

РГБ ОД

13 МАЯ 1999

КОМИТЕТ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА ПРИ МИНСЕЛЬХОЗЕ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ (ВНИРО)

На правах рукописи

УДК 597.553.2:597-113.4(268.53)

КУЗНЕЦОВА ЕЛЕНА НИКОЛАЕВНА

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РОСТА СОЛОНОВАТОВОДНЫХ СИГОВ
МОРЯ ЛАПТЕВЫХ

03.00.10 - иктиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 1993

Работа выполнена во Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) в лаборатории биоресурсов дальневосточных морей.

Научный руководитель:

доктор биологических наук О.Ф.Гриценко

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук М.В.Мина

кандидат биологических наук А.Н.Котляр

Ведущее учреждение:

Московский Государственный Университет им.М.В.Ломоносова,
кафедра ихтиологии Биологического факультета.

Защита диссертации состоится "13" мар 1993 г. в 10³⁰
часов на заседании Специализированного совета Д II7.01.02 при
Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства
и океанографии (ВНИРО) по адресу: 107140, Москва, В.Красносельс-
кая, 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО

Автореферат разослан "12" апрел 1993 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета
кандидат биологических наук



А.В.Астафьева

ВВЕДЕНИЕ: ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Важнейшей задачей природопользования в Арктике и Субарктике в настоящее время является сохранение и восстановление водных экосистем. Эта задача может быть выполнена только при условии организации их мониторинга.

За последние десятилетия в регионе произошли значительные антропогенные изменения состояния среды, в результате которых некоторые реки, например Омолуй бассейна моря Лаптевых, потеряли свое промысловое значение. Процесс загрязнения рыбохозяйственных водоемов распространился и на великие сибирские реки, включая Лену. Загрязнение водоемов, их эвтрофикация и другие антропогенные воздействия сказываются на численности, физиологическом состоянии и росте рыб, включая сиговых (Алабастер, Ллойд, 1984; Моисеенко, 1988; Приймак, 1988; Бруснынина, Крохалевский, 1989).

На сиговых рыб в аркто-субарктических системах приходится 70-80% икhtiопродукции (Решетников, 1979). В Западной Сибири их ежегодный вылов во второй половине 80-х годов составлял 9-11 тыс. т (Полымский, Крохалевский, 1990), в Восточной Сибири - более 17 тыс. т (Андреенко, Пушкина, Халатян, 1990). Около половины общего улова сиговых рыб Сибири приходится на представителей солонатоводного комплекса, который образуют омуль *Coregonus autumnalis* (Pallas), ряпушка *C. sardinella* Val. и муксун *C. muksun* (Pallas), а также близкий по экологии и происхождению к сигам представитель рода *Stenodus*, - нельма *S. leucichthys nelma*. Эти виды являются экологическими доминантами арктических эстуарных экосистем. Они нагуливаются в прибрежных водах морей Северного Ледовитого океана, нерест их происходит в реках указанного бас-

сейна.

Рост сиговых рыб как изменчивый и зависимый от состояния популяций и условий среды процесс должен быть непрерывным объектом мониторинга. Изучение и мониторинг роста - это необходимые условия познания биологии и динамики численности сиговых, управления их популяциями. Однако в связи со слабой изученностью региона оказалось, что существенным препятствием для организации такого мониторинга является недостаток или отсутствие данных об исходном состоянии водных экосистем.

Методология исследования роста рыб в природных популяциях посредством анализа структуры чешуи разработана достаточно хорошо, сформулированы важнейшие требования к проведению исследований (Чугунова, 1953; Мина, 1973, 1976, 1981). В соответствии с этими требованиями недавно было выполнено исследование роста ленского муксуна (Махди, 1984; Кузнецов, в печ.). В отношении других солоноватоводных сигов побережья моря Лаптевых подобные исследования отсутствуют. Поскольку возрастной состав популяций является одной из важнейших характеристик их биологического состояния, сведения о нем приведены во многих работах, посвященных биологии и промыслу сигов р. Лены (Борисов 1928; Аверинцев, 1932; Пирожников, 1955; Дормидонтов, 1978; Титова, 1969; Халатян, Ризванов, 1979; Тяптиргянов, 1990; и др.). Эти работы дают общее представление о возрастном составе нерестовых стад, находящихся в процессе миграции в низовье р. Лены, однако, в оценках возраста у разных авторов наблюдаются несоответствия, возможно, определяемые различиями в методике исследования. В отношении методики обычно не приводится никаких сведений. Нередко на основании изучения возрастного состава делаются выводы о степени промыслового использования популяций. В семидесятые годы разные авторы неоднозначно оценивали данные о

размерно-возрастном составе солоноватоводных сига моря Лаптевых. Так, Титова (1971) считала, что он свидетельствует о чрезмерном промысловом использовании, Халатян и Ризванов (1979) - о недоиспользовании запасов. В общем, промысел рассматривался как единственный фактор, влияющий на размерный и возрастной состав стада, хотя вопрос о влиянии промысла на возрастной состав и рост сига обстоятельно не был исследован.

Практически не исследованными остались вопросы, связанные с ростом рыб в течение всего жизненного цикла, изменчивостью показателей роста, влиянием на рост природных факторов, плотности популяций и многие другие важнейшие вопросы.

