

Биологический факультет

На правах рукописи

УДК 597.553.2

КУЗИЦИН
Кирилл Васильевич

**ФОРМИРОВАНИЕ И АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ
ВНУТРИВИДОВОГО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ
ЛОСОСЁВЫХ РЫБ (семейство SALMONIDAE)**

03.02.06 – ихтиология



Диссертация
на соискание учёной степени
доктора биологических наук
в форме научного доклада

Москва
2010

Работа выполнена на кафедре ихтиологии Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Официальные
оппоненты:

доктор биологических наук **Юрий Степанович Решетников**
(ИПЭЭ РАН им. А.Н.Северцова)

доктор биологических наук **Алексей Сергеевич Северцов**
(кафедра теории эволюции биологического факультета МГУ
имени М.В.Ломоносова)

доктор биологических наук **Михаил Константинович
Глубоковский (ВНИРО)**

Ведущая организация: Институт Биологии Карельского научного центра РАН

Защита состоится « 12 » ноября 2010 г. в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д 501.001.53 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, ГСП-1, г. Москва, ул. Ленинские Горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ком. 557.

С диссертацией в форме научного доклада можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Диссертация в форме научного доклада разослана « ____ » _____ 2010 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических
наук



Т.И.Кыра

2010А
22729

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Проблемы структуры вида, внутривидовой дифференциации и их роли в микроэволюционных процессах относятся к числу важнейших общепаразитических вопросов. В современной ихтиологии данные по изменчивости популяционных группировок разного ранга формируют базис как фундаментальных, так и прикладных исследований – описаний разнообразия фаун регионов и отдельных локалитетов, таксономических ревизий, изучения процессов формо- и видообразования, мониторинга состояния стад, создания природоохранного и рыбохозяйственного законодательства. Устойчивость природных популяций к антропогенному воздействию на фоне глобальных изменений климата в значительной мере связана с сохранением и поддержанием их структурированности.

Лососёвые рыбы (сем. Salmonidae) в силу своего хозяйственного значения являются объектами постоянного пристального внимания ихтиологов. Изучению разных аспектов их биологии посвящено множество работ (Берг, 1948; Смирнов, 1975; Коновалов, 1980; Казаков, 1998; Савваитова, 1989; Глубоковский, 1990; Groot, Margolis, 1991; Behnke, 1992; Elliott, 1994; Павлов и др., 2001, 2009; Quinn, 2005; Веселов, 2006 и др.). В составе многих видов выделяются проходные и резидентные формы, группировки, различающиеся по репродуктивной стратегии, размерам, темпу роста, морфологии, плодовитости, местам и срокам размножения и т.д. (Савваитова, 1989; Gross, 1996; Klemetsen et al., 2003; Hendry Stearns, 2004; Shaffer, 2004; Павлов, Савваитова, 2008). Многие виды лососёвых рыб, занимая обширные ареалы, демонстрируют высокую приспособленность к обитанию в гетерогенной среде, часто выступают в роли мощного средообразующего агента (Гриценко, 2002; Quinn, 2005 и мн.др.).

Изучение механизмов внутривидовой дифференциации, масштабов и характера экологической пластичности у лососёвых рыб имеет важное значение для понимания особенностей формирования разнообразия и адаптаций на внутривидовом и видовом уровнях, обеспечивающих существование таксонов в пространстве и времени. Однако проблемы, связанные с формированием экологического разнообразия у лососёвых рыб, изучены недостаточно. Многие имеющиеся в литературе сведения носят достаточно отрывочный характер, слабо изученной остаётся структура популяций во всём многообразии форм и их связей между собой и средой обитания. Недостаточно исследованы механизмы формирования структуры популяций, адаптивное значение отдельных группировок для существования популяции и вида в целом, детально не изучены взаимоотношения внутривидовых форм у разных видов, не установлена зависимость между процессами формообразования у лососёвых и геоморфологией речных бассейнов и структурно-функциональной организацией экосистем лососёвых рек.

В то же время, рациональное использование лососёвых рыб невозможно без понимания закономерности формирования внутривидового разнообразия в разных условиях. В целях эффективного управления стадами необходимо от описания разнообразия перейти к глубокому изучению и пониманию факторов, определяющих пути его формирования в экосистемах лососёвых рек разного типа. Для решения этой проблемы требуются новые, унифицированные подходы и методы сбора проб и обработки материала. В связи с усиливающимся антропогенным воздействием на экосистемы рек и популяции рыб, глобальными изменениями климата важность такого рода исследований как основы для мониторинга и управления биоресурсами не вызывает сомнений. Без подобных исследований невозможно инвентаризация разнообразия и параметров среды обитания лососёвых рыб, оценка влияния климата на популяции, промысловых нагрузок на отдельные группировки и тем самым обеспечение рациональной эксплуатации стад.

Цель и задачи исследования. Цель работы - провести инвентаризацию внутривидового экологического разнообразия, установить закономерности его формирования и адаптивное значение у лососёвых рыб на примере представителей родов *Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus* в связи со структурно-функциональной организацией речных экосистем. Для достижения цели поставлены следующие задачи:

1) исследовать геоморфологические особенности «лососёвых» речных систем, разработать типизацию биотопов как среды обитания лососёвых рыб, подобрать наиболее характерные («модельные») речные системы для изучения экологической изменчивости лососёвых рыб;



2) выявить типы экологической изменчивости в популяциях лососёвых рыб;

3) изучить структуру локальных популяций у ключевых видов лососёвых рыб в пространстве и времени;

4) определить основные факторы и закономерности формирования экологического разнообразия у лососёвых рыб в пределах отдельных речных систем и на ареалах видов;

5) провести сравнительный анализ внутривидового экологического разнообразия у разных видов и родов лососёвых рыб;

6) оценить адаптивное значение экологического разнообразия и его роль в микроэволюционных процессах у лососёвых рыб.

Научная новизна и теоретическая значимость. Впервые биологические особенности популяций лососей изучались на единой комплексной методологической основе в неразрывном единстве с качественными и количественными параметрами среды обитания в пространстве (на ареале) и во времени. Таким образом, впервые структура видов и популяций рассматривается в контексте модели «мозаики меняющихся местообитаний» (shifting habitat mosaic), согласно которой нелинейные динамические биофизические процессы определяют общее биоразнообразие и продуктивность экосистемы реки (Stanford et al., 2005; Павлов и др., 2009).

Для расшифровки жизненного цикла, определения типа и особенностей формирования жизненной стратегии, взаимоотношений рыб на популяционном уровне применён метод микрорентгеноскопического анализа отолитов. Впервые в Азии обнаружена и детально изучена яровая раса у проходной микижи. Впервые у разных видов лососёвых рыб в рамках одной локальной популяции и в целом на ареале выявлена динамичная система эволюционных группировок с разной степенью выраженности мигрантного и резидентного образа жизни. Вскрыты и проанализированы закономерности и определены главнейшие факторы, определяющие уровень внутривидового экологического разнообразия у разных видов лососёвых рыб, установлены причинно-следственные связи и количественные зависимости между внутривидовым экологическим разнообразием популяции и параметрами водных систем, в которых они обитают. Обнаружено, что формирование жизненных стратегий имеет универсальный характер у лососёвых рыб как в пределах естественного ареала, так и в местах интродукции. Установлены факторы, определяющие характер распределения и соотношения экологических внутривидовых форм лососёвых рыб на ареале и в пределах одной реки в меняющихся условиях среды обитания. На примере разных видов рыб показано, что разнообразие и соотношение экологических группировок, показатели структуры популяций изменяются во времени под влиянием колебаний численности локальных стад рыб и трендов климатических факторов. Установлено, что характер экологического разнообразия в локальных популяциях лососёвых рыб обусловлен балансом между численностью вида, ёмкостью и разнообразием мест размножения и ёмкостью мест нагула рыб на разных этапах онтогенеза.

Практическая значимость. На основе оригинальных результатов исследований разработан новый подход к изучению структуры вида у лососёвых рыб в природных экосистемах и при антропогенном воздействии, принципы прогнозирования состава и динамики экологических группировок в локальных популяциях видов. Полученные данные использованы для разработки «Стратегии сохранения камчатской микижи» (2007) – первого документа такого рода для видов рыб, внесённых в Красную книгу РФ, где обосновывается сохранение вида во всём многообразии его форм, популяций и их связей, тогда как в настоящее время в Красную книгу РФ включена только проходная форма камчатской микижи. Разработана схема мониторинга разнообразия рыб и параметров среды их обитания в экосистемах лососёвых рек для прогнозирования быстрых изменений в структуре популяций рыб и их биологических особенностей, возникающих под воздействием антропогенной деятельности и глобального изменения климата (Павлов и др., 2009). Разработаны и апробированы подробные протоколы для изучения и мониторинга лососёвых рыб и среды их обитания в Северной Пацифике (Камчатка, Аляска, Британская Колумбия) (Кузицин и др., 2009; Павлов и др., 2009). Данные настоящего исследования использованы для биологического обоснования при создании рыбохозяйственного государственного заказника «Река Коль» (западная Камчатка), цель которого – сохранить разнообразие и выработать режим рационального использования лососёвых рыб. На территории Заказника учёными МГУ, ИПЭЭ РАН и биостанции «Флетхэд Лэйк» (Монтана, США)

продемонстрированы современные, экологически обоснованные подходы и методы мониторинга состояния среды обитания и популяций лососёвых рыб; отработаны технологии сочетания мер охраны и рационального использования. Разработаны и опубликованы «Типовые методики сбора материала для изучения разнообразия и среды обитания лососёвых рыб в речных экосистемах» (2009), предназначенные для студентов и аспирантов-ихтиологов и экологов биологических факультетов университетов, слушателей курсов повышения квалификации, специалистов в области ихтиологии и экологии, преподавателей высших учебных заведений, работников природоохранных организаций. Материалы работы могут быть использованы в лекционных курсах и на практических занятиях для студентов высших учебных заведений.

Положения, выносимые на защиту.

* Широкий диапазон параметров среды обитания лососёвых рыб определяет значительные различия в образе жизни отдельных особей и популяций, демонстрирующих модификационную адаптацию к конкретным условиям существования (река, озеро, эстуарий, море), которая выражается в индивидуальных различиях в размерах, сроках созревания, морфологии и т.д. Чем более гетерогенна локальная среда обитания, тем более высока экологическая дифференциация в популяции.

* Виды лососёвых рыб существуют как единые, сбалансированные системы взаимосвязанных и взаимодействующих экологических группировок. Структура экологического разнообразия является интегральным видовым признаком.

* В основе формирования внутривидового экологического разнообразия у лососёвых рыб лежит выработанная в процессе эволюции многовариантная программа индивидуального развития организма по тому или другому онтогенетическому каналу, которая под влиянием контрбаланса приводит к образованию сложной популяционной структуры, включающей широкий спектр взаимосвязанных экологических группировок, обеспечивающих виду максимальную устойчивость и экосистемную функцию.

* Внутривидовое экологическое разнообразие лососёвых рыб является результатом микроэволюционных процессов, направленных на формирование адаптаций к нестабильным, флуктуирующим условиям экосистем лососёвых рек и обеспечение эволюционного стабильности на видовом уровне.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на коллоквиумах кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ, конференциях "Проблемы изучения и рационального использования природных ресурсов Белого моря" (1992, 1998, 2001, 2006), "Биологические основы рационального использования природных ресурсов восточной Фенноскандии" (1999), "Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки" (1999-2001, 2003-2008), 1-ом конгрессе ихтиологов России (1997), симпозиуме «Wild Trout VI. (1997, Montana, USA), «Pacific Rim wild salmon and steelhead conference» (2001, Portland, Oregon, USA), рабочих совещаниях «Pacific Coast Steelhead Management meeting (1998-2000, Port Townsend, Washington, USA), «The salmonid rivers observatory network (SaRON)» (2003-2008, Flathead Lake Biostation, University of Montana, USA), X съезде Гидробиологического общества РАН (Владивосток, 2009) и др.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 52 статьи в ведущих рецензируемых журналах и изданиях из Перечня ВАК, 7 статей в рецензируемых сборниках, 4 монографии, 1 учебное пособие и тезисы к 40 докладом конференций.

Глава 1. Формы внутривидового разнообразия у лососёвых рыб.

Под внутривидовой структурой понимается наличие в его составе группировок организмов («единиц»), отличающихся друг от друга степенью обособленности, строением и образом жизни. Типы единиц, их названия различны и зависят от целей классификации и взглядов авторов: например, служат для упрощения формальной задачи классификации образцов, либо направлены на поиск единиц, имеющих биологическое или эволюционное значение (Берг, 1955; Майр, 1968; Мина, 1986).

В составе вида выделяют географические (подвиды) и негеографические единицы. Подвиды, представляющие вид в разных районах его ареала, имеют, прежде всего, таксономический смысл. Относительно негеографических единиц в настоящее время принятой системы выделения и обозначения группировок, равно как и их иерархии не существует. Чаще всего используется нейтральный термин «форма», однако под формой

разные авторы понимают довольно разные по биологическому смыслу группировки (Майр, 1971; Никольский, 1980; Мина, 1986).

Так, у ряда видов высоких широт на ареале и в отдельных регионах выделяются группировки, частично или полностью обособленные, различающиеся по комплексу морфологических или биологических признаков. Примерами такого рода форм у лососевидных рыб могут быть разнообразие «морфотипы» арктических голецов р. *Salvelinus* (Савваитова, 1989; Klemetsen et al., 2003), расы ишхана *Salmo ischchan* (Савваитова и др., 1989), осторыльные и тупорыльные ленки р. *Brachymystax* (Алексеев, 1985), мало- и многотычинковые сиви «*Coregonus lavaretus*» (Пешетников, 1980). Такие группировки часто рассматриваются в рамках комплекса форм, находящихся на разных этапах дивергенции. Границы между отдельными формам нередко размыты, в одном участке ареала они могут быть изолированы, в другом свободно скрещиваться; в то же время, основной особенностью этих форм является сохранение своих свойств в ряду поколений (Мина, 1986; Савваитова, 1989). Таксономический статус таких форм является предметом постоянных дискуссий, в которых в настоящее время всё более значимыми становятся данные молекулярно-генетических исследований.

С другой стороны, в пределах вида выделяются симпатричные совокупности особей (такие формы), различаемые по внешнему виду и некоторым особенностям экологии, но взаимодополняющие друг друга и размножающиеся совместно, например, жилая и проходная формы у кумжи, микижи, мальмы и др. (Берг, 1948; Барач, 1962; Савваитова и др., 1973; Савваитова, 1989). В последнее время для описания внутривидовой изменчивости такого рода применяют понятие «разнообразия жизненных стратегий»: жизненная стратегия (далее – ЖС) указывает направление развития организма в зависимости от условий, в которые он попадает (Wootton, 1984; Павлов и др., 1999; Klemetsen et al., 2003; Hendry, Stearns, 2004; Павлов, Савваитова, 2008). У лососёвых рыб различают проходную, полупроходную и резидентную ЖС. В свою очередь, особи с той или иной ЖС характеризуются изменчивостью размеров, возраста полового созревания, продолжительности жизни, повторности нереста, плодовитости и т.д. Как правило, разнообразие ЖС проявляется на популяционном уровне, особи с разными её типами являются членами одной популяции, репродуктивная изоляция между ними возникает как частный случай (Gross, 1987; Schaffer, 2004). Разные типы ЖС могут рассматриваться как «адаптивные нормы» в понимании Шмальгаузена (1968) и Медникова (1987) – когда особи с разными типами ЖС образуются из одного и того же генотипа в зависимости от условий развития особи. К симпатрическим группировкам у видов лососёвых рыб с разной биотопической приуроченностью относят и сезонные формы, или расы. Как правило, они отражают способность вида к освоению нерестилищ в разных участках рек, при этом особи разных сезонных рас могут находиться в разных репродуктивных отношениях, от изоляции до принадлежности к одному нерестовому стаду (Alm, 1939; Никольский и др., 1947; Берг, 1953). Тем не менее, разные сезонные расы рассматриваются как внутривидовые экологические подразделения, без придания им эволюционного значения (Никольский, 1980; Schaeffer, 2004; Quinn, 2005). Кроме того, для описания разнообразия адаптаций на видовом и внутривидовом уровнях иногда используются представления о так называемом г- и К-отборе или г- и К- стратегиях (Pianka, 1970). У рыб г-стратеги – рано созревающие, мелкие, К-стратеги созревают в позднем возрасте при крупных размерах (MacArthur, 1962; Schaeffer, 2004). Черты г- и К-стратегов могут проявляться у особей, принадлежащих к одному и тому же типу ЖС (Quinn, 2005).

Таким образом, внутривидовая организация формируется за счёт группировок разного уровня иерархии. В настоящее время в литературе накоплен обширный материал по географическим единицам и стойким морфотипам у разных видов лососёвых рыб. Предметом данного исследования является изменчивость на уровне популяций в пространстве и времени, не связанная с обособлением отдельных группировок и возникновением механизмов ассортативного скрещивания внутри них, которую, с известной долей условности, можно назвать «экологическим разнообразием».

Глава 2. Методические аспекты. Выбор модельных объектов и водоёмов. Методы сбора и обработки материала.

Материал для работы собран в 1986-2008 гг. во время 28 экспедиций: в Карелию, на Кольский п-ов, реки Северо-Западного региона России, Северный Кавказ, материковое побережье Охотского моря, Камчатку, Аляску и водоёмы Южной Америки (Чили). Автор принимал участие в работе 25 экспедиций и основной материал получен им лично. Проводился анализ биологии видов лососёвых рыб в неразрывном единстве со средой их обитания и определение ключевых факторов, воздействующих на виды, а также вскрытие связей «вид-среда» в экосистемах лососёвых рек (рис. 1). Необходимость изучения параметров внешней среды, прежде всего, геоморфологии рек, обусловила привлечение разнообразных видов анализа и методов обследования речных бассейнов (с акцентом на места обитания лососёвых рыб) и популяций лососей: 1) методы дистантного анализа речных систем, 2) методы полевого обследования речного бассейна и специфических мест обитания рыб, 3) методы ихтиологического анализа (табл. 1).

