

0.11
1997

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

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

на правах рукописи

УДК 591.4:591.5:591.553.2

КУЗИЩИН КИРИЛЛ ВАСИЛЬЕВИЧ

**ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ
РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ У КУМЖИ *SALMO TRUTTA L.*
БЕЛОГО МОРЯ**

03.00.10 - Ихтиология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Москва - 1997

Работа выполнена на кафедре ихтиологии Биологического факультета
Московского Государственного Университета им. М.В.Ломоносова

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор
Г.Г.Новиков

Официальные оппоненты доктор биологических наук
М.В.Мина

кандидат биологических наук
Ю.Ю.Дгебуадзе

Ведущее учреждение: Всероссийский научно-исследовательский
институт морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Защита диссертации состоится "23" мая 1997 г. в 15³⁰ часов на за-
седании Специализированного Ученого совета Д.053.05.71 в
Московском Государственном Университете им. М.В.Ломоносова

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического
факультета МГУ

Отзыв в двух экземплярах просим направлять по адресу:
119899, г. Москва, Воробьевы Горы, МГУ, Биологический факультет

Автореферат разослан "18" 04 1997 г.

Ученый секретарь Совета,
к.б.н.


А.Г.Дмитриева

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Актуальность проблемы. Изучение механизмов внутривидовой дифференциации, масштабов и характера экологической пластичности у рыб имеет важное значение для понимания особенностей их адаптаций к меняющимся условиям среды, формирования внутривидовой разнокачественности. Решение подобных задач предусматривает выбор соответствующих модельных объектов, отличающихся значительной биологической пластичностью и внутривидовой структурированностью. Этим требованиям вполне удовлетворяют лососевые рыбы - кумжа, атлантический лосось (семга) и другие. Несмотря на то, что структура вида у благородных лососей изучается уже более века (Кесслер, 1864; Dahl, 1911; Nall, 1933; Берг, 1935, 1948, 1953 и др.), однако до сих пор неясны причины существующего многообразия внутривидовых форм.

Кумжа (*Salmo trutta L.*), характеризующаяся высокой экологической пластичностью, в бассейне Белого моря представлена группировками, освоившими как разнообразные пресноводные водоемы (простые ручьи, озерно-речные системы) так и выходящими на нагул в эстуарии, прибрежные и открытые районы моря (Привольнев, 1934; Мельянецов, 1952). Поэтому, кумжа Белого моря может служить подходящим модельным объектом для изучения основных механизмов адаптаций и становления морфоэкологического разнообразия у лососевых рыб. В этом же регионе кумжа сосуществует с семгой *Salmo salar L.*, также характеризующейся многообразием внутривидовых группировок (Берг, 1935; Новиков, 1953). В связи с этим, возможно проследить особенности формообразовательных процессов у близких видов, обитающих совместно в одном водоеме.

Цель и задачи исследования. Целью работы явилось изучение характера морфо-экологической изменчивости, особенностей формообразовательных процессов у некоторых лососевых рыб и возможных механизмов адаптаций к меняющимся условиям внешней среды. В задачи настоящей работы входило:

- изучить особенности жизненного цикла кумжи, обитающей в водоемах разного типа и сложности строения (простые неразветвленные потоки, озерно-речные системы и др.);
- выявить разнообразие экологических группировок кумжи в водоемах разного типа;
- описать экологические, морфологические и генетические параметры выявленных группировок;
- определить основные механизмы становления морфо-экологического разнообразия у кумжи Белого моря;
- провести сравнение специфики формообразовательных процессов у кумжи и семги при их совместном обитании.

Научная ценность и новизна. В работе впервые в сравнительном плане проанализированы особенности формообразования в популяциях кумжи, населяющих водоемы разного типа в пределах одной климатогеографической зоны.

Исследована специфика возрастного состава, роста, морфологии, характера полового созревания и пространственного распределения рыб разных экологических группировок в водных системах. Установлена зависимость между масштабами экологической пластичности у кумжи и сложностью строения водных систем, в которых она обитает. Выявлено, что в пределах одной водной системы между различными экологическими группировками кумжи отсутствует генетическая разнокачественность, а значи-

тельные габитуальные изменения, наблюдаемые у рыб разных групп, являюся результатом модификаций, возникающих в пределах одного генного пула

Показано, что в основе внутривидовой дифференцировки лежит эволюционный процесс попадания особей в разные условия внешней среды. Установлено, что основными начальными и необходимыми предпосылками формообразования у кумжи являются пространственные перемещения молоди под воздействием условий внешней среды в нерестовом ручье с последующей канализацией протекания физиологических процессов в организме рыбы.

Проанализировано морфозоологическое разнообразие кумжи в модельных условиях как и основа для выявления концептуальной схемы жизненного цикла кумжи.

Практическое значение. Выявление особенностей жизненного цикла популяций благородных лососей необходимо для разработки мероприятий по сохранению биоразнообразия северных экосистем и рациональному использованию запасов этих ценнейших рыб, в том числе при организации рекреационного рыболовства на Европейском Севере России. Особое значение приобретает разработка стратегии использования и охраны популяций кумжи, населяющих многочисленные мелкие ручьи в бассейне Белого моря. Приведенные в работе данные демонстрируют необходимость дифференцированного подхода при регулировании любительского рыболовства к представителям разных экологических группировок.

Апробация работы. Основные положения диссертации докладывались на совещаниях "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Петрозаводск, 1992, Кандалакша, 1995), 5-м Всероссийском совещании "Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб" (Москва, 1994), на научных заседаниях кафедры ихтиологии МГУ (1992, 1993, 1994, 1996).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 4 статьи и 6 тезисов.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на _____ страницах машинописного текста, состоит из введения, 6 глав, выводов и приложения. Работа содержит _____ таблиц, иллюстрирована _____ рисунками. Список литературы включает _____ наименований, в том числе _____ на иностранных языках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Материалом для настоящей работы послужили результаты многолетних наблюдений (с 1989 по 1995 гг.) и изучение биологических характеристик модельных популяций кумжи. Для решения поставленных задач выбраны три основных типа водоемов (рис. 1), расположенные в одной климатогеографической зоне (губа Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря): простые неразветвленные потоки (I тип), простые (II тип) и сложные (III тип) озерно-речные системы (табл. 1). Отличием водной системы "Нильмо" мы считали сосуществование в ней кумжи и атлантического лосося, тогда как в остальных обитала только кумжа.