Отсутствие фундаментальных исследований по росту солоноватоводных сига моря Лаптевых, которые целесообразно провести на популяциях, еще не подвергшихся значительным антропогенным воздействиям, побудило нас к обработке и изучению материалов, имеющихся в лаборатории биоресурсов дальневосточных морей ВНИРО, собранных в период, когда единственным существенным антропогенным фактором воздействия на экосистемы р.Лены и побережья моря Лаптевых был промысел. Полученные данные были сопоставлены с материалами по росту, характеризующими период слабого развития промысла (30-е годы), и современными.

Цель и задачи исследования. Основная цель исследования: создание базы для мониторинга размерно-возрастного состава и роста популяций, образующих солоноватоводный комплекс сига моря Лаптевых. В понятие базы мониторинга мы вкладываем следующее содержание:

- характеристика важнейших параметров роста основных популяций в течение жизненного цикла;
- описание изменчивости роста, связанной с полом, возрастом,

а также пространственно-временной;

- анализ факторов среды, влияющих на показатели роста.

Теоретическое значение и научная новизна. Диссертация представляет собой первое обстоятельное исследование темпа линейного и весового роста омуля и ряпушки р.Лены в течение всего жизненного цикла. С привлечением данных по росту муксуна дан сравнительный анализ роста всего комплекса солоноватоводных сигов моря Лаптевых. Впервые получены следующие научные результаты:

1. Установлено, что у всех солоноватоводных сигов зимний рост практически отсутствует, что позволяет переоценить имеющиеся данные о значении зимнего питания; этот факт имеет общебиологическое значение.

2. Показано, что половозрелые рыбы разного возраста мало отличаются по размерам. Показан S-образный характер кривых весового роста солоноватоводных сигов, в связи с чем распространенное мнение о том, что наибольший темп весового роста наблюдается у половозрелых рыб (Есипов, 1941; Михин, 1941; Кириллов, 1972; Москаленко, 1971; и др.), должно быть пересмотрено.

3. Дана характеристика изменчивости роста, связанной с возрастом, полом, временем и географическим местоположением. Показана многолетняя приуроченность локальных скоплений солоноватоводных сигов к устьевым участкам разных протоков дельты. Выяснено, что рост рыб в этих скоплениях находится в прямой зависимости от объемов стока, попадающего в море через протоки.

4. Дана характеристика возрастного состава, линейного и весового роста отдельной популяции ряпушки, воспроизводящейся в р.Омолы.

5. Дана реконструкция изменений массы особи в течение жизненного цикла с учетом повторного нереста.

6. Показано, что основу нерестовых стад солоноватоводных сига рек Лена и Омлой составляют впервые созревающие особи; особенно это относится к самкам. Этот факт имеет принципиальное значение для выработки подходов к регулированию промысла.

7. Установлено, что на чешуе существенной части участвующих в нересте рыб новый прирост отсутствует или незначителен. В связи с этим при определении возраста нерестовавших рыб возможно занижение возраста.

8. Установлены высокая корреляция величины приростов у разных видов и влияние абиотических факторов, включая атмосферные процессы, на темп роста.

9. Показано существование значительной амплитуды изменчивости соотношения полов преднерестовых стад ленских солоноватоводных сига, которая может существенно сказываться на их воспроизводительном потенциале. Приведены сведения о возможном влиянии климатических условий года на соотношение полов.

10. Приведены сведения о существовании значительной долговременной изменчивости в характеристиках нерестовых стад омуля и муксуна, определяемой абиотическими факторами и влиянием промысла.

11. Предложена система регулирования промысла сиговых рыб р.Лены, основанная на мониторинге популяций и промысла.

Практическое значение. Полученная совокупность данных, характеризующих возрастной состав и темп роста популяций солоноватоводных сига в условиях слабого антропогенного воздействия на состояние среды обитания, а также выявленные закономерности роста, могут быть использованы для организации мониторинга популяций как основы управления, для совершенствования подходов к регулированию рыболовства. Предложена оригинальная система регулирования промысла.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на отчетной сессии ВНИРО 1991 г., а также на объединенном коллоквиуме лаборатории биоресурсов дальневосточных морей и лаборатории отраслевого прогнозирования и биоресурсов морей европейской территории России.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 4 работы.

Объем работы. Диссертация состоит из введения, 10 глав, выводов, списка цитированной литературы и приложения. Текст изложен на 137 страницах. Приложение содержит 121 таблицу и 39 рисунков. В списке литературы 123 названия работ отечественных и зарубежных авторов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Обработаны материалы по росту рыб, на которых ранее было проведено изучение экологических взаимоотношений солонатоводных сигов (Кузнецов, 1970 и др.), собранные в 1961-1965 гг. в прибрежных осолоненных участках моря Лаптевых в районах устьев Быковской, Трофимовской и Оленекской проток дельты р.Лены, близ устья р.Омолы, а также в протоках дельты и нижнем течении р.Лены. Объем этих материалов указан в табл. I.

Для характеристики современного состояния популяций и промысла обработаны данные за ряд последних лет, предоставленные Росрыбводом. Для характеристики популяций рыб в период малоинтенсивного промысла обработаны материалы Аверинцева (1932) и его сотрудников за 1930 г.

Таблица I.

Основной использованный материал

Вид рыбы	Характер обработки		
	Биологический анализ	Определение возраста	Обратные расчисления
Ряпушка	3112	2162	2091
Омуль	2485	1673	1606
Муксун *	1466	1466	1356

* Возраст и годовые приросты муксуна определены Махди К. Джабиром.

Определение возраста и измерение радиусов годовых колец на чешуе проводилось с помощью проекционного аппарата "Wetzlar" при 24,5-кратном увеличении. Кольца измерялись по переднему краю чешуи. Отбраковка трудночитаемых чешуй не проводилась.