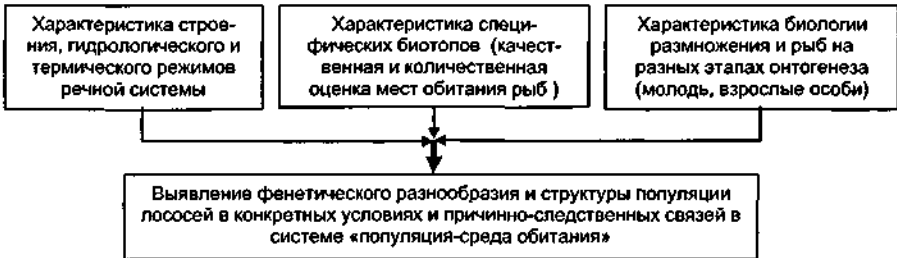


Рис. 1. Методологические принципы исследования.

Табл. 1. Предметы, объекты и параметры исследования.

Предмет	Объект	Параметры
Среда обитания лососёвых рыб	водосборный бассейн	рельеф местности, строение водной системы, гидрологический режим
	русло, придаточная система и пойма рек	сложность и разветвлённость русла, грунты, подрусловой поток, пойма, паводки, завалы, растительность, температура, основные гидрохимические показатели
	речные местообитания лососёвых рыб	качественная и количественная характеристика притоков и основного русла, включая эстуарий, используемых лососьями для миграции, нереста и магула
Лососёвые рыбы	сообщество видов	число видов, их распределение по местообитаниям, взаимоотношения
	внутривидовая структура	количество и соотношение внутривидовых экологических форм с разным типом ЖС (проходная, полупроходная, жилая и т.д.), разнообразие сезонных рас
	структура популяции	длина, масса, плодовитость, длительность пресноводного и морского периодов жизни, возраст наступления половой зрелости, повторность нереста
	биология размножения	характеристика мест размножения, сроки нереста, гидрологический и термический режимы на нерестилищах, нерестовое поведение

При выборе объектов исследования учитывали следующие моменты:

- они должны быть представлены видами и популяциями, более или менее сохранившими свою первозданную структуру, обитающими в ненарушенной или подвергшейся минимальным антропогенным трансформациям среде обитания;
- первоочередной интерес представляют виды лососёвых рыб, которым свойственна смена среды обитания в онтогенезе, которые имеют в своём составе разнообразные экологические группировки (жилые, проходные) и характеризуются достаточно высокой экологической пластичностью на ареале. Они рассматриваются как приоритетные модельные виды;

- для сравнительного анализа и проверки выдвинутых гипотез были привлечены виды, которые также характеризуются сменой среды обитания, но в меньшей степени связаны с пресными водами, обладающие большим разнообразием проходной части популяций, причём желательны их симпатричное обитание с модельными видами.

- для того, чтобы проследить связи в системе вид-среда, виды подбирались так, чтобы они занимали большой ареал, охватывающий регионы с разными климато-географическими особенностями, и населяли водные системы разного типа и сложности строения;

Поэтому основными объектами выбраны три группы лососёвых рыб: 1) благородные лососи р. *Salmo*; 2) тихоокеанские форели р. *Parasalmo* и 3) тихоокеанские лососи р. *Oncorhynchus*. Приоритетными модельными объектами были выбраны кумжа *S. trutta* и микижа *P. mykiss* – полиморфные виды с широким ареалом, населяющие разнообразные водоёмы. Для сравнения были использованы атлантический лосось *S. salar* из 2 рек бассейна Белого моря и 6 видов р. *Oncorhynchus* из речных систем на Камчатке, Аляске и материковом побережье Охотского моря. Исследованиями по каждому из модельных видов охвачено значительное количество водоёмов в пределах естественного ареала, на которых проводились долговременные полнокомплексные исследования в течение ряда лет, также собран материал из районов их интродукции в Южной Америке.

В работе использованы классические и современные методы ихтиологического анализа, а также современные методы геоморфологического анализа речных систем:

- * методы анализа строения речных систем на разных уровнях, включая придаточную систему и притоки, классификацию типов речных местообитаний и компонентов поймы по спутниковым масштабируемым изображениям высокого разрешения речного бассейна (размер минимальной ячейки 1х1 м, космическая платформа ICONUS, NASA, США);

- * методы анализа параметров над- и подруслового потоков: уровня, горизонтальной и вертикальной скорости (с помощью акустических систем), напора и направления движения грунтовых вод (пьезометрическим методом), температурного режима в течение круглого года (электронными датчиками), мутности воды (нефелометрами), рН, электропроводности, содержания растворённого кислорода (электронными анализаторами) и др. (Dahm, Valett, 1996; Stanford et al., 2005; Newbury, Bates, 2006);

- * метод биологического анализа: определение длины и массы тела, пола рыбы и степени зрелости гонад (по шкалам зрелости) (Правдин, 1966);

- * методы определения типа жизненной стратегии, возраста, роста и повторности нереста по регистрирующим структурам (чешуя, отолиты) (Чугунова, 1959; Мина, 1973; Bilton, 1974; Мина, Клевезаль 1976 и др.);

- * метод периодизации жизненного цикла особей с помощью рентгеноскопической масс-спектрометрии отолитов (Зиммерман и др., 2003) – рис. 2;

- * методы мечения с помощью индивидуальных пластиковых или электронных меток (PIT tags) (Guy et al., 1996);

- * методы изучения покотной миграции (Павлов и др. 1981, 2000);

- * методы статистического анализа, включая многомерный (Аффифи, Эйзен, 1982; Лакин, 1990; Rholf, 1993; James, McCulloch, 1994).

При проведении работ основное внимание было уделено изучению пресноводного периода жизни и периода жизни в эстуарной зоне, для чего исследовались реки, эстуарные участки рек и примыкающие к устьям рек участки моря. Для всех рек, на которых проводили исследования изучена геоморфология. Во всех случаях материал собирали по единой схеме и в соответствии со стандартными протоколами. На водоёмах, выбранных в качестве модельных, сбор полевого материала проводился в одних и тех же местах, одними и теми же орудиями лова весь безлётный сезон, благодаря чему были изучены разные этапы жизненного цикла и особенности сезонной динамики основных биологических показателей модельных объектов. Таким образом, полученный материал в максимально возможной степени стандартизован по времени, месту и способам сбора.

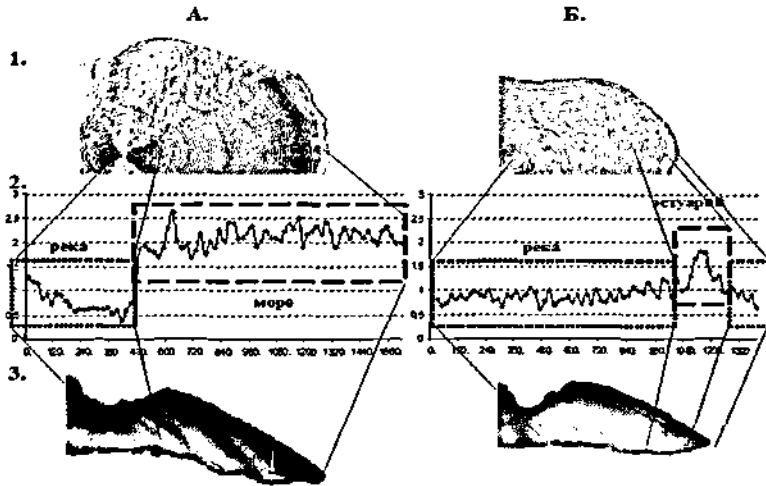


Рис. 2. Периодизация жизненного цикла особей по результатам рентгеноскопической масс-спектрометрии отолитов микижи из р. Сопочная (Камчатка): через 40 мкм от примордиума (центральной части) по прямой линии до внешнего края отолита, определяли соотношение стронция и кальция (Sr/Ca) «2». А – проходная и Б – речная эстуарная особи. Трансекты в центральных зонах отолита («3») характеризуются низкими значениями Sr/Ca , что соответствует узким (речным) годовым зонам на чешуе («1»), и высокими значениями Sr/Ca в периферической части отолита, соответствующей морскому или эстуарному периодам жизни. По оси абсцисс – расстояние от центра отолита в мкм, по оси ординат – соотношение $Sr/Ca \cdot 10^4$

Для сравнения также привлечён материал по микиже, собранный в 1971-72 гг., и частично опубликованный в статьях и монографиях (Савваитова и др., 1973; Савваитова и др., 1975; Павлов и др., 1999; Савваитова и др., 1999; Павлов и др., 2001 и мн. др.). Объём собранного и использованного в данном исследовании материала представлен в табл. 2.

Один из модельных объектов исследования – микижа, проходная форма которой занесена в Красную книгу Российской Федерации. Это обстоятельство определило особенность сбора научного материала – он проводился, преимущественно, нелетальными способами лова (удёбными снастями, неводами, электроловом, ловушками) по принципу «поймал-отпусти». Возможности сбора материала на виды анализа, как требующего умерщвления рыб, так и по принципу «поймал-отпусти», были жестко ограничены объёмом выдаваемых разрешений Министерством природных ресурсов РФ.

Глава 3. Геоморфология лососёвых рек. Типизация компонентов речной системы как среды обитания лососёвых рыб.

Природный ареал лососёвых рыб охватывает разные регионы бореальной зоны Северного Полушария. Они обитают в реках с разной степенью развития гидрографической сети и в различных озёрно-речных системах. Одни реки впадают непосредственно в море, другие при впадении образуют солонатоводные лиманы. Сочетания разных элементов создаёт высокое разнообразие строения речных систем даже в рамках сравнительно небольшого региона. Рельеф, климат и геологическая история региона формируют своеобразный облик рек, где живут лососёвые рыбы. В Северной Пацифике (Азия и Северная Америка) преобладают «аллювиальные» реки, с широкой долиной, заполненной аллювиальными наносами, пойма реки состоит из множества переходящих друг в друга в результате русловых процессов аквальных и сухопутных биотопов, сильно развита придаточная система, значительная часть питания поступает за счёт грунтовых вод. Аллювиальные реки подразделяются на «горные»,

Табл. 2. Характеристика материала.

Объект исследования	Регион	Годы работ	Количество популяций	Виды работ*	Кол-во рыб**
Микижа	Камчатка	1994-2008	13	1,2,3,4	26162
	Северная Америка	2005-2007	3	1,2,3,4	1822
	Южная Америка	2005, 2006	7	1,2,3	183
Кумжа	Кольский полуостров	1995-2002	1	1,2,3,4	1256
	Северная Карелия	1988-1995	8	1,2,3,4	9644
	Северо-Западный	2001-2006	4	1,2,3,4	115
	Притоки р. Кубань	2000-2003	5	1,2,3,4	1023
	Южная Америка	2005, 2006	7	1,2,3	112
Атлантический лосось	Кольский полуостров	1995, 2002	1	1,2,3,4	812
	Северная Карелия	1988-1995	1	1,2,3,4	10318
Кета	Материковое побережье Охотского моря	1986, 1987	2	1,2,3,4	1546
	Камчатка	1999-2008	2	1,2,3,4	4109
	Северная Америка	2005-2007	1	1,2,3,4	653
Кижуч, сима, горбуша, чавыча	Камчатка	1997-2008	по 2 каждого вида	1,2,3,4	21341
Нерка	Камчатка	2003-2008	1	1,2,3,4	1522
	Северная Америка	2005-2007	1	1,2,3,4	634

* - расшифровка вида работ: 1 - выявление фенетического разнообразия рыб (сезонных рас, типов жизненной стратегии); 2 - анализ структуры популяции рыб (размер и масса, возрастной и половой составы, возраст полового созревания, повторность нереста); 3 - анализ распределения и миграций в речной системе; 4 - изучение экологии размножения. ** - включая вылов с изъятием и сбор по принципу «поймал - отпусти».

с бесцветной водой, сильным течением и «тундровые», с коричневой водой, слабым течением и сильно меандрирующим руслом. В Восточной Финноскандии реки имеют более или менее постоянное русло, ступенчатый профиль (перекаты и пороги чередуются с плёсами и озёрвидными расширениями), твёрдокристаллическое ложе, слабо прикрытое аллювиальными наносами, придаточная система не развита, выходы грунтовых вод незначительны. Лососёвые реки Средней полосы России имеют выровненный профиль, ложе сформировано песком, реже встречаются наносы гравия и гальки; как правило, это малые реки и ручьи, впадающие в крупные равнинные реки. На Северном Кавказе лососёвые реки, начинаясь в высокогорных ледниках, имеют ложе из коренных горных пород с очень большим уклоном, бурное течение, аллювиальные наносы тут представлены крупнообломочными фракциями. Тем не менее, несмотря на различия, речные системы, в которых обитают лососёвые рыбы, имеют ряд общих черт. Под *лососёвыми* понимаются такие реки, которые имеют каменное ложе со значительным уклоном, позволяющее взаимодействовать русловому и подрусловому потокам, быстрое течение, способное перемещать и аккумулировать обломочные донные наносы, низкую или умеренно низкую температуру воды, высокое содержание кислорода, в питании этих рек большое значение имеют грунтовые воды (Леванидова и др., 1989; Боратов, 1994, 1995; Stanford et al., 2005; Павлов и др., 2009).

Районирование рек, выделение участков и элементов строения разработаны достаточно хорошо, однако эти классификации, выполненные гидрологами и геоморфологами, в большинстве случаев не учитывают биотическую компоненту, в частности то, как лососёвые рыбы используют те или иные участки рек (Маккавеев, 1955; Михайлов, 1977; Vannote et al., 1980; Чалов и др., 1998 и др.). Этот факт затрудняет изучение взаимосвязи рыб и среды их обитания и потребовал дополнительной разработки классификации элементов строения лососёвых речных систем. В качестве примера ниже приводится геоморфологическое районирование р. Коль на Камчатке, которая является одной из основных модельных рек данного исследования. По строению и степени разветвлённости русла, окружающему рельефу местности, выделяются крупные участки речной системы - домены со своеобразным геоморфологическим строением и гидрологическим режимом

(рис. 3). На протяжении речного континуума в разных доменах встречаются разнообразные геоморфологические структуры, имеющие важное значение как биотопы разных видов лососёвых рыб (табл. 3; рис. 4).

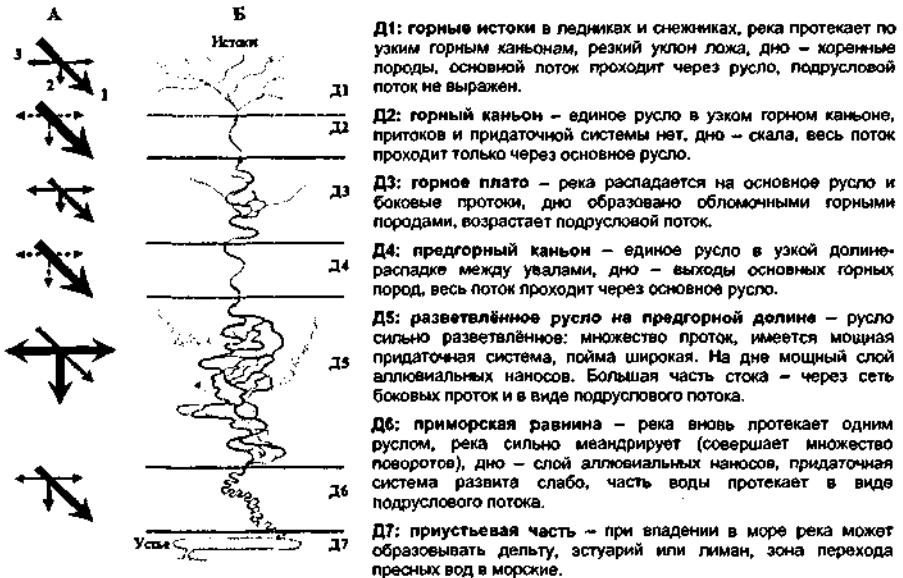


Рис. 3. Схема-районирование речного бассейна. А – соотношение мощности водных потоков (1 – русловой поток; 2 – подрусловой поток; 3 – поток через придаточную систему, толщина стрелок соответствует относительной мощности потоков); Б – деление реки на домены (D1–D7) и их описание.

Табл. 3. Геоморфологические структуры в доменах лососёвой реки (на примере р. Коль).

Элемент	Характеристика	Значение для лососёвых рыб (ЛР)
<i>Элементы поперечного строения речной долины</i>		
Основное русло	речной канал, по которому проходит сток наибольшего объема воды на участке, имеет наибольшую глубину, ширину и расход воды	основной путь миграции всех видов ЛР, нерестилища чавычи, горбуши, нерки, места обитания молоди и зимовки ЛР
Боковая протока	ответвление русла, характеризуется всегда меньшей водностью по отношению к основному руслу и постоянной связью с основным руслом в истоке и в устье	второстепенные пути миграции кеты, кижуча и горбуши, основной путь миграции симы, нерестилища горбуши, места обитания молоди
Парафлювиальный родник	родник в низменных участках поймы, среди гравийных кос; в паводок в истоке соединяется с руслом или с протоками; по берегам деревья в возрасте до 5 лет	места обитания молоди ЛР с длительным пресноводным периодом (кижуч, малма, кунджа, нерка, чавыча)
Ортофлювиальный родник	родник среди старых речных террас глубоко в пойме, соединён с руслом только в месте впадения, дно каменистое, по берегам деревья в возрасте более 50 лет, не заливается паводковыми водами	массовые нерестилища кеты, кижуча и нерки, места обитания молоди ЛР с длительным пресноводным периодом
Разветвление	место расхождения или слияния основного русла и боковой протоки или родника	место выбора пути миграции молоди и взрослых ЛР
Апвеллинг	место выхода грунтовых вод из водоносных слоёв в русло реки или в роднике	нерестилища нерки, кеты, кижуча, мальмы

Табл. 3. продолжение.