Выявление многообразия экологических группировок кумжи проведено на основании анализа строения водоемов (размеров, гидрологического режима, подробных наблюдений за экологией рыб, изучения их регистрирующих структур для определения возраста и характера роста, исследования биологических показателей особей. В каждой водной системе изучались местоположение и пространственное перераспределение рыб с возрастом и в разные сезоны года, их миграционное поведение, места нереста и нагула. Распределение особей и определение предпочитаемых ими биотопов проводи-

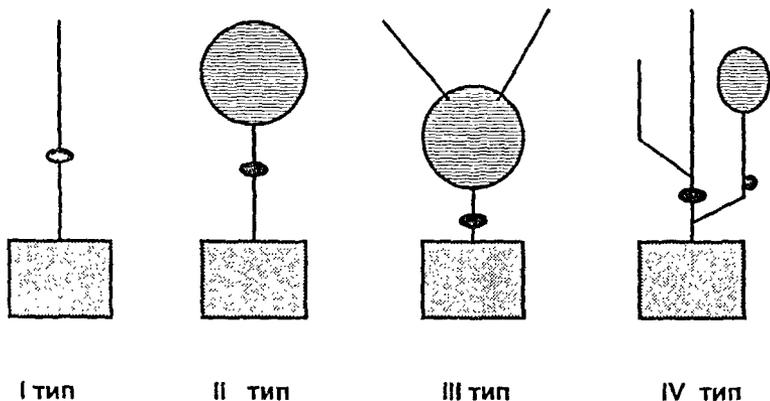


Рис. 1. Схема строения модельных водоемов. I тип - простой, неразветвленный поток; II тип - простая озерно-речная система; III тип - сложная озерно-речная система; IV тип - разветвленная речная система.

Обозначения:

— - ручей; ○ - озеро; □ - море; ● - нерестилище

Таблица 1.

Объем использованного материала

тип водной системы	годы работ	всего исследовано рыб			
		по принципу "поймай и отпусти"	биологический анализ	морфометрический анализ	популяционно-генетический анализ
К У М Ж А					
Черный ручей (I тип)	1992-1995	733	91	65	64
Воробьева ручей (II тип)	1989-1995	3056	817	270	254
Нильмо (III тип)	1989-1995	2651	514	223	157
Черная Речка (IV тип)	1989-1995	971	137	59	34
Павлов ручей (III тип)	1994-1995	316	101	79	70
Святой ручей (II тип)	1989-1995	544	256	86	53
Всего		8271	1916	767	632
С Е М Г А					
Нильмо (III тип)	1989-1995	10318	763	314	---

лось методом многократного тотального облова ручьев электроловом, как с изъятием, так и без изъятия рыб (Шустов, 1983), и подводных визуальных наблюдений. Миграции рыб изучались с помощью специальных ловушек (вентерей), устанавливаемых в истоках, устьях и других участках ручьев. Для непосредственного отлова кумжи и семги применялись электроловы, удебные снасти, ловушки, набор ставных сетей с разной ячейей. Все изъятые из водоема рыбы подверглись полному биологическому анализу (Правдин, 1966). Изучение морфологических особенностей рыб выполнено с использованием схемы И.Ф.Правдина (1966) для лососевых рыб (25 пластических и 9 меристических признаков). Анализ белковой изменчивости проводился методом электрофореза в полиакриламидном геле (Reacock et al., 1965) совместно с сотрудником ИОГЕН РАН А.А.Махровым. Основные сведения об объеме материала приведены в таблице 1. Статистическая обработка данных проводилась стандартными методами одномерного и многомерного (кластерный анализ и метод главных компонент) (Афифи, Эйзен, 1982) анализов с использованием пакетов программ Excell 5.0, Statgrafics 5.0, NTSYS 1.8 на IBM-совместимом компьютере.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика водоемов, населенных кумжой

Сравнительный анализ 17 различных водных систем бассейна Великой Салмы показал, что кумжа обитает в таких водоемах, где активная реакция воды (рН) близка к нейтральной, причем во время весеннего паводка, когда происходит смыв кислых болотных вод, рН не должна быть менее 6.5. Для существования кумжи в водной системе необходим нерестовый ручей, где имеются подходящее нерестилище, участки летнего нагула и места для зимовки молоди в первые годы жизни. Длина ручьев, где нерестится и проводит первые годы жизни кумжа, должна быть не менее 4 км; при этом зона перекатов и плесов в сумме должна составлять не менее 80% от длины водотока. Необходимым условием обитания кумжи является стабильный гидрологический режим, обеспечивающий непромерзание ручьев и речек в зимнее время и наличие проточности в течение летнего периода. Из 17 исследованных водоемов этим требованиям соответствуют лишь 6 водных систем, причем кумжа наиболее многочисленна в озерно-речных системах с выровненным режимом водности.

Биологическая характеристика кумжи из модельных популяций

Продолжительность жизни кумжи в разных водных системах в большинстве случаев составляет пять-шесть лет. Прослеживается тенденция к увеличению возраста рыб в крупных озерно-речных (III тип) и речных (IV тип) системах ("Нильмо", "Черная Речка"), по сравнению с простыми, неразветвленными потоками (I тип) (рис. 2). Построению чешуи, в каждом водоеме выделяются 2 группы рыб: с равномерным и не равномерным темпом роста.

На чешуе равномерно растущих рыб наблюдается чередование расширенных (6-8 широких склеритов) и узких (4-5 узких склеритов) зон прироста, соответствующих летнему и зимнему периодам роста. Такие особи, отличающиеся относительно низким темпом роста (рис 3), обитают во всех типах водных систем, но встречаются только в прудах текущих вод (ручьях, речках, межозерных протоках). Среди равномерно растущих рыб соотношение самцов и самок близко 1 : 1, при этом рыбы обоих полов были неполовозрелыми. В ручье такие особи могут находиться до трех лет. *Группировку кумжи*

