

РГБ ОЛ

19 FEB 1994

Дальневосточное отделение
Российской Академии наук
Институт биологии моря

На правах рукописи

Тиллер Игорь Викторович

Биология и численность проходного гольца
(*Salvelinus alpinus complex*) Камчатки

03.00.10 - иктиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Владивосток - 1994

Работа выполнена в лаборатории динамики численности
лососевых рыб Камчатского отделения Тихоокеанского научно-
исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии

Научный руководитель -
доктор биологических наук, профессор С. М. Коновалов

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук - В. П. Шунтов
кандидат биологических наук - В. А. Паренский

Ведущее учреждение:
Институт биологических проблем Севера ДВО РАН

Защита диссертации состоится " ____ " _____ 1994 г
в ____ часов на заседании специализированного Совета
Д 003.66.01. при институте Биологии моря ДВО РАН
по адресу: 690041, Владивосток, 41, ул. Пальчевского, 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Института Биологии моря ДВО РАН.

Автореферат разослан " 4 " февраля 1994 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук


Л. Л. Будникова

Введение

Актуальность темы. Несмотря на долгую историю хозяйственного использования гольца на Камчатке запасы его до сего времени практически не были известны. Хотя удельное значение гольца в общих уловах лососей невелико, однако, благодаря своей высокой пищевой и товарной ценности, он играет заметную роль в экономике области.

Неполнота знаний биологии и закономерностей изменения структуры популяций гольца является серьезным препятствием на пути познания его динамики численности. До настоящего времени практически не изучены возрастная структура и темп роста проходного гольца Камчатки, динамика размерно-весовых показателей, упитанности, соотношения полов и плодовитости, степени влияния гольца как хищника на молодь тихоокеанских лососей. В связи с этим является весьма актуальным изучение биологии проходного гольца Камчатки, как теоретической базы для определения запасов и прогнозирования вылова.

Цель работы - изучение биологических особенностей проходного гольца *Salvelinus alpinus complex* некоторых рек Камчатки в многолетнем аспекте.

Задачи исследований - выявить характерные особенности возрастного и размерно-весового состава проходного гольца, изучить особенности роста в связи с возрастом ската в море, определить степень влияния гольца, как хищника, на молодь горбуши и кеты, изучить динамику соотношения полов и плодовитости в связи с численностью гольца, рассчитать коэффициенты смертности и определить запасы.

Научная новизна. Впервые на многолетнем материале проведен анализ биологических показателей проходного гольца из некоторых рек Камчатки. Изучение динамики возрастного состава возрастнo-структуры позволило обнаружить существование двух циклов в динамике численности гольца. Отмечена связь колебаний численности с изменением половой структуры и плодовитости. На основании анализа темпа роста осуществлена возрастная дифференциация проходного гольца Камчатки с учетом морских и пресноводных лет жизни. Впервые проведена количественная оценка выедания гольцом молоди горбуши в реке и степени его влияния на воспроизводство горбуши северо-востока Камчатки. Впервые рассчитан коэффициент общей и естественной смертности проходного гольца Камчатки и произведена оценка его запасов.

Практическое значение. Детальное знание биологии гольца и определение его запасов дает возможность поставить промысел на рациональную основу, прогнозировать вылов в соответствии с динамикой численности, равномерно распределить промысловые усилия в течение года и избежать излишних материальных и временных затрат на его добычу.

Апробация работы. Результаты диссертации докладывались на Всесоюзном симпозиуме по биологическим проблемам Севера (Магадан, 1983), на четвертом Всесоюзном совещании "Вид и его продуктивность в ареале" (Свердловск, 1984), на Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1984), на региональной научно-практической конференции "Биологические ресурсы Камчатского шельфа" (Петропавловск-Камчатский, 1987), на коллоквиумах лабораторий лососевых рыб Камчатского отделения ТИНРО (Петропавловск-Камчатский, 1979-1986).

Публикации. По теме диссертации опубликовано семь научных работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, главы, содержащей характеристику материалов и методов исследования, трех глав, в которых изложены результаты и проведено их обсуждение, выводов и списка литературы. Диссертация написана на 139 страницах, включает 42 таблицы, 27 рисунков. Список литературы содержит 160 источников, из которых 34 на иностранном языке.

Глава 1. Материал и методика.

Основной материал собран на р. Хайлале в 1978-1991 гг и на р. Кихчик в 1980-1985 гг. Кроме того имеются сборы разных лет с рек Большой, Коль, Кехты, Коврана, Крутогоровой, Авьяваям. Орудиями лова взрослых рыб служили речной закидной и морской ставной невода. Молодь отловлена в реке сетями с ячеей 12-18 мм во время покатной миграции. Общее количество собранного материала составляет 9817 экз. Во всех пробах у рыб измерены длина, масса тела, масса без внутренностей, определены возраст и пол, подсчитаны коэффициенты упитанности и зрелости. Темп роста рассчитан у 288 экз. гольца по формуле прямой пропорциональности Э. Леа (Правдин, 1966) и с поправками по методу П. К. Гудкова и М. В. Скопеца (1989). Возраст гольца определен по отолитам. Измерения годовых колец производились по наименьшему радиусу. Характер питания изучен у 1663 экз. проходного гольца за 1982-1991 гг. Плодовитость определена у 240 экз. гольца на четвертой стадии зрелости икры счетно-весовым методом. Икра просчитывалась из навески пять граммов. При расчете уравнений регрессии использовался метод наименьших квадратов (Плохинский, 1961).

