лишь единичные особи.

Отмечены отдельные случаи питания производителей на нерестилищах, причем у некоторых рыб во время нереста в пищевом комке присутствовала икра кокани. С 2003 по 2007 гг. у толмачевской кокани существенно снизилось количество жертв в желудках и показатель накормленности, но резко возросла доля древесных остатков (табл. 6). По-видимому, это связано со строительством ГЭС и затоплением обширных территорий, заросших кедровым и ольховым стланиками.

Таблица 6. Наполнение желудков разноразмерной кокани в озерах Толмачевское и Демидовское в 2007 г.

| Озеро | Год | Размерная группа рыб | п, экз. | Общий индекс наполнения желудка, ‰ | Древесные остатки от массы пищевого комка, % | Доля пустых желудков, % |
|--------------|------|---------------------------|---------|------------------------------------|--|-------------------------|
| Толмачевское | 2003 | МЕЛКАЯ (менее 160 мм) | 54 | 59,03 | 0,5 | 11 |
| » | 2006 | | 84 | 34,42 | 16,4 | 4 |
| » | 2007 | | 499 | 44,82 | 33,7 | 8 |
| Демидовское | 2007 | | 33 | 25,59 | 7,1 | 6 |
| Толмачевское | 2003 | КРУПНАЯ (более 160 мм) | 69 | 53,15 | 12,0 | 6 |
| » | 2006 | | 49 | 27,68 | 36,5 | 6 |
| » | 2007 | | 556 | 16,57 | 49,9 | 13 |
| Демидовское | 2007 | | 18 | 15,64 | 6,4 | 17 |

Для кокани оз. Демидовское характерно достаточно низкое наполнение желудков, доля древесных остатков у них невысока. Основой питания, как и в оз. Толмачевское, являются воздушные насекомые (частота встречаемости 55%) и гаммарусы (39%).

В родительской популяции оз. Кроноцкое в 1970-е гг. по характеру питания кокани разделялась на две четко обособленные группы: планктофаги и бентофаги (Куренков, 1979). Нами в оз. Толмачевское (по всей акватории) и в оз. Демидовское кокани, питающейся планктоном, не обнаружено.

Глава 9. Морфология кокани родительской и дочерних популяций.

Из работ С.И. Куренкова (1979) известно, что кокани оз. Кроноцкое, различающиеся по характеру питания, дифференцируются и по количеству тычинок на первой жаберной дуге: планктофаги относятся к многотычинковой (38 – 48) группе, бентофаги – к малотычинковой (31 – 37). Иногда граница между ними прослеживается не совсем четко, но обычно лежит в диапазоне 37 – 38 тычинок. Отмечены различия этих группировок и по остеологическим

признакам. У планктофагов - вырезка на *supraethmoideum* в передней части кости и большее количество зубов на костях: *vomer*, *palatinum*, *praemaxillare*, *basihyale*.

Достоверно не известно, какая форма была перевезена из донорского водоема, но проведенные нами исследования показали, что кокани, переселенные во все безрыбные водоемы Камчатки, относятся к многотычинковой группе (36 – 48) – группе планктофагов. Существенных различий по меристическим признакам между планктофагами-донорами и планктофагами-реципиентами нами не выявлено ($CD\ 0.05-0.66$). По ряду пластических признаков (по 6) между популяциями оз. Кроноцкое и оз. Ключевое они обнаружены ($2.46 > CD > 1.28$) – определяются различными темпами роста в сравниваемых популяциях, а также степенью подготовленности рыб к нересту и выраженностью нерестовых изменений.

Нами была показана высокая вариабельность в строении *supraethmoideum*, выделено 13 типов этой кости. У исследованных планктофагов из родительской и дочерних популяций отмечено как наличие, так и отсутствие вырезки на *supraethmoideum*.