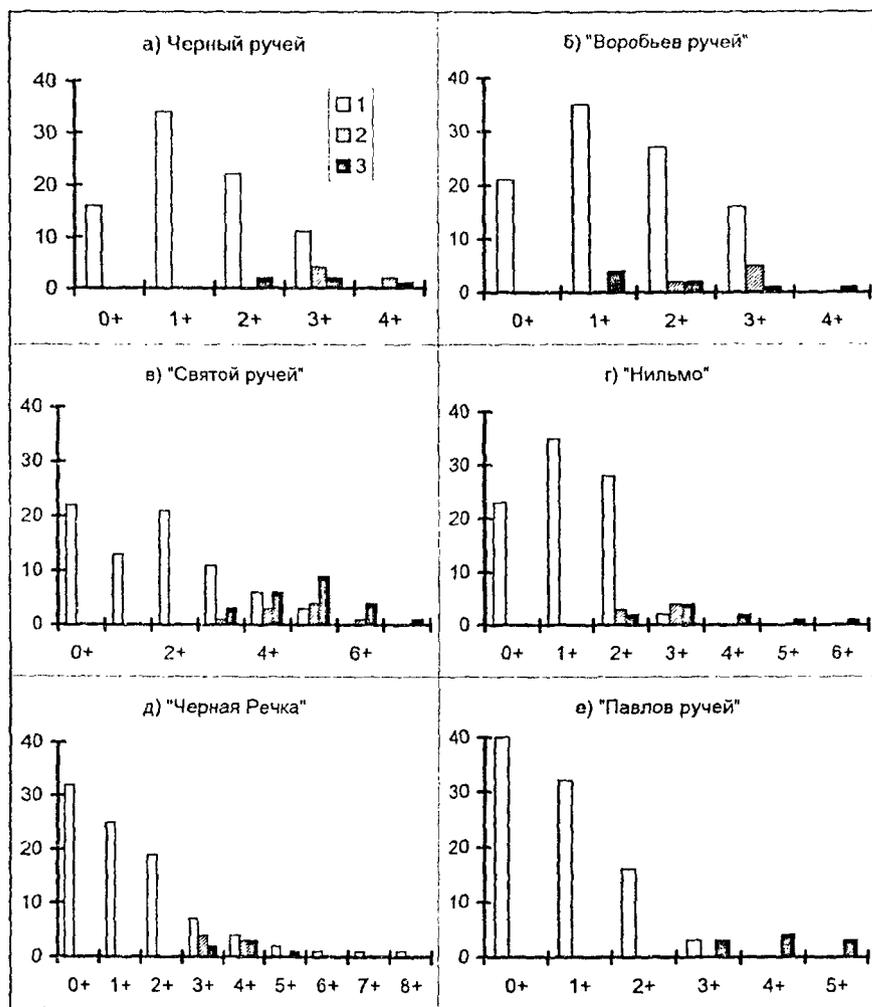


Рис. 2. Возрастной состав кумжи из разных водных систем. По оси абсцисс - возраст, по оси ординат - доля возрастных классов (в %). Обозначения: 1,2 - равномерно растущие особи: 1 - ручьевая молодь; 2 - "смолды"; 3 - неравномерно растущие рыбы.

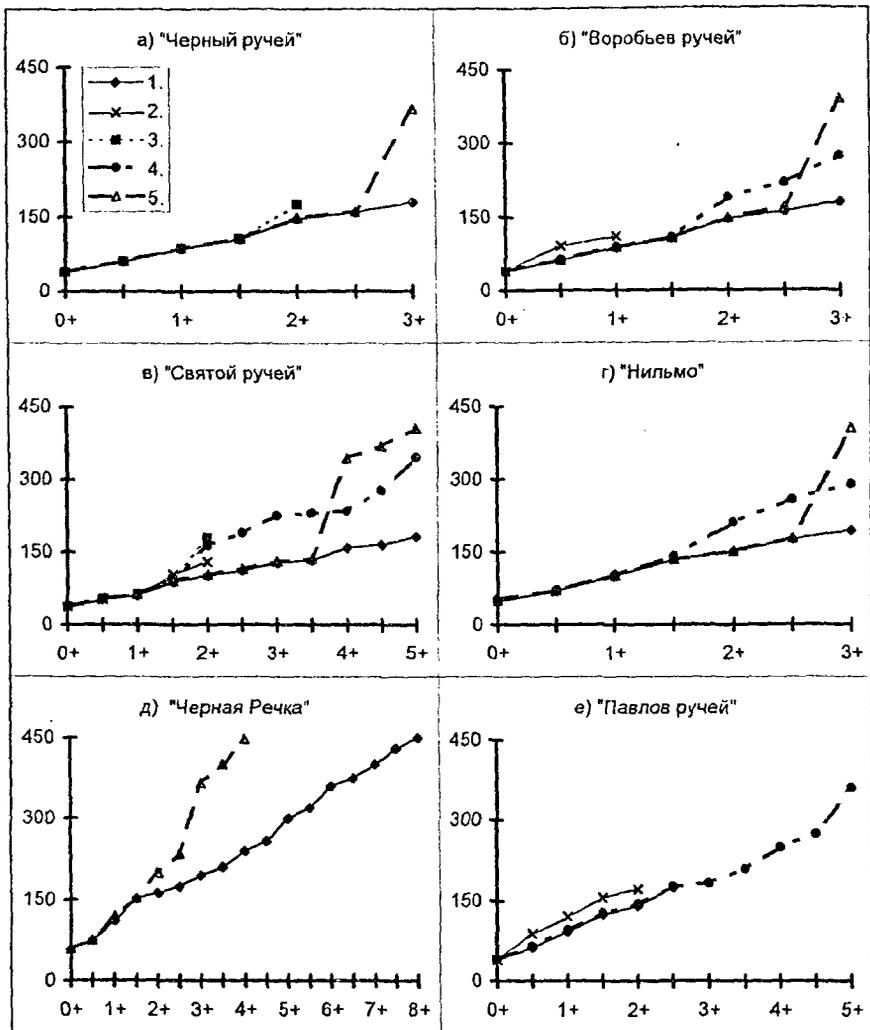


Рис. 3. Темп роста кумжи из разных водных систем. По оси абсцисс - возраст, по оси ординат - длина тела рыб в мм. Обозначения: 1 - равномерно растущие особи (ручьевая молодь и ручьевые); 2-5 - неравномерно растущие рыбы: 2 - озернозимующие; 3 - эстуарные; 4 - озерно-речные; 5 - проходные.

обитающую в пределах ручьев, характеризующуюся равномерным темпом роста, существенным преобладанием особей младших возрастных классов, не достигших половой зрелости, и соотношением самцов и самок, близким 1 : 1, мы называем "ручьевая молодежь".

Часть ручьевой молоди, начиная с возраста 2+ может превращаться в "смолов" и скатываться в море (рис. 2). Среди смолифицирующейся ручьевой молоди во всех типах водных систем резко преобладают самки. Другая часть равномерно растущих рыб может достигать половой зрелости здесь же, в ручьях. Однако, в большинстве водных систем (в 5 из 6), наблюдается созревание только самцов, а созревающие самки единичны. Исключением является сравнительно протяженная и разветвленная "Черная Речка", где наблюдается половое созревание и самцов, и самок. Экологическую группировку кумжи, обитающую постоянно в ручьях, представленную половозрелыми самками и самцами, мы, вслед за Л.С.Бергом (1948), называем просто "ручьевой" или "настоящей ручьевой".