Глава 2. Морфометрия проходного гольца.

Из р. Хайлюли для морфометрического анализа использовано 60 экз. проходного гольца. В качестве сравнительного материала привлечены данные по морфометрии гольца р. Паратунки (Савваитова, 1961) и р. Кроноцкой (Викторовский, 1978) на Камчатке, р. Яма североохотоморского побережья (Волобуев, 1963), р. Саранной на о. Беринга (Савваитова, Максимов, 1975), р. Кукеккуум на Чукотке (Черешнев, 1978). Для сравнения выбраны наименее изменчивые пластические признаки (длина и высота головы, высота хвостового стебля, длина верхней челюсти) и из меристических признаков количество жаберных тычинок и пилорических придатков. Морфометрический анализ показал, что соответствующие значения признаков проходного гольца из разных рек различаются незначительно. Хиатус во всех случаях отсутствует за исключением гольца рек Кукеккуум-Яма и Кукеккуум-Хайлюля по длине верхнечелюстной кости. По критериям T_{st} наибольшие различия наблюдаются по длине и высоте головы, однако достоверность одного показателя не всегда подтверждается другим. По длине головы различия отмечаются между всеми сравниваемыми популяциями. Почти нет различий по высоте хвостового стебля, и совершенно не отличаются данные популяции по числу жаберных тычинок. По среднему значению числа пилорических придатков несколько выделяется чукотская проходная мальма. В целом популяции проходного гольца из камчатских рек по морфометрическим признакам можно считать сходными между собой и с гольцами из других районов и отнести их к мальме или к "мальмоидному типу" в рамках *Salvelinus alpinus complex*.

Глава 3. Биология проходного гольца.

3.1. Миграции проходного гольца.

Проходной голец совершает ежегодные нерестово-зимовальные и кормовые миграции. Нерест и зимовка его происходят в реках, нагул в море. В море голец может удаляться от берега на расстояние свыше 100 км (Дарда, 1964; Горбатенко, Чеблукова, 1990; Grainger, 1953; Hunter, 1966; Mishima, 1975). Кроме того в море голец совершает и местные кормовые миграции, часть его может преодолевать значительные расстояния, до 940 км (Jensen, Berg, 1977). По данным американских исследователей (Armstrong, Morrow, 1980; McCart, 1980) максимальное удаление мальмы от родной реки достигает 350 км.

Анадромная миграция в реки северо-востока Камчатки начинается в первой декаде июля. В начале хода преобладают рыбы старшего возраста. К концу миграции увеличивается доля младших особей. Последними идут на зимовку мелкие неполовозрелые гольцы. Молодь держится обособленно от взрослых рыб и образует большие стаи по несколько сот особей. В реке молодь рассредоточивается по мелким протокам со слабым течением.

Начало нагульной миграции весной зависит от времени вскрытия на реке ледового покрова. Первыми скатываются наиболее крупные производители и молодь. Основная масса катадромного гольца из р. Хайлюди скатывается в конце мая-начале июня. Скат обычно продолжается до начала июля. В этот период в реке могут присутствовать как катадромные, так и анадромные гольцы. В отдельные годы, когда в реке изобилует покатная молодь горбуши, часть стада гольца может не выходить дальше эстуария, усиленно откармливаясь молодью лососей.

В реках западного побережья, таких как Кихчик, Коль, Кехте скат гольца проходит в более сжатые и ранние сроки; к концу мая рыбы в этих реках практически нет.

3.2. Возрастная структура молоди проходного гольца.

Возраст, в котором проходной голец скатывается в море, колеблется в широких пределах. Минимальный возраст ската отмечен в р. Чаун арктического побережья Чукотки (Гудков, 1990). Смолты девятилетнего возраста обнаружены в реках охотоморского побережья (Гудков, Скопец, 1987). В р. Хайллоле голец начинает скатываться в возрасте двух лет. Основная масса молоди в пробах имела возраст 4-5 лет, максимальный возраст ската 6 лет. Помимо впервые скатывающейся молоди существует категория неполовозрелых гольцов, которые уже провели один и более сезонов нагула в море. На Камчатке их называют "тысячником". Минимальный возраст этих рыб составляет три года, максимальный - семь лет. Это та часть популяции, которая является пополнением нерестового стада. У катадромного и анадромного "тысячника" наблюдаются значительные различия в возрастной структуре. У последнего отсутствует группа рыб в возрасте 7+, резко возрастает численность пятилеток (4+) и снижается доля семилеток (6+). Такое изменение возрастного состава объясняется тем, что все восьмилетки (7+) и значительная часть семилеток (6+) переходят в группу созревающих рыб и мигрируют в составе половозрелой части популяции. Увеличение относительной численности пятилеток (4+) происходит за счет пополнения из группы смолтов.