Элемент	Характеристика	Значение для лососёвых рыб (ЛР)
Даунвеллинг	интенсивное проникновение вод руслового потока в грунт водоёма	нерестилища чавычи, горбуши, кунджи, микижи
<i>Элементы продольного строения речного русла</i>		
Пережат, порог	мелководная, широкая часть русла с резким перепадом ложа, быстрым течением, подвижными грунтами	места нереста горбуши и чавычи
Подпережатная яма	наиболее глубокое место на участке, примыкает к пережатам, зона воротного течения	места отдыха всех ЛР во время анадромной миграции, места зимовки озимых форм
Плёс	примыкающий к пережату и подпережатной яме участок, глубже пережата, мельче ямы	путь миграции всех видов ЛР, места обитания резидентной микижи, места обитания молоди ЛР, нерестилища ранней кеты
Завал, залом	нагромождение деревьев, кустарников, кочек в русле реки и боковых протоках, частичное или сплошное, препятствующее потоку воды; вблизи завалов образуется водоворотная яма	места отдыха проходных ЛР, места обитания резидентной микижи, места обитания молоди видов ЛР с длительным пресноводным периодом
Плёс	примыкающий к пережату и подпережатной яме участок, глубже пережата, мельче ямы	путь миграции всех видов ЛР, места обитания резидентной микижи, места обитания молоди ЛР, нерестилища ранней кеты
Завал, залом	нагромождение деревьев, кустарников, кочек в русле реки и боковых протоках, частичное или сплошное, препятствующее потоку воды; вблизи завалов образуется водоворотная яма	места отдыха проходных ЛР, места обитания резидентной микижи, места обитания молоди видов ЛР с длительным пресноводным периодом

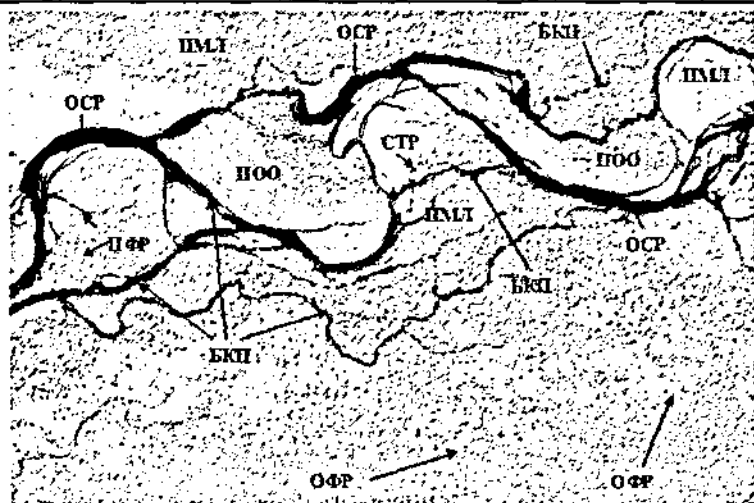


Рис. 4. Строение реки и речной долины с обозначением элементов их строения на спутниковом снимке. Условные обозначения: ОСР — основное русло; БКП — боковая протока; ОФР — ортофлювиальный родник; ПФР — парафлювиальный родник; СТР — старица; ПОО — пойменный остров; ПМЛ — пойменный лес.

На основании анализа геоморфологии речных систем каждого из регионов подбирались наиболее типичные модельные водоёмы, причём так, чтобы охватить исследованиями главнейшие типы речных систем данного региона, например, для Камчатки

– реки горного и тундрового типов, имеющие солоноватоводные лиманы и без таковых, для Восточной Фенноскандии – озёрно-речные системы, разветвлённые реки с нерестовыми притоками и без таковых, небольшие ручьи, с солоноватоводными лиманами и без них и т.д.

Глава 4. Внутривидовое разнообразие микижи и кумжи.

4.1. Микижа – *Parasalmo mykiss* (Walb.)

4.1.1. Разнообразие типов ЖС. Проходные и резидентные формы.

Вид микижа демонстрирует большие вариации в параметрах жизненной стратегии, выделяются следующие типы (Кузицин и др., 1999; Павлов и др., 1999, 2001) (табл. 4):

- типично проходной (анадромный) (ТА) – молодь 2-5 лет живёт в реке, претерпевает смолтификацию, после ската из рек уходит на нагул в море на 1-6 лет;
- проходной-Б (АБ) – молодь 2-4 года живёт в реке, после ската смолты первоначально нагуливаются в море 1-3 месяца, затем возвращаются в реки на зимовку и только следующей весной уходят на нагул в море до полового созревания на 1-5 лет;
- эстуарный (Э) – после 2-4 лет жизни в реке молодь претерпевает смолтификацию и скатывается из реки, но нагул рыб осуществляется только в эстуарии в течение последовательных непрерывных лет (1-3 года) до полового созревания;
- речной эстуарный (РЭ) – для особей этого типа характерно чередование пребывания в реке и в эстуарии рыб в течение жизни, независимо от созревания гонад;
- речной (Р) – весь жизненный цикл рыб осуществляется в пресной воде.

Табл. 4. Разнообразие типов ЖС микижи из рек Камчатки (по Павлов и др., 1999, 2001).

Жизненная стратегия	Длина, мм масса, г	Возраст полового созревания, лет	Повторность нереста	Половая структура	Плодовитость, шт. икринок
Типично проходная	550-990 2600-10500	3-9 (чаще 6-7)	1-8 (чаще 2-3)	самки >80%	5700-12600
Проходная-Б	540-930 1000-9350	4-10 (чаще 7)	1-6 (чаще 2)	самки >75%	5100-10350
Эстуарная	400-580 600-3200	4-8 (5-6)	1-2	~1:1	3000-4100
Речная эстуарная	300-600 400-2500	5-9 (5-6)	2-4	~1:1	2900-3800
Речная	350-580 300-2700	4-11 (5-6)	2-6 (чаще 3)	чаще самцы (~65%)	2700-4000

Кроме этого, обнаружены, так называемые, «полуфунтовики» – рыбы, которые впервые скатившись в море, проводят там несколько месяцев, затем неполовозрелыми возвращаются в реки на зимовку, они относятся к проходным-Б, Э или РЭ (Савваитова и др., 2005). Сходные типы строения чешуи и ЖС обнаружены в популяциях микижи и из водоёмов Северной Америки (Кузицин и др., 1999).

Таким образом, у вида микижа существуют два основных типа жизненной стратегии – резидентный и мигрантный (проходной, эстуарный и речной эстуарный). Последний тип стратегии, в зависимости от конкретных условий обитания, может сильно варьировать, это проявляется, прежде всего, в протяжённости путей миграции и времени пребывания в море.

Для проходной формы микижи известно существование сезонных рас. До недавнего времени считалось, что разные сезонные расы встречаются только в водоёмах Северной Америки, тогда как в Азии проходная микижа однородна и принадлежит к озимой расе, заходящей в реки осенью (Савваитова и др., 1973; Павлов и др., 2001). В 2006 г. в р. Кехта (западная Камчатка) впервые обнаружена симпатричная с озимой яровая раса микижи. Её ход происходит в середине мая после освобождения устья реки от льда, он короткий, происходит на фоне роста температуры воды, при заходе в реку рыбы имеют серебристую окраску тела, но зрелые гонады и прирост текущего года на чешуе (табл. 5, рис. 5). Яровая микижа быстро достигает нерестилищ в среднем течении реки, приобретает брачный наряд, однако он выражен значительно слабее, чем у рыб озимой расы. Озимая и яровая микижа р. Кехты размножаются совместно, в одно и то же время,

Табл. 5. Характеристика озимой и яровой рас микижи р. Кехта (по Кузищин и др., 2007).

Параметр	Сезонная раса	
	озимая (n=70)	яровая (n=28)
Сроки хода в реку	сентябрь–ноябрь, до 3-х месяцев	середина мая, 7-10 дней
Относительная численность	более 90% производителей	не более 10% производителей
Окраска тела во время нереста	брачный наряд выражен сильно	брачный наряд выражен слабо
Соотношение полов	самки преобладают	самки резко преобладают
Стадия зрелости гонад в момент захода в реку	III, III-IV	IV, IV-V
Длина тела, см*	75.9 (58-92)	71.2 (69-73)
Возраст рыб, лет	4+-8+ (чаще 5+-6+)	4+-7+ (чаще 6+)

Примечание. * в скобках – пределы варьирования.

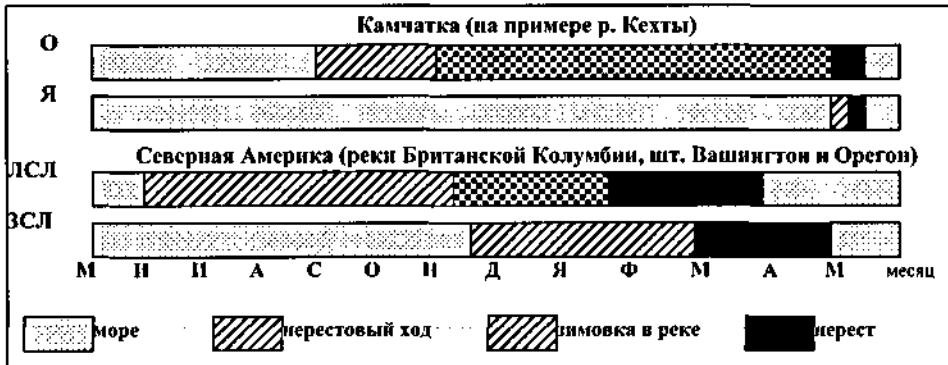


Рис. 5. Сроки нерестового хода и нереста сезонных рас микижи Камчатки и стальноголового лосося Северной Америки. Обозначения: О – озимая раса, Я – яровая раса, ЛСЛ – летний стальноголовый лосось, ЗСЛ – зимний стальноголовый лосось. Данные по Северной Америке – по Савванитова и др., 1999 с дополнением собственных данных по р. Скине. После нереста часть производителей гибнет, другая часть совершает повторный нагул в море.

на одних и тех же нерестилищах. Репродуктивная изоляция между расами отсутствует (яровые самки нерестятся вместе с озимыми самцами), в бассейне р. Кехты микижа образует единую панмиксную популяцию. Озимая раса микижи Камчатки является аналогом североамериканского «зимнего стальноголового лосося» или «типа, созревающего в реке» (stream maturing type), яровая – аналогом «летнего стальноголового лосося» или «типа, созревающего в море» (ocean maturing type) (Kesner, Barnhart, 1972) – рис. 5. В то же время, между азиатскими и североамериканскими представителями сезонных рас есть некоторые отличия. Озимая раса Камчатки заходит в реки поздней осенью, период её хода относительно короткий – 2.5-3 мес (Павлов и др., 2001), тогда как в Северной Америке рыбы озимой расы заходят в реки в течение длительного времени, с мая по октябрь (Kesner, Barnhart, 1972). Ход яровой микижи Камчатки очень короткий – 7-10 дней, а в Северной Америке он происходит с февраля по апрель (Busby et al., 1996).

4.1.2. Взаимоотношения экологических группировок у микижи в одной реке. В течение ряда лет в модельных реках Коль, Кехта и Утхолок (Камчатка), Скина (Северная Америка) зарегистрирован совместный нерест особей микижи с разными типами ЖС (Кузищин и др., 2007). Пары производителей на нерестилищах р. Коль комбинируются самым разным образом: «проходная самка : проходной самец», «проходная самка : резидентный самец», «резидентная самка : проходной самец», «резидентная самка : резидентный самец», «речная эстуарная самка : речной самец», «речная самка : эстуарный самец», «эстуарная самка : речной самец» и т.д. Кроме того, в совместном нересте

принимают участие карликовые самцы (Павлов и др., 2000; Кузищин – др., 2007). Первые на нерестилища приходят самцы и остаются там до конца нереста, самки подходят позже, поодиночке, по мере готовности к нересту. Самцы принимают участие в размножении с разными самками, тогда как самка только с одним самцом.

Общность группировок особей с разным типом ЖС подтверждается анализом соотношения Sr/Ca в отолитах (рис. 6). Сравнительное соотношение Sr/Ca в нуклеарной зоне (премордиуме) отолита с таковым в прилегающей зоне, соответствующей пресноводному росту, можно установить, проходная или пресноводная самка произвела на свет данную особь.

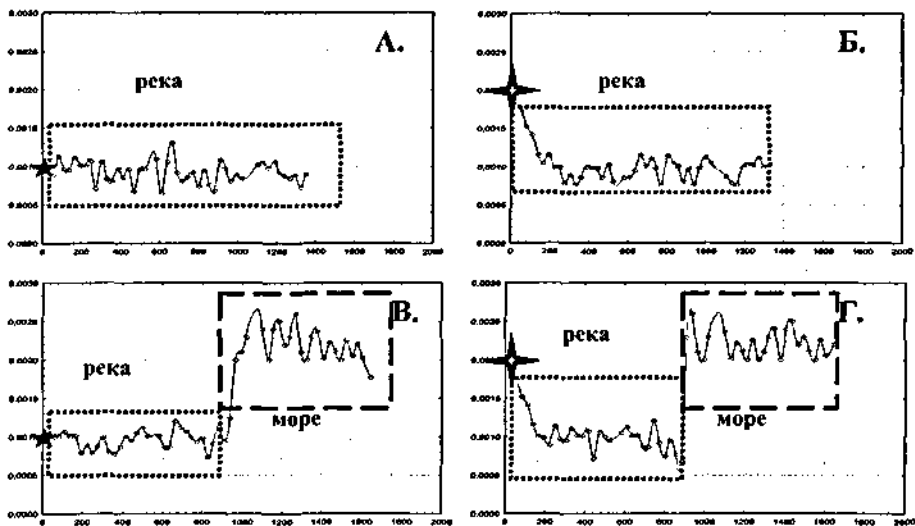


Рис. 6. Изменение типа жизненной стратегии особей микижи по соотношению Sr/Ca в отолитах. По оси абсцисс – расстояние от центра отолита в мкм, по оси ординат – соотношение Sr/Ca. А – резидентная мать – резидентный потомок; Б – проходная мать – резидентный потомок; В – резидентная мать – проходной потомок; Г – проходная мать – проходной потомок.

Соотношение Sr/Ca в премордиуме соответствует среде, в которой происходило накопление запасных питательных веществ в желтке – например, у проходных самок оно осуществляется, в основном, в океане (Зиммерман и др., 2003). Анализ трансект соотношения Sr/Ca на отолитах проведен у микижи из р. Сопочной, у которой обнаружены все варианты типов ЖС (Павлов и др., 1999, 2001). Выявлены разные сочетания типов ЖС у родителей и потомства (рис. 6). Так, значительная часть особей с речным типом ЖС происходит от проходных самок (рис. 6Б) и, наоборот, среди проходных особей (ТА и АБ) обычны особи, матери которых были резидентными (рис. 6В).

Для выяснения генетической структуры популяций микижи нами были изучены 10 микросателлитных локусов (Ogo4UW, OMM1050, OMM1060; Omy0004D/AS; Onep11ASC; Onep14ASC; Ots100SSBI; Ssa20.19NUIG; Str60INRA*1; Str1NRA*2) (McPhee et al., 2007). Обнаружено, что между проходной и полупроходной и резидентной микижей из бассейна конкретной реки (на примере рек Сопочная и Утхолок) отсутствуют достоверные различия как по частотам аллелей в отдельных микросателлитных локусах, так и по мультилокусным генотипам. Данные анализа микросателлитов показывают, что наблюдается свободный обмен генами между встречающимися в реке экологическими формами, которые являются составными частями единой популяции, что подтверждает ранее полученные результаты (Павлов, 2000). В то же время, между локальными популяциями из отдельных рек

наблюдаются достоверные различия, они тем больше, чем больше географическое расстояние между реками (McPhee et al., 2007).

На основании комплексного анализа биологии размножения, регистрирующих структур (чешуи) и микрорелементного строения отолитов, генетических характеристик установлено, что особи микижи с проходным, полупроходным и резидентным типами жизненной стратегии принадлежат к единой популяции (панмиксной совокупности), размножаются совместно, какая-либо обособленность или ассортативность скрещивания в местах симпатрии отсутствует. Группировки особей с разной жизненной стратегией являются эпигенетическими по своей природе, возникают во всем многообразии в каждом новом поколении потомства проходных, полупроходных, резидентных производителей или любого их сочетания. Разнообразие типов ЖС микижи является проявлением индивидуальной изменчивости, ответом индивидуумов на условия окружающей их среды (Павлов и др., 1999, 2001; Quinn, 2005). Хотя до сих пор есть мнение о видовом ранге резидентной и проходной микижи (Черешневых и др., 2002), наши данные свидетельствуют о конспецифичности группировок, таким образом, микижа представляет собой единый вид со сложной внутривидовой структурой, придание таксономического статуса особям с разной жизненной стратегией неправомерно.