Для характеристики роста омуля и ряпушки в течение года использовали относительную величину прироста рыбы в год наблюдения. Отношение выражали в процентах от прироста предыдущего года.

Для проведения обратных расчислений роста рыб по чешуе определяли форму связи между размером тела и передним радиусом чешуи. Обратные расчисления проводили с использованием алгоритмов расчетов размеров особей на каждом году жизни (Tesch, 1968).

Описание роста в течение жизненного цикла проводили с использованием уравнений Берталанфи, Гомпертца и логистической функции.

При изучении факторов межгодовой изменчивости приростов рыб проводился корреляционный анализ приростов разных сигов между собой и с факторами среды, информация о которых была получена из материалов ряда полярных станций, расположенных в районе побережья моря Лаптевых.

Обработка значительных объемов цифровой информации была проведена на персональном компьютере Datamini с применением пакетов программ и с использованием стандартных методов вариационно-статистической обработки материала (Рокицкий, 1964; Плохинский, 1970).

ГЛАВА 2. ЭКОЛОГИЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА СОЛОНАТОВОДНЫХ СИГОВ МОРЯ ЛАПТЕВЫХ

По литературным данным даны краткие сведения об экологии и

6. Показано, что основу нерестовых стад солоноватоводных сигов рек Лена и Омолой составляют впервые созревающие особи; особенно это относится к самкам. Этот факт имеет принципиальное значение для выработки подходов к регулированию промысла.

7. Установлено, что на чешуе существенной части участвующих в нересте рыб новый прирост отсутствует или незначителен. В связи с этим при определении возраста нерестовавших рыб возможно занижение возраста.

8. Установлены высокая корреляция величины приростов у разных видов и влияние абиотических факторов, включая атмосферные процессы, на темп роста.

9. Показано существование значительной амплитуды изменчивости соотношения полов преднерестовых стад ленских солоноватоводных сигов, которая может существенно сказываться на их воспроизводительном потенциале. Приведены сведения о возможном влиянии климатических условий года на соотношение полов.

10. Приведены сведения о существовании значительной долговременной изменчивости в характеристиках нерестовых стад омуля и муксуна, определяемой абиотическими факторами и влиянием промысла.

11. Предложена система регулирования промысла сиговых рыб р. Лены, основанная на мониторинге популяций и промысла.

Практическое значение. Полученная совокупность данных, характеризующих возрастной состав и темп роста популяций солоноватоводных сигов в условиях слабого антропогенного воздействия на состояние среды обитания, а также выявленные закономерности роста, могут быть использованы для организации мониторинга популяций как основы управления, для совершенствования подходов к регулированию рыболовства. Предложена оригинальная система регулирования промысла.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на отчетной сессии ВНИРО 1991 г., а также на объединенном коллоквиуме лаборатории биоресурсов дальневосточных морей и лаборатории отраслевого прогнозирования и биоресурсов морей европейской территории России.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 4 работы.

Объем работы. Диссертация состоит из введения, 10 глав, выводов, списка цитированной литературы и приложения. Текст изложен на 137 страницах. Приложение содержит 121 таблицу и 39 рисунков. В списке литературы 123 названия работ отечественных и зарубежных авторов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Обработаны материалы по росту рыб, на которых ранее было проведено изучение экологических взаимоотношений солонатоводных сигов (Кузнецов, 1970 и др.), собранные в 1961-1965 гг. в прибрежных осолоненных участках моря Лаптевых в районах устьев Быковской, Трофимовской и Оленекской проток дельты р.Лены, близ устья р.Омолы, а также в протоках дельты и нижнем течении р.Лены. Объем этих материалов указан в табл. I.

Для характеристики современного состояния популяций и промысла обработаны данные за ряд последних лет, предоставленные Росрыбводом. Для характеристики популяций рыб в период малоинтенсивного промысла обработаны материалы Аверинцева (1932) и его сотрудников за 1930 г.

Таблица I.

Основной использованный материал

Вид рыбы	Характер обработки		
	Биологический анализ	Определение возраста	Обратные расчисления
Ряпушка	3112	2162	2091
Омуль	2485	1673	1606
Муксун *	1466	1466	1356

* Возраст и годовые приросты муксуна определены Махди К.Джабиром.

Определение возраста и измерение радиусов годовых колец на чешуе проводилось с помощью проекционного аппарата "Wetzlar" при 24,5-кратном увеличении. Кольца измерялись по переднему краю чешуи. Отбраковка трудночитаемых чешуй не проводилась.

Для характеристики роста омуля и ряпушки в течение года использовали относительную величину прироста рыбы в год наблюдения. Отношение выражали в процентах от прироста предыдущего года.

Для проведения обратных расчислений роста рыб по чешуе определяли форму связи между размером тела и передним радиусом чешуи. Обратные расчисления проводили с использованием алгоритмов расчетов размеров особей на каждом году жизни (Tesch, 1968).

Описание роста в течение жизненного цикла проводили с использованием уравнений Берталанфи, Гомпертца и логистической функции.

При изучении факторов межгодовой изменчивости приростов рыб проводился корреляционный анализ приростов разных сигов между собой и с факторами среды, информация о которых была получена из материалов ряда полярных станций, расположенных в районе побережья моря Лаптевых.

Обработка значительных объемов цифровой информации была проведена на персональном компьютере Datamini с применением пакетов программ и с использованием стандартных методов вариационно-статистической обработки материала (Рокицкий, 1964; Плохинский, 1970).