3.3. Возрастная структура половозрелой части популяции проходного гольца.

Проходной голец имеет сложную возрастную структуру, насчиты-

вающую десятки возрастных групп за счет большого разнообразия сочетаний морских и пресноводных лет. Таких групп у гольца р. Хайлюли насчитывается 22 при теоретически возможном количестве 27. Наиболее многочисленны группы с двумя и тремя пресноводными годами. У гольца р. Кихчик 14 возрастных групп с преобладающим пресноводным возрастом два года. У ковранского гольца довольно многочисленны рыбы с четырьмя и пятью речными годами, но основу все же составляют особи, проведшие в пресной воде два года. По общему возрасту половозрелая мальма Камчатки представлена семью возрастными группами от четырех до десяти лет. Возрастная структура проходного гольца из разных рек западного побережья Камчатки в общих чертах сходна. Характерно повсеместное преобладание поколений в возрасте 5+ 6+, средний возраст рыб в популяциях увеличивается к северу. По-видимому, это связано с разным географическим положением рек. В реках, расположенных севернее, голец созревает несколько позднее из-за более короткого срока морских нагулов.

Динамика возрастного состава отражает как изменение численности отдельных поколений, так и популяции в целом. Возрастная структура хайлюлинского гольца характеризуется большой долей старших возрастных групп (7-8 лет). Средний возраст рыб в популяции 6,2-7,7 лет. На протяжении 14 лет отмечаются два относительно многочисленные поколения гольца. Первое появилось в уловах в 1979 г. от нереста производителей в 1973 г. Наиболее вероятными условиями, положительно повлиявшими на выживаемость этого поколения на этапе эмбриогенеза, явились наибольшая высота снежного покрова (43 см) и относительно высокая температура (-10,9°C) в декабре, благодаря чему предотвращено промерзание гнезд. Второе достаточно мощ-

-ное поколение гольца появилось девять лет спустя в 1988 г. Так и продолжительность жизни камчатской проходной мальмы не превышала 10 лет логично предположить 9-10 летнюю цикличность появления урожайных поколений. Кроме того, возможны и шестилетние колебания численности поколений гольца в связи с возрастом полового созревания и вступлением в нерестовое стадо.

Динамика численности отдельных поколений гольца р. Хайлюл прослеживается с 1974 по 1981 гг. За этот период отмечалось повышение численности поколений рыб 1974, 1976, 1978 годов рождения то есть наблюдалась периодичность в два года. Двухлетняя цикличность изменений численности гольца косвенно подтверждается данными по динамике соотношения полов (глава 3.10.).

В возрастной структуре гольца р. Кихчик доминирующими возрастными группами являются 5+ и 6+. Пополнение нерестового стада гольца этой реки происходит за счет впервые в массе созревающих шестилеток (5+) и частично семилеток (6+), поэтому и средний возраст мальмы нерестовой части популяции ниже, чем у хайлюлинской и составляет 5,3-5,7 лет.

Незначительное превышение относительной численности отдельных поколений над остальными дает основание считать, что колебания численности проходного гольца как на западном, так и на восточном побережье имеют незначительную амплитуду.

Разную возрастную структуру имеют группировки гольца на нерестилищах, расположенных на различных участках реки. Нерестилища, расположенные выше по реке занимают более старшие особи. На них возрастной состав представлен пятью возрастными группами от 5+ до 10+ лет, средний возраст рыб составляет 7,4 года. На нерестилищах, расположенных ниже по течению, голец насчитывает от 5+ до 8+ лет,

при среднем возрасте 6,5 лет. Суммарный средний возраст гольца на обоих нерестилищах совпадает со средним возрастом популяции р. Хайлюли.

3. 4. Размерно-весовой состав проходного гольца.

Длина проходного гольца на Камчатке обычно не превышает 75 см, наиболее часто встречаются особи размером 350-35 см (Савваитова, 1963). В на ших уловах из р. Хайлюли максимальный размер рыб составлял 73 см.