4.1.3. Распространение и соотношение типов ЖС микижи в разных частях ареала. Встречаемость и соотношение рыб с разным типом ЖС неодинаковы в локальных популяциях на Камчатке и в Северной Америке (рис. 7). На ареале вида наблюдается мозаичная картина – в одних реках обнаружена только резидентная микижа (Р), в других, порой расположенных рядом, преобладают особи с мигрантной жизненной стратегией (ТА и АБ). Но чаще в рамках одной популяции сосуществуют особи с несколькими типами ЖС. Разнообразие типов ЖС микижи не зависит от географического положения речной системы, а определяется её геоморфологическим строением. Как правило, в небольших, неразветвлённых реках (Снатолваяя, Квачина, Кехта, Сэнди) резко доминируют особи с мигрантными типами жизненной стратегии – ТА и АБ. В сложных, разветвлённых речных системах, длиной более 300 км (Тигиль, Жупанова, Скина), наоборот, обычно доминирует микижа с резидентным типом ЖС. В то же время, резидентная микижа может преобладать и в сравнительно коротких реках, если они имеют сложное строение русла (Коль, Квитлук). Как правило, наибольшее разнообразие типов ЖС наблюдается в разветвлённых реках длиной 150-250 км, имеющих достаточно большое число притоков разного типа, высокое разнообразие биотопов и лиманы при впадении в море (Крутогорова и Солочная на Камчатке) (рис. 7).

4.1.4. Структура локальных популяций микижи на ареале вида и в разные годы. Основные показатели структуры популяций микижи (возрастной состав, длительность пресноводного и морского периодов жизни, возраст полового созревания, повторность нереста) варьируют на ареале по годам (табл. 6). Как правило, в суровых климатических условиях Камчатки и Аляски, продолжительность жизни рыб, возраст наступления полового созревания, для мигрантных фенотипов – длительность пресноводной и морской фаз жизненного цикла больше, чем в популяциях, расположенных ближе к южным границам ареала в Северной Америке. Для камчатских популяций микижи, особенно у проходных рыб, характерна многократная повторность нереста – до 5-8 раз в жизни, тогда как в североамериканских популяциях преобладают особи, нерестящиеся 1-2 раза. В реках, где совместно обитают несколько фенотипов с разной жизненной стратегией (Солочная, Крутогорова, Скина), для резидентных особей характерна большая продолжительность жизни и более позднее наступление полового созревания по сравнению с проходными особями (табл. 6). В целом показатели структуры популяций значительно варьируют в пространстве (на ареале) и определяются конкретными условиями обитания данной речной системы (Савваитова и др., 1999).

Параметры структуры популяций микижи подвержены постоянным изменениям и во времени. В последние годы наблюдается возрастание продолжительности речного и морского периодов жизни, увеличение возраста полового созревания и встречаемости повторно нерестующих рыб (рис. 8). В то же время, средневыворочные показатели длины и массы тела не претерпели значительных изменений. Подобные изменения

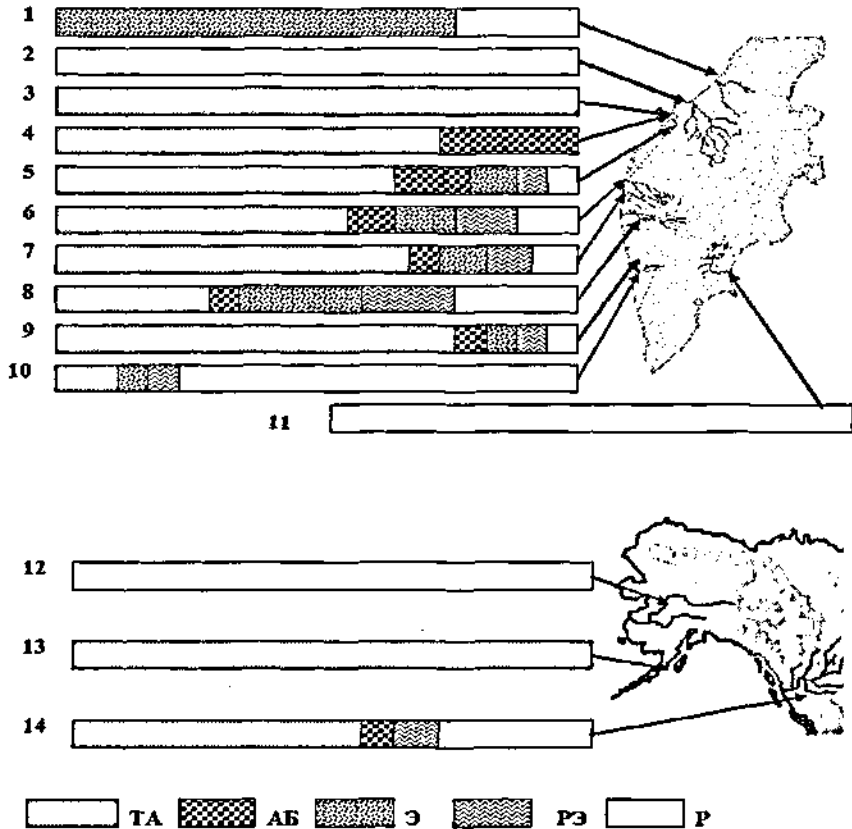


Рис. 7. Соотношение рыб с разными типами ЖС в популяциях микижи Камчатки и Северной Америки. Обозначение рек: 1 – Воямполка; 2 – Тигиль; 3 – Снатолваим; 4 – Квачина; 5 – Утхолок; 6 – Сопочная; 7 – Саичек; 8 – Крутогорова; 9 – Кехта; 10 – Коль; 11 – Жупанова; 12 – Квитлук; 13 – Сэнди; 14 – Скина. Обозначение типов ЖС, как в разделе 4.1.1.

взаимосвязанных параметров, особенно доли повторно нерестующих особей, могут быть примером включения механизма саморегуляции численности (Никольский, 1974). Наблюдаемые изменения в структуре популяций микижи имеют колебательную природу (рис. 8), меняясь по годам в зависимости от условий окружающей среды (например, межгодовых колебаний температуры, осадков, численности обитающих в реке совместно с микижей массовых видов тихоокеанских лососей) и от численности самого вида.

4.1.5. Экология размножения микижи в речных системах разного типа. Внутривидовое экологическое разнообразие в значительной мере определяется условиями размножения. Микижа нерестится весной, при сходных температурах на ареале от Калифорнии до Аляски и на Камчатке. Её нерест происходит на фоне роста температуры от 4-5°C в начале нереста до 9-11°C в конце, пик приходится на период, когда температура составляет 6-8°C (Dodge, McCrimmon, 1971; Кузицин и др., 2002, 2008 и др.).

В районах с суровым климатом, на Камчатке и на Аляске, нерест микижи происходит: 1) только в тундровых реках и притоках, вода в которых к середине мая прогревается до 4,5-4,8°C; 2) только в местах даунвеллинга; 3) только в местах, где дно сложено гравием, примесь песка не более 35%, а валунов не более 10%. Нерест

Табл. 6. Параметры структуры локальных популяций микижи (по собственным данным и литературным источникам).

Река	Тип жизненной стратегии, половая структура	Длина, см / масса, кг; * пределы варьирования, в скобках среднее	Возраст, лет*	Длительность пресноводного периода, лет; **, **	Длительность морского периода, лет*, **, **	Возраст полового созревания, лет, *	Повторность нереста, *
1	2	3	4	5	6	7	8
Воямполка	Э, F>70%	30-60 (45) / 0.4-2.3 (1.1)	4-9 (5-7)	2-5 (3)	1-6 (2-3)	5-10 (7)	1-2 (1-82%)
Тигиль	P, 1:1	25-64 (43) / 0.2-2.3 (1)	5-11 (7-8)	-	-	5-8 (6-7)	1-4 (2-76%)
Снатолваям	ТА, F>75%	53-94 (76) / 1.5-11 (6.7)	3-8 (6)	2-4 (3)	1-5 (2-3)	5-7 (6)	1-8 (2-40%)
Квачина	ТА, F>75%	56-92 (73) / 1.5-10.2 (6.6)	3-10 (5-6)	2-4 (3)	1-5 (2)	4-8 (6)	1-6 (2-42%)
Утхолок	ТА, F>60%	52-98 (77) / 1.4-11.5 (7.2)	3-10 (5-6)	1-4 (3)	1-6 (2-4)	4-8 (5-6)	1-6 (2-42%)
Сопочная	ТА, F>75%	57-96 (71) / 2.1-10.7 (6.5)	5-11 (5)	2-6 (3-4)	1-5 (2)	3-9 (6-7)	1-6 (1-61%)
	Э, F>55% P, M>70%	33-67 (45) / 0.4-3.4 (1.4) 28-550 (39) / 0.3-1.8 (0.8)	5-8 (7) 4-9 (5-6)	2-5 (3-4)	1-5 (2-3) -	4-8 (7) 5-9 (7)	1-2 (1-87%) 1-4 (2-3)
Саичек	ТА, F=60%	59-85 (69) / 2-8.5 (6.2)	4-7 (5-6)	2-5 (3)	1-3 (2)	4-8 (5-6)	1-3 (1-86%)
Кругогорова	ТА, F>65%	60-82 (73) / 2.7-8.7 (6.1)	4-7 (6)	2-5 (4)	1-4 (2)	5-8 (6)	1-3 (1-82%)
	Э, 1:1	34-76 (57) / 0.3-4.5 (1.3)	4-8 (5-6)	2-4 (3)	1-4 (2)	5-9 (6-7)	1-3 (1-56%)
	P, M>70%	24-53 (41) / 0.2-2 (1)	5-10 (7-8)	-	-	6-9 (7-8)	1-5 (3-41%)
Кехта	ТА, F>60%	55-93 (75) / 2.4-9.9 (6.3)	4-8 (5-6)	2-4 (3)	1-5 (2)	4-7 (5-6)	1-4 (1-73%)
Коль	P, 1:1	39-62 (50) / 0.7-2.7 (1.3)	6-11 (8-9)	-	-	6-10 (7-8)	1-5 (1-3-67%)
Жупанова	P, 1:1	40-73 (58) / 0.7-5.8 (2.5)	4-11 (7-9)	-	-	4-10 (8)	1-5 (1-2)
Квитлук (Аляска)	P, 1:1	32-54 (41) / 0.3-1.9 (0.9)	4-9 (6)	-	-	4-8 (6)	1-4 (2)
Сэнди (Аляска)	ТА, ЛСЛ, F=70%	58-91 (73) / 2.6-9.2 (6.4)	3-7 (5-6)	1-4 (2-3)	1-3 (2)	5-7 (6)	1-3 (1-60%)
Карта (Аляска)	ТА, ЗСЛ, 1:1	55-90 (74) / 2.5-8.8 (6.1)	3-9 (5-6)	1-5 (3-4)	1-3 (2)	3-7 (5-6)	1-4 (2-56%)
Карлук (Аляска)	ТА, ЛСЛ, 1:1	58-89 (76) / 2.8-8.6 (6.5)	3-8 (4-6)	2-4 (2)	1-3 (2)	3-6 (4-5)	1-3 (1-52%)
Скина	ТА, ЛСЛ, F=60%	60-95 (81) / 2.9-11.2 (7.1)	4-7 (5)	1-3 (2)	1-4 (2-3)	4-6 (5)	1-3 (1-85%)
Британская	ТА, ЗСЛ, F>50%	53-83 (68) / 1.6-8.3 (5.3)	4-7 (5)	1-3 (2)	1-3 (1-2)	3-6 (4)	1-3 (1-90%)
Колумбия	P, M>75%	41-58 (48) / 0.8-2.4 (1.3)	4-7 (6)	-	-	4-6 (5)	1-3 (2-45%)
Калама, Вашингтон***	ТА, ЗСЛ, F=70%	58-90 (68) / 1.8-9.6 (5.8)	4-6 (5)	2-3 (2)	1-3 (2)	3-5 (4)	1-2 (1-95%)
Алсег, Сев. Орегон***	ТА, ЗСЛ, F=60%	53-87 (62) / 1.3-8.3 (5.5)	3-6 (5)	1-3 (2)	1-4 (2)	3-5 (4)	1-3 (1-94%)
Рог, Юж. Орегон***	ТА, ЗСЛ, F=60%	56-88 (63) / 1.4-8.9 (6.1)	3-5 (4)	1-3 (2)	1-2 (2)	2-5 (4)	1-3 (1-90%)
Уэддел, Калифорния***	ТА, ЗСЛ, F=65%	45-79 (60) / 0.8-6.3 (4.5)	3-4 (3)	1-2 (1)	1-2 (1)	3-4 (3)	1-2 (1-80%)

Примечания: * - в графе 3 пределы варьирования, в скобках среднее; в графах 4-8 пределы варьирования, в скобках мода; ** - для мигрантных фенотипов.

*** - данные по литературным источникам: (Shapovalov, Taft, 1954; Wihler, 1966; Савваитова и др., 1973; Everest, 1973; Kesner, Bumhart, 1973; Bumhart, 1986; Busby et al., 1986; Lohr, Bryant, 1999). Расположение рек см. на рис. 9, обозначение типов жизненной стратегии, как в разделе 4.1.1., для рек Северной Америки обозначение сезонных рас, как на рис. 6, обозначение полов: F - самки, M - самцы.

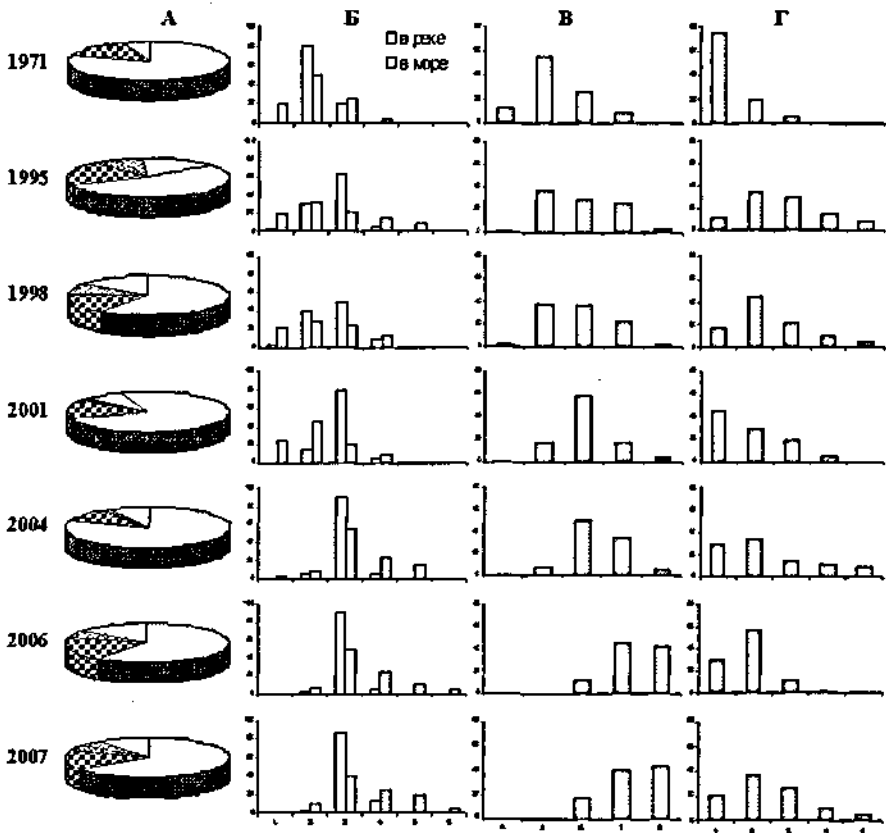


Рис. 8. Колебания показателей структуры популяции микижи во времени в одной реке (на примере популяции р. Утхолок). А – соотношение особей с разным типом ЖС; Б – продолжительность речного и морского периодов жизни ТА особей; В – возраст наступления половой зрелости ТА особей; Г – повторность нереста у ТА особей. Обозначения, как на рис. 7.

продолжается короткое время (10-14 дней) с середины по конец мая; для нереста крупной проходной формы нужны достаточные площади, а в реке должны быть зимовальные ямы.

Из перечисленных факторов решающее значение имеет температура: обнаружено, что микижа размножается только в тех реках, где температура воды к 15 мая достигает 5°C , а сумма градусо-дней в период с середины мая по середину июля превышает 500. На Камчатке и на Аляске такие условия складываются только в реках тундрового типа (Кузищин и др., 2008), в которых благодаря тёмно-коричневой воде, весной происходит быстрый прогрев, особенно в солнечную погоду. В бассейне модельной р. Коль, имеющей много притоков разного типа, проток и ключевых затонов, микижа для размножения выбирает только тундровые притоки – единственные места, где вода в мае прогревается до пороговой температуры. Если же в результате погодных условий вода притока к середине мая не прогревается до 5°C , то производители микижи в такой приток не заходят, и нерест в данном году в нём не происходит. Такое явление нам удалось наблюдать в одном из притоков р. Коль: в 2004 и 2006 гг. вода прогревалась до 5°C к середине мая, но в 2005 г., из-за холодной весны, она оставалась ниже пороговой почти до середины июня, сумма градусо-

дней составила 465. В результате нерест микижи в этом притоке в 2004 и 2006 гг. состоялся, а в 2005 г. – нет.

В связи с температурным фактором расположение нерестилищ микижи варьирует в речных системах разного типа. В речных системах тундрового типа (Квачина, Утлохол, Сопочная, Кехта) нерест происходит как в основном русле реки, так и в тундровых притоках (Савваитова и др., 1973). В горных реках, имеющих притоки разного типа (Коль), микижа для нереста выбирает только тундровые притоки (Кузищин и др., 2008). В реках горного типа, которые не имеют тундровых притоков (Жупанова, Квитлук), микижа нерестится на тундровых участках, где река протекает по выровненной местности и где вода окрашивается в коричневый цвет за счёт интенсивного поверхностного стока с прилегающей тундры (Кузищин и др., 2002). Таким образом, в реках горного типа нерестилища узко локализованы, а их площади ограничены, в тундровых – наоборот, пригодные для нереста площади весьма велики, практически, нерест микижи происходит повсеместно от истоков до участков нижнего течения.