В отличие от равномерно растущей ручьевой молоди, группа неравномерно растущих особей внутренне неоднородна и в различных водных системах число составляющих ее группировок оказалось разным. Во всех водоемах неравномерность роста обусловлена сменой характера питания и освоением более богатой кормовой базы участков водных систем вне ручьев: озер, эстуариев, моря. В связи с этим, все неравномерно растущие рыбы имеют повышенный темп роста, по сравнению с равномерно растущими (рис. 3).

Одну из неравномерно растущих группировок кумжи составляют особи, имеющие на чешуе зону последнего летнего прироста, превышающую примерно в 1,5 раза такую у равномерно растущих рыб. Обычно эта группа представлена рыбами в возрасте 1+ и 2+. Особи этой группировки встречаются только в тех водных системах, где имеются эстуарии при впадении ручьев в море ("Черный" и "Святой"). Весной, при повышении температуры воды с 7 до 9°C, рыбы, выходя из ручьев, имеют "ручьевой" облик и структуру чешуи равномерно растущих рыб. В июле и августе они обитают в эстуарии, где питаются молодью колюшек и бокоплавами. Темп роста рыб во время нагула в эстуарии повышенный (рис. 3). Начиная с конца августа, после охлаждения воды в эстуарии ниже 10°C рыбы из эстуария уходят в ручей. Экологическую группировку неравномерно растущей кумжи, происходящую от ручьевой молоди, нагуливающуюся в летнее время в эстуариях с низкой соленостью, но не претерпевающую смолификационных преобразований, мы, вслед за Г.Ноллом (Nall, 1930) и Г.П.Барачем (1962), называем "эстуарной".

На чешуе рыб другой группировки кумжи с неравномерным ростом выделяются две зоны роста - центральная, по структуре соответствующая чешуе равномерно растущих рыб с относительно замедленным ростом, и периферическая, повышенного роста. Периферическая зона, по сравнению с центральной, имеет более широкие как летние, так и зимние склериты. В обеих зонах наблюдаются 1-3 годовых кольца. Это крупные, половозрелые особи, в возрасте 2+-7+, которые встречаются только в озерно-речных системах ("Воробьев", "Святой", "Нильмо", "Павлов"), обитая постоянно в озерах. Такие особи первые 1-3 года проводят в ручьях, затем переходят к нагулу в озерах. Выход рыб из ручьев в озера происходит в середине-конце мая при повышении температуры воды с 6 до 9°C. В озерах кумжа питается молодью рыб (ряпушка, сиг, налим), что вызывает повышение темпа роста (рис. 3). В нерестовый ручей эти рыбы возвращаются только после достижения половой зрелости. Ход рыб на нерест наблюдается в мелких ручьях

(Воробьев, Святой) в сентябре, а в более крупных речках (Нильме) - в начале лета. Экологическую группировку неравномерно растущей кумжи, выходящую в весеннее время из ручья в озеро, переходящую к постоянному обитанию в озере, достигающую там половой зрелости, возвращающуюся в ручей только для нереста, мы вслед за Ю.А.Смирновым (1979), называем "озерно-речной".

У рыб третьей группировки на чешуе выделяется широкая зона зимнего прироста, состоящая из 8-11 узких зимних склеритов. По внешнему облику эти рыбы ничем не отличаются от обитающих в ручье рыб с равномерным ростом, но, в отличие от последних, подавляющее большинство имеет возраст - 1+, редко 2+. Такие рыбы встречаются летом и осенью в самых верхних участках ручьев, входящих в состав небольших озерно-речных систем ("Воробьев", "Святой", "Павлов"). Эти особи зимуют в озере. Это подтверждается поимками в сентябре поднимающихся из ручья в озеро рыб, после похолодания воды ниже 9-10^oC. А весной, после таяния льда, эти рыбы возвращаются из озера в ручей. В дальнейшем, часть из них может созревать в ручьях, пополняя *ручьевую* группировку, или вновь уходить в озеро, пополняя *озерно-речную* группировку. Таким образом, *неравномерно растущие особи, имеющие широкую зону зимнего прироста, образуют особую экологическую группировку, для которой характерен подъем в озеро осенью, пребывание в озере в холодное время года, возвращение весной обратно в ручьи в неполовозрелом состоянии, которую мы называем "озернозимующей"*.

Последнюю группировку составляют крупные, половозрелые особи в возрасте 2+4+. Их чешуя по строению сходна с чешуей рыб озерно-речной группировки, но периферическая зона содержит очень широкие и многочисленные (до 25) склериты и резко отличается от центральной. Особи с таким типом строения чешуи выходят из ручьев и нагуливаются в море, питаются молодью морских рыб и крупными ракообразными. Выход из ручьев наблюдается в июне, причем все рыбы имеют облик "смолтов". Темп роста рыб во время морского нагула самый высокий из всех неравномерно растущих рыб (рис. 3). Анадромная миграция из моря в ручьи в относительно крупных водотоках (р. Нильме) наблюдается с середины августа по конец сентября, тогда как в мелких ручьях - только в конце сентября, после длительных дождей и подъема уровня воды в них. Экологическую группировку *неравномерно растущей кумжи, претерпевающую смолтификацию, нагуливающуюся и достигающую половой зрелости в морской воде и возвращающуюся на нерест в ручьи, мы, согласно представлениям Л.С.Берга (1948), Г.В.Никольского (1974) и др. называем "проходной"*.

Генетическая изменчивость экологических группировок кумжи

Анализ изменчивости белковых локусов показал, что между популяциями кумжи из разных водоемов Великой Салмы обнаружены заметные различия в частотах аллелей (табл. 2). В то же время в выборках, собранных из одного водоема в разные годы, между особями кумжи разного года рождения и между отдельными экологическими группировками кумжи в пределах одной водной системы достоверных различий в частотах аллелей не выявлено (табл. 2). Не обнаружено различий и в функциональных параметрах реакции фермента лактатдегидрогеназы белых скелетных мышц разных экологических группировок кумжи (Андреева и др., 1996). Обнаружены лишь некоторые различия в средней гетерозиготности в выборках кумжи из разных экологических группировок (Махров и др., 1995, 1997). Таким образом, говорить об определяющем влиянии генетических факторов на формообразовательные процессы у кумжи пока не представляется возможным.