У одновозрастных рыб часто наблюдаются значительные различия в длине, поэтому размерные ряды по возрастам сильно трансgressируют, так как они неоднородны по речному и морскому возрасту. Наибольший размах колебаний размеров отмечается у гольцов в возрасте 5-6 лет; в этих возрастных категориях выделяются три группы. Первая группа включает в себя молодь, впервые скатывающуюся в море, вторая группа - вторично мигрирующую молодь или "тысячника", третья группа - половозрелых особей. Четырехгодовалые рыбы представлены особями длиной 14-26 см, следовательно, только молодь, часть которых размером 23-26 см является "тысячником". Старшие возрастные группы (7-10 лет) имеют минимальную длину 30 см и включают в себя половозрелых рыб. Широкий диапазон размеров гольца одного возраста можно рассматривать как приспособление для расширения и лучшего освоения кормовой базы в целях ослабления пищевой конкуренции. Это позволяет одновозрастной группировке осваивать более разнообразные корма. Механизм такой изменчивости лежит в одновременности ската молоди гольца. При одинаковом общем возрасте большую длину и массу тела имеют гольцы, прошедшие меньшее число лет в пресной воде (соответственно с большим количеством лет с миграциями в море). При одинаковом возрасте после первого ската

в море более крупными рыбами являются прожившие больше времени пресной воде. Колебания длины и массы тела гольца по годам в отдельных возрастных группах незначительны и свидетельствуют о стабильных условиях роста в море. Голец р. Хайлюли по размера несколько уступает западно-камчатским из рек Кихчик и Большая, что связано с различными сроками морского нагула; в реках Кихчик и Большая кормовая миграция гольца начинается на месяц раньше.

Таблица 1.

Среднегодовалые размеры мальмы из разных рек

| Река | Длина гольца (см) в возрасте (лет) | | | | | | | | | | |
|---------|------------------------------------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|----------|
| | 4+ | | 5+ | | 6+ | | 7+ | | 8+ | | n лет |
| Хайлюля | | | 32,8 | 239 | 37,9 | 372 | 42,4 | 650 | 46,1 | 411 | |
| Кихчик | 30,6 | 268 | 36,0 | 525 | 42,1 | 283 | 47,1 | 106 | 52,4 | 34 | 6 |
| Большая | 30,5 | 76 | 34,5 | 210 | 39,6 | 231 | 43,0 | 35 | 52,0 | 12 | 5 |

3.5. Темп роста проходного гольца

На расхождение в размерах и массе рыб одного поколения, кроме индивидуальных особенностей роста влияет то, в каком возрасте голец скатился на первый морской нагул. Известно, что темп роста проходных гольцов намного превышает рост жилых. Вызвано это тем, что у проходной формы происходит улучшение условий питания при переходе в море. Метод, разработанный П. К. Гудковым и М. Б. Скопцом (1989) позволяет с достаточной точностью реконструировать рост проходной мальмы, отмечая при этом возраст первого ската в море. При сравнении расчисленных размеров гольца по их методу и методу

прямой пропорциональности Э. Леа (Правдин, 1966) обнаруживается, что несмотря на различия по длине в обоих случаях наибольшие приросты, характеризующие первый скат в море, совпадают. Это дает возможность использовать метод прямой пропорциональности для определения возраста первого ската как более простой и быстрый, если не требуется большой точности реконструкции длины рыбы в разном возрасте.

У гольцов с более ранним скатом темп роста как правило выше. Чем в более раннем возрасте молодь скатывается в море, тем больше прирост первого года. Колебания линейных приростов гольца в период жизни в реке была от 3,3 до 5,6 см. Прирост длины у впервые скатившейся молоди за период нагула в море составил в среднем 7,2 см.

Таблица 2.

Расчисленный темп роста проходной мальмы р. Хайлюли
в зависимости от возраста первого ската.

| Возр. покатн. (лет) | Прирост длины (см) в воарасте (лет) | | | | | | | | | | n | % |
|---------------------------|-------------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | |
| 2 | 5,6 | 5,5 | 6,8 | 5,8 | 6,0 | 5,4 | 5,6 | 4,3 | 4,3 | - | 35 | 29,7 |
| 3 | 5,0 | 4,6 | 5,0 | 7,2 | 6,9 | 5,3 | 5,6 | 5,5 | 5,8 | - | 33 | 27,1 |
| 4 | 4,7 | 4,3 | 5,6 | 4,9 | 7,4 | 5,9 | 4,6 | 3,8 | 5,4 | - | 28 | 22,0 |
| 5 | 4,5 | 3,8 | 5,1 | 5,5 | 3,8 | 6,8 | 6,5 | 5,2 | 5,3 | 5,0 | 19 | 16,1 |
| 6 | 4,3 | 3,6 | 4,7 | 3,3 | 3,6 | 3,4 | 7,6 | 6,6 | 6,5 | 5,6 | 6 | 5,1 |

Наблюдаемые значения приростов (6,1-7,0 см) вполне сопоставимы с расчетными. Основной рост проходной мальмы происходит в течение 1,5 - 2 месяцев морского нагула и составляют 84% годового прироста. До

ската в море прироста сравнительно невелики и колеблются в силу естественной разнокачественности особей. С переходом на морской нагул линейный рост резко увеличивается, а к концу жизни происходит равномерное замедление роста. У рыб, скатившихся двухгодовиками, замедление линейного прироста происходит в более раннем возрасте, чем у гольцов, которые скатились в более позднем возрасте. Можно предположить, что процесс старения у гольцов с ранним скатом, созревающих в более раннем возрасте, наступает раньше и часть из них погибает, не достигнув предельного возраста. Характер роста у гольцов из разных рек Камчатки в целом одинаков и описывается линейным уравнением: для гольца р. Хайлюля $L = 0,86R - 8,8$; для гольца р. Коль $L = 0,77R - 11,1$, где L - длина рыбы(см), R - радиус отоли-та(дел. ок. микр).