4.1.6. Геоморфология водоемов и экологическая дифференциация микижи. Фенетическое разнообразие популяций микижи колеблется в пространстве и во времени, создавая на ареале мозаичную картину: распространение и соотношение особей с разным типом ЖС и структура популяций неодинаковы даже в соседних реках (Павлов и др., 1999, 2001), эти параметры меняются в разные годы в одной и той же реке (Савваитова и др., 1997, 2002, 2003). Для изучения факторов и закономерностей, определяющих экологическое разнообразие в локальных популяциях был проведен сравнительный анализ структуры популяций, обитающих в двух различных по геоморфологии реках – Коль и Кехта, расположенных вблизи друг от друга. Гидрологические и геоморфологические особенности этих рек (табл. 7) в той или иной мере характерны и для других рек аналогичного типа западной Камчатки, что позволяет экстраполировать полученные результаты на другие водные системы.

Табл. 7. Параметры бассейнов модельных рек Коль и Кехта.

Параметр	Бассейн р. Коль	Бассейн р. Кехта
Тип реки	горный и предгорный с тундровыми притоками	равнинный, тундровый на всём протяжении
Геоморфологическая сложность	разветвлённая система (на 1 км основного русла 29 км придаточной системы)	единый канал, придаточная система не выражена
Коэффициент разветвлённости*	19.14	0.32
Русловые процессы	сильная эрозия берегов	слабые
Встречаемость древесного материала	повсеместно, завалы и заломы	единичны
Глубокие ямы	единичны	многочисленны
Солоноватоводный лиман	отсутствует	имеется
Длина реки, км / расход, м ³ /с	≈130 / 72	≈60 / 2.1
Площадь водосбора, км ²	1580	657
Уклон ложа, м/км	5-10	<3
Цвет воды	бесцветный	коричневый
Температурный режим в одном временном интервале	варьирует в разных участках бассейна реки	стабилен на всём протяжении реки

* - рассчитывается как общее число разветвлений русла, проток и родников, приведенное к длине участка реки.

В модельных реках обнаружены существенные различия в фенетическом разнообразии сравниваемых популяций. В р. Коль в нерестовом стаде микижи преобладают особи с резидентным типом ЖС, доля индивидуумов с проходной и полупроходной ЖС не превышает 15%; в р. Кехта доминирует проходной тип ЖС – более 90%, остальные типы (Э, РЭ и Р) – 8% (рис. 9). Наличие солоноватоводного лимана в устье р. Кехта позволяет микиже реализовывать эстуарную и речную эстуарную ЖС.

Резидентная микижа в обеих реках выбирает специфические биотопы, вне которых не встречается. Нами выделено 5 типов местообитаний: 1) проточная яма на слиянии

Рис. 9. Разнообразие типов ЖС микижи в реках Коль и Кехта. Обозначения типов жизненной стратегии, как на рис. 7.



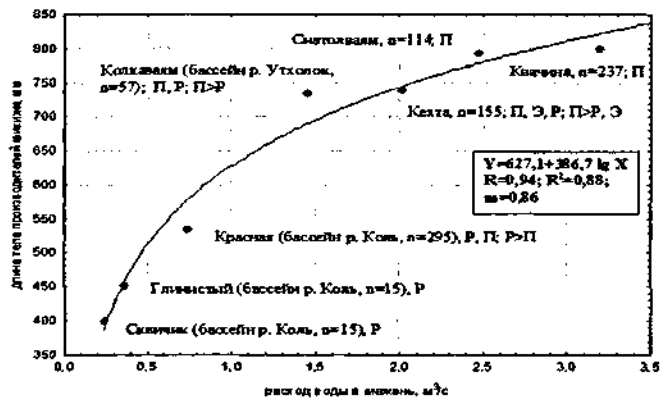
проток; 2) глубокие участки у подмытого высокого берега; 3) пережат с подпережатной ямой; 4) участки возле завалов деревьев, лежащих в русле торфяных кочек (Павлов и др., 2009). В р. Коль площадь местообитаний речной микижи составляет 22-29% площади участка (табл. 8), в масштабах всей речной системы количество потенциальных местообитаний резидентной микижи огромно, что обусловлено активными геоморфологическими процессами, связанными с эрозией берегов. В р. Кехта площадь местообитаний речной микижи ничтожна из-за сложного течения и выровненного ложа, эрозия берегов слабая, в русло реки редко попадают деревья, а сама река протекает единым руслом, без боковых протоков, на стыке которых могли бы образовываться проточные ямы, столь обычные для р. Коль. В результате в р. Кехта имеется ограниченное число подходящих мест для обитания речной микижи, соответственно, численность резидентной микижи в этих реках различна. Таким образом, число обитающих в реке особой микижи определяется площадью подходящих местообитаний, между этими параметрами обнаружена тесная связь (ANOVA: $\eta^2=0,98$; $m \pm 0,04$; $P < 0,01$).

Табл. 8. Площадь местообитаний и численность резидентной микижи в рр. Коль и Кехта

Участок реки, удаление от устья	Площадь участка, м ²	Площадь местообитаний микижи, м ² (%)	Число особей резидентной микижи на участке
Р. Коль: нижнее течение, 13 км	21 738	4878 (22,5)	25
нижнее течение, 22 км	11 525	3311 (28,7)	32
среднее течение, 33 км	18 947	4881 (25,8)	30
верхнее течение, 49 км	12 669	3051 (24,2)	31
Р. Кехта: нижнее течение, 10 км	6 852	33 (0,48)	1
верхнее течение, 45 км	9 605	52 (0,54)	1

Площади нерестилищ в исследованных реках также неодинаковы. В горной р. Коль нерестилища узко локализованы в тундровых притоках и занимают небольшую площадь (около 1000 м²) во всём бассейне. В тундровой р. Кехта нерестилища занимают обширные площади (>10 000 м²) в основном русле (табл. 9). Еще одним фактором, лимитирующим состав производителей, может быть размер нерестового водоёма. В р. Коль размножение крупной проходной микижи приурочено к самым крупным её тундровым притокам, тогда как в небольших притоках размножаются мелкие резидентные рыбы (рис. 10).

Рис. 10. Зависимость между длиной тела производителей микижи и расходом воды в нерестовой реке или притоке. Обозначения: П – проходные; Э – эстуарные и речные эстуарные; Р – резидентные производители. n – число экземпляров.



В р. Кехта и других тундровых реках, где площади нерестилищ достаточны для нереста крупных производителей, преобладает проходная микижа (Кузищин и др., 2008). В р. Коль зимовальные ямы для крупной проходной микижи единичны и небольшие по размеру (площадь 80-120 м², глубина <1,6 м). В р. Кехта крупные и глубокие зимовальные ямы (площадь 500-600 м², глубина 4-5 м) многочисленны по всей реке, их общая площадь в р. Кехта значительно больше, чем в р. Коль (табл. 9). Показатели продуктивности исследованных рек заметно различаются, однако в р. Кехта плотность молоди микижи значительно более высокая чем в р. Коль (табл. 9), рыбы ведут территориальный образ жизни.

Табл. 9. Основные факторы, определяющие преобладание в реке резидентного или проходного типов жизненной стратегии микижи

Фактор	Река Коль	Река Кехта
Площадь и локализация нерестилищ, м ²	около 1000, только в тундровых притоках	>10 000, повсеместно в верхнем и среднем течении
Наличие зимовальных ям (общая площадь, м ²)	единичны, небольшие и неглубокие (около 700)	многочисленны, большие и глубокие (> 31 000)
Показатели продуктивности: - плотность / биомасса молоди всех видов лососёвых рыб, экз/м ² * - длина тела микижи, мм, (3+) ** - площади местообитаний резидентной микижи - % от общей площади русла реки - биомасса бентоса, мг/м ² *** - плотность молоди микижи, экз./м ²	2,09-8,75 / 3,13-13,75 213 (189-242) от 22,2 до 28,7 на разных участках 13501 0.0001	1,33-2,81 / 2,73-3,54 171 (142-193) от 0,48 до 0,52 на разных участках 4339 1.83

Примечание. * - пределы варьирования показателя в разных участках реки; ** - среднее, в скобках пределы варьирования; *** - данные любезно предоставлены Т.Л.Введенской.

Таким образом, основными факторами, определяющими преобладание микижи с проходным или резидентным типом ЖС в модельных реках, являются: условия воспроизводства (площадь и локализация нерестилищ); продуктивность реки; наличие зимовальных ям; наличие достаточных площадей для нагула молоди и половозрелой резидентной микижи. Бассейны рек Коль и Кехта различаются по всем перечисленным показателям, поэтому в реке канального типа (Кехта) преобладает проходная микижа, в сложной речной системе горного типа (Коль) - резидентная. Результаты, полученные для микижи рек Коль и Кехта, хорошо согласуются с результатами сопоставления фенетического разнообразия микижи и геоморфологии рек на ареале (рис. 11). Доля резидентных особей коррелирует с коэффициентом разветвленности русла (рис. 11А). Этот показатель, фактически, отражает характер речной системы – чем он выше, тем более горный характер имеет река, тем более в ней активны русловые процессы, тем больше древесного материала находится в русле и тем выше её продуктивность (Marcus et al., 2003; Stanford et al., 2005; Lorang et al., 2008), и, соответственно, тем больше разнообразие и площадь местообитаний микижи (рис. 11Б). Встречаемость рыб с транзитивными типами ЖС (Э и РЭ) определяется наличием солонатоводных эстуариев и их площадью. Как правило, чем больше по площади эстуарий, тем больше доля полупроходных особей в популяции (рис. 11В). В то же время, не всегда наличие эстуария означает присутствие в популяции Э и РЭ рыб, например, в р. Жупановой имеется обширный эстуарий, однако из-за очень большой площади местообитаний в самой реке, в том числе и для крупных рыб, реализуется только резидентная ЖС (Кузищин и др., 2002). Высокая доля проходных рыб в популяции коррелирует с большой площадью нерестилищ – в реках, где она велика, преобладают ТА и АБ особи (рис. 11Г).

Степень выраженности анадромии и резидентности есть проявление индивидуальной изменчивости в реализации жизненного цикла по тому или иному типу ЖС, а в популяциях наблюдается континуум разнообразия особей с разными типами ЖС (Павлов и др., 1999, 2001). В случае, если компоненты среды обитания относительно стабильны, соотношение особей с разными типами ЖС сохраняется, при их изменении (колебания численности, изменения климата и т.д.) – меняется (Савваитова и др., 1997).

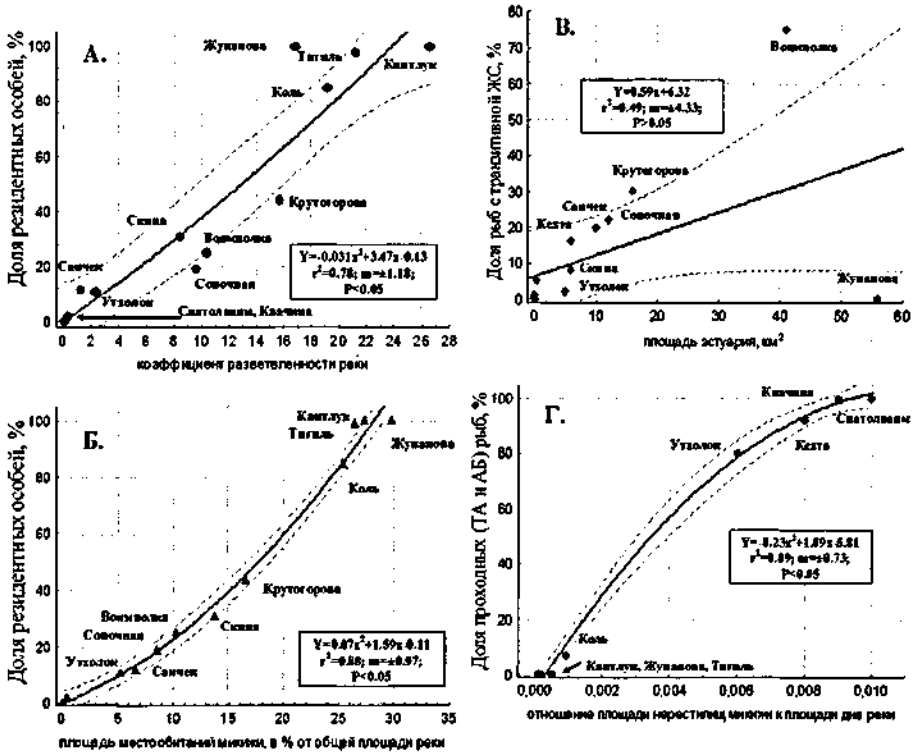


Рис. 11. Зависимость встречаемости типов жизненной стратегии микижи от геоморфологии рек. А – зависимость доли резидентных рыб от коэффициента разветвленности речного русла; Б – зависимость доли резидентных рыб от площади местообитаний; В – зависимость доли полупроходных (Э и РЭ) рыб от площади эстуария; Г – зависимость доли проходных (ТА и АБ) рыб от соотношения площадь нерестилищ / площадь дна реки.

4.2. Кумжа – *Salmo trutta* L.

4.2.1. *Разнообразие типов жизненной стратегии.* На всём ареале у кумжи, как и у микижи, обнаружены разные типы ЖС. На основании анализа регистрирующих структур, данных мечения и повторных поимок у кумжи можно выделить следующие типы ЖС (Кузицин и др., 1994; Кузицин, 1997) (табл. 10):

- ручьевая, или карликовая (К): весь жизненный цикл реализуется в небольших ручьях, рыбы ведут осёдлый образ жизни, самцы и самки созревают при мелких размерах в облике пестрятки;
- речная (потамодромная) (Р), представленная самцами и самками: нерест и первые 1-2 года жизни проходят в верховьях рек или в небольших ручьях-притоках, нагул в основной реке;
- озёрно-речная (ОР): нерест и первые 2-3 года жизни проходят во владеющих или в вытекающих из озера реках и ручьях, нагул – в озере;
- эстуарная (Э): после 3-4 лет жизни в реке особи из неё скатываются, задерживаясь в соловатых водах эстуария, где и нагуливаются, не уходя в море;
- проходная (ТА): после 2-4 лет жизни в реке особи уходят на нагул в море.

В исследованных популяциях кумжи не обнаружены сезонные расы. Проходные и эстуарные особи идут в реку на нерест одновременно: на Кольском п-ове и в Северной

Табл. 10. Характеристика разнообразия жизненных стратегий у кумжи.

Жизненная стратегия	Длина, мм масса, г	Возраст, лет	Плодовитость, шт. икринок	Половая структура	Питание
Ручьевая (К)	<200 <100	2-4	80-150	самцы >75%	бентос
Речная (Р)	300-600 300-3200	6-10	400-2080	-1 : 1	бентос и рыба
Озёрно-речная (ОР)	250-620 500-3000	6-11	350-3000	-1 : 1	рыба
Эстуарная (Э)	250-490 200-1350	4-6	430-1500	самки >75%	молодь рыб, беспозвоночные
Проходная (ТА)	300-620 300-3200	2-7	450-2700	самки >90%	рыба

Карелии – в конце августа-начале сентября. ОР особи в бассейне крупных озёр («Река Нильма», р. Винча, бассейн Тикшеозера и др.) заходят в реку из озера в июне (Дирин, 1985; Кузицин, 1997), в небольших озёрно-ручьевых системах («Воробьёв», «Святой», «Павлов», «Жемчужный») – в конце сентября, непосредственно перед нерестом. Р особи заходят из основного русла реки в нерестовые притоки также перед нерестом, в р. Западная Двина – в середине октября, в притоках р. Кубань – в конце октября.

В условиях симпатричного обитания особи кумжи с разным типом ЖС не образуют обособленных группировок, не различаются по времени и местам нереста. На нерестилищах особи с разным типом ЖС появляются практически одновременно. На нерестилищах в модельных озёрно-речных системах «Река Нильма» и «Воробьёв» (Сев. Карелия) зарегистрирован совместный нерест особей кумжи с разным типом ЖС. ОР, ТА и К особи нерестились совместно, пары производителей комбинировались самым разным образом. Чаще всего ТА особи, представленные, в подавляющем большинстве самками, нерестились с ОР и К самцами, К самки – с К и ОР самцами и т.д. (Кузицин и др., 2001). В сложной, разветвлённой р. Качковке (Кольский п-ов) на одних и тех же нерестилищах совместно размножаются ТА, Э, Р и К особи. Среди нерестящихся пар можно было обнаружить любую комбинацию между особями с разными типами ЖС. Самки кумжи всех типов ЖС могут размножаться с несколькими самцами, перемена партнёра происходит между выметом каждой порции икры, самцы нерестятся со многими самками.

В пределах одной реки между выборками особей с разным типом ЖС не выявлено отличий в частотах аллелей аллозимных локусов (LDH-5*90, PMI*105, G3PDH2*70 и др.), хотя между разными популяциями, даже близко расположенными, достоверные отличия наблюдаются по частотам всех аллелей (Махров и др., 1996; 1999). Не обнаружено различий и в функциональных параметрах LDH белых скелетных мышц рыб с разным типом ЖС (Андреева и др., 1996).