ГЛАВА 2. ЭКОЛОГИЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА СОЛОНОВАТОВОДНЫХ СИГОВ МОРЯ ЛАПТЕВЫХ

По литературным данным даны краткие сведения об экологии и

Таблица 4.

Связь годовых приростов солоноватоводных сигов и туводного муксуна с факторами среды

Факторы среды	Омуль	Ряпушка	Муксун			Средняя связь	
			многотычинковый	малотычинковый	большеротый туводный		
Температура воздуха	0,54	0,83 **	0,44	0,54	0,36	0,39	0,52
Температура воды	0,52	0,54	0,52	0,22	0,31	0,10	0,37
Зимние расходы	0,16	-0,08	0,20	0,16	0,28	0,25	0,16
Летние расходы	0,07	-0,19	0,06	-0,37	-0,02	-0,27	-0,12
Летний уровень	-0,27	-0,69 *	-0,34	-0,61 *	-0,33	-0,57	-0,47
Солнечное сияние	0,12	0,10	0,34	0,07	0,49	0,57	0,28
Ветровой режим	0,60 *	0,69 *	0,65 *	0,45	0,65 *	0,55	0,60

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$

сменилось лишь два поколения. Вероятно, основным фактором наблюдающихся изменений является климатический (потепление, уменьшение ледовитости моря).

ГЛАВА 10. АНАЛИЗ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ И ПРОМЫСЛА

За период с 1960-х годов до настоящего времени (1991 г.) значительных изменений в размерном составе исследованных видов, а также, по-видимому, и возрастном, не произошло.

Анализ материалов об уловах, дислокации промысла, распределении рыболовного усилия с привлечением наших данных о темпе роста солоноватоводных сигов моря Лаптевых и прилове молоди в сетях с разной ячейкой показывает целесообразность введения системы регулирования промысла, основанной на мониторинге популяций и промысла, с использованием экономических стимулов. Основные этапы этого регулирования следующие: учет численности сеголетков на стандартных станциях в августе-сентябре, последующая корректировка оценок численности поколений, выдача прогноза и определение исходных лимитов по видам, определение соотношений разных видов и возрастных групп в уловах в зависимости от применяемых орудий и мест лова, оценка на основе полученных соотношений величины прилова других видов при специализированном промысле, корректировка (уменьшение) лимитов на последующие годы в зависимости от величины осуществленного изъятия, в том числе в виде прилова (главным образом, молоди). Чем более рациональным образом осуществляется изъятие, тем больше его величина может быть приближена к исходному лимиту, что создает экономические стимулы для рационализации промысла.

ВЫВОДЫ

1. Периодичность роста в течение года практически идентична у всех солоноватоводных сигаев, - омуля, ряпушки, многотычинковой, малотычинковой и большеротой форм муксуна, независимо от существенных различий в их экологии. Она определяется влиянием температурных условий на жизнедеятельность рыб. Основной нагул солоноватоводных сигаев, результирующийся в росте, происходит в период открытой воды, как и у пресноводных представителей рода в высоких широтах. Небольшая продолжительность периода роста у ленских сигаев определяет относительно малую величину общего годового прироста. Малые приросты у значительной части рыб или практическое их отсутствие в год нереста обуславливают возможность существенной погрешности в определении возраста ранее нерестовавших рыб в сторону его занижения.

2. У омуля и ряпушки наблюдаются существенные различия в росте между самцами и самками, появление которых связано с половым созреванием. Самки имеют более высокие показатели роста. У муксуна различия между рыбами разного пола незначительны.

3. В соотношении полов нерестовых стад наблюдаются существенные межгодовые колебания. Самцы преобладают в нерестовой стаде, что может быть обусловлено более ранним достижением ими половой зрелости (и, соответственно, меньшей смертностью до участия в нерестовом ходе) и более быстрым повторным созреванием при том же, что и у самок, или даже большем генеративном периоде. Получены свидетельства влияния температурных условий года на соотношение полов.

4. Линейный рост исследованных сигаев хорошо описывается урав-

нением Берталанфи. Линейный рост ряпушки характеризуется более круто изогнутой кривой, чем омуля и форм муксуна, что связано с большей скоростью достижения ею предельных размеров.

5. Весовой рост исследованных сигов, в особенности в средних и старших возрастных группах, лучше описывается уравнением логистической функции. Кривые весового роста имеют четко выраженный S-образный характер. Уравнение Берталанфи вполне пригодно для описания весового роста совокупностей неполовозрелых рыб. Наилучший темп весового роста наблюдается у омуля, активного пловца, для которого характерно питание в условиях наибольшей концентрации корма. Наиболее низкий темп весового роста имеет ряпушка. У ряпушки и крупных сигов наблюдается принципиально разная стратегия роста и воспроизводства. У ряпушки отсутствует этап интенсивного прироста массы индивида, характерный для крупных сигов. Общая жизненная стратегия ряпушки направлена на ускоренное воспроизводство при минимизации затрат на рост особи.

6. Основу нерестовых стад солоноватоводных сигов составляют впервые нерестующие особи (в особенности это относится к самцам). Большая часть рыб участвует в нересте один раз. Возможности повторного участия в нересте особей относительно короткоциклового вида ряпушки выше, чем более длинноциклового омуля, самцов - выше, чем самок.

7. Наблюдается сходство в изменении размеров тела и соотношения полов у разных видов от начала к концу нерестового хода. Рыбы из начала хода, по-видимому, имеют повышенную ценность для воспроизводства, поэтому интенсивность промысла в начале хода должна быть умеренной.