Особенности внешней морфологии рыб

Разнообразие экологических группировок кумжи и особенности их обитания в различных участках водных систем предполагают связь внешних абиотических условий и тенденций в изменении габитуальных параметров рыб. Так, рыбы, живущие в ручьях, на течении, вырабатывают адаптации, направленные на удержание в потоке и маневрирование в нем. В связи с этим внешний облик ручьевой молоди сходен во всех водоемах, т.к. сходные условия нерестовых ручьев определяют сходство строения тела рыб. *Ручьевая молодь* и *ручьевые* рыбы имеют массивную голову, смещающую центр тяжести в переднюю часть тела, значительные размеры глаз для улучшения ориентации и поиска пищевых частиц, а также парные и непарные плавники большой площади (рис. 4).

Выход рыб из ручья в озеро и повышение темпа роста *озерно-речных* рыб обуславливает формирование более обтекаемого тела (рис. 4), уменьшение размеров плавников и изменение их положения на теле.

Внешний облик *озернозимующих* и *эстуарных* рыб не претерпевает значительных перестроек, особи этой группировки морфологически близки к *ручьевой молоди* (рис. 5).

Смолтификация и переход к обитанию в море, где кумжа растет наиболее быстро, сопровождается значительными морфологическими перестройками: тело рыб становится вытянутым, торпедообразным, изменяется положение плавников на нем, изменяются пропорции элементов головы и др. (рис. 4). В пространстве главных компонент смолты и проходные особи наиболее удалены от пресноводных группировок (рис. 5).

Так как в основе существования экологических группировок кумжи лежит вероятностный процесс попадания особи в разные участки водной системы и связанные с этим изменения темпа их роста, то можно говорить, что обнаруженные морфологические особенности у разных рыб являются вариантами модификаций, обусловленных сменой среды обитания в онтогенезе. Поэтому, несмотря на то, что образование экологических группировок сопровождается заметными изменениями формы тела, строгих границ между экологическими группировками нет. Выделить "формы" кумжи, в традиционном их понимании (Берг, 1948 и др.) весьма затруднительно, т.к. обнаруженные особенности их становления предполагают существование многочисленных переходных групп особей.

Основные механизмы экологического формообразования у кумжи

Как показало исследование особенностей биологии кумжи, во всех водных системах, различающихся размерами, строением и гидрологией, выделяется равномерно растущая, обитающая в ручьях *ручьевая молодь* - которая является источником для появления всех других выявленных экологических группировок, осваивающих иные участки водных систем. Соответственно, ручьи, где проходят первые годы жизни кумжи, являются тем исходным биотопом, откуда начинается освоение озер, эстуариев и моря. *Ручьевая молодь*, обитающая в нерестовом ручье, при определенных условиях может достигать половой зрелости здесь же, в ручье, образуя *настоящую ручьевую* группировку. В других случаях происходит выход *ручьевой молоди* из ручьев. Она может остаться в пресных водах, осваивая озера с образованием *озернозимующей* и *озерно-речной* группировок. *Ручьевая молодь* может уходить и в море, образуя *эстуарную* и/или *проходную* группировки. При этом нерест рыб всех экологических группировок, существующих в водной системе, происходит в одни и те же сроки и на одних и тех же нерестилищах.

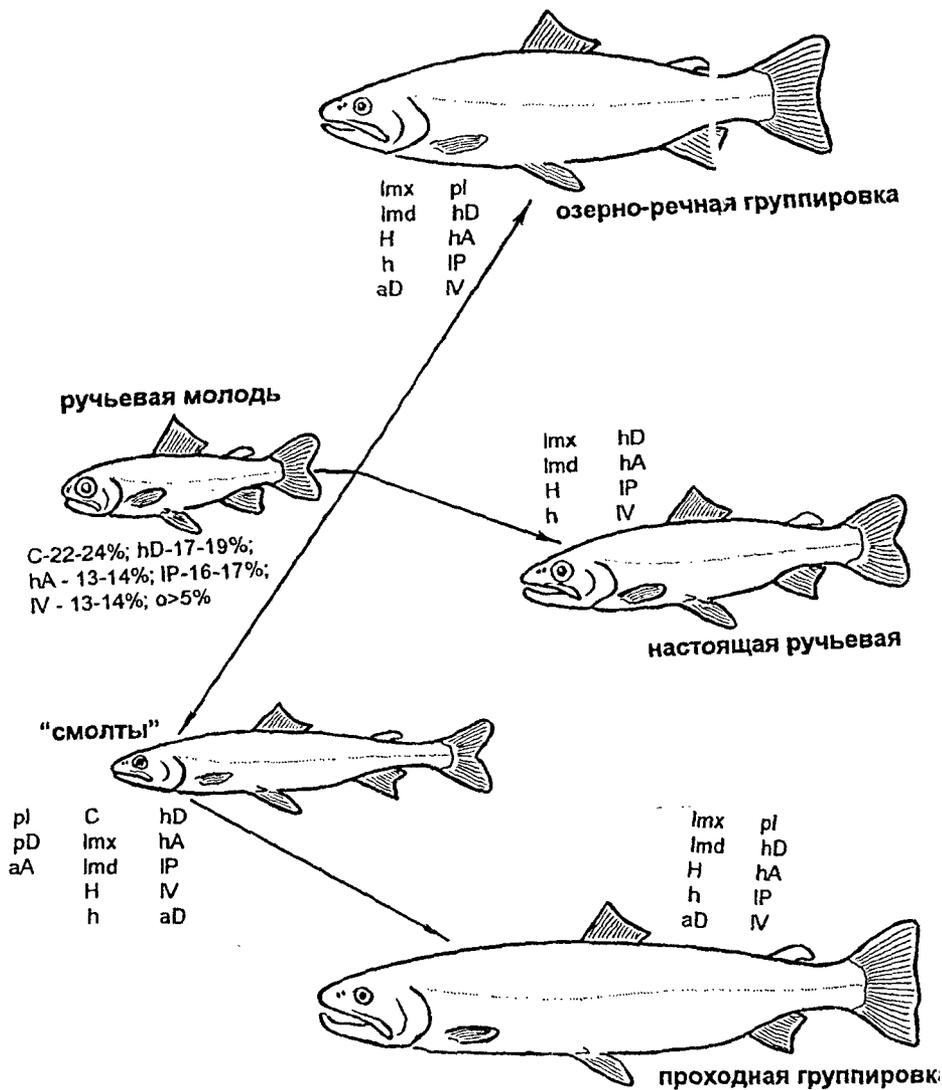


Рис. 4. Габитуальные изменения при формообразовании у кумжи. Приведены только достоверно изменяющиеся признаки. Обозначения: С - длина головы; о - диаметр глаза; lmx - длина верхней и lmd - длина нижней челюстей; H - наибольшая и h - наименьшая высоты тела; pl - длина хвостового стебля; hD - высота спинного и hA - анального плавников; IP - длина грудного и IV - брюшного плавников; aD - антедорсальное, pD - постдорсальное и aA - антеанальное расстояния.