Таким образом, у вида *S. trutta*, как и у микижи, существуют два основных типа ЖС – проходной и резидентный, последний содержит формы, которым свойственна смена среды обитания (речные «потамодромные» и ОР). Границы между формами в популяции относительны и при определённых условиях они могут трансформироваться друг в друга (ручьевые могут переходить к потамодромному образу жизни или даже скатываться в море, становясь проходными, в некоторых озёрно-речных системах проходные особи после первого нереста уходят в озеро и превращаются в озёрно-речных).

4.2.2. Распространение и соотношение типов жизненной стратегии кумжи в пределах одной речной системы и на ареале вида. На ареале у кумжи встречаемость и соотношение рыб с разным типом ЖС варьирует, картина распределения весьма мозаичная (рис. 12). Даже если водоёмы расположены в непосредственной близости друг от друга (водные системы 2-9 на рис. 12, Сев. Карелия), соотношение особей с разными типами ЖС может быть разным. В озёрно-речных системах (Нильма, Воробьёв, Святой и т.д.) в нерестовом стаде резко преобладают пресноводные фенотипы, прежде всего, ОР особи. В коротких, неразветвлённых ручьях формируются только мигрантные фенотипы (руч. Чёрный). Доля ТА и Э рыб возрастает там, где имеются эстуарии (рр. Качковка, Чёрная Речка). В крупных реках с притоками основную долю в воспроизводстве играет речной тип ЖС (бассейн рр. Западная Двина и Кубань). К производители повсеместно составляют небольшую часть нерестового стада, их доля тем меньше, чем меньше водоём. В разные

годы соотношение фенотипов в отдельной реке меняется, например, в сухие и холодные годы в небольших ручьях резко сокращается численность К особей.

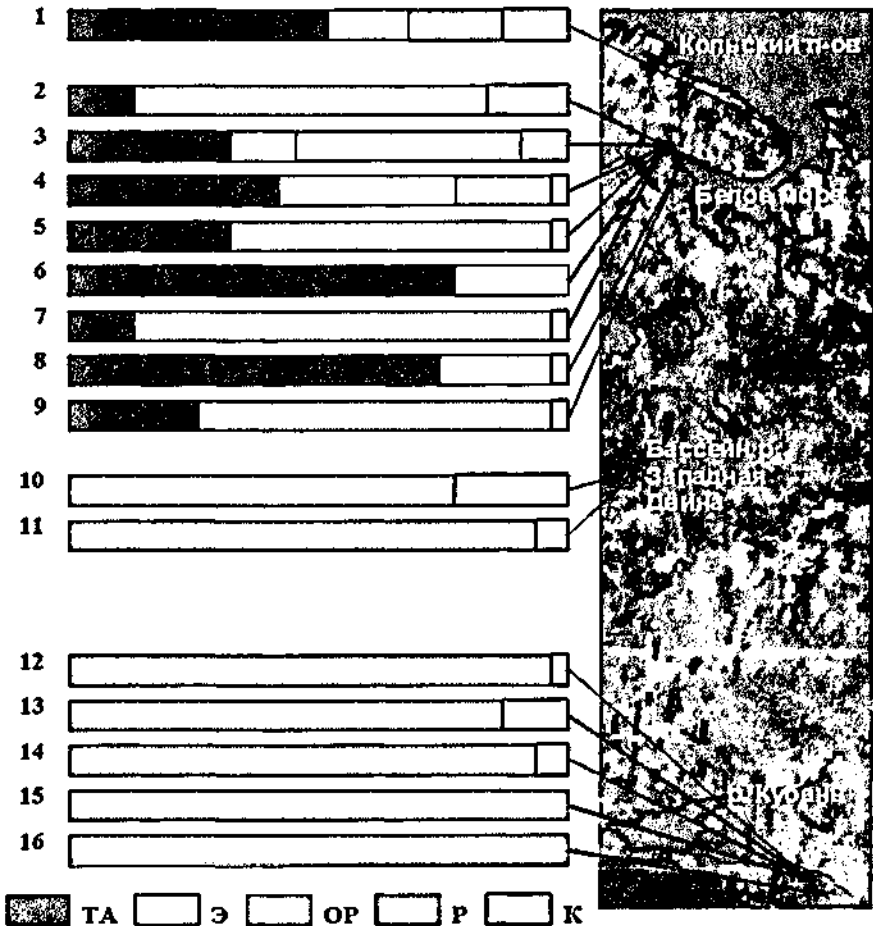


Рис. 12. Соотношение рыб с разными типами ЖС в популяциях кумжи. Обозначение рек и типов водной системы: 1 – р. Качковка (крупная – 120 км, горного типа с многочисленными притоками и эстуарием); 2 – руч. Павлов (небольшая озёрно-речная система, эстуария нет); 3 – руч. Святой (небольшая озёрно-речная система с эстуарием); 4 – р. Чёрная Речка (небольшая, с несколькими притоками и эстуарием); 5 – р. Нильма (большая озёрно-речная система без эстуария); 6 – руч. Чёрный (небольшой, с эстуарием); 7 – руч. Воробьев (небольшая озёрно-речная система без эстуария); 8 – руч. Кив (с эстуарием); 9 – руч. Жемчужный (небольшая озёрно-речная система); небольшие притоки крупной равнинной реки: 10 – р. Лососна; 11 – р. Велеса; большие горные реки-притоки более крупной горной реки: 12 – р. Архыз; 13 – р. Белая; 14 – р. Дукка; 15 – р. Псыш; 16 – р. София. Обозначения как в разделе 4.2.1.

4.2.3. Структура популяций кумжи на ареале. Параметры структуры популяций кумжи варьируют на ареале. Наиболее крупные размеры у ТА и ОР особей. В условиях симпатричного обитания Р и ОР особи достигают большего возраста, они же характеризуются наибольшей повторностью нереста; ТА и Э рыбы созревают в более

молодом возрасте (табл. 11). Вне зависимости от типа водной системы, ручьевые особи созревают при наименьших размерах и возрасте, которые на ареале сходны. Среди ТА и Э рыб резко преобладают самки, в ряде популяций практически нет проходных самцов. Самки доминируют и среди ОР рыб, которые также меняют среду обитания в жизненном цикле. Особи с К и Р типом ЖС, представлены, преимущественно, самцами. Длительность пресноводного периода жизни в нерестовом притоке или реке слабо варьирует по ареалу, обычно это 2-4 года, только в р. Качковке (север ареала, Кольский п-ов) до ската в море кумжа может жить в реке до 6 лет. Наибольшей плодовитостью обладают ТА самки, наименьшей ручьевые. Все показатели, характеризующие структуру популяций, мозаичны, географических закономерностей не выявлено (табл. 11), они варьируют в разные годы, но не выходят за пределы нормы реакции данной популяции.

4.2.4. Экология размножения кумжи в речных системах разного типа. Кумжа нерестится в сентябре–октябре, нерест происходит при температуре 6°C. Нерестилища кумжи ограничены по площади и узко локализованы. Они расположены в участках рек и ручьёв с максимально устойчивым стоком, сильным течением, минимальной амплитудой колебания уровня воды и наносами хорошо проницаемых для потока воды материалов – гальки, гравия, мелких валунов. Нерестилища располагаются в конце плёса перед перекатом, в местах даунвеллинга. В водоёмах Северной Карелии и Кольского п-ова, где ложе рек и ручьёв сложено валунами, кумжа приспособилась нереститься без сооружения нерестового бугра. Некрупные самки просто не в состоянии перемещать тяжёлые валуны, поэтому вымётывают икру непосредственно на грунт, икринки закатываются в щели между камнями (Кузичина, Новиков, 2001). В притоках р. Кубань кумжа откладывает икру сходным образом – на валуны. В притоках Западной Двины она для нереста выбирает концы плёса перед гравийным перекатом, на сильном течении и сооружают небольшой бугор. Перед нерестом самки перекапывают значительную площадь дна, благодаря этому с нерестилища течение сносит песок и ил. Таким образом, кумжа имеет пластичную биологию размножения: она способна нереститься, как закапывая икру в бугор, так и без такового, что даёт ей возможность использовать для размножения небольшие ручьи, недоступные для нереста атлантического лосося и осваивать речные системы разного типа, размера и гидрологии.

4.2.5. Геоморфология водоёмов и экологическая дифференциация кумжи. Для вида-индикатора кумжи были выбраны несколько модельных водоёмов с разной геоморфологией в бассейне Белого моря (рис. 13, табл. 12). В модельных водных системах у кумжи обнаружены различия в соотношении особей с разным типом ЖС. В неразветвлённом, мелководном, с нестабильным водным режимом руч. Чёрном вся популяция представлена только мигратными производителями, в озёрно-речных системах разнообразие фенотипов выше, а основу нерестового стада составляют особи с ОР стратегией. В крупной, сложно устроенной р. Качковке разнообразие типов ЖС велико, преобладают ТА и Э рыбы, но благодаря высокому разнообразию местообитаний в реке значительную долю (20%) составляют особи с Р стратегией (рис. 14).

Рис. 13. Типы геоморфологического строения модельных водоёмов кумжи. Обозначения речных систем: 1. – руч. Чёрный; 2. – руч. Воробьёв; 3. – руч. Святой; 4. – р. Качковка.

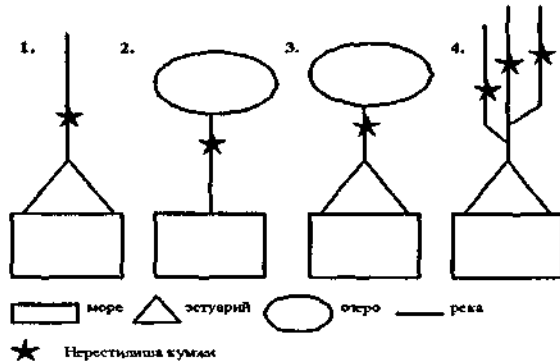


Таблица 11. Параметры структуры популяций кумжи на ареале (по собственным данным).

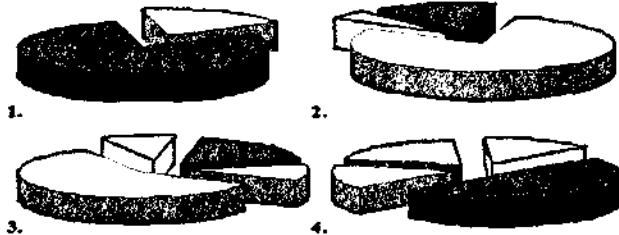
Река или ручей	Тип жизненной стратегии	Длина, см / масса, кг; пределы варьирования, в скобках среднее	Половая структура: F – самки; M – самцы	Возраст половозрелых рыб, лет*	Длительность пресноводного периода, лет, ***	Длительность морской / озерного периода, лет*	Возраст полового созревания, лет*	Плодовитость, шт. икринок; средняя; в скобках – пределы варьирования	Повторность нереста***
Качковка	ТА	50-62 (57) / 0.9-3.2 (2.1)	F – 88%	4-7 (5)	3-6 (5)	0.5-2	4-6 (5)	1538 (1107-2688)	1-3 (2-54%)
	Э	33-46 (40) / 0.4-1.3 (0.9)	F – 64%	3-5 (4)	2-4 (3)	0.5-1	3-4	893 (487-1015)	1-2 (1-79%)
	Р	35-49 (43) / 0.4-1 (0.8)	M – 67%	6-10 (7-8)	-	-	6-8 (6-7)	939 (679-1852)	1-4 (2-62%)
	К	17-20 (19) / 0.08-0.1 (0.09)	M – 75%	3-5	-	-	3-5	122 (80-148)	1-2 (1-77%)
Нильма	ТА	30-48 (42) / 0.3-1.4 (0.95)	F >99%	2-3 (3)	2-3 (3)	<1	2-3 (3)	1109 (897-1382)	1 (100%)
	ОР	29-62 (48) / 0.3-2.9 (1.01)	F – 82%	4-11 (6-7)	1-3 (2)	2-8 (3)	4-5 (4)	917 (453-2973)	1-5 (2-58%)
	К	17-19 (18) / 0.08-0.09	M – 85%	3	-	-	3	103 (79-121)	1 (100%)
Воробьев	ТА	33-50 (44) / 0.3-1.2 (0.9)	F – 92%	2-3 (3)	2-3 (3)	<1	2-3 (3)	1088 (833-1302)	1-2 (1-90%)
	ОР	22-48 (39) / 0.2-1.1 (0.8)	F – 66%	3-7 (5)	1-3 (2)	1-4 (2)	3-5 (4)	857 (471-1102)	2-3 (2-73%)
	К	17.5-19.5 (18.5) / 0.08-0.09	M – 90%	3	-	-	3	95 (80-122)	1 (100%)
Святой	ТА	35-49 (44) / 0.4-1.2 (0.9)	F – 89%	3-6 (5)	3-5 (4)	0.5-2 (1)	3-4	1003 (805-1297)	1-2 (1-60%)
	Э	30-45 (38) / 0.3-0.8 (0.65)	F – 54%	3-4	2-4	0.5-1	3-4	627 (433-759)	1-2 (1-83%)
	ОР	24-48 (40) / 0.2-1.5 (0.9)	F – 63%	3-8 (5)	2-3	1.5 (2-3)	3-5 (4)	846 (490-1249)	1-4 (2-52%)
	К	17-19 (18) / 0.08-0.09	M – 80%	3-4 (4)	-	-	3-4 (4)	105 (83-132)	1 (100%)
Черная Речка	ТА	36-53 (49) / 0.4-2.1 (1.2)	F – 95%	3-5 (4)	2-3 (2)	1-2 (2)	3-5 (4)	1057 (797-1329)	1-2 (1-90%)
	Э	29-49 (37) / 0.3-0.9 (0.6)	F – 80%	2-4 (3)	2	0.5-1	2-3 (3)	801 (489-1106)	1-2 (1-87%)
	Р	32-47 (41) / 0.35-1.3 (1.0)	M – 76%	5-8 (6)	-	-	5-6	718 (404-1022)	1-3 (2-55%)
	К	18-20 (19) / 0.09-0.1	M – 89%	3	-	-	3	101 (81-126)	1 (100%)
Кив	ТА	32-48 (41) / 0.3-1.4 (0.8)	F >99%	2-4 (3)	2-4 (3)	<1	2-4 (3)	1208 (933-1462)	1 (100%)
	Э	25-40 (33) / 0.2-0.8 (0.5)	F – 88%	2-3 (2)	2-3 (2)	<1	2-3 (2)	770 (551-913)	1-2 (1-88%)
	К	17-20 (19) / 0.08-0.1	M – 84%	3-4 (3)	-	-	3-4 (3)	98 (80-119)	1 (100%)
Лососна	Р	39-59 (50) / 0.4-2.1 (1.3)	F – 61%	4-10 (6-7)	-	-	4-7 (6)	1144 (638-1809)	1-5 (3-58%)
	К	18-20 (19) / 0.08-0.1	M – 85%	2-3 (3)	-	-	2-3 (3)	110 (91-144)	1 (100%)
Велеса	Р	41-51 (48) / 0.4-1.8 (1.2)	F – 87%	4-9 (6-7)	-	-	4-7 (6)	1009 (712-1865)	1-4 (2-60%)
	К	18-20 (19) / 0.08-0.1	M – 88%	3	-	-	3	100 (89-152)	1 (100%)
Архыз	Р	44-60 (51) / 0.5-2.3 (1.4)	F – 54%	5-10 (7)	-	-	5-7 (6)	1251 (808-2008)	1-3 (2-50%)
	К	17-20 (19) / 0.07-0.1 (0.09)	M – 75%	3-4 (3)	-	-	3-4 (3)	106 (85-139)	1 (100%)
Псыш	Р	45-60 (52) / 0.5-2.3 (1.5)	F – 56%	5-10 (7)	-	-	5-7 (6)	1344 (915-2079)	1-3 (2-54%)
София	Р	45-53 (50) / 0.5-1.8 (1.1)	F – 58%	5-9 (7)	-	-	5-7 (6)	1186 (944-2101)	1-3 (2-55%)

Примечания: * - в скобках – мода; ** - жизнь в пределах нерестового ручья, притока до смены среды обитания (ухода в озеро, эстуарий или море); *** - за скобками число нерестов в жизни, в скобках – модальное число нерестов в популяции и соответствующая доля рыб.

Табл. 12. Параметры бассейнов модельных водоёмов.

Параметр	Руч. Чёрный	Руч. Воробьёв	Руч. Святой	Р. Качковка
Тип	простой, без притоков	озёрно-речная система	озёрно-речная система	крупная река с притоками
Длина, км	7	5	7	120
Ширина/ глубина, м	2.0/0.4	2.3/0.6	2.2/0.5	31/1.1
Расход, м ³ /с	0.09	0.14	0.12	23
Сток	нестабильный, зависит от осадков	стабильный за счёт озера	стабильный за счёт озера	стабильный за счёт притоков и грунтовых вод
Нерестовые притоки	нет	нет	нет	есть, >7

Рис. 14. Разнообразие жизненных стратегий кумжи в модельных водоёмах. Обозначение рек, как на рис. 13, обозначение фенотипов, как на рис. 12.



Речная половозрелая кумжа, как и микижа, выбирает следующие типы биотопов: 1) подперекатная яма / подпороговая яма с водоворотным течением; 2) русловая яма на повороте реки под высоким берегом 3) участки возле завалов деревьев или лежащих в русле валунов. Для Р кумжи длиной тела 350 мм и более необходимо местообитание площадью не менее 2 м², глубиной >1 м. В небольших мелководных ручьях таких местообитаний практически нет, тогда как в крупных, полноводных реках (Качковка) их число велико (табл. 13). Карликовые самцы и самки выбирают сходные с крупными Р особями типы местообитаний, но меньшие по размеру: рыбы длиной 180 мм живут в местообитаниях площадью 0.8-1.1 м² и глубиной 0.3-0.6 м. Количество таких местообитаний велико как в небольших ручьях, так и в более крупных реках (табл. 13). Однако карликовые самцы и самки не обнаружены в ручьях, но обычны в озёрно-речных системах и крупных реках благодаря их более высокой продуктивности.

