

РГБ ОД

На правах рукописи

02 ИЮН 1997

СМИРНОВ
ВАСИЛИЙ ВАСИЛЬЕВИЧ

ЭКОЛОГИЯ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ
Coregonus autumnalis migratorius (Georg.)

03.00.16 - экология

03.00.10 - ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Екатеринбург

1997

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии Лимнологического института Сибирского отделения Российской Академии наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Кудерский Л.А.

доктор биологических наук, профессор Смирнов В.С.

доктор биологических наук, профессор Русанов В.В.

Ведущая организация - Научно-исследовательский институт биологии, г.Иркутск

Защита состоится "13" мая 1997 г. в 10 часе на заседании Диссертационного совета Д 002.05.01. в Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук: 620008, г.Екатеринбург, ул. 8 Марта 202

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Автореферат разослан "10" апреля 1997 г.

Ученый секретарь Диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Нифонтова М.Г.



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Диссертация посвящена фундаментальной проблеме внутривидовой дифференциации рыб. Сложная экологическая структура отмечена для большинства представителей отряда сельдеобразных *Clupeiformes*, куда относится и семейство сиговых *Coregonidae*. И.Ф.Правдин (1954) только для водоемов Карелии описал 43 разновидности европейского сига, а Штейнманн (Steinmann, 1950) дал перечень и характеристику 37 племен и разновидностей того же европейского сига в альпийских озерах Западной Европы. Существенно дифференцированы *Coregonus kiyi*, *C. hoyi*, *C. artedii* Великих Американских озер (Smith, Todd, 1984), *Coregonus clupeaformis* (Lindsey et. al., 1970) и другие виды сиговых рыб Северной Америки. Проблема эта не нова и для Байкала. Разновидности описаны у многих байкальских организмов, в том числе у омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Талиев, 1941; Мухомедиаров, 1942; Мишарин, 1953) и сига *Coregonus lavaretus* (Крогиус, 1933). Поскольку, чаще всего, причины образования внутривидовых форм не исследовались, а только предполагались, к выделяемым "разновидностям", "племенам", "расам" относились по разному. В одних случаях, им придавался своеобразный таксономический статус ("infraspecies", "natio", "morpha"), в других - речь шла об экологических расах.

Развитие исследований в этом плане оказалось возможным лишь после обоснования популяционной структуры вида, теоретических разработок, согласно которым популяция входит не только в видовую, но и в биоценотическую систему интеграции, а сам конкретный биоценоз представлен не видами вообще, не особями тех или иных видов, а популяциями разных видов (Беклемишев, 1951; Шварц, 1960, 1967, 1980). С этих позиций, детальное изучение байкальского омуля могло стать одним из стержневых направлений в решении проблемы экологической разнокачественности вида и рационального использования ресурсов рыб со сложной внутривидовой структурой.

Цель и задачи исследования. Дальнейшая разработка проблемы формирования внутривидовой структуры рыб в условиях уникальной экосистемы озера Байкал.

При выполнении работы были поставлены следующие задачи: 1 - изучить популяционную структуру байкальского омуля; 2 - методом съемок (сетных, траловых и тралово-акустических) выяснить закономерности сезонных миграций основных популяций; 3 - исследовать направления возрастных изменений морфо-экологических признаков рыб в популяциях; 4 - морфологическую неоднородность популяций, установленную для периода размножения, рассмотреть в связи с их биотопическими адаптациями; 5 - выявить основные направления микроэволюции омуля в Байкале; 6 - разработать стратегию использования ресурсов омуля, не нарушающего естественной структуры продуцирования вида.

Научная новизна и теоретическая значимость работы заключается в выявлении экологических факторов формирования сложной внутривидовой структуры байкальского омуля.

Обосновывается популяционная структура вида, сложившаяся за период с раннего-среднего плейстоцена (0,8-0,15 млн. лет назад) в ультраглубоководном водоеме в результате репродуктивной изоляции (по нерестовым рекам) и адаптации групп особей к условиям различных биотопов пелагиали Байкала.

Показано, что процесс внутривидовой дифференциации омуля, завершившийся на сегодняшний день образованием гетероморфных популяций, обусловлен структурированностью вод озера, существованием в пелагиали четырех наиболее значимых биоценозов - прибрежного (с северобайкальской и баргузинской популяциями), эпипелагического (с селенгинской популяцией), надсклонового (с посольской, чивыркуйской и другими популяциями, размножающимися в малых реках) и глубоководного (свыше 350-400 м), не освоенного омулем, населенного двумя видами голомянок - малой *Comephorus dybowskii* и большой *C. baicalensis*. Стабильность существования биоценозов обеспечена условиями, способствующими образованию в течение большей части года концентраций пелагических организмов в зонах взаимодействия водных масс: в слоях сезонного скачка температуры (на глубинах от 1-5 м летом до 150-200 м осенью), мезотермического максимума, (обнаруженного Г.Ю.Верещагиным (1927) на глубинах 200-300 м, отделяющего в осенне-зимне-весенний период эпипелагиаль от глубинных вод), и

вдоль фронтов океанического типа (описанных П.П.Шерстянкиным (1991, 1992), по которым происходит смешивание прибрежных вод с водами эпипелагиали и глубинной зоны.

Структурированность водной толщи глубоководных водоемов, устойчивость слагающих ее биотопов обуславливают эффективность стабилизирующего отбора, стимулируют процесс видообразования среди многих групп организмов. У омуля, оказавшегося в таких условиях не ранее плейстоцена, внутривидовая дифференциация, связанная с освоением ресурсов основных биотопов пелагиали Байкала, не завершилась глубокой специализацией популяций и образованием новых видов, как это произошло у коттоидных рыб, прошедших более длительный путь эволюционных преобразований в глубоких озерах на месте Южного Байкала (с олигоцен-миоцена, 38-26 млн. лет назад).

Практическое значение работы и использование ее результатов.

Представление о байкальском омуле, как сложной системе популяций, субпопуляций и популяционных групп, дает основу для дальнейших теоретических и методологических разработок в исследовании микроэволюционного процесса в условиях Байкала. Поскольку вид своими популяциями входит в состав основных биоценозов пелагиали, он может служить моделью в изучении динамического равновесия экосистемы Байкала и объектом ее мониторинга. С этой целью разработана (Смирнов, 1983) методика распознавания особей, принадлежащих к разным морфо-экологическим группам популяций, и методика выделения годовых зон роста на чешуе при определении возраста рыб (Смирнов, Смирнова-Залуи, 1993).

Омуль - основная промысловая рыба Байкала. Выяснение внутривидовой структуры и продукционного потенциала позволяет наиболее оптимально решать вопросы его хозяйственного использования. С этой целью разработана (Смирнов, 1977, 1979) и внедрена (Востсибрыбниипроект, Байкалрыбвод, Байкалрыбпром) экологическая система управления интенсивностью промысла омуля. Ее применение с 1982 г. позволило исключить перелов и способствовало расширенному воспроизводству популяций. Результаты настоящей работы могут служить основой для построения

модели хозяйственного использования рыбных ресурсов в новых социально-экономических условиях.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались и обсуждены на пяти Всесоюзных совещаниях по круговороту вещества и энергии в озерных водоемах (1969, 1973, 1977, 1981, 1985), Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (1976), четырех Всесоюзных совещаниях по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (1981, 1985, 1990, 1994), двух Всесоюзных совещаниях по биологическим проблемам Севера (1983, 1986), региональном совещании по экологическим проблемам Прибайкалья (1988), на Всесоюзной конференции по развитию производительных сил и ускорению научно-технического прогресса в Байкальском регионе (Улан-Удэ, 1985), Первой Верещагинской байкальской международной конференции (Иркутск, 1989), Международном совещании "Байкал - природная лаборатория для исследования изменений окружающей среды и климата" (Иркутск, 1994), трех Международных симпозиумах по сиговым рыбам (Квебек - 1990; Ольштын - 1993; Констанца - 1996), Прогнозной комиссии при Восточно-Сибирском филиале СО АН СССР, Пленумах Ихтиологической комиссии МРХ СССР (Москва), научных семинарах лабораторий ихтиологии Лимнологического института СО РАН, Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Иркутского научно-исследовательского института биологии.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 60 печатных работ общим объемом 30 п.л.

Объем и структура диссертации. Диссертация написана на 258 страницах машинописного текста, включает 16 таблиц, 70 рисунков, состоит из введения, девяти глав, заключения, списка литературы, состоящего из 388 наименований, и 1 приложения.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА I. ИСТОРИЯ КОТЛОВИНЫ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ГЕНЕЗИС ФАУНЫ БАЙКАЛА

Рассматриваемые в диссертации вопросы внутривидовой дифференциации омуля неразрывно связаны с проблемой

формирования байкальской горной области и впадины озера, с особенностями их морфометрии и развития во времени. Глава написана по литературным данным.

При общей площади водного зеркала около 31,5 тыс.км², озеро расчленено подводными перемычками (Селенгинским поднятием дна и подводным Академическим хребтом) на три котловины: Южную, с максимальной глубиной 1423 м, Среднюю - 1620 м и Северную - 880 м (рис.1). В их строении много общего с морскими водоемами. Анализ поперечных профилей через любую из котловин позволяет выявить их общие черты, такие как наличие прибрежной отмели или шельфа, глубоководного склона и ложа.

Шельф наименее выражен у западного побережья озера - местами не превышает нескольких десятков метров, а в районе м.Толстый на Южном Байкале 20-метровая изобата подходит почти вплотную к берегу. В противоположность западному, средняя ширина мелководной платформы восточного побережья достигает одного километра. Шельф Байкала находится под воздействием волновой деятельности и течений. Здесь (до глубины 20 м) происходит вдольбереговой перенос рыхлого матернала, в то время как склоновая зона является транзитной в перемещении его на большие глубины. Глубоководный склон, узкий и крутой у западных берегов (до 45°), расширяется в пределах восточного борта (7-10°) и на перемычках между котловинами озера (Лут, 1978).

Происхождение Байкала, развитие его фауны и флоры непосредственно связаны с историей Байкальской рифтовой зоны. По Н.А. Флоренсову (1978), байкальский рифт образовался в результате глубинного разогрева недр Земли в этом районе. Он привел к подъему более легкого разогретого вещества, его растеканию под корой в стороны, растяжению и утончению последней. Образовалась сеть разломов земной коры, по которым произошло опускание отдельных блоков и формирование впадин, в том числе, и крупнейшей- гигантской впадины будущего Байкала.