3.6. Питание проходного гольца.

Проходная мальма, разнобоящаяся в реках Камчатки, представляет большой интерес как один из элементов биотической среды тихоокеанских лососей и выступает по отношению к их молоди как хищник. В районе исследований (р. Хайлюля) сроки ската гольца в основном совпадают со сроками ската молоди горбуши. В р. Хайлюле голец является практически единственным ее потребителем. Наибольшее выедание молоди горбуши происходит в период массового ската, когда она образует большие концентрации на сравнительно ограниченных пространствах. Как известно, высокая плотность ската является предпосылкой для значительного выедания молоди хищниками (Тагмазян, 1971). В некоторые годы молодь горбуши составляет основную часть пищи проходного гольца. Этому благоприятствуют три основные условия: 1 - совпадение в основном сроков ската горбуши и гольца в море; 2 - высокая плотность покатников горбуши; скат молоди в светлое время суток.

В четные годы, когда скатывается молодь урожайного поколения,

максимальное количество ее в желудках достигало 400-940 экз. Степень выедания в эти годы незначительна и составила в среднем 2,2% генерации горбуши. В нечетные годы, когда скатывается молодежь неурожайных поколений, степень выедания выше и достигает 18%, хотя логично было бы предположить обратное. Это можно объяснить различными условиями ската и варьированием численности хищника. Анализ показывает, что прослеживается тенденция к снижению уровня элиминации с ростом численности покотников ($r = -0,67$) и его повышению с увеличением численности гольца ($r = 0,64$). Степень выедания тем ниже, чем выше обеспеченность хищника пищей ($r = -0,83$). Сопоставление данных по выеданию молодежи горбуши с кратностью возврата соответствующего поколения показало, что наблюдается достаточно плотная связь между этими параметрами ($r = 0,97$). Критическое значение r при 0,5% уровне значимости составляет 0,71. Это означает, что выедание молодежи горбуши в реке в целом не влияет на возврат производителей. Этот показатель нужно принимать во внимание, если точка выпадает из общего поля и стремиться к левой верхней части графика, на котором по оси абсцисс обозначена кратность возврата, а по оси ординат выедание. При всем значении гольца-хищника как важного трофического звена регуляции численности популяции горбуши, его роль в биоценозе состоит в стабилизации продукции консумента.

3.7. Питание взрослых гольцов в период анадромной миграции.

Интенсивность питания анадромного гольца невелика. в состав пищи входят икра лососей, личинки различных насекомых, молодежь рыб. Наибольшее значение в питании гольца в этот период имеет икра лососей (частный индекс наполнения достигал 400 6/000, средний до 40 6/000, частота встречаемости 50%). Несмотря на довольно значительное потребление лососевой икры голец не оказывает негативного влияния на воспроизводство лососей, потому что поедает икру, вымы-

тую из гнезда и впоследствии погибающую. Интенсивность питания анадромного гольца за весь период миграции вплоть до нереста остается невысокой. Значение бентоса в пище относительно невелико. В ряде случаев значительное потребление гольцом лососевой икры объясняется легкой доступностью последней, особенно в годы мощных заходов лососей в реки. Основным энергетическим потенциалом гольца следует считать морскую кормовую базу и отчасти покатную молодь лососей.

3. 8. Питание молоди гольца в реке.

В питании молоди размером 10-20 см значительную часть занимала икра лососей, доля которой составляла 85% от веса пищевого комка. В пище молоди длиной 4-9 см икра лососей почти отсутствует. Основное значение в питании молоди имеют личинки и куколки хирономид, которые составляют более 3/4 пищевого комка. Они же являются наиболее часто встречающимися компонентами корма молоди. Из 17 видов личинок хирономид, которыми питается молодь гольца, основная доля приходится на *Diplocoladius cultriger*, *Orthocladius olivaceus* в размерной группе 4-9 см и *Pseudodiamesa nivosa* в размерной группе 10-20 см.

3. 9. Упитанность проходного гольца.

Упитанность отражает физиологическое состояние рыб. Величина этого показателя тесно связана с обеспеченностью пищей, длительностью нагула и периодом голодания. Величина коэффициента упитанности анадромного гольца может значительно изменяться по годам. Упитанность уменьшается с возрастом рыб, что связано с большими затратами энергетических ресурсов на их созревание. Особи старших возрастов во время ската оказываются менее упитанными (коэффициент упитанности 0,61-0,64) по сравнению с рыбами, не участвовавшими

в нересте (Коэффициент упитанности 0,69-0,74). Несомненно, после зимовки смертность гольца старших возрастов в море будет более высокой. В связи с сезонным характером питания у проходного гольца наблюдаются колебания упитанности в течение года.