Таблица 2.

Генетическая изменчивость кумжи водоемов Великой Салмы

водная система	группировка	n	H	частота аллелей		
				LDH-5*90	PMI*105	G3PDH2*70
"Черный ручей"	ручьевая (самцы)	13	0.462	0.731	0.308	0.192
	проходная	19	0.386	0.684	0.342	0.132
"Воробьев ручей"	ручьевая (самцы)	51	0.431	0.794	0.480	0.0
	проходная	28	0.375	0.790	0.476	0.0
"Святой ручей"	ручьевая молодь	53	-	0.462	0.132	0.085
"Нильмо"	ручьевая (самцы)	17	0.333	0.912	0.177	0.294
	озерно-речная	49	0.257	0.899	0.221	0.231
	проходная	25	0.333	0.880	0.240	0.340
"Черная Речка"	ручьевая молодь	33	-	0.103	0.309	0.0
"Павлов ручей"	ручьевая молодь	70	-	0.500	0.297	0.473

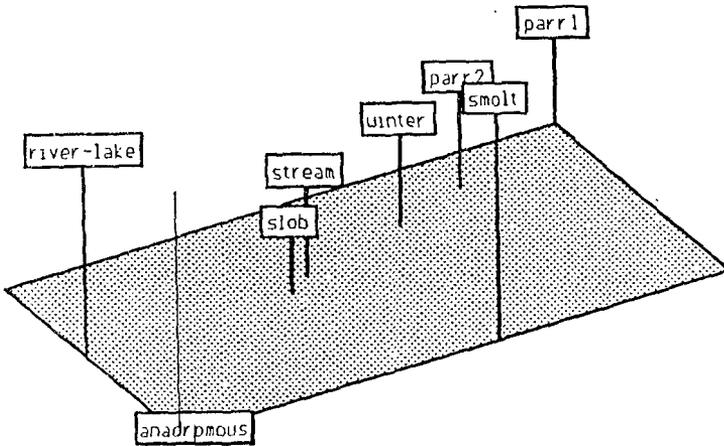


Рис. 5. Фенетические отношения различных экологических группировок кумжи в пределах одной водной системы (на примере системы "Святой ручей"). Обозначения группировок: parr1 и parr2 - ручьевая молодь 1+ и 2+ соответственно; stream - ручьевая; slob - эстуарная; winter - озернозимующая; river-lake - озерно-речная; smolt - "смольты"; anadromous - проходная.

Согласно представлением А.Н.Северцова (1967), критериями биологического прогресса вида, или возрастания приспособленности в поколениях, являются 1) увеличение численности, 2) расширение области распространения и 3) прогрессивная дифференциация. Результаты проведенных исследований показывают, что процессы освоения кумжей различных биотопов и внутривидовая экологическая дифференциация происходит в разном возрасте на протяжении всего ручьевого периода жизни, причем исходным источником всего экологического многообразия является *ручьевая молодь*. При этом, как правило, попадание рыб в разные участки водных систем вне ручьев обусловлено влиянием абиотических факторов (гидрология потока воды, наличие укрытий, термоградиент) и внутривидовыми взаимоотношениями (конкуренцией за лучшие участки). В связи с этим мы предполагаем, что предпосылки, определяющие формирование различных экологических группировок у кумжи имеют практически одинаковую природу.

Причины, обуславливающие выход части особей из ручьев, по нашему мнению, заключаются в тех биологических особенностях, что свойственны кумже в ранний ручьевого период: конкуренция, индивидуальная агрессивность, территориальность, и, как следствие, - многократное пространственное перераспределение рыб с возрастом. В результате перераспределения, часть рыб, обитающих в краевых участках ручьев, может подниматься вверх по течению, выходя в озеро, или спускаться вниз по течению, в море.

Выход рыб в озеро происходит дважды в год - весной и осенью. Побудительным мотивом для весенней миграции рыб в озеро могут быть напряженные пищевые отношения, особенно между крупными особями *ручьевой молоди* во время смены зимовальных стаций на летние. Направление перемещений - из ручья в озеро, может задаваться градиентом температур в направлении от истока ручья к его устью. Появление *озерно-зимующей* группировки может быть обусловлено недостатком подходящих зимовальных стаций обитания в ручье, а движение вверх по течению - также градиентом температур в верхнем течении ручьев (Кузицин, 1992; Кузицин и др., 1994). Ориентируясь на теплую озерную воду, позволяющую продлить сезон активного питания, а также, видимо, под воздействием хищников (крупных *ручьевых* и *озерно-речных* рыб), часть *ручьевой молоди* выходит в озеро, где и проводит зиму. Таким образом, недостаток жизненного пространства в ручьях может вызывать повышенную мигрантную активность рыб, а градиент температур - задавать направление перемещений (Кузицин и др., 1995).

Выход особей, не претерпевших смолтификацию, из ручьев вниз по течению часто рассматривается как пассивный акт, вызванный отсутствием у них механизмов противодействия потоку воды (Ottaway, Clarke, 1981; Elliott, 1987). Дальнейшая судьба *ручьевой молоди*, вынесенной течением, определяется наличием в устьевой части ручьев устойчивой зоны низкой солености. В тех случаях, когда устье ручья представляет собой длинный эстуарий, где складывается режим солености 2-10 ‰, создаются предпосылки для существования *эстуарной* группировки кумжи.

Таким образом, одним из механизмов экологического формообразования у кумжи является естественная тенденция к расширению жизненного пространства и перераспределения рыб в водоеме в процессе сезонной цикличности активно-пассивных миграций по различным градиентам, складывающимся в природных условиях, результатом чего является снижение конкуренции и выход из-под пресса хищников.