Однако, еще в палеоцене-миоцене, 60-6 млн.лет назад, на месте нынешнего Байкала была холмистая местность с сетью малых и средних озер с глубинами от нескольких до сотен метров. Диатомовые

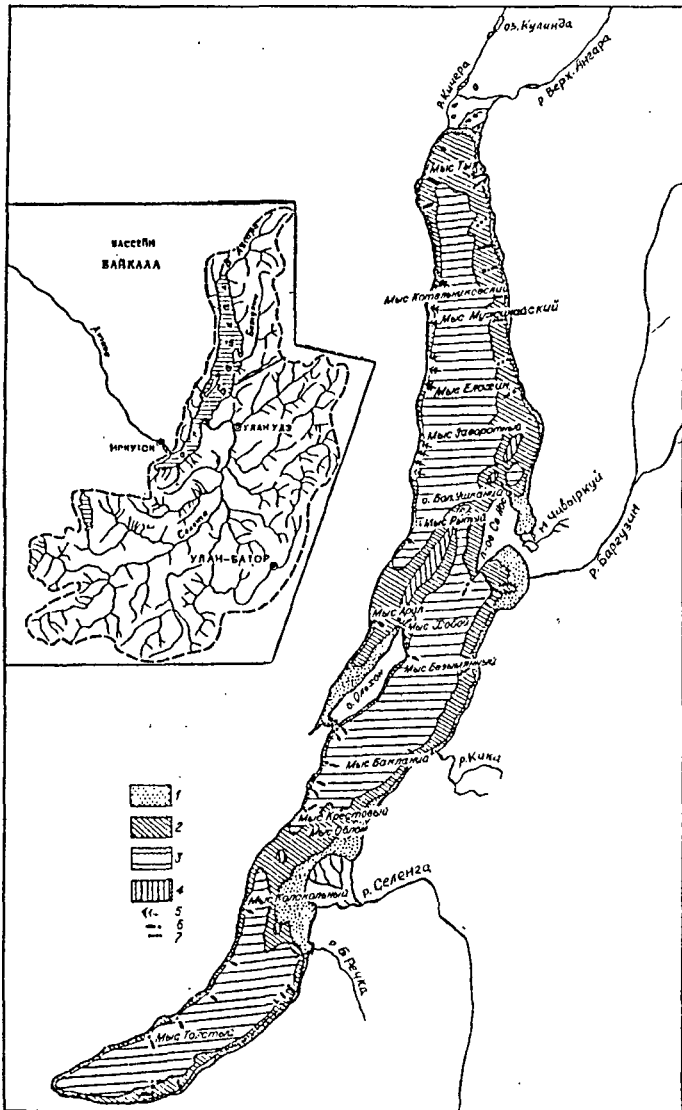


Рис.1. Бассейн Байкала (по М.М.Кожову,1962) и основные геоморфологические элементы подводной части впадины Байкала (по Б.Ф.Луту, 1978): 1-шельф; 2-глубоководный склон; 3- днище впадины; 4- подводные возвышенности; 5 и 6- границы движения вдольбереговых наносов; 7- подводные долины (каньоны).

водоросли в озерах с глубинами более сотни метров были представлены такими эндемиками как *Aulacosira baicalensis* (K.meyer) Sim., *Cyclotella baicalensis* Skv., губки - эндемичными видами семейства *Lubomirskiidae*, а моллюски - эндемичным семейством *Baicallidae* (Попова и др., 1989).

В раннем и среднем плиоцене, 6-3 млн.лет назад, климат оставался субтропическим, среднегодовая температура достигала +20°C. При усилении активности тектонических процессов началось увеличение положительных форм рельефа и глубины озер, существовавших в районе нынешнего Малого моря, подводного Академического хребта, Баргузинской впадины и северной оконечности Байкала. Состав диатомовых водорослей пополнился новыми видами, характерными для глубоководных водоемов. В озере на месте бухты Харалгай Малого моря обитали остракоды рода *Pseudocandona*, свойственные ныне водам глубоководного Байкала (Мазепова, 1976).

В позднем плиоцене-эоплейстоцене, около 3,2-0,8 млн.лет назад, продолжалось начавшееся в предыдущую эпоху похолодание климата, существенно увеличились положительные формы рельефа. На месте нынешних Южной и Средней котловин Байкала появилась система крупных глубоких озер. Возросло количество озер с малыми и средними глубинами в районе современной Северной котловины (Попова и др., 1989). В эту эпоху произошла существенная перестройка озерной биоты, вымирали и оттеснялись на юг теплолюбивые виды, с появлением новых биотопов интенсифицировался видообразовательный процесс, в частности, началось формирование абиссальной фауны.

Ранний-средний плейстоцен (ледниковая эпоха), 0,8-0,15 млн.лет назад, характеризовался значительными колебаниями климата и резким усилением горообразования. Тектонические процессы привели к углублению существовавших впадин, началось объединение озер в контурах современного Байкала. Глубоководной становится и западная часть Северной котловины. Формирование ультраглубоководного водоема сопровождалось интенсивным видообразованием среди гаммарид, моллюсков, коттоидных рыб

(Талиев, 1948; Базикалова, 1948; Кожов, 1962, 1972; Мазепова, 1974, 1978; Ситникова, 1985 и др.).

В позднем плейстоцене-голоцене, 0,15 млн. лет назад и до наших дней, тектоническая деятельность не ослабевала. Байкал стал единственным ультраглубоководным водоемом. В плейстоцене, при активизации ледниковых процессов, большинство мелководных видов, принадлежавших к теплолюбивой эндемичной фауне, вымерло, а небольшая их часть, адаптировавшись к низким температурам воды, ушла на более глубоководные участки своего ареала и в батинальную зону. Оказалось так, что ареалы многих видов, ранее занимавших без перерыва пресноводные водоемы Европы, Азии, Дальнего Востока и Северной Америки, стали разорванными. Они сохранились только в таких "убежищах" как глубоководные пресноводные озера, пещеры, колодцы, выходы ключей. Если происхождение сиговых рыб вести от предковых теплолюбивых форм - обитателей водоемов на месте современного Байкало-Патомского нагорья (Дрягин, 1949; Дрягин и др., 1969), то к этой группе, составляющей в Байкале до 1/3 всей фауны озера, можно отнести и байкальского омуля.

Продолжавшаяся в плейстоцене-голоцене дифференциация видов привела к чрезвычайному разнообразию животного и растительного мира Байкала. Обилием видов Байкал может сравниться с морскими водоемами. По М.М.Кожову (1962) в Байкале насчитывается 1219 видов и большое число разновидностей животных. К 1977 г. список фауны озера пополнился еще 332 формами, описано 13 новых эндемичных родов, 179 видов и 31 разновидность (Мазепова, 1978).

ГЛАВА 2. ЭКОСИСТЕМА ПЕЛАГИАЛИ БАЙКАЛА И ЕЕ ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ

Озерные экосистемы формируются и существуют под влиянием водосборной площади, климата данной местности, строения и динамики котловины озера. В данной работе под экосистемой озера понимается "взаимодействующее функционирование сообществ растительных и животных организмов с водной средой" (Николаев, 1975). Это определение кратко излагает более полное и подробное определение экосистемы, данное Ю.Одумом (1975). Глава написана на

основе литературных данных, а в разделе "Пелагические рыбы" использованы и собственные материалы.

Температурный режим Байкала, как и любого крупного глубоководного водоема, определяется прозрачностью атмосферы над его котловиной, теплообменом с внешней средой и динамическими процессами, происходящими в водной толще. Особенности сезонного прогрева и охлаждения водной толщи озера обнаруживают ее структурированность, позволяя выделить поверхностные (эпилимнион), промежуточные (металимнион), глубинные (гиполимнион) и придонные воды. Эпилимнион-поверхностный слой воды, испытывающий значительные сезонные колебания температуры. В слое эпилимниона температура дважды в год переходит через значения, характеризующиеся максимальной плотностью воды. Последнее сопровождается сменой температурной стратификации - весной с обратной на прямую, осенью с прямой на обратную. В теплый период года наиболее прогретые воды (до 12-18°C) отделены от нижележащих слоев скачка температуры. Глубина его залегания увеличивается от летних месяцев (слой 0-25 м) к осенним: до 5-25 м в сентябре, 25-75 м в октябре, 150-300 м в ноябре. Даже после осенней гомотермии, когда во всем столбе воды происходит относительное выравнивание температуры около 3-4°C, слой скачка не исчезает, а наблюдается на глубинах 200-300 м. На границе деятельного слоя (в котором происходят сезонные изменения температуры воды) и глубинной зоны он обнаруживается не только поздней осенью, но и в летние месяцы. В период с ноября по июль примерно на этих же глубинах располагается слой мезотермического максимума с температурой около 3,5-3,6°C, соответствующей температуре наибольшей плотности воды для данной глубины, и поэтому наиболее устойчивый (Верещагин, 1927, 1936; Шимараев, 1977; и др.).

По характеру сезонного прогрева и охлаждения вод озера значительные макронеоднородности наблюдаются и в самом деятельном слое. Это прежде всего прибрежные воды (Верболов и др., 1965; Шимараев, 1977), отделенные от вод открытого Байкала вертикальными фронтами океанического типа, располагающимися в надсклоновой области (Шерстянкин, 1992).

Течения и водообмен. В безледный период на Байкале наблюдаются вдольбереговые циклонические движения водных масс озера, которые Селенгинским поднятием дна и подводным Академическим хребтом разделены на Южную, Среднюю и Северную макроциркуляции (Кротова, 1970). Вблизи берегов наибольшие скорости горизонтальных течений создаются в слое 15-50 м, а в склоновой области в слое от 50 до 200 м. Взаимодействуя с поднятиями дна и подводными склонами, горизонтальные потоки вызывают вертикальные циркуляции (до 10^2 см/сек), способствующие перемешиванию прибрежных вод и поверхностных вод склоновой зоны с глубинными водными массами (Верболов, 1975). Вертикальный водообмен активизируется весной и осенью при усилении ветровой деятельности и ослаблении в эти сезоны вертикальной температурной стратификации. В целом, при повышенной динамике водных масс в склоновой области, отмечена относительная стабильность центрального "ядра" озера.

Фитопланктон и зоопланктон. Пространственно-временное распределение и продукция планктонных водорослей и беспозвоночных в значительной мере определяются особенностями термического режима озера, направлением и интенсивностью горизонтальных течений и вертикальным водообменом. В течение года наблюдаются две вспышки численности фитопланктона, связанные с усилением вертикального водообмена и насыщением верхних слоев воды биогенными элементами: первая, за счет холодолюбивых видов (в основном видов рода *Melosira*), в мае, и вторая, слабо выраженная, в сентябре - при развитии *Cyclotella minuta*. По данным за 1964 - 1974 гг., биомасса весеннего фитопланктона составляет 82%, а осеннего 11% от среднегодовой. К числу основных факторов, лимитирующих развитие фитопланктона, особенно его летних форм, и зоопланктона относится температура воды. Слабое развитие планктона в глубоководных районах озера наиболее выражено в годы с холодным летом, несмотря на достаточное количество здесь биогенных элементов. Летом высокая биомасса планктонных водорослей (до 1 г/м^3) и ракового планктона (более 40 г/м^2) наблюдается в прибрежной зоне у восточного побережья Южного и Среднего Байкала, в Селенгинском районе, в

створах Баргузинского и Чивыркуйского заливов и у северо-западного побережья Северного Байкала, то есть в относительно мелководных хорошо прогреваемых районах, находящихся под влиянием теплых и богатых биогенными элементами речных вод. Сезонным явлениям подчинено и вертикальное распределение зоопланктона. Если весной, в период гомотермии, значительные концентрации эпишуры *Epischura baicalensis*, составляющей 70-90% биомассы зоопланктона, обнаруживаются в придонных слоях склоновой зоны, то летом, при температурной стратификации вод открытого Байкала, около 80% ее биомассы сосредоточено в верхнем 50-метровом слое воды (Кожов, 1962; Афанасьева, 1977, 1978, 1983; Поповская, 1977, 1978, 1983; и др.).