3.10. Половая структура проходного гольца.

В исследованных популяциях проходного гольца Камчатки половая структура характеризуется преобладанием самок, иногда очень значительным. Это явление также характерно для популяций гольца из других районов бассейна Тихого океана и Арктики, то есть является биологической особенностью проходной формы. Среди жилых форм, например, из р. Николки из бассейна р. Камчатки, напротив, доля самок составляет менее половины популяции. Самцы карликовых и жилых форм могут нерестоваться вместе с проходными самками.

В динамике относительной численности самок проходного гольца из рек Хайллоя и Кихчик наблюдается двухлетняя цикличность, причем колебания однофазны. Отмечается слабая тенденция к повышению относительной численности самок гольца р. Хайллоя за ряд лет. Известно, что изменения численности отражаются определенным образом на соотношении полов в популяции (Никольский, 1974). Изменение половой структуры проходного гольца также, несомненно, связано с его численностью, и хотя эта связь носит несколько противоречивый характер, однако, тенденция преобладания самок в годы сравнительно низкого уровня добычи (численности) гольца более заметна. Такая же тенденция отмечается у горбуши (Крыхтин, Смирнов, 1962) и нерки (Mathisen, 1963).

3.11. Возраст и срок созревания проходного гольца.

Проходные гольцы являются полициклическими рыбами с единовременным нерестом. На Камчатке голец начинает созревать в возрасте четыре-шесть лет. Массовое созревание происходит в пять, шесть лет.

Скорость созревания гольца находится в связи с продолжительностью жизни.

Особенность полового цикла гольца является то, что часть взрослых самок, уже нерестившихся ранее, не созревает к очередному периоду размножения. Эта особенность присуща почти всем проходным гольцам за исключением сахалинских (Гриценко, 1971). По всей вероятности доля нерестующих самок в реках, находящихся в различных климатических условиях, должна быть различна, причем, чем суровее условия обитания, тем большая часть рыб пропускает нерест. Естественно, что количество самок, пропускающих нерест, должно колебаться и по годам в зависимости от условий и длительности нагула. Характерно, что среди самцов особей, пропускающих нерест, не обнаружено.

Гистологическое исследование гонад самок гольца показало, что особи, у которых в июле-августе в клетках протекает процесс вализации плазмы, но не наблюдается отложения глыбковидного желтого свидетельствующего о готовности к размножению, не будут участвовать в нересте текущего года.

3.12. Плодовитость проходного гольца.

Плодовитость камчатского гольца практически не изучена. В литературе имеются только материалы автора по плодовитости гольца р. Ляли. Его средняя абсолютная плодовитость составляет 2320-2730 икринок. Изменение индивидуальной абсолютной плодовитости гольца в зависимости от возраста, длины и массы тела в основном подчиняется закономерностям общим для всех рыб, то есть с увеличением значений этих показателей увеличивается и абсолютная плодовитость. В отношении относительной плодовитости, то здесь прослеживается обратная тенденция к ее снижению с увеличением возраста и размера рыб, что связано, на наш взгляд, с более быстрым темпом нараста-

длины и массы тела по сравнению со скоростью приращения абсолютной плодовитости. Реагируя на изменения условий среды колебаниями абсолютной плодовитости, популяция сохраняет свою воспроизводительную способность на относительно постоянном уровне, на что указывает слабая изменчивость относительной плодовитости (табл. 3).

Таблица 3.

Изменение плодовитости проходного гольца р. Хайлюли по годам.

| Плодовит. | 1978 | п | 1979 | п | 1980 | п | 1981 | п | 1982 | п | 1984 | п |
|-----------|------|----|------|----|------|----|------|----|------|----|------|----|
| Относит. | 2,9 | | 3,2 | | 3,2 | | 3,2 | | 3,1 | | 3,0 | |
| | | 39 | | 48 | | 42 | | 78 | | 35 | | 97 |
| Абсолют | 2340 | | 2550 | | 2550 | | 2316 | | 2730 | | 2320 | |

В целях оценки воспроизводительной способности гольца использована формула популяционной плодовитости В. С. Ивлева (1953). Показатель популяционной плодовитости отражает тенденцию изменения воспроизводительной способности проходного гольца, которая тем ниже, чем позже созревает рыба и чем больше промежуток между нерестами. О сравнительно низком уровне воспроизводительной способности проходного гольца свидетельствует его позднее созревание и неежегодный нерест.