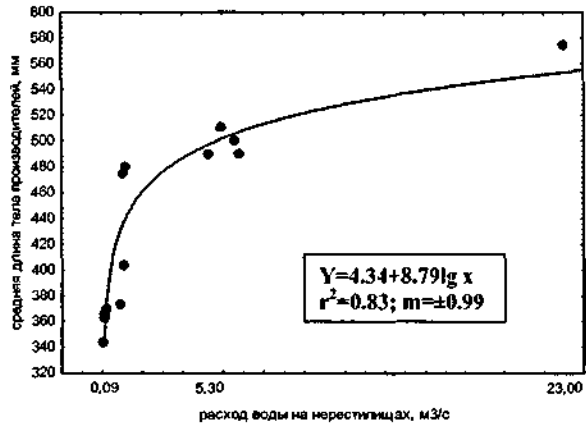
Табл. 13. Основные факторы, определяющие соотношение типов ЖС у кумжи.

Параметр	Руч. Чёрный	Руч. Воробьёв	Руч. Святой	Р. Качковка
S нерестилищ, м ²	~5	~8	~10	>1000
Наличие ям глубиной >1 м и S > 2 м ²	нет	нет	нет	повсеместно, 25.4-34.3% от S участка
Наличие ям глубиной >0.5 м и S > 1 м ²	повсеместно, 19-33% от площади участка	повсеместно, 23-35% от площади участка	повсеместно, 21-34% от площади участка	повсеместно, 22-33% от площади участка
Показатели продуктивности:				
Плотность молоди, экз./м ²	0.2	3.6	4.4	4.9
Длина тела, мм	169 (149-185)	189 (169-210)	188 (165-198)	200 (175-220)

Площади нерестилищ в модельных водоёмах неодинаковы: в ручьях существует только одно нерестилище (Кузицин и др., 2002), в крупной р. Качковка со множеством притоков, нерестилищ много и они занимают значительные площади (табл. 13). Размер нерестового водоёма может определять размеры и тип ЖС производителей: чем больше по водности нерестовый ручей, тем более крупные рыбы в нём размножаются (рис. 15). В

бассейне р. Качковка в небольших притоках размножаются карликовые особи, а также небольшие впервые нерестующие Р и Э особи. В больших по длине и водности притоках размножаются крупные ТА, Э и повторно нерестующие Р особи (Кузицин, и др., 2002).

Рис. 15. Зависимость между длиной тела производителей кумжи и расходом воды в нерестовом ручье или реке.



4.3. Экологическая изменчивость микижи и кумжи в условиях интродукции.

Справедливость сделанных выше заключений подтверждается результатами исследований, выполненных на интродуцированных в Чили популяциях микижи и кумжи. В водоёмы Южной Америки (Чили, Аргентина) были интродуцированы только резидентные формы микижи и кумжи. В новых условиях они образовали формы с разными типами ЖС – проходным, эстуарным, резидентным (табл. 14). В коротких (5-20 км) реках Чили, впадающих в многочисленные фьорды и заливы, у микижи и кумжи преобладает Э тип ЖС, особи с Р типом стратегии немногочисленны – табл. 14 (Павлов и др., 2007). ТА рыбы в изобилующем фьордами XI районе не встречены, что связано с высокой продуктивностью и стабильными кормовыми условиями непосредственно во фьордах. Небольшие реки этого района используются, главным образом, для нереста и нагула молоди, последняя скатывается на нагул во фьорды достаточно быстро. В р. Рио-Гранде, где условия среды иные (река впадает непосредственно в море, зоны соленоватых вод нет), популяции микижи и кумжи представлены, преимущественно, ТА особями, лучше приспособленными к обитанию в бассейне крупной реки.

Табл. 14. Характеристика водоёмов Южной Америки и интродуцированных популяций микижи и кумжи (над чертой – микижа, под чертой – кумжа).

Признак	XI район Чили	о. Огненная Земля
Тип водоёмов	короткие, неразветвлённые горные реки длиной 5-20 км	р. Рио-Гранде, ~120 км, неразветвлённая, канального типа
Строение устьев и прилегающих участков моря	эстуариев нет, вдоль берегов огромные пространства соленоватых вод, температура стабильная в течение года	эстуария нет, река впадает в море с высокой солёностью; хорошо выражена сезонность, температура варьирует в течение сезона.
Разнообразие типов ЖС	У обоих видов: Эстуарный, речной, преобладает эстуарный.	У обоих видов: типично проходной (преобладает) и речной
Длина рыб, см*	Э: 46 (24-58) / Р: 36 (24-56) Э: 43 (26-58) / Р: 33 (23-42)	ТА: 63 (49-81) / Р: 42 (33-51) ТА: 71 (43-97) / Р: 41 (29-49)
Возраст, лет*	Э: 2-5 (3-4) / Р: 2-4 (3) Э, Р: 2-4 (3)	ТА: 3-7 (5-6) / Р: 3-6 (5) ТА: 4-9 (6-7) / Р: 3-6 (4-5)
Возраст созревания, лет	Э, Р: 2-4 Э, Р: 2-4	ТА: 4-6 / Р: 3-5 ТА: 4-7 / Р: 3-5

Успешная натурализация лососёвых рыб в Южном полушарии подтверждает их чрезвычайную фенотипическую пластичность, способность к адаптации, выражающуюся в

смене и выборе такого типа ЖС, который наиболее эффективен в данной среде обитания. В новых условиях существования оба модельных вида демонстрируют сходные закономерности формирования внутривидового экологического разнообразия, как и в границах естественного ареала, что подтверждает универсальность этого явления.

4.4. Факторы формирования экологического разнообразия микижи и кумжи.

Анализ структуры локальных популяций микижи и кумжи на ареале свидетельствует о том, что внутривидовое экологическое разнообразие находится в тесной зависимости от параметров среды обитания, таких, как строение речной системы, её продуктивность и характер геоморфологических процессов.

В неразветвлённых реках и ручьях канального типа, где в популяциях преобладает мигрантный тип ЖС, время дифференцировки определяется запуском процесса смолтификации у молоди, начинается у обоих видов со 2-3 года жизни и может продолжаться до 5-6 летнего возраста. Протекание процесса дифференцировки определяется множеством внешних факторов – температурного режима, кормности водоёма, наличия подходящих местообитаний, численности и плотности молоди и т.д. Так, при низкой плотности молоди, высокой обеспеченности пищей и благоприятном термическом режиме в популяциях кумжи и микижи происходит увеличение доли карликовых форм и резидентных особей (Elliott, 1994; Кузицин, 1997; Павлов и др., 2000). Например, для микижи р. Утхолок известно, что при высокой численности популяции (1970-71 гг.), доля резидентных рыб была низкой, среди них были только самцы, а при низкой численности популяции (1995-1997 гг.) доля резидентных особей возросла и среди них обычными стали самки (Павлов и др., 2001; Савваитова и др., 2003). Для кумжи из руч. Воробьев (Северная Карелия) при высокой плотности молоди половозрелых карликовых самок и самок в поколении может не образовываться вообще; в ручье возрастает доля покатников, среди которых становится больше особей младшего возраста; в холодные годы больше молоди и в более молодом возрасте она уходит из ручья в озеро-исток.

В геоморфологически сложных, разветвлённых речных системах, где нерестилища микижи и кумжи расположены в притоках, процесс дифференцировки более сложный. Он может начинаться уже с первых недель жизни, когда сеголетки, вскоре после выхода из бугров, сносятся течением из притока в основное русло рек; по мере роста, пестрятки, без признаков смолтификации также могут покидать приток в любое время года. Скатившись в основное русло, такие особи в дальнейшем (по данным мечения) развиваются по резидентному типу ЖС. Молодь, которая остаётся в притоке, начиная с 2-3 летнего возраста, смолтифицируется и скатывается в море или эстуарий. На дифференцировку молоди микижи и кумжи в притоках, помимо факторов, действующих в реках канального типа, оказывают влияние и ряд других. Например, у молоди микижи на предопределение типа ЖС сильно влияют стохастические процессы: сильные летние дожди или, наоборот, аномально сухое лето, когда из притока в основное русло скатывается значительное количество молоди, и основная масса рыб развивается по резидентному типу ЖС. В катадромной миграции и перемещениях по речной системе принимают участие неполовозрелая речная молодь (пестрятки) разного возраста и покатная молодь (смолты) разного возраста и с разной степенью готовности к переходу в морскую среду обитания (Кузицин и др., 2000, 2001; Pavlov et al., 2005). В зависимости от индивидуальных особенностей, ими осваиваются разные типы местообитаний. Так, сеголетки и пестрятки, не готовые к жизни в море, осваивают основное русло, тем самым, реализуя резидентную ЖС (Pavlov et al., 2005); покатники-смолты с хорошо выраженными признаками смолтификации, вероятно всего, сразу уйдут на нагул далеко в море; покатники с незавершённой стадией смолтификации, скорее всего, задержатся в устьевой зоне реки, и, соответственно, при наличии сопоноватоводного эстуария, станут эстуарными или речными эстуарными особями (Черницкий, 1993; Кузицин и др., 2001). Таким образом, в каждом поколении молодь микижи и кумжи характеризуется высокой разнообразностью, что создаёт возможности для альтернативного индивидуального развития по тому или иному типу ЖС в зависимости от параметров среды обитания.

Важнейшими, ключевыми факторами, определяющими преобладание того или иного типа ЖС у модельных видов (микижа и кумжа) в каждой конкретной реке, является соотношение основных лимитирующих факторов – площадь нерестилищ, площадь мест

нагула и их продуктивность, а точнее – ёмкость нерестилищ и ёмкость мест нагула. Ёмкость нерестилищ лимитирует суммарную численность микижи и кумжи с разными типами ЖС, ёмкость мест нагула – численность рыб с соответствующим типом ЖС. На примере микижи прослеживаются следующие закономерности: в сложных, разветвлённых реках горного типа ёмкость нерестилищ меньше ёмкости мест для нагула и это определяет преобладание в них резидентных особей; в тундровых реках канального типа ёмкость нерестилищ больше ёмкости мест для нагула, что приводит к доминированию особей с проходным типом ЖС; наличие эстуариев предопределяет возникновение рыб с транзитивным типом ЖС (рис. 16).

Направление и сила воздействия факторов среды, влияющих на формирование экологического разнообразия популяции, не остаются постоянными, из года в год их сочетание меняется самым причудливым образом, что в конечном итоге, в результате сложного, нелинейного их взаимодействия определяет колебательную природу структуры популяции: каждый год формируется такое соотношение форм с разной ЖС, которое позволяет поддерживать максимально возможную численность локальной популяции на имеющихся ресурсах. Факторов, определяющих формирование внутривидового экологического разнообразия, достаточно много, однако сочетание этих факторов и их результирующее кумулятивное воздействие на популяцию уникально для каждого водоёма, поэтому каждая популяция уникальна и неповторима, а её структура такова, что приводит к наиболее полному освоению видом потенциальных мест и ресурсов среды обитания.

Микижа и кумжа – виды, со сходным характером внутривидовой экологической изменчивости. У них на популяционном уровне существуют группировки особей, принадлежащих к единому нерестовому стаду, способных совершать миграции разной

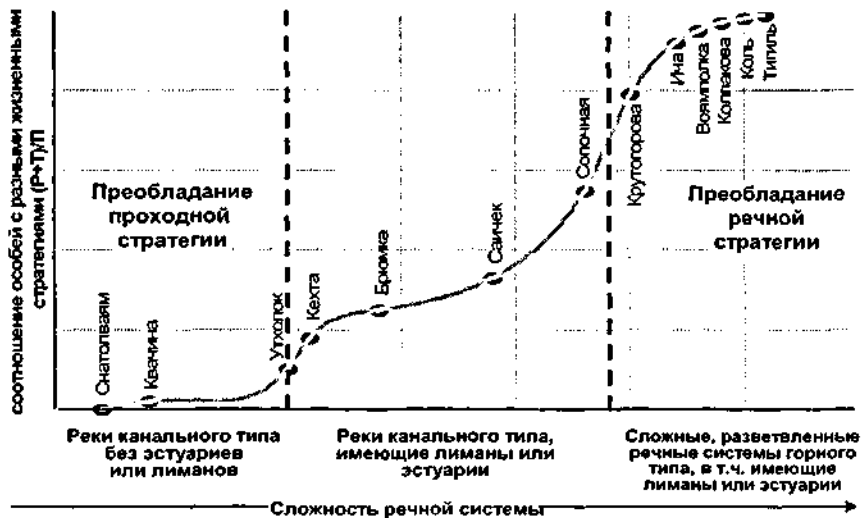


Рис. 16. Схема соотношения проходной, полупроходной и резидентной типов ЖС и геоморфологической структуры речных бассейнов (на примере микижи Камчатки). Обозначения типов ЖС: Р – резидентный, Т – транзитивный (эстуарный и речной эстуарный), П – проходной (типично проходной и проходной-Б).

длительности и протяженности, со сменой среды обитания (из пресных вод в море) и без таковой, что способствует освоению разнообразных пресноводных и морских биотопов. Внутривидовое экологическое разнообразие микижи и кумжи выражается в существовании сходных типов ЖС; у обоих видов особи с разными типами ЖС могут появляться в потомстве каждой пары производителей, то есть экологическое разнообразие имеет эпигенетическую природу. У микижи и у кумжи наиболее разнообразны фенотипы,

осваивающие пресноводные и солоноватоводные биотопы (карликовые ручьевые, речные, озёрно-речные, речные эстуарные, эстуарные). У обоих видов разнообразие и соотношение фенотипов с разными типами ЖС определяются геоморфологией речных систем: как правило, чем более сложное строение водоёмов, тем больше в них разнообразие типов ЖС и тем выше доля резидентных и полупроходных фенотипов.

Таким образом, микижа в бассейне Тихого океана и кумжа в бассейне Атлантического океана демонстрируют высокую степень *параллельной изменчивости*, проявляющейся в формировании сходных эпигенетических группировок, среди которых преобладают ассоциированные с пресными и солоноватыми водами.

Глава 5. Экологическое разнообразие атлантического лосося *Salmo salar* и тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*.

5.1. Разнообразие сезонных рас и структура популяций атлантического лосося *S. salar* L. в речных системах разного типа.

У атлантического лосося («семги») известны озимая и яровая сезонные расы. Яровые рыбы заходят из моря со зрелыми гонадами, в брачном наряде, нерестятся вскоре после захода в реки, не поднимаясь высоко вверх по течению. Озимые идут из моря с незрелыми гонадами, без брачного наряда, после захода из моря проводят в реке один год и размножаются лишь на следующий (Берг, 1953; Новиков, 1953). Внутри каждой расы существуют более мелкие группировки, которые отличаются между собой по срокам хода, размерам, возрастному составу рыб, соотношению полов (Берг, 1961). Считается, что озимые лосося встречаются в крупных речных системах, а в коротких реках преобладают яровые: долгое пребывание озимых лососей в реке после захода из моря рассматривается как адаптация для достижения нерестилиц в верховьях рек (Берг, 1935, 1948; Никольский и др., 1947).

Анализ фенетического разнообразия семги проведен в двух модельных речных системах, различающихся по типу и размеру: 1) озёрно-речной системе «Река Нильма» в Северной Карелии и 2) р. Качковка на Кольском п-ове. «Р. Нильма» представляет собой наименьшую по размеру (4,2 км) и водности реку, в которой обитает популяция семги. Р. Качковка – достаточно крупная речная система, длиной около 120 км, имеет много притоков разной длины и водности. В обеих водных системах существуют практически все описанные у атлантического лосося расы и группировки (табл. 15), заход рыб из моря продолжается после схода льда до глубокой осени (рис. 17) (Кузищин и др., 1998; Пономарева и др., 2002). Соотношение группировок в «Нильме» и р. Качковка разное, в то же время, наблюдается значительное сходство по срокам захода в реки и основным биологическим характеристикам одноимённых группировок особой семги (табл. 15). В озёрно-речной системе «Нильма» озимые особи поднимаются по реке, входят в озеро-исток, где живут до следующей осени, и перед нерестом спускаются назад в реку для размножения; яровые рыбы после захода из моря до нереста остаются в реке. В р. Качковка озимые особи зимуют в глубоких речных ямах нижнего течения реки, на следующий год они поднимаются выше по реке, к нерестилищам. В «Нильме» нерест лососей всех сезонных рас и группировок происходит совместно, в начале октября, на единственном нерестилище. Самки озимой расы размножаются совместно с яровыми самцами. Кроме того, в размножении участвуют мелкие проходные особи-самцы «post-smolt/grilse» (табл. 15) и карликовые самцы в возрасте 1+ - 5+. Анализ генетической структуры семги из «Нильмы» показал, что рыбы всех группировок составляют единую панмиксную популяцию (Махров и др., 1997; Пономарева и др., 2002). В р. Качковка семга нерестится на нескольких нерестилищах в основном русле, особи разных сезонных рас и группировок размножаются совместно, обычно крупные озимые самки формируют нерестовые пары с мелкими яровыми самцами.

Показатели структуры популяций из разных водных систем сходны (табл. 15). Однако, в р. Качковка с более суровым климатом у проходных рыб пресноводный период жизни – до 6 лет, в «Нильме» с более мягким климатом – не более 3 лет, но длительность морского периода жизни у одноимённых группировок в обеих реках одинакова. В разные годы показатели структуры популяции варьируют, главным образом, из-за длительности пресноводного периода у проходных рыб и возраста карликовых самцов.