8. В скоплениях солоноватоводных сигов на путях нерестовой миграции наблюдается значительная межгодовая изменчивость возраст-

популяционной структуре исследуемых рыб.

Основной нагул и рост исследованных сигагов происходит в прибрежной зоне моря Лаптевых, включая эстуарии проток дельты Лены. Дано краткое описание гидрологического режима, фауны кормовых беспозвоночных этих районов, экологических ниш солонатоводных сигагов.

В группе исследованных сигагов наблюдается набор различных состояний подразделенности популяций, от локальных скоплений особей, степень разобщенности которых сильно варьирует в зависимости от вида, района и сезона, до репродуктивно изолированных морфобиологических форм (в пределах вида *S. tuxanus*).

ГЛАВА 3. СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ДЛИНОЙ ТЕЛА И РАДИУСОМ ЧЕШУИ

Соотношение между длиной тела и радиусом чешуи у всех исследованных сигагов описывалось уравнением второй степени. Для омуля это уравнение имеет вид: $l = -0,091R^2 + 4,87R + 2,79$; для ряпушки - $l = -0,260R^2 + 5,91R + 2,06$. Проведено сравнение зависимостей, полученных для омуля, ряпушки и четырех форм муксуна. Наиболее мелкому виду - ряпушке свойственна наиболее круто изогнутая парабола (высокий коэффициент при R^2). Экологически наиболее близкие омуль и многотычинковый муксун характеризуется наибольшим сходством исследованных зависимостей.

ГЛАВА 4. СЕЗОННОСТЬ РОСТА

Показано, что основной рост омуля и ряпушки происходит в

теплее время года. В зимний период увеличения приростов практически не происходит (табл.2). За год у омуля, ряпушки, а также муксуна (Кузнецов, Махди, 1991), на чешуе образуется одно кольцо. Периодичность роста у всех солоноватоводных сигов практически идентична независимо от существенных различий в их экологии. Она определяется влиянием температурных условий на жизнедеятельность рыб.

Таблица 2.

Достоверность разности величины относительного прироста
ряпушки в разные сезоны года

Исследуемые совокупности	Сравниваемые периоды	d.f.	t _d
Неполовозрелые особи	июль-сентябрь 1965 г.	115	4,5***
	июль-октябрь 1965 г.	195	2,3**
	октябрь-ноябрь 1965 г.	263	0,0
	август-ноябрь 1962 г.	69	3,5***
	ноябрь-декабрь 1962 г.	57	0,3
	ноябрь 1962 -январь 1963 гг.	89	0,3
Преднерестовые особи	август-сентябрь 1961 г.	223	2,6**
Преднерестовые и отнерестовавшие особи	август-конец ноября 1962 г.	270	5,3***
	начало ноября 1962 г. -		
	- январь 1963 г.	49	1,9
	конец ноября 1962 г. -		
	- январь 1963 г.	95	0,4

p<0,01; *p<0,001

Исследование чешуи преднерестовых особей омуля и ряпушки показало, что у части рыб наблюдаются очень малые приросты или практическое их отсутствие, что, очевидно, обусловлено энерги-

ческими затратами, связанными с процессом созревания, движением вверх по реке без потребления пищи в сезон нагула и отсутствием зимнего роста. Практическое выпадение годового кольца у части рыб в год нереста обуславливает неизбежность существенной погрешности в определении возраста ранее нерестовавших рыб в сторону его занижения.

ГЛАВА 5. АНАЛИЗ РОСТА ПО НАБЛЮДЕННЫМ ДАННЫМ

Исследовано 10 выборок ряпушки и 7 выборок омуля, полученных на местах нагула и преднерестовой миграции. Отмечены существенные различия в росте между самцами и самками, связанные с половым созреванием. В скоплениях сигов на местах нерестовой миграции показана значительная межгодовая изменчивость размерно-возрастного состава, указывающая на неравномерность процесса воспроизводства. Отмечены существенные изменения в соотношении полов, на которое могут влиять температурные условия года. В относительно холодном 1961 г. в нерестовом стаде ряпушки в низовье Лены самцы составили $61,8 \pm 2,23$ ($n=477$), в более теплом 1965 г. на них пришлось $75,1 \pm 1,64$ ($n=700$). Аналогичные изменения наблюдались в соотношении полов омуля. Процесс созревания самцов более мобилен, чем у самок, и кратковременное улучшение температурных условий может скорее стимулировать их созревание.