Мезозоопланктон. Численность зоопланктона в Байкале находится под контролирующим влиянием пелагической амфиподы макрогектопуса *Macrohectopus branickii*. Основная зона его обитания - верхний 500-метровый слой пелагиали (Вилисова, 1962; Николаева, 1967). Высокие концентрации макрогектопуса (более 10 г/м²), как правило, наблюдаются в склоновой зоне озера и в районах, примыкающих к обширным мелководьям и заливам (Коряков, 1959; Смирнов, 1974; Мельник и др., 1995). Подробная съемка Селенгинского района Байкала в первых числах июня 1972 г. показала, что в прибрежной зоне с глубинами до 20-25 м макрогектопус отсутствовал. Его скопления в склоновой зоне увеличивались с глубиной: на 50-100 м - 0,02 г/м² (0-0,18), 100-200 м - 2,00 (0-13,34), 200-350 м - 5,70 (0,76-39,02) г/м² (Бекман, Афанасьева, 1977).

Пелагические рыбы. Макрогектопус является промежуточным звеном в пищевой цепи зоопланктон - пелагические рыбы. Главные потребители макрогектопуса - малая *Comephorus dybowskii* и большая *C. baicalensis* голомянки, бычки желтокрылка *Cottocomephorus grewingki* и длиннокрылка *Cottocomephorus inermis*, омуль. Если у малой и большой голомянок макрогектопус составляет основу питания - до 90-100% потребленной пищи, то у длиннокрылки и желтокрылки его доля ниже - 64 и 45%, соответственно, а у омуля 25-52% (Гурова, Пастухов, 1974). Из пелагических рыб лидирующее положение в Байкале принадлежит голомянкам, биомасса которых оценивается цифрой около 150 тыс.т. Их доминирующая роль

обеспечивается приспособленностью к обитанию во всей толще вод и живорождением. Значительную долю составляет омуль- обитатель верхнего 350-метрового слоя воды (до 20-40 тыс.т), и около 10 тыс.т приходится на длиннокрылку и желтокрылку. Распределены пелагические рыбы по акватории Байкала достаточно неравномерно. Весной наибольшая численность и биомасса малой голомянки наблюдается в центральных глубоководных участках озера- до 35%, а в октябре-ноябре в склоновой области западного побережья- до 30-40% (Нагорный, 1983). По сравнению с голомянками, желтокрылка и длиннокрылка меньше связаны с толщиной вод глубоководного Байкала. Если голомянки образуют присклоновые скопления преимущественно в осеннее время, то пелагические бычки в придонных слоях склоновой зоны держатся в течение большей части года. В.Г.Сиделева (1993) называет желтокрылку и длиннокрылку придонно-пелагическими рыбами. Это литофилы, нуждающиеся в период размножения в каменистом грунте. В литоральной зоне держатся и выклюнувшиеся из икры личинки этих видов. В первое время они сосредоточены в узкой прибрежной полосе с глубинами до 2-3 м. Затем, с прогревом поверхностных вод и увеличением в эпилимнионе концентраций кормового зоопланктона, личинки и молодь покидают литоральную мелководную зону. Как показала съемка 1963 г. (Коряков, 1972), наибольшие концентрации молоди наблюдаются в 250-500 м от берега (до 400-500 экз. на 100 м³) и в центральной области глубоководных районов (до 300 экз. на 100 м³). В 100 и 1500-3000 м от берега молоди значительно меньше. Распределение личинок и мальков в период начала прогрева эпилимниона глубоководных районов определяется прибрежными горизонтальными циклоническими течениями. Мальки сосредоточены в зоне наибольших скоростей течения, наблюдаемых на стыке прибрежных вод с водными массами глубоководного Байкала. В течение лета горизонтальными макроциркуляциями молодь желтокрылки из районов размножения (Южный Байкал, Малое Море) заносится в Селенгинский район, где опускается в придонные слои склоновой зоны. Основные скопления молоди и годовиков наблюдаются у дна в вершине подводного склона на глубинах от 20 до 50 м (Косторнов, 1983).

Если в целом голомянки и придонно-пелагические бычки являются пищевыми конкурентами омуля, то личинки и молодь этих планктоноядных рыб составляют значительную долю в рационе последнего. Обитая в верхнем 350-метровом слое пелагиали, омуль при созревании мигрирует в литоральную зону озера и в сентябре-октябре заходит для размножения в реки. Отложенная на галечниковых и каменистых грунтах икра развивается всю зиму. Весной, в апреле-мае, происходит выклев личинок и их скат в прибрежно-соровую зону озера. В первые один-два месяца молодь придерживается речных вод, а в июле-августе, с прогревом эпилимниона до 9-12°C, распространяется в поверхностных слоях по всему Байкалу. С годовалого возраста омуль входит в состав нагульных косяков, осваивающих различные зоны пелагиали.

Нерпа *Phoca sibirica* - единственное из млекопитающих, входящее в экосистему пелагиали озера. По данным учета 1976-1980 гг., численность нерпы оценивается в 80-90 тыс.голов, биомасса - около 3 тыс.т. Популяция нерпы потребляет в год 49 т малой голомянки, 15 т большой голомянки 9 т желтокрылки и длиннокрылки. Остальные виды рыб, включая и омуля, составляют в питании не более 3 т. В подледный период основные скопления нерпы наблюдаются в центральных участках всех трех котловин, а в период открытой воды нерпа распространяется по всей акватории Байкала. Имея способность достаточно долго находиться под водой и нырять на глубину до 300-350 м, нерпа контролирует численность рыб всей эпипелагиали, включая деятельный слой (0-300 м) открытых районов и прибрежно-пелагическую область озера (Пастухов, 1993).

Резюмируя результаты исследований большого коллектива авторов, можно сделать вывод, о том, что благодаря глубоководности наблюдается хорошо выраженная структурированность водных масс Байкала, обуславливающая распределение и систему пищевых взаимоотношений относительно небольшого числа компонентов пелагического сообщества организмов.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В основе диссертации материалы экспедиционных работ и исследований автора, выполненных с 1965 по 1994 г. в лаборатории

ихтиологии Лимнологического института СО РАН. Работа является составной частью исследований Института по проблеме круговорота вещества и энергии в озерных водоемах.

В 1965-1969 гг. в рамках темы "Биологическая продуктивность пелагиали Байкала" проведено 15 комплексных ихтиологических и гидробиологических съемок озера. В 1971-1982 гг. ежегодные весенние (конец мая → начало июля) ихтиологические съемки с отловом рыб на глубинах от 20 до 200 м осуществлены по стандартной сетке станций в основных районах нагула омуля. В 1983-1994 гг. наблюдения за состоянием популяций омуля продолжались в нерестовых реках. Зимнее распределение и особенности экологии омуля в подледный период изучены в 1967, 1973 и 1977 гг. Для выяснения вертикальных суточных миграций и ритмики питания омуля разных морфо-экологических групп анализировались материалы суточных станций (1967, 1969 гг.). Динамика популяционного состава омуля в основных рыбопромысловых районах (Селенгинском, Маломорском и Баргузинском) изучена в 1968 г. по летним уловам жаберными сетями, ставными и закидными неводами. Внутрипопуляционная структура омуля исследовалась в 1969, 1981-1984 и 1976 гг. по выборкам из уловов в реках в разные сроки нерестовых миграций. Материалы по морфологии и экологии жилых популяций омуля, открытых нами в 1975 г. в озерах Кулинда и Верхнекичирское (верховья р.Кичера), собраны в летне-осенних экспедициях 1976, 1978 и 1982 гг.

Для исследования миграций омуля в связи с условиями среды проанализированы распределение и состав уловов по всем съемкам, проводившимся в разные сезоны и на протяжении многих лет, отличавшихся климатическими условиями в бассейне Байкала и гидрологическим режимом вод озера. В 1989 г. полученные представления о закономерностях распределения популяций дополнены результатами тралово-акустической съемки.

Омуль отлавливался стандартными 300-метровыми порядками жаберных сетей с шагом ячеи от 16 до 40 мм, донным и разноглубинным сельдяными тралами, батипелагическим тралом Айзекса-Кидда. Каждая проба, взятая на массовый промер и биологический анализ, разделялась на группы рыб, принадлежащих к

разным морфо-экологическим группам и популяциям, по разработанной нами схеме (Смирнов, 1983). В нерестовый сезон для отлова омуля использовались жаберные сети с шагом ячеи 32-45 мм. Всего за 1965-1994 гг. проанализировано 65 тыс.экз. Из них 6 тыс.экз. подверглись морфологическому анализу по полной схеме, принятой для сиговых рыб (Правдин, 1966).

Возраст рыб определялся по разработанной нами методике, учитывающей особенности формирования склеритного рисунка чешуи в годовых зонах роста (Смирнов, 1983; Смирнов, Смирнова-Залуми, 1993). Вариационно-статистическая обработка собранного материала проводилась по Н.А.Плохинскому (1961).

Ресурсы омуля оценивались биостатистическим методом А.Н.Державина (1922), дополненным расчетом естественной смертности рыб в поколениях, и тралово-акустическим методом, рекомендованным FAO (Johannesson and Mitson, 1983).

Поведение, суточная ритмика движения и питания молоди омуля селенгинской и посольской популяций (с личиночной стадии до двухгодичного возраста) изучались в условиях бассейнового содержания в аквариальной Лимнологического института.

ГЛАВА 4. ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Вопрос о внутривидовой структуре байкальского омуля рассмотрен нами с позиций популяционной экологии, когда популяция понимается как элементарная самовоспроизводящаяся единица, форма существования вида (Тимофеев-Ресовский, 1958; Шварц, 1967, 1980; Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глозов, 1973) - "группа совместно обитающих животных одного вида, реагирующая на изменения условий среды как единое целое, работающая как единое целое, обладающая определенной организацией (структурой), поддерживающая это единство несмотря на изменения среды" (Шварц, 1972).

Одним из условий существования популяции является ее репродуктивная изоляция. Этому условию отвечают все популяции байкальского омуля, получившие названия по наименованиям рек,

в которых они размножаются. Она подтверждена исследованиями с применением различных методов (Талиев, 1941; Мухомедияров, 1942; Мишарин, 1953, 1958; Ушаков и др., 1962; Мишарин, Тюменцев, 1965; Смирнов, 1969; Смирнов, Шумилов, 1974).