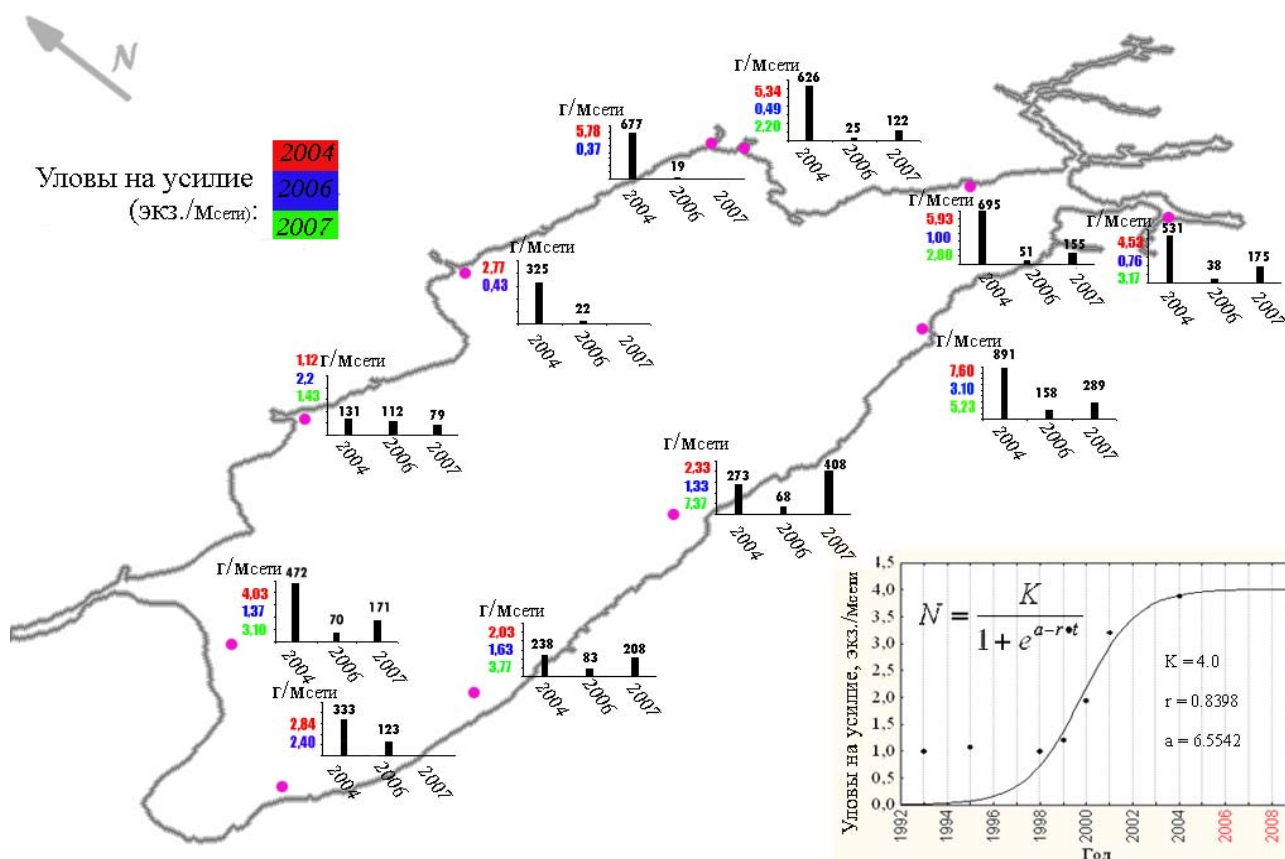
Вслед за С.И. Куренковым мы изучили количество зубов на вышеперечисленных костях. Нами показана высокая вариабельность этого признака у многотычинковой кокани в озерах Кроноцкое и Толмачевское, например, для *palatinum* 6–13 и 4–8, соответственно. По нашему мнению количество зубов не является хорошим диагностическим признаком для дифференцировки группировок, поскольку, как показано нами, различается у рыб разных полов и зависит от степени подготовленности производителей к нересту. Кроме того, количество зубов ненадежный признак, так как часто, особенно у серебрянок, зубы держатся слабо и при препарировании легко отваливаются (Романов, 1983).

Таким образом, существенных морфологических изменений, в интродуцированных популяциях в настоящий момент нами не обнаружено. И у

доноров, и у реципиентов наблюдается высокая вариабельность в строении некоторых костей черепа.

Глава 10. Пространственное распределение и оценка изменений уловов на промысловое усилие кокани в оз. Толмачевское. Распределение кокани по акватории озера меняется как в течение сезона (с июля по сентябрь), так и по годам, что связано с кормовыми и нерестовыми миграциями рыб.

За период мониторинга отмечено несколько этапов формирования численности популяции. В 1993 – 1998 г. уловы на усилие¹ были относительно стабильны, начиная с 1999 г. наблюдается увеличение этого показателя, который, по нашим данным, достиг исторического максимума к 2004 г. В 2006 г. уловы резко снизились, в 2007 г. отмечено их повышение, но все же они оказались несколько ниже, чем в 2004 г. (рис. 5).



Примечание: данные по уловам за 1993 – 2001 гг. взяты из архива КамчатНИРО.

Рис. 5. Изменение уловов на усилие – 1993–2004 гг. (нижний график) и пространственное распределение, уловы на усилие и биомасса в 2004–2007 гг.