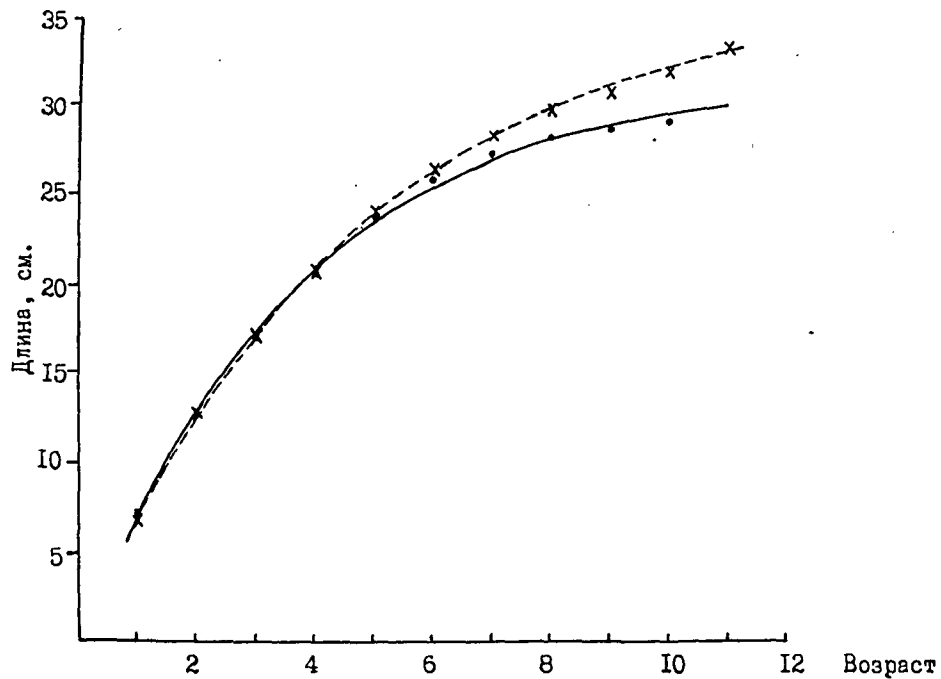
Показана значительно меньшая изменчивость размеров тела преднерестовых рыб сравнительно с возрастной, например, в нерестовом стаде ряпушки изменчивость рыб по длине составила 3,5-4%, по возрасту - 10-14%. У всех солоноватоводных сигов обнаружены существенные различия в росте особей из разных локальных скоплений, свидетельствующие о многолетней их приуроченности к устьевым участкам

тех или иных протоков. Темп роста сигов в предустьевых пространствах проток дельты находится в прямой зависимости от объемов стока, поступающих в море через эти протоки. Результаты анализа возрастного состава нерестовых стад показывают, что около 70% самок как у ряпушки, так и у омуля составляют особи двух смежных возрастных групп (ряпушка: 8+, 9+; омуль: в 1961 г. - 12+, 13+; в 1965 г. - 11+, 12+). Так как повторный нерест этих рыб на следующий год нереален, то основу нерестового стада составляют впервые нерестующие особи.

ГЛАВА 6. АНАЛИЗ РОСТА ПО ДАННЫМ ОБРАТНЫХ РАСЧИСЛЕНИЙ

Линейный рост ряпушки описывается довольно круто изогнутой кривой, рост омуля и муксуна - более пологими кривыми. Данные по росту молоди омуля удовлетворительно аппроксимируются прямой.

Различия в росте молодых рыб разного пола отсутствуют или невелики. Ко времени наступления полового созревания самки растут быстрее самцов (см. рис.). Показаны различия в темпе роста рыб разных поколений. Сравнительный анализ 9 выборок ряпушки и 10 выборок омуля, полученных в разных местах нагула и нерестовой миграции и в различные сроки, показал значительную пространственно-временную изменчивость линейного роста. Наиболее высокий темп роста наблюдался у рыб из предустьевого района Трофимовской протоки, относительно низкий - у рыб из Оленекской протоки. Соответственно, рыбы, мигрировавшие по Трофимовской протоке, имели более высокие показатели темпа роста, чем рыбы из других исследованных протоков. Через Трофимовскую протоку в море за год поступает 60-70% стока р. Лены, через Оленекскую (вместе с Туматской) - около 5-10%. Устьевые участки многоводных протоков, несущих основную часть жидкого, тепло-



Линейный рост самцов и самок ряпушки по данным обратных расчислений, предустьевой район Трофимовской протоки, октябрь 1962 - январь 1963 гг. (кривые уравнения Берталанфи).

вого и биогенного стока в общем, наиболее благоприятны для роста и нагула солоноватоводных сигагов. Различия в темпе роста солоноватоводных сигагов из предустьевых участков различных протоков наблюдаются в течение значительной части жизненного цикла, что свидетельствует об относительной устойчивости локальных скоплений, приуроченных к устьям разных протоков дельты Лены.

ГЛАВА 7. РЕКОНСТРУКЦИЯ ИЗМЕНЕНИЯ МАССЫ ОСОБЕЙ И ОЦЕНКА ВОЗМОЖНОСТЕЙ ПОВТОРНОГО НЕРЕСТА

Самки омуля в результате участия в нересте теряют более четверти своей массы. Если допустить, что в последующий период они могут иметь максимальный темп весового роста, свойственный молодым особям, то только на покрытие потерь (без учета прироста) понадобится не менее двух полных сезонов нагула. Потери массы самками ряпушки существенно ниже. Эти потери при максимальном темпе роста, наблюдающемся у ряпушки, могут быть компенсированы у самок за I сезон. Потери массы у самцов ряпушки вдвое ниже, чем у самок. Сопоставление этих оценок с длительностью группового генеративного периода соответствующих видов показывает, что возможности повторного нереста у относительно длиннопериодного вида - омуля ниже, чем у более короткоциклового - ряпушки, у самцов выше, чем у самок.

ГЛАВА 8. МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПА РОСТА И ЕЕ СВЯЗЬ С ФАКТОРАМИ СРЕДЫ

Проведенный анализ изменчивости годовых приростов омуля,

ряпушки и четырех форм муксуна показал наличие сильных корреляционных связей между темпом роста разных видов и форм (табл.3), что является свидетельством правильности определения возраста и годовых приростов. Приросты многотычинкового муксуна рассматриваются в качестве признака-индикатора (Смирнов, 1924) наблюдаемой корреляционной плеяды (Терентьев, 1959, 1960). Наиболее тесная связь приростов многотычинкового муксуна с приростами всех других сигов соответствует его экологической нише в данном сообществе.