Популяции существенно отличаются между собой по целому ряду биологических показателей половозрелых рыб. При этом, наиболее велика дистанция между северобайкальской и баргузинской популяциями, с одной стороны, и посольской и чивыркуйской, с другой. Трансгрессия размерных рядов (240-340 и 320-460 мм, соответственно) составляет для них не более 10-12%. Существенны отличия по окраске икры (от ярко-оранжевой у самок северобайкальской до светло-желтой у посольской), ее размерам и количеству в 1 г (t_4 до 13-14), абсолютной индивидуальной плодовитости самок (t_4 до 36-37), продолжительности эмбриогенеза. Дистанции между ними по названным признакам стабильны во времени.

Экологическая разнокачественность популяций проявляется и в разных ритмах воспроизводства. По данным 1950-1977 гг. периодичность в изменении численности нерестовых стад составляла для северобайкальской популяции 5-6 лет, для селенгинской и посольской 10-11 лет. У северобайкальской и селенгинской популяций она соответствует возрасту массового созревания рыб.

Различия в колебаниях численности между "северной" (северобайкальской) и "южными" (селенгинской и посольской) популяциями объясняются разным режимом межгодовых и сезонных изменений атмосферных осадков и связанного с ним речного стока, определяющего выживаемость поколений. Бассейн рек северной оконечности Байкала находится под влиянием воздушных масс Атлантики, в то время как бассейн р.Селенга большее воздействие испытывает со стороны Тихого океана. Найдена достаточно высокая положительная корреляция (0,61) между относительной численностью поколений омуля северобайкальской популяции с объемами стока северобайкальских рек (Верхняя Ангара и Кичера) в год ската личинок. У селенгинской популяции численность поколений больше коррелирует с объемами стока р.Селенга в год, предшествующий скату личинок ($r = 0,79$), а у посольской популяции с уровнем Байкала

в год ската ($r = 0,88$). Во всех случаях многочисленные поколения появлялись в условиях расширения ареала личинок и молоди: у северобайкальской популяции - при высоком стоянии уровня в водоемах поймы нерестовых рек и увеличении зоны влияния речных вод в Байкале, у селенгинской и посольской популяций - при высоком уровне в дельте Селенги и в Посольском соре.

Популяции омуля различаются и протяженностью нерестовых миграций в реках. Омуль селенгинской популяции размножается в самом крупном притоке Байкала - р.Селенга (1590 км), по которой поднимается до 400-500 км от устья. Протяженность нерестовой миграции омуля северобайкальской популяции в р.Верхняя Ангара 100-300 км и в р.Кичера 50-70 км, баргузинской в р.Баргузин - 80-250 км, а посольской, кикинской и чивыркуйской - всего 3-30 км.

Воспользовавшись методом Ю.Г.Алеева (1963), в основу которого положен анализ функциональной обусловленности формирования того или иного морфотипа рыб, мы провели сравнение популяций в зависимости от протяженности нерестовых миграций в реках, проанализировали экстерьерные признаки рыб. В ряду популяций, от наиболее мигрантной селенгинской (сотни километров) до посольской и чивыркуйской (десятки километров), наблюдаются статистически достоверные изменения индексов (t_d от 3-4 до 18-19): высоты тела с $20,09 \pm 0,15$ до $21,01 \pm 0,23$ и высоты хвостового стебля с $6,07 \pm 0,05$ до $6,64 \pm 0,14$, укорочение хвостового стебля с $8,73 \pm 0,06$ до $7,73 \pm 0,14$, удлинение плавников: спинного с $10,50 \pm 0,13$ до $14,26 \pm 0,71$, брюшных с $12,90 \pm 0,13$ до $14,40 \pm 0,29$, грудных с $13,80 \pm 0,16$ до $16,40 \pm 0,30$, анального с $7,74 \pm 0,14$ до $10,35 \pm 0,01$.

По Ю.Г.Алееву (1963), низкое веретеновидное тело, удлинённый хвостовой стебель, небольшие размеры плавников свойственны наиболее выраженным мигрантам, для которых в поисках корма характерны прямолинейные движения. В противоположность им, обитатели придонных слоев воды, то есть плохие мигранты, при питании у дна вынужденные совершать частые остановки, повороты и движения в вертикальной плоскости, имеют высокое тело, короткий хвостовой стебель и длинные плавники. Омуль селенгинской популяции в анализируемом ряду занимает крайнее левое положение, то есть по названным признакам стоит наиболее близко к хорошим

мигрантам, а крайнее правое положение - омуль чивыркуйской и посольской популяций, заходящий на нерест в небольшие притоки и имеющий признаки придонных рыб.

Об адаптации популяций к обитанию в разных горизонтах воды свидетельствуют такие показатели как размер глаз и ширина лба. Самый малый диаметр глаза ($24,23 \pm 0,16$) и самый широкий лоб ($24,06 \pm 0,23$) имеет омуль селенгинской популяции, а наибольшие размеры глаз ($27,75 \pm 0,37$) и узкий лоб ($22,31 \pm 0,21$) характеризуют посольского и чивыркуйского омуля. То есть, омулю малых рек свойственны признаки не только придонных рыб, но и обитателей более глубоких слоев воды.

Кроме перечисленных экстерьерных признаков, о разном образе жизни популяций свидетельствуют особенности строения жаберного аппарата рыб. Наибольшее количество частых жаберных тычинок на короткой жаберной дуге характеризуют омуля селенгинской популяции как мигранта-планктофага, в то время как наименьшее количество редких жаберных тычинок омуля, размножающегося в малых реках, свидетельствует о его приспособленности к питанию более крупным кормом. Омуль средних по протяженности притоков (северобайкальской и баргузинской популяций) по анализируемым признакам занимает промежуточное положение между селенгинской и популяциями омуля малых рек.

Изложенные в данной главе материалы, с одной стороны, подтверждают репродуктивную разобщенность, морфологическую и биологическую разнокачественность популяций байкальского омуля, с другой - позволяют объединить их в три группы:

Омуль многотычинковый (44-54 тычинки), размножающийся в самом крупном притоке - р.Селенга (селенгинская популяция).

Омуль среднетычинковый (38-47 тычинок.), мигрирующий на нерест в средние по протяженности реки, Верхнюю Ангару с Кичерой и Баргузин (северобайкальская и баргузинская популяции).

Омуль малотычинковый (35-45 тычинок) освоивший небольшие нерестовые реки - Кика (кикинская популяция), Безымянка, Большой и Малый Чивыркуй (чивыркуйская), Большая речка, Култучная, Толбозиха и Абрамиха (посольская популяция).

Таким образом, чем выше по реке располагаются нерестилища популяции, тем для представляющих ее особей более выражен облик мигранта-планктофага; и чем короче путь омуля к нерестилищам, тем больше признаков характеризуют его как придонно-глубоководную рыбу, питающуюся крупным кормом. Материалы последующих глав подтверждают эту связь.

ГЛАВА 5. СЕЗОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОМУЛЯ В БАЙКАЛЕ

Общая схема пространственно-временного распределения омуля в Байкале рассмотрена и увязана М.М.Кожовым (1954, 1958, 1962) с сезонными изменениями температуры воды и жизненным циклом основных представителей зоопланктона Байкала. В январе-апреле омуль "зимует" в зоне подводного склона мелководных районов на глубинах 150-300 м, в мае-июне в массе выходит в прибрежную зону, где вода к этому времени прогревается до 8-12°C и богата зоопланктоном. В июле-сентябре он поднимается в поверхностные слои воды, где пути его миграций совпадают с районами повышенных концентраций ракового планктона. В октябре-декабре омуль вновь опускается в глубокие слои воды, постепенно концентрируясь у подводных склонов мелководных районов. Г.Ю.Верещагин (1942) отмечал, что даже в один и тот же сезон, вследствие большого разнообразия условий в различных частях Байкала, наблюдается весьма неравномерное распределение в нем омуля.

Эти результаты характеризуют одну сторону вопроса - влияние факторов среды на распределение рыбных косяков. Другая сторона - адаптации вида к среде обитания оставалась не раскрытой. В частности, необходимо было знать - какое значение в экосистеме озера имеют популяции, различающиеся местом размножения. Сезонное распределение конкретных популяций ("рас") омуля в Байкале начал выяснять К.И.Мишарин, организовав широкомасштабное мечение (прямой метод) и определение "расового" состава промысловых уловов. В результате проведенных работ автор делает предварительный вывод о том, что "по-видимому, селенгинские омули в летнее время придерживаются пелагиали открытой части Байкала" (Мишарин, 1958, с.141), а посольские и чивыркуйские - литорали и сублиторали. Высказаться более

определенно в то время было невозможно, поскольку анализировались лишь выборки из летних уловов промысловых бригад, дислоцирующихся в основном в прибрежной зоне озера.

При исследовании сезонного распределения омуля основное внимание уделялось выяснению роли открытых районов озера в формировании его ресурсов и степени освоения популяциями различных биотопов пелагиали.

Зима. Подледный период (февраль-май) характеризуется обратной температурной стратификацией водной толщи озера и наличием на глубине 150-300 м слоя мезотермического максимума, к которому тяготеют скопления омуля. Наибольшие градиенты температуры в глубоких слоях воды в этот сезон приходится на глубины около 150 м.

Многотычинковый омуль (селенгинская популяция) концентрируется на глубинах 100-200 м склоновой зоны. Скопления представлены в основном младшими и средневозрастными группами рыб, питающимися зоопланктоном. Крупный многотычинковый омуль, длиной более 30 см, рассредоточен в слое 100-150 м открытой пелагиали глубоководных районов озера. Желудки выловленных здесь рыб содержали личинок и годовиков обоих видов голомянок и незначительно макрогектопуса.

Крупный среднетычинковый омуль (северобайкальская и баргузинская популяции) обитает в склоновой зоне на глубинах от 100 до 300 м, а рыбы младшего и среднего возраста и менее упитанные особи, отнерестовавшие прошлой осенью, - в прибрежной зоне с глубинами менее 50 м. У младших возрастных групп основу питания составляет зоопланктон (до 40-100%), у старших - молодь гаммарид (до 60%), макрогектопус (до 10-15%) и молодь бычковых (до 60%).

Косяки малотычинкового омуля (посольская и чивыркуйская популяции) в основной своей массе обнаруживаются в склоновой зоне в пределах нижней границы слоя мезотермического максимума, на глубинах более 200 м. Накормленность малотычинкового омуля в этот сезон выше, чем средне- и многотычинкового. Пищевой комок представлен макрогектопусом, донными гаммаридами, голомянкой и

пелагическими бычками. Существенных отличий в качественном составе пищи у рыб возрастом от 3 до 13 лет не обнаружено.