Данный механизм удовлетворительно объясняет способы освоения кумжей так называемых "пресноводных" участков водных систем: ручьев, озер, распресненных эстуариев. В то же время освоение морских вод, связанное с глубокими морфо-

физиологическими перестройками организма рыбы, должно определяться, по-видимому, другим механизмом. На наш взгляд, пусковым сигналом включения программы смолтификации и соответственно образования проходной группировки кумжи, так же как и в случае формирования "пресноводных" группировок, являются экологические факторы. Известно, что половое созревание самок лососей имеет сложный характер и требует предварительного накопления значительных жировых запасов в теле рыб, в то время как созревание самцов может происходить и без такого (Шатуновский, 1978; Сидоров, 1983). Логично предположить, что процесс полового созревания и начало смолтификации могут находиться в тесной обратной связи, что подтверждается физиологическим состоянием смолтифицирующейся молоди. В связи с этим можно говорить о том, что задержка полового созревания у лососей сопряжена с процессом включения генетической программы смолтификационных преобразований. И наоборот, начало полового созревания может обуславливать блокировку программы смолтификации и предопределяет образование пресноводных группировок. Пространственное перераспределение рыб в пределах водной системы и освоение одними особями озер, эстуариев, а другими - только ручьев приводит к различиям в протекании физиологических процессов в их организмах. Особи, вышедшие в озера или эстуарии, осваивающие там богатую кормовую базу, увеличивают темп роста. Значительное ускорение роста, как правило, вызывает ускорение полового созревания. Наоборот, оставшаяся в потоках равномерно растущая молодь с замедленным темпом роста составляет основу смолтифицирующихся рыб. В этой группе преобладают самки, для которых в условиях ручья недостаточно энергетических ресурсов для достижения половой зрелости. В связи с этим, на наш взгляд, процесс смолтификации у кумжи является одним из альтернативных путей онтогенетического развития (Кузищин и др., 1997). Теоретически возможна смолтификация и озерно-речных рыб, однако, как показало изучение строения чешии, ни разу не встречались неравномерно растущие особи среди скатывающихся "смолтов".

Таким образом, еще одним механизмом экологического формообразования у кумжи является канализация протекания физиологических процессов:

- а) ускоренный темп роста — раннее половое созревание — блокировка программы смолтификации — образование жилых форм;
- б) замедленный темп роста — задержка полового созревания — смолтификация — образование проходных форм.

Выявленные механизмы формообразования предполагают, что конкретные пути становления тех или иных экологических группировок являются результатом взаимодействия различных факторов среды или доминированием одного из них. Исходя из этого возможно заранее предположить, на какие группировки может дифференцироваться популяция кумжи, при условии, что нам известно строение (сложность и разветвленность) и особенности гидрологического режима водоемов. Это подтверждается тем, что обнаружено значительное сходство в составе экологических групп в популяциях кумжи, населяющих водоемы, близкие по строению (популяции "Воробьева" и "Святого зучьев" и др.).

Таким образом, разнообразие экологических группировок кумжи, обнаруженное нами, оказалось сопоставимым не только и не столько со сложностью строения водных систем, сколько с количеством и разнообразием пригодных для ее обитания биотопов в пределах водных систем. В соответствии с полученными нами данными и представлениями других авторов, можно говорить, что чем сложнее устроена водная система (наличие в ее составе озер, эстуариев, притоков и т.д.), тем выше вероятность увеличе-

ния внутривидового разнообразия, повышающего приспособленность популяции к условиям обитания в этой водной системе (Jenkins, 1969; Elliott, 1982, 1994; Bachman, 1984; Heggenes, 1988 и др).

Сравнительные особенности биологии кумжи и семги водной системы "Нильмо"

Учитывая, что кумжа и семга в северных реках часто обитают совместно и характеризуются большим морфологическим сходством (Шустов, 1983; Frost, Brown, 1967), был проведен сравнительный анализ морфоэкологического разнообразия семги и кумжи в пределах одной водной системы при совместном их обитании.

Анализ строения чешуи рыб показал, что характер роста всех особей семги в пресноводный период равномерный, а продолжительность ее жизни в пресных водах, как правило, на два-три года больше, по сравнению с ручьевой молодью кумжи.

В первые годы жизни в реке молодь обоих видов распределена неравномерно, но выбор биотопов кумжей и семгой был совершенно разным (Кузищин, Новиков, 1994). Речная молодь семги, в подавляющем большинстве случаев, стремится занять более выровненные участки русла - пологие перекаты или концевые зоны крутых перекатов, что, видимо, определяется питанием дрейфовыми кормовыми частицами. Наоборот, речная молодь кумжи занимает укрытые биотопы - завалы камней и бревен, щели между камнями, что может быть обусловлено возможностью питания прикрепленными объектами.

В отличие от кумжи, семга в условиях водной системы "Нильмо" не образует пресноводных группировок, но у нее более выражена тенденция к созреванию самцов в реке. Если у кумжи случаи полового созревания речных самцов наблюдались лишь в возрасте 3+, то у семги уже в возрасте 1+ до 20% самцов достигали половой зрелости.

Несмотря на различия в продолжительности жизни, распределении в реке и особенностях биологии, смолтификация у молоди обоих видов наступает в сходном возрасте: в 2+ и 3+, с преобладанием последних. Характер покатной миграции у видов различался. У кумжи смолты скатывались в сжатые сроки, начале-середине июня, на фоне роста температур с 10 до 15-16°C. Основные черты покатной миграции "смолтов" кумжи р. Нильмы ничем не отличались от ската кумжи в других водных системах, где этот вид обитал отдельно от семги. Скат семги был более растянут: первые рыбы начинали скатываться в конце мая, при температуре 8-9°C, наибольшей интенсивности скат достигал в середине июня, его конец приходился на первую декаду июля. Несмотря на сходство внешних условий (температура, поток и др.), скат семги более растянут по сравнению с кумжей.

В отличие от проходной кумжи, отличающейся высокой однородностью (отсутствуют "яровые" и "озимые" расы, ход в реку всех рыб происходит в конце лета, в сжатые сроки, пребывание в море всех проходных рыб ограничивается 2-3 месяцами), проходная семга, неоднородна, представлена более мелкими группировками. Среди проходной семги выделяются: 1) крупные половозрелые (64-65 см) самки, проведшие 2 года в море, заходящие в реку в начале июля; 2) мелкие половозрелые (49-60 см) самцы и самки, проведшие 1 год в море, заходящие в реку с конца июля до начала августа; 3) крупные (70-86 см) неполовозрелые самки, проведшие в море 3 года, входящие с сентября до ледостава; 4) половозрелые самцы, которые имели на чешуе только одну зону летнего морского прироста, т.е. провели в море 3-4 месяца. Согласно классификации Л.С.Берга (1935, 1948), и В.Шерера (Shearer, 1963), описанные группировки носят:

названия "закройка", "тинда", "чистая семга" и "post-smolt" (или "pre-grilse") соответственно.

Нерестилища семги и кумжи пространственно разобщены: семга нерестится в среднем течении реки, кумжа - в верхнем ее участке. Тем не менее, в реке обнаружены неполовозрелые особи в возрасте 0+ - 2+, являющиеся гибридами между семгой и кумжей (Махров и др., 1997).