Популяционная плодовитость проходного гольца р. Хайлюли.

| Год | Абс. плодов. | Ср. возр. (лет) | Ср. промеж. между нер. (лет) | Ср. % самок в попул. | Популяционная плодовитость |
|------|--------------------|-----------------------|---|------------------------------------|-----------------------------------|
| 1981 | 2360 | 6,9 | 1,10 | 62 | 193 |
| 1982 | 2730 | 7,2 | 1,16 | 52 | 170 |
| 1984 | 2320 | 7,0 | 1,20 | 59 | 163 |

Колебания плодовитости гольца отражают реакцию рыб на изменяющиеся условия среды, в частности на изменение обеспеченностью пищей, а лабильность кормовой базы в конечном счете является одним из факторов регуляции численности. Таким образом может существовать опосредованная связь между динамикой плодовитости и численностью популяции гольца, которая была отмечена Г. Д. Поляковым (1968) у некоторых видов морских и пресноводных рыб. У гольца прослеживается четкая тенденция снижения или увеличения плодовитости при соответствующем увеличении или снижении относительной численности поколений. Особенно ярко эта связь проявляется в наиболее многочисленной возрастной группе 6+.

Глава 4. Численность проходного гольца.

4.1. Динамика промысла гольца на Камчатке.

Обычно основная масса гольца добывается в период лососевой путины по существу как прилов. Недостаточно облавливается он в осенне-зимний период и весной во время ската в море, что отчасти

связано с трудностями доставки сырка потребителю, а также неблагоприятными погодными условиями. Наибольшее количество гольца добывается на западном побережье Камчатки. Максимальные уловы отмечались в середине пятидесятых годов. Это объясняется тем, что с 1954 г. когда сократились запасы тихоокеанских лососей, добыче гольца было уделено большее внимание. Усиленный лов гольца в течение трех лет привел к сокращению его добычи в 27-28 раз. На восточном побережье уловы оставались относительно стабильными, но и незначительными. Основной промысел ведется на юго-востоке Камчатки. Главное место промысла - крупнейшая река полуострова р. Камчатка. Реки северо-востока облавливаются очень слабо, максимальная добыча по району не превышала 600 т. В динамике промысловых уловов отмечается некоторая связь колебаний вылова гольца и горбуши. Предполагается, что динамика численности гольца и горбуши связаны экологически. Во-первых, оба вида нерестятся на одинаковых по типу нерестилищах и испытывают однозначное действие факторов среды на выживание и развитие икры горбуши и гольца. Во-вторых, икра и молодь горбуши являются частью кормовой базы гольца, во многих случаях значительной. Откармливаясь покатной молодью во время миграции в море, особенно в годы нереста ее урожайных поколений, голец накапливает большой энергетический потенциал, что значительно снижает его смертность после зимовки. Однозначная тенденция изменения добычи гольца и лососей позволяет предполагать, что колебания уловов гольца в какой-то степени отражают динамику его численности. Судя по промысловым уловам, численность проходного гольца Камчатки изменяется с периодом в 5-6 и 9-11 лет. При биостатистическом методе оценки численности гольца проявляется двухлетняя цикличность численности отдельных поколений. Амплитуда колебаний численности

невелика.

4.2. Смертность проходного гольца.

В основу методов определения мгновенного коэффициента общей смертности по изменению возрастной структуры положены явления колебания численности отдельных поколений, определяющие изменчивость возрастного состава стада. Оной из причин, влияющих на величину этого коэффициента, является воздействие флуктуаций численности той или иной возрастной группы на показатель общей численности популяции (Бивертон, Холт, 1958; Засосов, 1970). Поэтому для рыб, у которых урожайное поколение во много раз превышает остальные, этот метод малопригоден, так как дает большую ошибку. У гольца такие флуктуации незначительны. При оценке общей смертности использован метод, основанный на соотношении относительной численности одного поколения в два смежных года (Бивертон, Холт, 1958):

$$Z = \ln N_t - \ln N_{t+1}, \text{ где}$$

N_t - индекс численности рыб для возрастной группы t ;

N_{t+1} - индекс численности рыб для возрастной группы $t+1$.

Величина среднего мгновенного коэффициента общей смертности для гольца северо-востока составила 0,95 и для западнокамчатского 1,08, что соответствует общей средней годовой убыли 61% и 66%.

Общая годовая убыль была рассчитана еще двумя методами:

1. по формуле Ф. И. Баранова (1971):

$$\varphi = \frac{N}{S} \text{ где}$$

N - численность возрастной группы в процентах, для которой определяется убыль;

S - общая сумма процентов возрастных групп, начиная с того возраста, для которого определяется убыль;

2. графическим методом (Бивертон, Холт, 1969).

Полученные различными методами показатели годичной убыли близки по величине : у гольца р. Хайллоли - 0,61; 0,52; 0,61 (ср. 0,58) и у гольца р. Кихчик - 0,66; 0,63 (ср. 0,64).

Для расчета естественной смертности использована формула В. А. Рихтера и В. Н. Ефанова (1977):

$$M = \frac{1521}{t_n^{0,72}} - 0,155$$

где t_n - возраст полового созревания рыбы.