Весна. В мае-июне, с началом прогрева, обратная температурная стратификация сменяется состоянием гомотермии вод (около 3-4°C). В это время концентрации омуля всех популяций в области подводного склона увеличиваются (селенгинской на глубинах 50-100 м, северобайкальской 5-20 м, посольской 100-350 м), хотя, как показала гидроакустическая съемка 1989 г., значительная часть средне- и старшевозрастных рыб селенгинской популяции по-прежнему, как и зимой, находится в пелагиали глубоководных районов озера в слое 100-150 м. Большие индексы наполнения желудков омуля согласуются с наблюдающимся в этот сезон (Кожов, 1962; Бекман, Афанасьева, 1977; Нагорный, 1983) увеличением концентраций кормовых организмов (зоопланктон, макрогектопус, голомянки и придонно-пелагические бычки) в зоне подводных склонов.

Лето. В июле, при ослаблении вертикального водообмена, происходит быстрый прогрев поверхностных вод, устанавливается прямая температурная стратификация, образуется слой скачка температуры.

В июле-первой половине сентября омуль селенгинской популяции, поднявшись с глубины, рассредотачивается в эпипелагиали Южной, Средней и даже Северной котловин над слоем сезонного скачка температуры. Омуль северобайкальской и баргузинской популяций в основной своей массе продолжает нагуливаться в пределах прибрежно-пелагической зоны, не образуя плотных концентраций. Популяции малотычинкового омуля в июле остаются в склоновой зоне (на глубинах 50-200 м). В августе, с выходом части рыб в пелагическую область глубоководного Байкала, концентрации омуля посольской и чивыркуйской популяций в придонных слоях воды также снижаются.

Качественный состав потребляемых кормовых организмов отражает особенности летнего распределения популяций по зонам нагула. В питании омуля селенгинской популяции чаще всего встречается зоопланктон (до 100% просматриваемых желудков) и молодь голомянки (до 44%). У посольской - макрогектопус (до 97%),

донные гаммариды (до 78%) и голомянко-бычковые рыбы (до 100%). В питании омуля среднетычинковых популяций встречаемость этих трех групп организмов почти одинакова (зоопланктон, донные гаммариды и молодь рыб - до 60%, макрогектопус - до 80%).

В августе-сентябре готовящиеся к размножению особи образуют косяки, мигрирующие к нерестовым рекам. Омуль северобайкальской популяции устремляется в северном направлении к рекам Верхняя Ангара и Кичера, а селенгинской - из разных участков Северного, Среднего и Южного Байкала в прибрежную область Селенгицкого района. Созревающие особи посольской популяции, постепенно покидая склоновую зону, подтягиваются к южным участкам Селенгинского района и заходят в Посольский сор.

Осень. Во второй половине сентября-октябре, с опусканием слоя скачка температуры на глубины 20-50 м, а в ноябре 100-200 м, основная масса омуля всех популяций сосредотачивается в зоне подводных склонов, где, судя по питанию рыб и данным прямых наблюдений, образуются плотные скопления макрогектопуса, донных гаммарид, голомянки и придонно-пелагических бычков. Однако, значительная часть омуля селенгинской популяции в это время по-прежнему откармливается в пелагиали открытого Байкала над слоем температурного скачка.

Существуют значительные межгодовые колебания в сезонном распределении популяций. Прежде всего, обращает на себя внимание изменчивость распределения омуля селенгинской популяции, обусловленная различным характером прогрева эпипелагиали открытых районов озера. Сравнение средней за май температуры воды открытого Байкала, со средними уловами селенгинского омуля в июне месяце в заливах показало противофазность изменения этих показателей в ряду 1971-1981 гг. ($r=0,68$). То есть, в годы сравнительно низкого теплосодержания вод озера, отличающиеся невысокой биомассой фито- и зоопланктона и малочисленностью поколений малой голомянки (Байкал. Атлас, 1993), омуль селенгинской популяции в меньшей степени использует кормовые ресурсы эпипелагиали открытого Байкала. Это приводит к увеличению количества рыб в заливах, прибрежно-пелагической и склоновой зонах, увеличению промысловых уловов омуля.

В целом, анализ материалов по сезонному распределению омуля разных популяций позволяет говорить о том, что байкальский омуль - не прибрежная рыба, как считали ранее, и кормовые ресурсы эпипелагиали глубоководных районов Байкала используются омулем не только в течение одного-двух летних месяцев, а на протяжении всего года.

В наиболее обширном биотопе эпипелагиали глубоководных районов Байкала, распространяющемся до глубины 150-300 м, господствующее положение во все сезоны года занимает многотычинковый омуль (селенгинская популяция). В июле-октябре основная масса многотычинкового омуля распределена в верхней подзоне эпипелагиали (эпилимнион), ограниченном снизу слоем сезонного скачка температуры.

В прибрежно-пелагическом биотопе (до глубины 20-50 м) в течение года доминирует омуль среднетычинковых популяций - северобайкальской и баргузинской.

Присклоновая область (зона действия вертикальных гидрологических фронтов) в пределах глубин 50-350 м осваивается омулем малотычинковых популяций (посольской, кикинской, чивыркуйской). Основная часть малотычинкового омуля концентрируется здесь постоянно, выходя при этом и в нижние слои глубоководной эпипелагиали, прилежащей к склону.

Популяции встречаются и в несвойственных им биотопах. Так, поздней осенью, зимой и весной для всех популяций возрастает значение присклоновой зоны. Весной, особенно в годы позднего прогрева эпипелагиали глубоководных районов, большое значение для многотычинкового омуля имеет прибрежно-пелагический биотоп.

ГЛАВА 6. ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ МОРФО- ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Одним из методов изучения адаптаций организмов к условиям среды является сравнительно-онтогенетический, выявляющий сходство и различия между сравниваемыми разновидностями и видами по особенностям изменения их морфологического облика в онтогенезе (Дарвин, 1859; Геккель, 1894).

Как правило, морфологические различия между популяциями являются следствием особенностей их питания и развития в своеобразной среде (Шварц, 1980). Для популяций байкальского омуля эти особенности проявляются в различиях сезонного распределения, что показано в предыдущей главе, и в возрастных изменениях взаимоотношений с объектами питания. При том, что байкальский омуль-эврифаг, в годовом рационе особей селенгинской популяции преобладает зоопланктон (41% годового рациона). Популяции малотычинкового омуля, адаптированные к обитанию в склоновой зоне, больше используют в пищу макрогектопуса (52%), а омуль среднетычинковых популяций, северобайкальской и баргузинской, - наиболее выраженный эврифаг. В его годовом рационе зоопланктон составляет 23%, макрогектопус 34%, молодь голомянкобычковых рыб 26%.

Пищевая специализация популяций наиболее четко проявляется в возрастных изменениях качественного и размерного состава потребляемых организмов. Если сеголетки всех популяций омуля питаются преимущественно зоопланктоном, то с возраста 1+ его доля в рационе неуклонно снижается. Из основного он переходит в разряд второстепенного корма (5-10%) у омуля малотычинковых популяций уже в возрасте 2+, среднетычинковых популяций - в 5+, селенгинской (многотычинковой) популяции - в 8+. Доля макрогектопуса в питании становится ощутимой у малотычинковых популяций в 1+ (35%), среднетычинковых - в 3+ (30%), селенгинской популяции - в 4+ (20%). Наиболее мелкими рачками, длиной 0,2-2,5 см, питается омуль селенгинской популяции, а крупными, длиной 1,0-3,0 см - омуль малотычинковых популяций. С возраста 6+ у малотычинковых и среднетычинковых популяций существенное значение в питании имеет рыбная пища - 60 и 30%, соответственно. Особи старше 9+ переходят на рыбный рацион, который в некоторые годы существенно дополняется амфиподами.

Возрастные изменения в питании особей разных популяций согласуются с особенностями изменения у них с возрастом морфологических признаков, характеризующих возможности движения рыб и схватывания ими кормовых организмов. У омуля малотычинковых популяций в онтогенезе наиболее существенно (на

3% от 1+ до 6+), по сравнению с многотычинковой селенгинской (на 1%), увеличивается высота тела (адаптация к обитанию у дна). Малотычинковые популяции отличаются увеличением относительной длины головы рыб и относительной (к длине головы) длины жаберной дуги - на 1-1,5% до возраста 5+, в то время как у всех других эти индексы с возрастом неуклонно снижаются. В целом, для 8-9-годовалых рыб, индекс длины жаберной дуги омуля малотычинковых популяций на 6-7% больше чем у многотычинковой и среднетычинковых популяций. Длинная жаберная дужка при наименьшем количестве коротких жаберных тычинок обеспечивает омуля малотычинковых популяций больший ток воды через жаберный аппарат, что необходимо при схватывании более крупных кормовых объектов.

Особенности возрастных изменений в питании не могли не проявиться в характере сезонного роста тела и чешуи омуля отдельных популяций. Разные сроки образования концентрированных кормовых организмов, отличающихся размерами: прибрежного зоопланктона в июле, зоопланктона открытой эпипелагиали в июле-августе, пелагических и донных гаммарид в августе-сентябре, молоди голомянко-бычковых рыб в сентябре-октябре (Кожов, 1962; Бекман, 1959; Николаева, 1967; Черепанов, 1967; Коряков, 1972, 1977; Афанасьева, 1975; Бекман, Афанасьева, 1977; Стариков, 1977; Косторнов, 1983; Нагорный, 1983; и др.), объясняют смещение времени закладки годового кольца на чешуе на более поздние сроки не только с увеличением размеров рыб, но и в ряду популяций: прибрежно-пелагические (среднетычинковые) → пелагическая (многотычинковая) → придонно-глубоководные (малотычинковые).

По изменению в онтогенезе основных признаков, характеризующих движение, питание и сезонную динамику роста рыб, каждую популяцию можно отнести к одной из трех морфо-экологических групп:

Пелагической, многотычинковой (селенгинская популяция).

Прибрежно-пелагической, среднетычинковой (северобайкальская и баргузинская популяции).

Придонно-глубоководной, малотычинковой (посольская, чивыркуйская и кикинская популяции).

ГЛАВА 7. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

При всей обоснованности популяционной структуры вида, на Байкале давно поставлен вопрос об эколого-морфологической неоднородности самих популяций. Так, у омуля она обнаруживалась при рассмотрении морфологических и биологических особенностей рыб, в разные сроки мигрирующих в реки на нерест (Краснощеков, 1962; Хохлова, 1967; Шулев, 1981; Смирнова, 1984; Смирнов, 1985, 1987; Smirnov, 1992; Воронов, 1993). Обобщив и дополнив имеющуюся информацию, мы и в этом случае подошли к решению вопроса с позиций функциональной морфологии (Алеев, 1963), рассматривая особенности внешнего строения мигрантов в связи с разнообразием условий в озере.

Селенгинская популяция. В р.Селенга выявлен омуль двух морфологических типов: многотычинковый (44-55 шт.) и малотычинковый (36-44 шт.).