¹ рассчитаны на погонный метр стандартной сети длиной 30 м, высотой стенки 3 м и шагом ячеи 30 мм и временем застоя 12 часов

Глава 11. Результаты интродукции кокани из оз. Кроноцкое в безрыбные водоемы Камчатского полуострова. В настоящее время в водоемах-реципиентах сформировались новые самовоспроизводящиеся популяции кокани. Наиболее многочисленная возникла в оз. Толмачевское. В первые годы после интродукции, благодаря низкой численности вселенцев и благоприятным кормовым условиям в ранее безрыбном водоеме, средние длина и масса толмачевской кокани существенно превосходили таковые показатели кокани из родительской популяции (Куренков, 1999). Заметное влияние на процесс формирования толмачевской популяции оказало антропогенное воздействие на экосистему – в 1997 г. озеро было преобразовано в водохранилище. До строительства плотины численность популяции кокани была относительно стабильна, ее росту препятствовали неблагоприятные условия зимовки и промерзание литоральных нерестилищ (Куренков, 1999). В этот период практически не менялись средняя длина и масса рыб. После строительства плотины размеры кокани существенно уменьшились. В дальнейшем, фактором, сдерживающим рост численности и поддерживающим относительную стабильность размерных показателей, явился, по-видимому, промысел, который осуществлялся вплоть до 2001 г. После его закрытия, размеры рыб резко снизились (Маркевич, 2007). На данный момент длина и масса толмачевской кокани существенно ниже таковых у кроноцкой (соответственно, в 1.4 и 2.5 раза). В озерах Ключевое и Демидовское эти показатели также ниже, чем в оз. Кроноцкое. Уменьшение длины рыб характерно для всех интродуцированных популяций кокани (Погодаев и др., 2007). За последние годы у интродуцентов наблюдаются также изменения и в возрастной структуре. В целом для толмачевской популяции за период наблюдений отмечена тенденция к омоложению стада, к 2007 г. из уловов исчезают рыбы возрастом 6+ и 7+. Первоначально, после вселения кокани в безрыбные водоемы, скорость роста была значительно выше, чем в родительской популяции (Куренков, 1999). В настоящее время она заметно снижается. Тенденция к снижению ежегодных приростов в толмачевской

популяции хорошо прослеживается с 1995 г. Заметное падение произошло в поколении 2002 г. Прирост по чешуе был замедлен в возрастах от 1+ и старше. Вероятно, это связано с резким увеличением численности в результате закрытия промысла. Удельная скорость роста кокани из озер Ключевое и Демидовское близки к таковой из оз. Толмачевское в 2006 и 2007 гг.

За последние годы у кокани оз. Толмачевское произошел резкий сдвиг в соотношении полов в сторону преобладания самцов. Аналогичные тенденции отмечалась и для популяций оз. Карымское² (Куренков, 1999), что, возможно, свидетельствует о недостатке кормовых ресурсов в водоемах.

При рассмотрении характера питания кокани оз. Толмачевское следует иметь в виду два аспекта: изменение питания в условиях освоения новой экосистемы и изменения, произошедшие в результате превращения озера в водохранилище. В оз. Кроноцком, откуда переселяли кокани, обитают две трофические группировки жилой нерки - планктофаги и бентофаги, которые отличаются по некоторым особенностям морфологии и экологии (Куренков, 1979). Кокани, вселенная в оз. Толмачевское, по количеству тычинок на первой жаберной дуге соответствует кроноцким планктофагам, однако планктоном практически не питается. Причины изменения питания кокани кроются в изменении состава зоопланктонного сообщества вследствие чрезмерного воздействия интродуцентов на кормовую базу. Постепенный переход вселенной кокани на питание бентосом произошел не только в оз. Толмачевское, но и в других озерах. В рацион кокани оз. Ключевое в 1989 – 1993 гг. входил исключительно зоопланктон, с 1997 г. – только бентос, причем крупные рыбы часто охотились за сеголетками своего вида (Погодаев, Куренков, 2007), что в других интродуцированных популяциях не наблюдалось. В питании кокани из оз. Демидовское планктонные организмы в желудках также не обнаружены, основу питания составляли воздушные насекомые и гаммарусы.

² В оз. Карымское кокани была интродуцирована в 1976-1977 гг.

За последние годы в наиболее многочисленной из интродуцированных толмачевской популяции существенно снизилась плодовитость самок и в настоящий момент она ниже, чем в донорской популяции. Это связано, вероятно, с резорбцией ооцитов на всех стадиях развития гонад, особенно на II-III стадии зрелости, что нами подтверждено гистологически. Можно предположить, что процессы резорбции связаны с недостаточной обеспеченностью кормом и продолжительной зимой. Не исключено, что в сложившихся условиях накопленных за летне-осенний период питательных веществ хватает на подготовку к овуляции только части ооцитов, тогда как остальные подвергаются деструкции. У некоторых особей с явными внешними нарушениями половых желез (по размеру и цвету), отмечена тотальная резорбция ооцитов. Аналогичные внешние нарушения в строении гонад наблюдали и в озерах Ключевое и Демидовское. Подобные отклонения в развитии половых желез приводят к снижению нерестового потенциала кокани.