Рассчитанный этим методом мгновенный коэффициент естественной смертности составил 0,42, что соответствует 35% естественной убыли. Полученные показатели убыли гольца позволили подойти к оценке запасов проходного гольца Камчатки. Величина запаса гольца на западном побережье оценивается в пределах 17-19 тыс. т и по северо-востоку полуострова 5-7 тыс. т. При сложной многовозрастной структуре популяций проходного гольца и его невысокой воспроизводительной способности возможно изъятие не более 1/3 половозрелой части популяции.

Выводы

1. Популяции проходного гольца из камчатских рек сходны по морфометрическим признакам между собой и с мальмой рек Чукотки и северного побережья Охотского моря.

2. Проходной голец Камчатки насчитывает до 22 возрастных групп за счет большого разнообразия сочетаний пресноводных и морских лет. Возрастная структура гольца различных рек характеризуется незначительной изменчивостью, что свидетельствует о ее стабильности и незначительных колебаниях численности поколений.

3. Тенденции динамики численности гольца проявляются в характере межгодовой изменчивости половой структуры и плодовитости. Двухлетняя цикличность изменения доли самок и плодовитость гольца доминантных возрастных групп находятся в обратной зависимости от численности. В динамике промысловых уловов прослеживается 5-6 и 9-10 летние колебания.

4. Не ежегодный нерест части половозрелых самок, позднее массовое созревание (5-7 лет) свидетельствуют о низкой воспроизводительной способности проходного гольца камчатских рек.

5. Выедание молоди горбуши гольцом в реке на северо-востоке Камчатки достигает 18% численности покотников. Наблюдается снижение уровня выедания с ростом численности покотников ($r = -0,67$) и его повышение с увеличением численности гольца ($r = 0,64$). Степень выедания тем ниже, чем выше обеспеченность хищника пищей ($r = -0,83$). Сопоставление данных по выеданию молоди с кратностью возврата соответствующего поколения показало, что хищничество гольца в реке в целом не оказывает отрицательного влияния на численность возврата производителей горбуши.

6. Многолетние данные по размерному и возрастному составу позволили использовать их для расчетов запаса и смертности гольца. Полученные различными методами показатели годичной убыли (0,61; 0,51; 0,61 у гольца р. Хайлюли и 0,66; 0,63 у гольца р. Кихчик) близки по величине, что позволило их использовать для оценки запасов гольца, который определен в пределах 17-19 тыс. т по западу Камчатки и 5-7 тыс. т по северо-востоку. Возрастная структура, характеризующаяся значительной долей старших возрастных групп (7-9 лет), нестабильная интенсивность промысла свидетельствуют о явном недоиспользовании запасов гольца на северо-востоке Камчатки.

Рекомендации

1. Минимальный размер добываемого гольца должен быть не менее 30 см, во избежание попадания в уловы неполовозрелых рыб.

2. Целесообразно вылавливать до 20% лимита гольца в реках весной, так как он образует довольно значительные скопления во время ската в море.

3. Увеличить добычу гольца по южной части Карагинского залива на северо-востоке Камчатки на 20-30% вследствие недоиспользования его запасов.

Работы, опубликованные в печати по теме диссертации.

1. Тиллер И. В. Возрастная структура, половой состав и рост камчатского проходного гольца // Тез. Всесоюзной конференции по теории формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М., АН СССР, МРХ СССР, 1982, с. 315-316.

2. Тиллер И. В. К биологии молоди проходного гольца р. Хайлюля (Камчатка) // Тез. 10 Всесоюзного симпозиума "Биологические проблемы Севера", Магадан, ИБПС ДВНЦ АН СССР, 1983, с. 219.

3. Тиллер И. В. Изменение возрастного состава и тенденции динамики численности проходного гольца северо-востока Камчатки // Тез. 4 Всесоюзного совещания "Вид и его продуктивность в ареале", Свердловск, ИЭРЖ УНЦ АН СССР, 1984, с. 58-59.

4. Тиллер И. В. Возраст и особенности роста проходного гольца в реках Камчатки // Вопр. ихтиол., 1986, т. 26, вып. 6, с. 990-997.

5. Тиллер И. В. Промысел, запасы и перспективы использования проходного гольца // Тез. научно-практической конференции "Биологические ресурсы камчатского шельфа", Петропавловск-Камчатский, КотинРО, 1987, 129-131.

6. Тиллер И. В., Введенская Т. Л. Питание проходной формы и молоди гольца в р. Хайлюле. // Вопр. ихтиол., 1988, т. 28, вып. 1, с. 103-109.

7. Тиллер И. В. О степени выедания гольцом молоди тихоокеанских лососей // Тез. Третьего Всесоюзного совещания по лососевидным рыбам. Тольятти, Ин-т экологии Волжского бассейна АН СССР, 1988, с. 328-330.

8. Тиллер И. В. Структура популяции проходного гольца *Salvelinus alpinus* complex р. Хайлюля (Камчатка) // Вопр. ихт., 1989, т. 29, вып. 6, с. 892-900.