Динамика миграции многотычинкового омуля, в большинстве случаев, имеет 3-4-вершинный характер (Воронов, 1993), что свидетельствует о разной степени удаленности районов нагула рыб от мест их размножения. Анализ изменения морфологических и биологических признаков в течение нерестового хода позволил говорить о двух группах мигрантов: сентябрьских, представляющих "ядро" популяции, поднимающихся по реке на самые верхние нерестилища, и немногочисленных октябрьских, освоивших для размножения средние участки реки.

Сентябрьских мигрантов, по особенностям морфологии (Алеев, 1963; Протасов, Старосельская, 1978), можно характеризовать как приспособленных к обитанию в открытой пелагиали районов, наиболее удаленных от мест размножения, а октябрьских - как обитателей пелагиали относительно мелководной зоны и не совершающих дальних миграций. Сентябрьские отличаются от октябрьских большим числом жаберных тычинок (47-55, против 44-47 шт.) и более короткими парными плавниками. Эти наиболее низкотелые и короткоголовые рыбы имеют больший индекс длины нижней челюсти, короткое рыло, короткую и узкую верхнечелюстную

косточку, меньший индекс длины средней части головы, меньшие размеры глаз и больший индекс заглазничного отдела головы.

Сентябрьские мигранты, по сравнению с октябрьскими, имеют большие размеры в одновозрастных группах. Такие же отличия характеризуют многотычинкового пелагического омуля, нагуливающегося в Малом Море, акваториях прилежащих к подводному Академическому хребту, на Северном Байкале, по сравнению с Селенгинским районом. Различия в росте обусловлены особенностями питания. У первых существенную роль в летнем рационе играет более калорийный корм - личинки и молодь голомянко-бычковых рыб (до 50-60%), у вторых - зоопланктон (80-90%).

Среди сентябрьских мигрантов можно выделить косяки, заходящие в реку в первой декаде сентября. Они состоят из рыб, имеющих больший диаметр глаза (глубоководность), более выраженные жировые веки (большая мигрантность), короткую верхнечелюстную косточку, короткое рыло. Эти особенности морфометрии свидетельствуют о том, что многотычинковый омуль, формирующий нерестовые косяки первой декады сентября, более приспособлен к использованию ресурсов нижних горизонтов эпипелагиали, по сравнению с особями, составляющими основу косяков во второй половине сентября.

Малотычинковый омуль глубоководного типа начинает заходить в р.Селенга во вторую декаду сентября, но присутствие его становится заметным в третьей декаде сентября-октябре, при снижении количества многотычинкового. Он размножается в нижнем течении реки и ее нижних притоках. Предполагалось, что малотычинковый омуль представлен особями посольской популяции. Проведенные исследования показали, что омуль глубоководного типа в р.Селенга достоверно отличается от посольского возрастным составом рыб в нерестовых косяках, абсолютной индивидуальной и относительной плодовитостью. О принадлежности этих малотычинковых рыб именно к селенгинской популяции свидетельствует характерное для нее распределение рыб по таким морфометрическим признакам как длина средней части головы, длина верхнечелюстной кости, длина грудных и брюшных плавников.

Таким образом, приведенные материалы дают основание считать, что селенгинская популяция состоит, по крайней мере, из четырех субпопуляций: трех многотычинковых, осваивающих нижние и верхние слои эпипелагиали отдаленных районов (заходят на нерест, соответственно, в первой и второй половине сентября) и пелагиали Селенгинского района Байкала (октябрьские мигранты), а также малотычинковой (глубоководной), похожей на омуля посольской популяции и проявляющей себя в третьей декаде сентября-октябре на фоне малочисленных косячков многотычинкового омуля.

Посольская популяция. Сравнительный анализ морфологических признаков и показателей роста рыб из косяков, заходящих в реку в разные сроки, особенностей распределения кормовых объектов и питания в разных частях Селенгинского района позволил охарактеризовать неоднородность посольской популяции и сделать вывод о существовании трех ее субпопуляций.

Субпопуляция "макрогектопусоедов" - обитателей придонных слоев склоновой зоны Селенгинского района с глубинами 100-350 м. Отличаются наименьшими показателями весового роста. Это - "ядро" популяции, формирующее основу нерестового стада во второй половине сентября и первых числах октября. Они имеют наибольшую длину головы и парных плавников, меньшую длину кожных выростов-обтекателей брюшных плавников. Узкий лоб и менее выраженные жировые веки этих рыб улучшают подвижность глазного яблока и верхний обзор при питании у дна.

Субпопуляция "хищников-преследователей", осваивающая биотоп верхних участков склоновой зоны с глубинами 20-100 м, населенный молодью придонно-пелагического бычка-желтокрылки. Эти первые мигранты (первая половина сентября) отличаются ускоренным ростом, особенностями строения ротового и жаберного аппарата (более длинные верхняя и нижнечелюстные косточки, наименьшее количество коротких жаберных тычинок на относительно длинной жаберной дуге). Наименьшие, по сравнению с остальными особями популяции, размеры грудных и брюшных плавников, длинный хвостовой стебель, более длинные кожные выросты-обтекатели брюшных плавников и хорошо выраженные жировые веки

характеризуют их способность к питанию при повышенных скоростях движения. Субпопуляция имеет небольшую численность.

Субпопуляция "пелагических хищников", которые в меньшей степени связаны с придонными слоями воды. Откармливаясь на глубинах 150-350 м, в пределах слоя мезотермического максимума, младшими возрастными особями голомянок, средним и крупным макрогектопусом, они, как и "хищники-преследователи", имеют более высокие показатели роста. Морфологически эти рыбы, заходящие на нерест во второй и третьей декадах октября, похожи на "хищников-преследователей", но отличаются от последних большей шириной лба (лучше нижний обзор) и шириной жировых век (большая мигрантность). По численности эта часть популяции значительно уступает "макрогектопусоодам".

Северобайкальская популяция. По сравнению с селенгинской и посольской, у северобайкальской популяции достоверные различия по морфологическим признакам между группами рыб разных сроков захода на нерест не выявлены. Последние установлены лишь по биологическим показателям, в частности, массе рыб в одновозрастных группах. Ускоренным ростом отличаются особи из косяков максимума нерестового хода в р.Верхняя Ангара (15-30 сентября), а наиболее тугорослы октябрьские мигранты. Последние составляют основу нерестового стада в р.Кичера и косяки, заходящие в нижние притоки р.Верхняя Ангара. Межгодовые колебания показателей роста октябрьских мигрантов хорошо согласуются с изменениями температуры прибрежных вод северной оконечности озера ($r = 0,75$). У первых такой связи не обнаружено. Ритм их роста коррелирует с термическим режимом Средней и Южной котловин Байкала ($r = 0,85$). Это свидетельствует о том, что поздние мигранты - "аборигены" Северного Байкала, в то время как первые представляют часть популяции, осваивающую прибрежно-пелагическую область всего озера.

Таким образом, исследование трех наиболее многочисленных популяций показало, что каждая из них неоднородна и состоит из нескольких субпопуляций. Если омуль селенгинской и посольской популяций дифференцировался на субпопуляции, осваивающие разные биотопы эпипелагиали и склоновой зоны, то внутрипопуляционные

группы северобайкальского омуля (кичерская и верхнеангарская субпопуляции) входят в один биоценоз - прибрежно-пелагический, но в разных котловинах озера. Оказалось так, что в пределах одного и того же биоценоза распределяется не только "ядро" наиболее адаптированной к нему популяции, но и субпопуляции других популяций омуля.

ГЛАВА 8. ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Результаты, изложенные в предыдущих главах, свидетельствуют о том, что образование сложной внутривидовой структуры байкальского омуля произошло благодаря структурированности водных масс озера, обеспечивающей существование в толще вод различных биотопов и определенную специализацию населяющих их пелагических организмов.

Прибрежно-пелагический биотоп отличается сложной системой течений, с преобладанием на протяжении большей части года вдольберегового циклонического переноса вод. В весенне-летний период циклонические течения распространяют по всей прибрежной зоне озера теплые и богатые биогенными элементами речные воды. Это способствует более раннему и интенсивному прогреву прибрежной пелагиали и такому же раннему развитию здесь фито- и зоопланктона. Вдольбереговыми циклоническими течениями по всей прибрежной зоне разносятся личинки и молодь нерестующих в литорали желтокрылки, песчаной и каменной широколобок - одного из наиболее калорийных компонентов в питании омуля.

Характерные черты второго биотопа, эпипелагиали открытых районов озера - относительная стабильность состояния водных масс по ведущим гидрологическим характеристикам (температурному режиму, течениям, вертикальному водообмену), более поздние, по сравнению с прибрежной пелагиалью, сроки прогрева и охлаждения вод и развития здесь зоопланктона. Повышенные концентрации последнего и питающихся им макрогектопуса, личинок и молоди голомянок создаются в горизонтах воды, примыкающих к слоям сезонного и глубинного скачка температуры.

Третий биотоп - надсклоновый. В предыдущих главах уже отмечалось, что в этой зоне во все сезоны года наблюдается повышенная интенсивность вертикального водообмена. Как в эпипелагиали поверхностные воды отделены от нижележащих слоев скачка температуры, а сама эпипелагиаль от глубинной толщи вод слоем мезотермического максимума, так и прибрежная пелагиаль отделена от глубоководного Байкала фронтальными зонами. Фронтальные зоны не только способствуют относительной обособленности прибрежно-пелагического биотопа. Здесь, в области действия вертикальных фронтов, при нисходящих движениях водных масс в придонных слоях создаются оптимальные условия для питания пелагических и донных гаммарид, голомянко-бычковых рыб и омуля.

Образование скоплений пелагических организмов в зонах контакта водных масс различного происхождения и плотности обеспечивается также и их вертикальными суточными миграциями. За счет этого, в ночное и сумеречное время в верхних слоях прибрежной и открытой пелагиали, в расчете на единицу объема воды, создаются скопления беспозвоночных и рыб, не уступающие таковым в эвтрофных водоемах, хотя озеро, в целом, относится к числу олиготрофных. В дневные часы, эти же организмы при опускании вниз создают высокие концентрации в придонных водах склоновой зоны и в слоях глубинного скачка температуры.

При подробном изучении пелагических экосистем океана (Экосистемы пелагиали Перуанского района, 1980; Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана, 1988; и др.) выделены те же три типа планктонных сообществ: неретические (прибрежные), пелагические и сообщества фронтальных зон. Учитывая это, можно заключить, что выявленные на Байкале три биотопа верхней 350-метровой пелагиали, и три области повышенных скоплений пелагических организмов - в целом, характерная особенность крупных глубоководных водоемов.

Таким образом, формирование Байкала как крупного глубоководного водоема, обеспечило три основных направления эволюции байкальских организмов, связанные с освоением эпипелагиали озера. Этот процесс хорошо прослеживается на примере популяции омуля.