Кокани распределена по акватории озера не равномерно, характер и дислокация скоплений меняется из года в год и в течение одного сезона наблюдений. Существенно от года к году меняется и биомасса рыб. Отмеченные значительные колебания уловов на усилии в последние годы свидетельствуют о том, что популяция к 2004 г. прошла начальные фазы становления, характеризующиеся быстрым ростом плотности, и вступила в этап «конфликта» с факторами окружающей среды (Карпевич, 1975). Причиной «конфликта», по-видимому, является недостаток кормовых ресурсов. Таким образом, по схеме, описанной А.Ф. Карпевич, популяция кокани в оз. Толмачевское, также как и в других озерах-реципиентах Камчатки, находится на конечных этапах становления – натурализации в новых условиях. В целом можно заключить, что, несмотря на различные условия в озерах вселения, многие черты формирования популяций в них оказались сходными.

Глава 12. Перспективы хозяйственного использования толмачевской популяции кокани. Рыбохозяйственное значение водоемов интродукции определяется на Камчатке их доступностью, стоимостью транспорта и

качеством (размером и массой) обитающих в них рыб. Водоемы для интродукции кокани ранее были выбраны, в значительной мере, без учета этих факторов. К тому же, наиболее доступный водоем – оз. Толмачевское, впоследствии был подвергнут антропогенной трансформации в результате строительства плотины ГЭС. Товарные качества кокани резко ухудшились и, в настоящий момент, она не представляет рыбохозяйственной ценности. Для повышения ее товарных качеств целесообразен мелиоративный лов.

ВЫВОДЫ

1. Во всех водоемах-реципиентах, несмотря на различия абиотических и биотических параметров среды и степени антропогенного воздействия, процессы, связанные с интродукцией и натурализацией кокани сходны.
2. В озерах-реципиентах из-за отсутствия хищников и увеличения численности популяции кокани происходит снижение скорости роста рыб, изменение возрастной структуры, сокращение сроков полового созревания.
3. В новых условиях изменился характер питания кокани. Интродуценты, принадлежавшие к экологической группе планктофагов, в связи с депрессией численности кормового зоопланктона перешли на питание бентосными организмами и воздушными насекомыми.
4. У кокани, натурализовавшейся в ранее безрыбных озерах Камчатки, в настоящее время выявлены аномалии строения гонад, снижение плодовитости в результате резорбции части ооцитов, преобладание самцов в ряде популяций и более поздние сроки нереста.
5. Существенных различий между родительской и дочерними популяциями кокани по морфологическим признакам не обнаружено. Показана высокая вариабельность в строении некоторых костей как в нативной, так и в интродуцированных популяциях.
6. В результате интродукции в некоторых безрыбных водоемах Камчатки сформировались самовоспроизводящиеся популяции кокани. Наиболее успешным можно считать ее вселение в оз. Толмачевское, где она

достигла численности и биомассы, допускающей, после проведения мелиоративных мероприятий, ее промысловое использование.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Е.В. Лепская, **Г.Н. Маркевич**, С.В. Шубкин. 2007. Хлорофилл и первичная продукция Толмачевского водохранилища (Камчатка) // Материалы III междунар. науч. конф. «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды». Минск-Нароч, 17-22 сентября 2007 г. С. 154 – 155.
2. **Маркевич Г.Н.** 2007. Изменение длины жилой нерки – кокани (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в условиях интродукции в Толмачевское озеро (Западная Камчатка) // Материалы 8-й междунар. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский, 20–25 ноября 2007. С. 227-228.
3. **Маркевич Г.Н.** 2008. Формирование структуры чешуи у озерной нерки (*Oncorhynchus nerka*) из водоемов Камчатки и определение ее возраста // Вопросы ихтиологии. Т. 48. №2. С. 173-178.
4. **Маркевич Г.Н.** 2008. Возрастная структура и рост жилой нерки – кокани (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в естественной и интродуцированных популяциях водоемов Камчатского полуострова // Вопросы ихтиологии. Т.48. №4. С. 494-500.
5. Лепская Е.В., Погодаев Е.Г., Шубкин С.В., **Маркевич Г.Н.**, Петров М.Ю. 2008. Фитопланктонное сообщество Толмачевского водохранилища 1999-2007 гг. // Материалы 9-й междунар. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский, 20 – 26 ноября 2008. С. 81 – 84.

Маркевич Григорий Николаевич

**Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka* (Walb.)
в безрыбные водоемы Камчатки**

Автореферат

Сдано в набор _____ Подписано в печать _____ Формат 60x84/16

Объем ___ п.л. Тираж 100 экз. Заказ № _____

ВНИРО. 107140, Москва В. Красносельская, 17.