Таблица 3.

Корреляционный анализ годовых линейных приростов
солонатоводных сигов и туводного муксуна

Сравниваемые виды и формы	Коэффициент корреляции
1	2
Муксун многотычинковый - муксун большеротый	0,95***
Муксун многотычинковый - омуль	0,88***
Муксун многотычинковый - муксун малотычинковый	0,83***
Муксун большеротый - муксун туводный	0,83***
Муксун большеротый - омуль	0,82***
Ряпушка - омуль	0,81**
Муксун малотычинковый - муксун туводный	0,79**
Муксун многотычинковый - муксун туводный	0,76**
Муксун многотычинковый - ряпушка	0,75*
Муксун малотычинковый - ряпушка	0,74*
Муксун большеротый - ряпушка	0,60
Муксун туводный - ряпушка	0,57
Муксун туводный - омуль	0,50

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Показано влияние общих факторов на рост разных видов и форм, важнейшим из которых являются атмосферные процессы (табл.4). При высокой повторяемости ненагонной ситуации в прибрежье улучшается рост солоноватоводных сига. Это, видимо, связано с отжимом льдов от берега, расширением зоны обитания солоноватоводных сига, повышением температуры воды.

ГЛАВА 9. ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА СОЛОНОВАТОВОДНЫХ СИГОВ

В долговременном аспекте наиболее существенные изменения в размерно-возрастном составе произошли в период с 1930 по 1960-е годы, с 60-х годов по 90-е значительных изменений не произошло.

Основные долговременные изменения в составе нерестовых стад муксуна заключаются в уменьшении доли старшевозрастных рыб и предельных размеров, что может быть объяснено развитием интенсивного промысла. Соответственно произошло уменьшение средних размеров до 1,4- 2,4 см при сохранении модальных значений.

В размерно-возрастном составе ряпушки за 60-летний период происходили относительно небольшие изменения.

Очень значительные изменения в размерно-возрастном составе за исследуемый период произошли у омуля. Средняя длина самцов уменьшилась на 3,4 см, самок - на 3,9 см. Модальные размеры как самцов, так и самок уменьшились на 3 см. В 1930 г. самцы длиной 48 см (мода) и выше составляли 66,1%, в 1961 г. - лишь 7,3%; самки длиной от 51 см (мода) и выше в 1930 г. составляли 71,2%, в 1961 - 6,9%. Селективная роль промысла не могла так сильно сказаться на размерах такой долгоживущей рыбы за 30 лет, т.к. за это время

Таблица 4.

Связь годовых приростов солоноватоводных сигов и туводного муксуна с факторами среды

Факторы среды	Омуль	Ряпушка		Муксун			Средняя связь
		многотычинковый	малотычинковый	большеротый	туводный		
Температура воздуха	0,54	0,83 **	0,44	0,54	0,36	0,39	0,52
Температура воды	0,52	0,54	0,52	0,22	0,31	0,10	0,37
Зимние расходы	0,16	-0,08	0,20	0,16	0,28	0,25	0,16
Летние расходы	0,07	-0,19	0,06	-0,37	-0,02	-0,27	-0,12
Летний уровень	-0,27	-0,69 *	-0,34	-0,61 *	-0,33	-0,57	-0,47
Солнечное сияние	0,12	0,10	0,34	0,07	0,49	0,57	0,28
Ветровой режим	0,60 *	0,69 *	0,65 *	0,45	0,65 *	0,55	0,60

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$

сменилось лишь два поколения. Вероятно, основным фактором наблюдающихся изменений является климатический (потепление, уменьшение ледовитости моря).

ГЛАВА 10. АНАЛИЗ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ И ПРОМЫСЛА

За период с 1960-х годов до настоящего времени (1991 г.) значительных изменений в размерном составе исследованных видов, а также, по-видимому, и возрастном, не произошло.

Анализ материалов об уловах, дислокации промысла, распределении рыболовного усилия с привлечением наших данных о темпе роста солоноватоводных сигов моря Лаптевых и прилове молоди в сетях с разной ячейкой показывает целесообразность введения системы регулирования промысла, основанной на мониторинге популяций и промысла, с использованием экономических стимулов. Основные этапы этого регулирования следующие: учет численности сеголетков на стандартных станциях в августе-сентябре, последующая корректировка оценок численности поколений, выдача прогноза и определение исходных лимитов по видам, определение соотношений разных видов и возрастных групп в уловах в зависимости от применяемых орудий и мест лова, оценка на основе полученных соотношений величины прилова других видов при специализированном промысле, корректировка (уменьшение) лимитов на последующие годы в зависимости от величины осуществленного изъятия, в том числе в виде прилова (главным образом, молоди). Чем более рациональным образом осуществляется изъятие, тем больше его величина может быть приближена к исходному лимиту, что создает экономические стимулы для рационализации промысла.

ВЫВОДЫ

1. Периодичность роста в течение года практически идентична у всех солоноватоводных сигов, - омуля, ряпушки, многотычинковой, малотычинковой и большеротой форм муксуна, независимо от существенных различий в их экологии. Она определяется влиянием температурных условий на жизнедеятельность рыб. Основной нагул солоноватоводных сигов, результирующийся в росте, происходит в период открытой воды, как и у пресноводных представителей рода в высоких широтах. Небольшая продолжительность периода роста у ленских сигов определяет относительно малую величину общего годового прироста. Малые приросты у значительной части рыб или практическое их отсутствие в год нереста обуславливают возможность существенной погрешности в определении возраста ранее нерестовавших рыб в сторону его занижения.