Сравнение особенностей внутривидовой изменчивости свидетельствует, что механизмы становления морфо-экологического разнообразия у двух родственных видов - семги и кумжи в пресноводный период могут быть в принципе сходными. Обоим видам свойственна агрессивность, конкуренция за лучшие кормовые участки, территориальность, увеличение размеров охраняемой площадки с возрастом и т.п., что дает основания говорить о сходном характере действия плотностной регуляции в стартовых моментах формообразования у обоих видов. Однако, одно и то же воздействие внешних факторов на семгу и кумжу приводит к разным последствиям.

Жизненный цикл семги жестко канализован в сторону освоения морской среды через этап смолтификационных преобразований организма. Даже имея возможность свободного выхода в озеро и освоения его кормовых ресурсов, зона обитания молоди семги строго ограничена нерестовым ручьем (рекой). Для семги механизм морфо-физиологических перестроек для освоения морской среды реализуется практически для всех самок и большинства самцов. Более того, известно, что даже карликовые самцы семги, созревающие в пресной воде, на следующий год также способны превращаться в смолтов и скатываться в море (Лысенко, 1990а,б; 1995). В отличие от семги кумжа, благодаря высокой пластичности способов питания, легко покидает нерестовый поток (Elliott, 1989), осваивает разнообразные пресноводные биотопы и может созревать в пресной воде.

Таким образом, результаты исследования показывают, что особенности экологического формообразования и у семги, и у кумжи, по нашему мнению, практически одинаковы, однако результат действия его механизмов оказывается разным. Различная жизненная стратегия двух видов обуславливает существенное снижение межвидовой конкуренции при освоении пространства водных систем. Реализация механизмов экологического формообразования у семги и кумжи сопровождается различиями в предпочитаемых биотопах, не связана с изменением масштабов модификационной изменчивости, а образование многообразия экологических группировок внутри каждого вида практически не зависит от влияния другого.

Выводы

1. Для существования кумжи необходима водная система, имеющая в своем составе протяженный поток (ручей), длиной не менее 4 км, с чередующимися плесами и перекатами, составляющими в сумме не менее 80% его длины, с устойчивым гидрологический режимом в течение всего года, при этом активная реакция воды (рН) должна быть не менее 6.5.

2. Становление разнообразных экологических группировок у кумжи происходит в течение жизни одного поколения и является проявлением модификационной изменчивости. *Ручьевая молодь*, как наиболее генерализованная по своей природе группировка является исходным источником возникновения всего разнообразия экологических группировок у кумжи.

3. Разнообразие экологических группировок в популяциях кумжи коррелирует не только и не столько со сложностью строения водных систем, сколько с количеством и разнообразием пригодных для ее обитания биотопов. Исходным биотопом для возникновения всех группировок кумжи являются нерестовые ручьи.

4. Достоверных генетических различий между экологическими группировками кумжи, однозначно свидетельствующих в пользу гипотезы о генетической предопределенности формообразования не обнаружено.

5. Формообразовательные процессы у кумжи определяются, в основном, двумя механизмами.

1) *Плотностная регуляция*: естественная тенденция к расширению жизненного пространства и перераспределения рыб в водоеме в процессе сезонной цикличности активно-пассивных миграций по различным градиентам, складывающимся в природных условиях, результатом чего является снижение конкуренции и выход из-под пресса хищников.

2) *Канализация протекания физиологических процессов в организме рыб*:

а) ускоренный темп роста --- раннее половое созревание --- блокировка программы смолтификации --- образование жилых форм;

б) замедленный темп роста --- задержка полового созревания --- смолтификация --- образование проходных форм.

6. Механизмы экологического формообразования у семги и кумжи в принципе одинаковы. Результат их действия разный: кумжа осваивает все пресноводные биотопы, у семги все многообразие внутривидовых группировок связано с освоением морской среды.

7. Реализация механизмов экологического формообразования у семги и кумжи сопровождается различиями в предпочитаемых биотопах, не связана с изменением масштабов модификационной изменчивости, а становление различных экологических группировок внутри каждого вида практически не зависит от влияния другого.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Новиков Г.Г., Кузицин К.В. 1990. О морских миграциях семги. - В кн.: Симпозиум по атлантическому лососю. Сыктывкар. 48 с.
2. Кузицин К.В. 1992. Биология молоди кумжи в озерно-ручьевых системах. - Проблемы изуч., рац. использов. и охраны прир. рес. Белого моря. Петрозаводск. С. 75-77.
3. Кузицин К.В., Махров А.А., Новиков Г.Г. 1994. Модель жизненного цикла кумжи. - 5-е Всероссийское совещание "Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб". Москва. С. 127-128.
4. Кузицин К.В., Новиков Г.Г. 1994. Морфоэкологическая дифференциация молоди семги *Salmo salar* и *Salmo trutta* в небольших потоках (Северная Карелия). - Вопросы ихтиологии. Т. 34. вып. 4. С. 479-485.
5. Кузицин К.В., Махров А.А., Новиков Г.Г. 1995. О некоторых механизмах формообразования у кумжи *Salmo trutta* L. - Проблемы изуч., рац. использов. и охраны прир. рес. Белого моря. С-Петербург. С. 127-128.
6. Махров А.А., Кузицин К.В., Новиков Г.Г. 1995. Экологическая дифференциация и генетическая изменчивость кумжи. - Проблемы изуч., рац. исп. и охраны прир. рес. Белого моря. С-Петербург. С. 136-137.
7. Андреева А.П., Махров А.А., Кузицин К.В., Новиков Г.Г. 1996. Характер адаптивных изменений лактатдегидрогеназы белых скелетных мышц у кумжи (*Salmo trutta* L.). - Известия РАН. Сер. биологическая. N 4. С. 406-410.
8. Махров А.А., Кузицин К.В., Алтухов Ю.П. 1997. Связь аллозимной гетерозиготности с темпом роста и экологической дифференциацией кумжи (*Salmo trutta* L.). - Генетика. Т. 33. № 5. С. 673-678.
9. Кузицин К.В., Махров А.А., Новиков Г.Г. 1997. Об альтернативности и канализованности путей экологической дифференциации у кумжи. - Тез. докл. 1-го Ихтиологического конгресса. Астрахань. (в печати).
10. Махров А.А., Кузицин К.В., Новиков Г.Г. 1997. Естественные гибриды семги (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.) в реках Белого моря. - Вопросы ихтиологии (в печати).