Адаптация к использованию кормовых ресурсов эпипелагиали глубоководных районов озера привела к образованию многотычинкового (44-54 шт.) омуля (селенгинская популяция), имеющего сигарообразную форму, почти круглую в поперечном разрезе полость тела, питающегося зоопланктоном и другими мелкими пелагическими организмами. Голова этих рыб в поперечной проекции приближается к клиновидной с широким лбом и расположением глаз, дающим хороший нижний обзор, необходимый при питании кормовыми объектами, мигрирующими в сумеречное время из нижних слоев эпипелагиали в поверхностные.

В противоположность селенгинской, популяции омуля малых рек (малотычинковые, 35-45 шт.) адаптировались к обитанию в придонных слоях склоновой зоны на довольно больших глубинах и питанию более крупным кормом. Сформировались популяции высокотелого омуля с продолговатой полостью тела. Форма головы этих рыб (в поперечной проекции) приближается к эллипсоидной с полуверхним расположением больших глаз. Неширокий лоб, узкие жировые веки, большая подвижность глазного яблока обеспечивают верхний обзор при питании организмами, мигрирующими в светлое время суток в нижние слои эпипелагиали и склоновой зоны.

Омуль среднетычинковых (38-47 шт.) популяций в основном использует в пищу организмы узкой прибрежно-пелагической области, которая находится под постоянным влиянием соседних биоценозов: верхней эпипелагиали (ареал селенгинской, многотычинковой, популяции), и склоновой зоны (ареал малотычинковых популяций). Разнообразие пищевых объектов в прибрежной области, а также частичное использование кормовых ресурсов соседних ценозов обуславливают промежуточное положение морфологических показателей северобайкальского и баргузинского омуля между показателями названных выше, более узко специализированных популяций.

Обитая в разных биотопах пелагиали, популяции отличаются друг от друга скоростью роста и созревания рыб, разной ритмикой межгодовых изменений показателей роста. Рост омуля прибрежно-пелагических популяций сопряжен с прогревом прибрежной зоны в течение вегетационного сезона, в то время как в пелагической и

придонно-глубоководных популяциях рост рыб изменяется в соответствии с колебаниями теплозапаса, полученного водной толщей в предшествующем году ($r = 0,7-0,8$).

Обращая внимание на высокую степень полиморфизма байкальского омуля, мы постоянно задавались вопросом - почему, в отличие от бычковых рыб, у него не образовались новые виды? Из всех 29 видов коттоидных рыб с пелагиалью связано всего 4 вида. Эволюционные преобразования последних, как и омуля, шли по пути освоения прибрежной и склоновой зон (желтокрылка *Cottocomephorus grewingki* и длиннокрылка *Cottocomephorus inermis*), и пелагиали глубоководного Байкала (голомянки - малая *Comephorus dybowskii* и большая *C.baicalensis*). Литофилы (желтокрылка и длиннокрылка) - придонно-пелагические виды, а живородящие голомянки - пелагические. Донные виды распределены в озере следующим образом: в прибрежных водах до глубины 25 м встречается 8, а глубже 1000 м - 11 видов. Наибольшее число видов коттоидных рыб улавливается в склоновой зоне с глубинами 150 - 500 м (до 20 видов), отличающейся наибольшим разнообразием биотопов (Сиделева, 1993).

Приведенные материалы позволяют присоединиться к мнению (Талиев, 1948; Кожов, 1972; Мазенова, 1978; Черепанов, 1986) о высоких скоростях видообразования в холодноводном и олиготрофном водоеме, каким является Байкал. И чем устойчивее среда обитания рыб и больше биотопическое разнообразие, тем эффективнее этот процесс и больше число видов. То есть богатство фауны, в том числе и рыб, экваториальных вод океана (около 40 тыс., по Зенкевичу, 1977) и пресноводных озер тропической Африки (по Greenwood, 1984, только среди цихлидовых рыб в оз.Виктория насчитывается более 200 видов), по-видимому, объясняется не столько повышенной температурой воды, обуславливающей более энергичный процесс видообразования, сколько стабильностью условий и разнообразием биотопов. Стабильностью условий отличается и бассейн Северного ледовитого океана и глубинные воды морей умеренной зоны. Поэтому "эндемичные систематические группы высокого порядка (семейства, подотряды, отряды и даже классы) свойственны не только теплым, но и холодным морям....

Эндемизм этот несомненен, хотя и гораздо беднее, чем в тропической зоне, в соответствии с гораздо меньшим общим разнообразием населения" (Зенкевич, 1977.- Избранные труды, ч.2. стр.30).

Ответ на вопрос - почему большое разнообразие фауны характеризует не только "теплые", но и "холодные" водоемы, к числу которых принадлежит и Байкал, мы находим в теории стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1968). Именно благодаря стабилизирующему отбору, когда выживает новая "норма", приспособленная к изменившимся условиям, а отклонения гибнут, достигается автономизация процессов индивидуального развития (внутренние механизмы, Шварц, 1980), приводящая к возникновению новых подвидов и видов. И если новая внутривидовая форма оказывается в условиях устойчивой среды, то стабилизирующий отбор приводит к глубокой ее специализации, закреплению "нормы", образованию нового вида (Шмальгаузен, 1968).

Резонен вопрос - образование популяций и субпопуляций байкальского омуля, приспособленных к обитанию в разных биотопах, - просто адаптация вида к разнообразным условиям, или микроэволюционный процесс?

В отношении определения понятия "микроэволюция" существует много различных точек зрения. Так, Добжанский (Dobzhansky, 1954) под микроэволюцией понимал любые генетические преобразования популяции. По мнению других исследователей, микроэволюционным процессом можно считать уже начальные стадии возникновения адаптаций и формообразования и только одно существование большого фенетического разнообразия внутри видов позволяет говорить о процессе микроэволюции (Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Абылкасымова, 1985; Мина, 1986).

Наиболее надежный критерий микроэволюции, по С.С.Шварцу (1980), - ее необратимость. Если адаптации, приводящие к образованию различных модификаций обратимы, без чего не было бы и самого индивидуального приспособления, т.е. ненаследственны (Шмальгаузен, 1968), то "когда направленное изменение генетической структуры популяции зашло далеко, и новые свойства популяции изменяют сам характер связи организма со средой (что неизбежно приводит к изменению направления отбора), необратимость

внутривидовых преобразований обеспечивается уже не внешними (постоянство среды), а внутренними (качество популяции) механизмами. Эту стадию преобразования популяций с полным правом можно назвать микроэволюцией" (Шварц, 1980, стр.148). Как показано в предыдущих главах, у байкальского омуля они вышли "за рамки хронографической изменчивости" (Шварц, 1980), то есть стабильны во времени. О наследовании морфологических, физиологических и биохимических особенностей в популяциях омуля свидетельствуют результаты серологического анализа (Талиев, 1941), исследования теплоустойчивости миокарда и ферментов (Ушаков и др., 1962), фракционного состава белков тканей (Мамонтов, Яхненко, 1987), сравнительный анализ митохондриальной ДНК (Суханова и др., 1994, 1996). Все исследованные популяции оказались генетически обособленными.

О прошедших микроэволюционных преобразованиях вида свидетельствует наследование поведения и суточной ритмики питания омуля разных популяций. Это показано экспериментальными наблюдениями за молодью селенгинской и посольской популяций в одних и тех же условиях бассейнового содержания. Молодь первой более подвижна, стайку ее в течение суток постоянно можно видеть у поверхности воды, в то время как молодь посольской держится у дна в затененной стороне бассейна. Первые хорошо поедают корм, не давая ему опуститься ко дну, как в дневные, так и в ночные часы, а вторые лучше берут корм у дна днем (Смирнов, 1974).

Таким образом, внутривидовая дифференциация омуля в процессе становления Байкала как ультраглубоководного водоема привела к формированию структуры, в которой более специализированные популяции (селенгинская, посольская, кикинская, чивыркуйская), освоившие новые биотопы (эпипелагиаль открытых районов и склоновую область в пределах глубин до 350 м), можно считать наиболее удаленными в своем развитии от предковой популяции, обитавшей в относительно мелководном водоеме. По-видимому, наиболее близка предковой форме северобайкальская, прибрежно-пелагическая, популяция, которая "по всем признакам стоит ближе к видовому стандарту" (Мухомедиаров, 1942). Этот вывод следует и из того, что весь бассейн Северного Байкала

границит с предполагаемым центром происхождения сиговых рыб Восточной Сибири - Баунтовской и Ципиканской озерными провинциями (Дрягин и др., 1969). В пользу "материкового" происхождения байкальского омуля свидетельствует и его существенная генетическая обособленность от ледовитоморского омуля (Каукоранте, Медников, 1988; Vodaly et. al., 1993; Бодали и др., 1994) и обитание жилых форм омуля (Смирнов и др., 1987) в озерах ледниково-тектонического происхождения (Базаров, 1986) Кулинда и Верхнекичерское (верховья р.Кичера, рис. 1). Обитая в озерах на месте северной оконечности Байкала, возраст которых не моложе плиоценового - 6-3 млн. лет назад (Лут, 1978; Попова и др., 1989), омуль мог стать обитателем глубоководных водоемов Средней и Южной впадин лишь в среднем плейстоцене (0,8-0,15 млн.лет назад) с образованием Северобайкальской впадины и объединением всех трех котловин в границах современного Байкала.

ГЛАВА 9. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РЕСУРСОВ ОМУЛЯ

Вопрос о ресурсах байкальского омуля и возможностях их использования выходит далеко за рамки хозяйственной проблемы и включен в настоящую работу в связи с остротой проблемы охраны уникальной экосистемы Байкала.

Общие принципы рационального ведения рыбного хозяйства, изложенные в трудах К.М.Бэра (1854, 1860), Н.Я.Данилевского (1862, 1871, 1875), В.А.Кевдина (1915), Ф.И.Баранова (1918, 1925), А.Н.Державина (1922), В.И.Мейснера (1923) и др., обобщены Г.В.Никольским (1965) в трех основных положениях: получение с водоема или от конкретных популяций рыб максимальной продукции наиболее высокого качества; отлов рыб с минимальной затратой сил и средств; сохранение воспроизводства популяций промысловых видов на высоком уровне, компенсирующем убыль в результате интенсивного вылова.

Эти основополагающие принципы вошли в разработанную на Байкале (Смирнов, 1977, 1979) экологическую систему управления интенсивностью промысла омуля. С 1982 г., через 13 лет после объявления запрета на промышленный лов, последний был

возобновлен в районах нагула и ориентирован на отлов рыб за 1-3 года до наступления половой зрелости, т.е. как для всех рыб со средней продолжительностью жизни (Тюрин, 1972; Кудерский, 1983), на возрастные группы максимальной ихтиомассы. При этом его планирование в отдельных рыбопромысловых районах учитывает особенности размерно-возрастной структуры популяций и распределение по акватории озера отдельных возрастных и физиологических групп рыб (состав орудий лова, размещение их по участкам, сроки промысла). Соблюдение установленных для каждого района сроков промысла позволяет сохранить от облова самые младшие возрастные классы и половозрелую рыбу. Количество орудий лова планируется по районам на каждый промысловый сезон с учетом результатов оценки ресурсов популяций биостатистическим методом А.Н.Державина (1922), оригинальной методикой Востсибрыбцентра, а в последние годы и методом тралово-акустической съемки. Так, в 1989 г. численность омуля была оценена в 300 ± 60 млн.экз., а биомасса в 28 ± 5 тыс.т (Smirnov et. al., 1996).