2. У омуля и ряпушки наблюдаются существенные различия в росте между самцами и самками, появление которых связано с половым созреванием. Самки имеют более высокие показатели роста. У муксуна различия между рыбами разного пола незначительны.

3. В соотношении полов нерестовых стад наблюдаются существенные межгодовые колебания. Самцы преобладают в нерестовом стаде, что может быть обусловлено более ранним достижением ими половой зрелости (и, соответственно, меньшей смертностью до участия в нерестовом ходе) и более быстрым повторным созреванием при том же, что и у самок, или даже большем генеративном периоде. Получены свидетельства влияния температурных условий года на соотношение полов.

4. Линейный рост исследованных сигов хорошо описывается урав-

нением Бергаланфи. Линейный рост ряпушки характеризуется более круто изогнутой кривой, чем омуля и форм муксуна, что связано с большей скоростью достижения ею предельных размеров.

5. Весовой рост исследованных сигов, в особенности в средних и старших возрастных группах, лучше описывается уравнением логистической функции. Кривые весового роста имеют четко выраженный S-образный характер. Уравнение Бергаланфи вполне пригодно для описания весового роста совокупностей неполовозрелых рыб. Наилучший темп весового роста наблюдается у омуля, активного пловца, для которого характерно питание в условиях наибольшей концентрации корма. Наиболее низкий темп весового роста имеет ряпушка. У ряпушки и крупных сигов наблюдается принципиально разная стратегия роста и воспроизводства. У ряпушки отсутствует этап интенсивного прироста массы индивида, характерный для крупных сигов. Общая жизненная стратегия ряпушки направлена на ускоренное воспроизводство при минимизации затрат на рост особи.

6. Основу нерестовых стад солонатоводных сигов составляют впервые нерестующие особи (в особенности это относится к самцам). Большая часть рыб участвует в нересте один раз. Возможности повторного участия в нересте особей относительно короткоциклового вида ряпушки выше, чем более длинноциклового омуля, самцов - выше, чем самок.

7. Наблюдается сходство в изменении размеров тела и соотношения полов у разных видов от начала к концу нерестового хода. Рыбы из начала хода, по-видимому, имеют повышенную ценность для воспроизводства, поэтому интенсивность промысла в начале хода должна быть умеренной.

8. В скоплениях солонатоводных сигов на путях нерестовой миграции наблюдается значительная межгодовая изменчивость возраст-

ного состава, которая указывает на неравномерность процесса воспроизводства, при значительно меньшей изменчивости размерного состава.

9. На местах нагула и нерестовой миграции у рыб наблюдается значительная пространственная изменчивость темпа роста. Показана прямая зависимость темпа роста сигов из разных локальных скоплений от объема речного стока, попадающего в районы их обитания. Различия в темпе роста солонатоводных сигов из предустьевых участков различных протоков дельты Лены (а также р.Омолой) наблюдаются в течение значительной части жизненного цикла, что свидетельствует о долговременной устойчивости локальных скоплений. Ряпушка р.Омолой представлена самостоятельной популяцией, имеющей свои особенности роста.

10. Анализ межгодовой изменчивости роста омуля, ряпушки и четырех форм муксуна (включая туводную) показал наличие сильных корреляционных связей между темпом роста разных видов и форм, а также некоторыми факторами среды, что является свидетельством правильности определения возраста и годовых приростов. Показано влияние абиотических факторов на рост разных видов и форм, важнейшим из которых являются атмосферные процессы.

11. В долговременном аспекте наиболее существенные изменения в размерном и возрастном составе произошли в период между 1930 и 1960-ми годами. С 1960-х годов по 1991 г. значительных изменений не произошло. Основные долговременные изменения в составе нерестовых стад муксуна заключаются в уменьшении доли и предельных размеров крупных особей, что может быть объяснено развитием интенсивного промысла. Соответственно произошло уменьшение средних размеров при сохранении модальных значений. В размерном и возрастном составе ряпушки за 60-летний период происходили относи-

тельно небольшие изменения. У омуля наряду с уменьшением доли крупных рыб и предельных размеров наблюдается значительное смещение распределений в сторону малых значений. Возможно, это смещение связано с климатическим фактором (потепление, уменьшение ледовитости моря).

12. В условиях исследованного водоема, отличающегося суровым температурным режимом, влияние плотности популяций на темп роста солоноватоводных сигаев несущественно сравнительно с ролью абиотических факторов.

13. Предложена оригинальная система регулирования промысла солоноватоводных сигаев, основанная на мониторинге состояния популяций, промысла и использовании экономических стимулов.

ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ РАБОТЫ:

(1) Способ сбора проб молоди рыб на мелководьях. Рыбное хозяйство, N 8, 1987, с.45-46 (совместно с В.В.Кузнецовым).

(2) О сезонности роста ленского омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas). "Биологические науки", 1993.

(3) О сезонности роста солоноватоводных сигаев (*Coregonidae*) на примере ряпушки *Coregonus sardinella* Val. р.Лены. "Вопросы ихтиологии", 1993, N 1, с.1-7.

(4) О периодичности роста арктических солоноватоводных сигаев в связи с условиями среды. Тез. докл. конф. молодых ученых ТИНРО "Биология и рациональное использование гидробионтов, их роль в экосистемах", в печ.

Кузнецов