Для перспективного планирования интенсивности промысла омуля нами разработан (Смирнов, 1984) экспертный прогноз изменения ресурсов омуля на 1980-е и первую половину 1990-х годов. Прогноз снижения промысловых уловов омуля к началу 1990-х годов, с некоторым увеличением до 1,5-2,0 тыс.т в 1985-1988 гг. за счет урожайных поколений 1976-1978 гг., основан на закономерностях многолетней изменчивости водности и термического режима в бассейне оз.Байкал (Дружинин и др., 1966; Афанасьев, 1967, 1976; Оболкин, 1977; Шимараев, 1977) и в целом для Северного полушария (Савина, 1974; Захаров, 1976; Дроздов и др., 1977; Григорьева и др., 1979; Винников и др., 1980; Спирина, 1980). Тенденция снижения общих уловов омуля и уловов на рыбопромысловое усилие, наблюдаемая в 1989-1994 гг., с одной стороны, говорит о необходимости пересмотра квот вылова во вторую половину 1990-х годов и сокращения количества применяемых орудий лова, с другой - свидетельствует о высокой эффективности управления промыслом через планирование его интенсивности в каждом рыбопромысловом районе, выраженной в количестве и составе орудий лова, в сроках их действия.

Обсуждаемые в диссертации материалы свидетельствуют о том, что Байкал, как олиготрофный водоем, не может обеспечить стабильно высокую рыбопродукцию. Кроме того, концентрации омуля кратковременны, а места их образования непостоянны в течение промыслового сезона и меняются от года к году. В этих условиях существование крупных специализированных рыбозаводов экономически неэффективно. Путь к решению этой проблемы наметился в последние годы через развитие любительского рыболовства, рыболовный туризм, отлов омуля частными лицами по лицензиям. Такой характер использования рыбных ресурсов Байкала вполне соответствует как общей программе развития Байкальского региона, так и новым социально-экономическим условиям.

Уникальность Байкала - древнего глубокого пресноводного водоема умеренной зоны, населенного эндемичной фауной и флорой, потребовала отнесения его к числу природных объектов Мирового наследия. Особый статус Байкала, который в самое ближайшее время должен определиться в "Законе о Байкале", предполагает сохранение естественной структуры и функционирования экосистемы озера и, следовательно, исключает интенсивную эксплуатацию его биологических ресурсов. Возможности увеличения товарной продукции такой ценной промысловой рыбы, какой является байкальский омуль, следует искать за счет кормовой базы других естественных и искусственных водоемов в бассейне Байкала и за его пределами. При этом рыбоводные заводы, отработавшие технологию разведения конкретных популяций, смогут обеспечить посадочным материалом самые разнообразные по структуре и продуцированию пелагических экосистем водоемы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внутривидовая дифференциация байкальского омуля определяется условиями Байкала как крупного глубоководного водоема, существованием относительно устойчивых водных масс озера: эпипелагиали открытых районов (от поверхности до слоя мезотермического максимума на глубинах 150 - 300 м); прибрежной пелагиали; и глубинных водных масс ниже слоя мезотермического максимума. В толще вод выше слоя мезотермического максимума

образовались три пелагических биоценоза: эпипелагический, куда входит селенгинская популяция; прибрежно-пелагический, с северобайкальской и баргузинской популяциям; и склоновый (в зоне взаимодействия прибрежных вод и водных масс открытого Байкала), с популяциями омуля малых рек. Устойчивому существованию этих ценозов способствуют вертикальные суточные миграции пелагических организмов (зоопланктон, мезозоопланктон, кottoидные рыбы), образующих ночные концентрации в верхних горизонтах эпипелагиали, примыкающих к слою температурного скачка, и дневные - в ее нижних горизонтах, у слоя мезотермического максимума, и в придонных слоях склоновой зоны.

Структурированность водных масс озера и связанная с нею гетеротопность пелагиали обуславливают гетероморфизм популяций омуля. В этой неоднородности проявляется общая закономерность - направления дифференциации популяции аналогичны внутривидовой. Популяция поддерживает свою численность за счет кормовых ресурсов как "своего" биотопа, так и двух других, граничащих с ним. То есть, в пределах одного и того же биоценоза распределяется не только "ядро" адаптированной к нему популяции, но и субпопуляции других популяций омуля. В то же время, внутривоупуляционная дифференциация омуля наблюдается и по степени освоения субпопуляциями разных котловин озера или отдельных его районов в пределах одного и того же биотопа.

Результаты исследования начальных этапов видообразовательного процесса у байкальского омуля в сопоставлении с данными о видовом составе беспозвоночных и рыб в пелагических и донных биоценозах как Байкала, так морей и океанов, позволяют сделать вывод о том, что чрезвычайное разнообразие фауны - характерная черта глубоководных водоемов. Причина явления кроется, с одной стороны, в значительном биотопическом разнообразии этих вод, с другой - в устойчивости биотопов. Именно эта устойчивость является необходимым условием эффективности действия стабилизирующей формы естественного отбора, приводящего к возникновению новых видов и систематических категорий более высокого ранга.

Таким образом, микроэволюция байкальского омуля, которая привела к формированию сложной его внутривидовой структуры, оказалась возможной благодаря превращению Байкала в ранне-среднем плейстоцене (0,8-0,15 млн. лет назад) в единый ультраглубоководный водоем, возникновению в его водной толще биотопов, характеризующихся относительно устойчивыми условиями обитания пелагических организмов. Последнее, в условиях репродуктивной изоляции, способствовало эффективному действию естественного отбора и формированию гетероморфных популяций в составе трех наиболее продуктивных биоценозов пелагиали: эпипелагического (селенгинская популяция), прибрежно-пелагического (баргузинская, северобайкальская) и склонового в пределах глубин 50-350 м (популяции, размножающиеся в малых реках). Однако, микроэволюционный процесс байкальского омуля не завершился глубокой специализацией популяций и образованием новых видов, как это произошло у коттоидных рыб, прошедших более длительный путь эволюционных преобразований в условиях глубоководных озер, существовавших на месте Южного Байкала с олигоцен-миоцена (38-26 млн. лет назад).

Основное содержание диссертации опубликовано в следующих работах:

1. Смирнов В.В. Возрастная изменчивость байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius (Georgi)* // Вопр. ихтиол.- 1969.- 9, вып. 3(56).- С.508-515.
2. Смирнов В.В. Состояние запасов селенгинского омуля в оз. Байкал // Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири.- Иркутск, 1969.- С.20-29.
3. Смирнова-Залуми Н.С., Смирнов В.В. Популяции омуля в экосистеме озера Байкал // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах.- Иркутск, 1973.- С.92-95.
4. Смирнов В.В. Основные направления микроэволюции байкальского омуля // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока.- Владивосток, 1974.- С.145-152.
5. Смирнов В.В., Шумилов И.П. Омюли Байкала.- Новосибирск: Наука, 1974.- 160 с.

6. Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С. Запасы и продуцирование байкальского омуля //Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах.- Новосибирск: Наука, 1975.- С.37-44.

7. Смирнов В.В. Состояние популяций омуля в период запрета на промысел //Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость.- Новосибирск: Наука, 1977.- С.127-140.

8. Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С. Вопросы воспроизводства и продуцирования омуля //Лимнология прибрежно-соровой зоны Байкала.- Новосибирск: Наука, 1977.- С.248-263.

9. Москаленко Б.К., Мамонтов А.М., Пастухов В.Д., Смирнов В.В., Смирнова Н.С. Рыбные ресурсы и их использование //Проблемы Байкала.- Новосибирск: Наука, 1978.- С.229-239.

10. Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С. Вопросы прогнозирования и основные принципы рационального использования байкальского омуля //Проблемы прогностических исследований природных явлений.- Новосибирск: Наука, 1979.- С.138-143.

11. Смирнов В.В. Экологическая система управления интенсивностью промысла омуля (новый подход к решению проблемы регулирования рыболовства) //Рыбное хозяйство.- 1979, №3.- С.9-11.

12. Смирнов В.В., Щербаков А.М. Вопросы продуцирования омуля северобайкальской популяции //Лимнология Северного Байкала.- Новосибирск: Наука, 1983.- С.109-116.

13. Смирнов В.В. Ресурсы омуля и их прогноз на 1980-1985 гг. //Динамика продуцирования рыб Байкала.- Новосибирск: Наука, 1983.- С.202-222.

14. Смирнов В.В. Продуктивность байкальского омуля в связи с изменчивостью климата //Геологические и экологические прогнозы.- Новосибирск: Наука, 1984.- С.165-173.

15. Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С. Байкальский омуль, вопросы его охраны и рационального использования //Проблемы Байкала.- Улан-Удэ, 1985.- С.124-130.

16. Смирнов В.В., Попков В.К. Изменение морфо-экологических показателей байкальского омуля при вселении в высокогорные озера Саяна //Морфология и экология рыб.-Новосибирск: Наука,1987.-С.26-41.

17. Смирнов В.В., Провиз Л.И., Воронов М.Г. Морфо-экологическая характеристика омуля Верхнекиччерских озер (бассейн Северного Байкала //Морфология и экология рыб.- Новосибирск: Наука, 1987.- С.42-48.

18. Смирнов В.В., Воронов М.Г., Воронов А.В. О внутривидовой структуре байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) //Вопр. ихтиол.- 1987.- 27, вып. 2.- С.342-345.

19. Смирнов В.В., Моложников В.Н. Рыбы //Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала.- Новосибирск: Наука, 1990.- С.80-83.

20. Smirnov V.V. Intraspecific structure of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) //Pol. Arch. Hydrobiol.-1992.- 39, № 3-4.- P.325-333.

21. Волерман И.Б., Косторнов С.Н., Мамонтов А.М., Нагорный В.К., Сиделева В.Г., Смирнов В.В., Яхненко В.М. Ихтиофауна //Байкал. Атлас.- Москва, 1993.- С.106-108.

22. Афанасьева Э.Л., Волерман И.Б., Вотинцев К.К., Линевич А.А., Сиделева В.Г., Смирнов В.В., Шимараев М.Н. Экосистема. //Байкал. Атлас.- Москва, 1993.- С.110-111.

23. Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С. Формирование годовых зон роста на чешуе байкальского омуля //Вопр. ихтиол.- 1993.- 33.- №1.- С.121-129.

24. Суханова Л.В., Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С., Слободянюк С.Я., Скулин В.А., Бадугев Б.К. Исследование популяций байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* методом рестрикционного анализа митохондриальной ДНК //Вопр. ихтиол.- 1996.- 36.- №5.- С.667-673.