Озёрно-речная система «Река Нильма» (Северная Карелия)

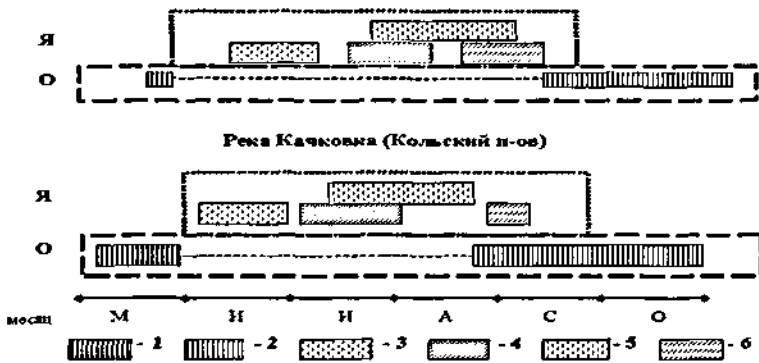


Рис. 17. Сроки хода сезонных рас и группировок атлантического лосося в реки разного типа. Обозначение группировок: О – озимые: 1 – залёдка, 2 – осенняя («чистая семга»); Я – яровые рыбы: 3 – закройка, 4 – тинда, 5 – межень, 6 – post-smolt/pre-grilse.

Табл. 15. Разнообразие и характеристика сезонных рас и группировок атлантического лосося в озёрно-речной системе «Река Нильма» (над чертой) и крупной, разветвлённой реке Качковка (под чертой). Названия группировок даны по Бергу, 1935, 1948; Saunders, Henderson, 1965.

Группировка	Раса	Доля в нерестовом стаде, %	Пределы варьирования длины, см и (массы, кг)	Брачный наряд	Структура полов: F - самки; M - самцы	Возраст в реке (в море), лет	Стадия зрелости гонад
Залёдка	О	≤ 1 ~5	80-85 (6.4-7.8) 86-97 (6.9-9.5)	не выражен	F>99% F=65%	3 (3) 3-6 (3-4)	III
Закройка	Я	~10 25	61-67 (2.9-3.6) 65-73 (3.1-4.2)	слабо выражен	F=60% F=55%	2-3 (2-3) 3-6 (2-3)	III-IV
Тинда	Я	40-45 30	49-55 (1.3-2.2) 45-57 (1.1-2.2)	хорошо выражен	M=100%	2-3 (1) 3-5 (1)	IV, IV- V
Межень	Я	15 20	53-60 (1.9-2.8) 55-62 (1.9-3.1)	хорошо выражен	F=75% F=80%	2-3 (2) 3-5 (2)	IV
Post-smolt (Pre-grilse)	Я	≤ 1 <1	20-25 (0.18-0.2) 22-28 (0.2-0.3)	выражен	M=100%	2-3 (<0.5) 3-4 (<0.5)	IV, IV- V
Осень	О	~30 ~20	82-98 (8.8-10.8) 85-95 (6.8-9.4)	не выражен	F>99% F=85%	3 (3) 3-6 (3)	III

В обоих модельных водоёмах особи разных сезонных рас и группировок сёмги не обособлены, их разнообразие, сроки хода, основные биологические характеристики отличаются большим или меньшим сходством и слабо зависят от типа водной системы, размера реки и её геоморфологии. В то же время, на ареале у атлантического лосося наблюдается разная степень репродуктивных отношений между расами вплоть до полной пространственной изоляции, особенно в крупных реках (Берг, 1961).

5.2. Внутривидовое экологическое разнообразие кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.).

Популяции кеты в разных участках ареала представлены сезонными расами. Берг (1948) из р. Амур, рек Приморья и о. Сахалин описал две расы кеты – летнюю и осеннюю. Позднее сезонные расы были выявлены и в других участках ареала, в том числе и на Камчатке (Смирнов, 1975; Волобуев и др., 1990). Считается, что разные сезонные расы кеты

существуют симпатрично в бассейнах крупных рек, тогда как в более мелких реках встречается только какая-то одна раса (Смирнов, 1975).

5.2.1. Кета реки Коль, западная Камчатка. В локальной популяции обнаружены три сезонных расы кеты: «летняя ранняя» (ЛРК), «летняя поздняя» (ЛПК) и «осенняя» (ОК) (Кузищин и др., 2008). Они различаются между собой по срокам захода из моря, степени выраженности брачного наряда, стадией зрелости гонад, численностью, размерами особей, возрастным составом и другими биологическими особенностями (Кузищин и др., 2008, 2010; Павлов и др., 2009) (табл. 16). Особи разных сезонных рас размножаются на разных типах нерестилищ и в разные сроки (табл. 16). Гидрологический режим на нерестилищах разных рас кеты существенно различается. Развитие икры ЛРК в начале периода инкубации происходит при высокой температуре, но с конца сентября вода быстро охлаждается и всю зиму её температура составляет 0.1°C, однако нерестилища не промерзают зимой из-за большой глубины и сильного течения. ЛПК нерестится на выходах родников, в её буграх температура остаётся более или менее стабильной, зимой она не опускается ниже 1.5°C. Ортофлювиальные родники, в которых нерестится ЛПК, не покрываются льдом даже в сильные морозы, промерзания бугров не происходит. ОК для размножения выбирает родники, в которых вода летом и осенью имеет более низкую температуру, чем в тех, где нерестится ЛПК. Однако, начиная с конца ноября, вода на нерестилищах ОК становится теплее, чем на нерестилищах ЛПК, особенно в зимние месяцы. На нерестилищах ОК температура воды зимой составляет более 2°C, лишь иногда она опускается до 1.7°C (рис. 18).

Табл. 16. Характеристика сезонных рас кеты р. Коль (в скобках – пределы варьирования).

Признак	Раса		
	летняя ранняя	летняя поздняя	осенняя
Время захода из моря в реку	конец июня – середина июля	середина июля – конец августа	конец августа – начало сентября
Длительность хода	2-2.5 недели	1.5-2 месяца	2-2.5 недели
Численность, экз.	низкая, 1-2 тыс.	высокая, до 100 тыс.	низкая, до 1 тыс.
Степень выраженности брачного наряда	хорошо выражен	выражен в конце хода	не выражен
Соотношение полов	M1.4 : F1	M1 : F1	M1 : F1.8
Стадия зрелости гонад	IV и IV-V	IV	IV
Длина тела, см	69.2 (63.5-76.0)	67.2 (47.5-80.0)	59.8 (52.7-64.3)
Масса тела, кг	4.01 (2.9-5.1)	3.82 (2.4-5.3)	2.27 (1.4-2.8)
Возраст рыб, лет	3+-5+, чаще 4+	2+-5+, чаще 3+	3+-5+, чаще 4+
Плодовитость, шт.	2459 (1399-4621)	2333 (1353-3565)	2139 (1609-3557)
Локализация нерестилищ от устья, км	35-50, массовых нет	20-90, массовые – в среднем течении	5-15, массовых нет
Сроки нереста	конец июля – начало августа	с 20-го августа по 20-ые числа сентября	с 20-го сентября по середину октября
Тип нерестилищ	основное русло, даунвеллинг	придаточная система, апеллинг	придаточная система, апеллинг
Скорость течения воды на нерестилищах, м/с	1.4-1.7	около 0.1	около 0.1

В р. Коль наблюдаются межгодовые колебания в численности и соотношении сезонных рас. В 2002-2004 гг. численность ОК была очень низкая, в 2007-2008 гг. наблюдался её рост; численность ЛПК в 2003-2005 гг. достигала 120-140 тыс. особей, в 2006-2008 гг. она сократилась до 70-80 тыс. экз. (собственная оценка). Возраст, длина и плодовитость рыб также варьируют по годам.

5.2.2. Кета реки Кехта, западная Камчатка. Река Кехта – короткая (60 км), канального типа, у неё нет родников и боковых протоков. Локальная популяция кеты в ней имеет невысокую численность и представлена одной расой. Она заходит в реку в июле, имея слабо выраженный брачный наряд, длина производителей 64-74 (в среднем 68) см, масса 2.8-4.5 (в среднем 3.5) кг, плодовитость 1955-3462 (в среднем 2516) икринок. Кета поднимается по реке на 40-50 км и нерестится в начале сентября в основном русле, на апеллинге, только в местах выходов глубинных, холодных грунтовых вод. Количество таких

участков в реке ограничено (места, где увалы подходят непосредственно к руслу реки), что, по-видимому, ограничивает её численность и разнообразие.

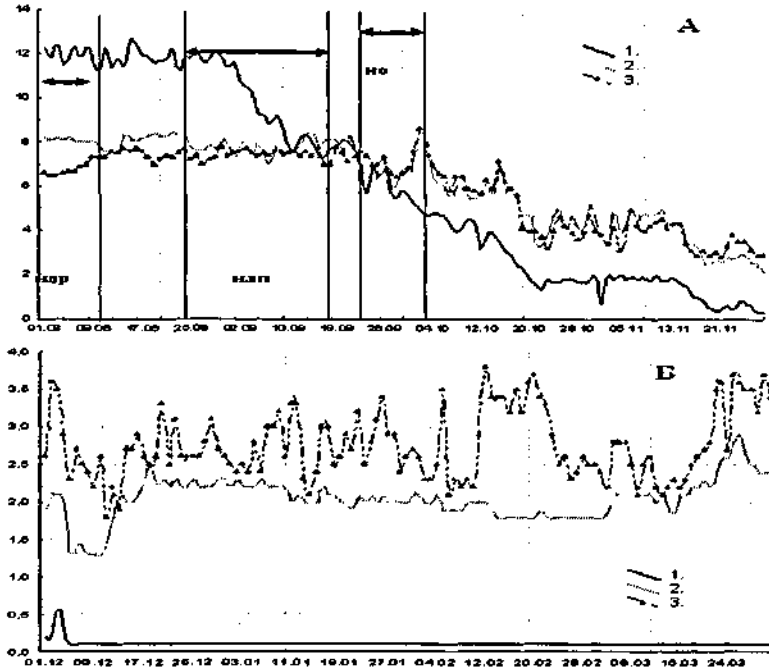


Рис. 18. Температурный режим на нерестилищах сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* р. Коль. А – с 1 августа по 30 ноября, Б – с 1 декабря по 31 марта. Данные по температуре усреднены за период 2004-2008 гг. По оси абсцисс – дата, по оси ординат – температура. Обозначения на обоих рисунках: 1 – нерестилище ЛРК; 2 – нерестилище ЛПК; 3 – нерестилище ОК. Обозначения на рисунке А: «илрр» – нерест ЛРК; «иллпг» – нерест ЛПК; «ио» – нерест ОК.

5.2.3. Кета реки Тауй, материковое побережье Охотского моря. Река Тауй – крупная речная система, образована слиянием двух крупных притоков – р. Кава (тундрового типа) и р. Челомджа (предгорного типа), длина каждого из притоков – около 200 км, длина реки Тауй от слияния до устья 72 км. В р. Тауй воспроизводятся две расы кеты – ранняя (РК) и поздняя (ПК) (обозначения по Волобуев и др., 1990), различающиеся по срокам хода, биологическим параметрам и экологии размножения (табл. 17). РК размножается в бассейне р. Кава, в середине лета, в притоках, на сильном течении, бугры сооружаются на даунвеллиге. Нерест ПК происходит в р. Челомджа, с конца августа до середины зимы, в ортофлювиальных родниках и протоках среднего течения реки, где имеются мощные выходы грунтовых вод (Волобуев, Кузишин, 1988; Волобуев и др., 1990). Гидрологический режим нерестилищ РК и ПК различен. Размножение РК происходит при 10-14°C, но уже осенью температура падает до 0.1°C, однако нерестилища не промерзают из-за большой глубины и толстого слоя снега, лежащего на льду. Размножение ПК приурочено к местам выходов грунтовых вод, температура воды на её нерестилищах характеризуется небольшими колебаниями в течение года, не опускаясь ниже 1.1-2.4°C. Зимой нерестилища ПК не замерзают даже в очень сильные морозы (-50°C) (Волобуев и др., 1990).

Табл. 17. Характеристика сезонных форм кеты р. Тауй (по Волобуев и др., 1990).

Признак	Ранняя кета	Поздняя кета
Сроки захода из моря	конец июня – начало июля	конец июля – ноябрь
Длительность хода	2-2.5 недели	до 4 месяцев

Численность, экз.	низкая, 1-2 тыс.	высокая, до 150 тыс.
Брачный наряд	выражен	не выражен
Длина, см / масса, кг	60,1 / 2,87	63,4 / 4,04
Возраст рыб, лет	2+-5+, чаще 3+	2+-5+, чаще 3+
Плодовитость, шт. икринок	2459 (1399-4621)	2333 (1353-3565)
Локализация нерестилищ	в притоках 2-го порядка р. Кава	в ключевых затонах р. Челомджа
Сроки нереста	конец июля – начало августа	с августа до января
Тип нерестилищ	основное русло, конец плёса перед перекатом, даунвеллинг	придаточная система, ключи, апвеллинг

Соотношение РК и ПК в р. Тауй и других реках материкового побережья Охотского моря подвержено долгосрочным колебаниям: известно, что в 50-60-х годах XX века преобладала ранняя кета, размножающаяся в русле на даунвеллинге, в настоящее время преобладает ЛК (Костарев, 1970; Волобуев и др., 1990; Волобуев, Волобуев, 2000).

5.2.4. Кета реки Квитлук, Аляска. Река Квитлук (приток р. Кускоквим) – небольшая, предгорного типа, длиной 150 км, имеет хорошо развитую придаточную систему в виде множества боковых протоков и родников. В р. Квитлук обнаружены две формы кеты – «русовая» (Рук) и «ключевая» (КК), различающиеся, главным образом, по экологии размножения (табл. 18). Сроки их хода, размеры, масса, возрастной состав более или менее сходны, однако сроки нереста, локализация нерестилищ и их гидрологический режим различны (табл. 18). Нерест Рук происходит при высоких температурах (12-14°C), но с середины октября она падает до 0,1°C, КК размножается в местах массового выхода грунтовых вод, температура воды на нерестилищах никогда не опускается ниже 3°C.

Табл. 18. Характеристика форм кеты р. Квитлук

Признак	Русловая форма	Ключевая форма
Время захода из моря	конец июня – конец июля	конец июня – конец июля
Численность, шт.	высокая, 50-80 тыс.	высокая, 20-30 тыс.
Длина, мм / масса, кг	698 (622-740) / 4,21 (3,1-5,0)	675 (631-760) / 3,97 (3,1-5,3)
Возраст рыб, лет	2+-5+, чаще 3+-4+	2+-5+, чаще 3+-4+
Плодовитость, шт.	2575 (2076-3439)	2408 (2107-3481)
Нерестилища	в основном русле, 40-80 км от устья	в придаточной системе, 40-90 км
Сроки нереста	середина июля – начало августа	с конца июля по ноябрь
Тип нерестилищ	основное русло, даунвеллинг	придаточная система, апвеллинг
V течения на нерестилищах, м/с	1,4-1,7	около 0,1
Температурный режим нерестилищ	нерест при высокой температуре, развитие при низкой	нерест и развитие при более или менее стабильной температуре

5.2.5. Факторы, определяющие экологическое разнообразие кеты. В модельных реках установлена связь внутривидового разнообразия кеты с геоморфологией речного бассейна - в сложных, разветвлённых речных системах (Коль, Квитлук и Тауй) разнообразие рас кеты велико, в простых реках канального типа (Кехта) существует только одна раса (табл. 19). В то же время, соотношение рас кеты в разных реках может определяться и не только геоморфологией реки. В р. Коль резко преобладает кета, размножающаяся в придаточной системе на выходах грунтовых вод, русловая кета в ней крайне малочисленна. В р. Квитлук, которая имеет очень сходную геоморфологию с р. Коль, преобладает русловая форма (табл. 19).

Причиной такой разницы является сосуществование кеты с горбушей. В р. Коль нерестится очень крупное стадо горбуши, которое использует всё пространство реки, перекапывая, практически, все участки с даунвеллингом. Поэтому русловая кета в р. Коль вынуждена нереститься лишь в местах, недоступных для нереста горбуши, но площадь таких участков крайне ограничена. В р. Квитлук горбуша единична, и огромные площади дна реки с даунвеллингом осваиваются русловой кетой, в том числе и участки прибрежного мелководья, хотя это типичный нерестовый участок горбуши. В р. Кехта, канального типа горбуша осваивает практически всё пространство реки, но из-за отсутствия родников кета испытывает дефицит нерестовых площадей и вынуждена нереститься в местах крайне малочисленных выходов глубинных грунтовых вод. На формирование внутривидового

экологического разнообразия кеты влияют как абиотические (геоморфология речного бассейна), так и биотические (межвидовые отношения) факторы.

Табл. 19. Важнейшие факторы, определяющие внутривидовое экологическое разнообразие кеты в модельных реках.

Фактор	Р. Коль	Р. Кехта	Р. Квитлук	Р. Тауй
Тип реки, геоморфологическая сложность	горный, разветвлённая река с мощной системой родников	тундровый, река канального типа, придаточная система не выражена	горный, разветвлённая река с мощной системой родников	горный и тундровый, с хорошо развитой системой родников
Разнообразие экологических форм	3	1	2	2
Численность рас: русловой ключевой	очень низкая высокая	нет низкая	высокая ниже, чем у русловой	очень низкая высокая
Численность горбуши	очень высокая	очень высокая	крайне низкая	высокая

Таким образом, у кеты существуют разнообразные симпатричные, характеризующиеся своеобразными чертами биологии и морфологии, сезонные расы, приуроченные к разным типам нерестилищ, которые представляют собой более или менее обособленные внутривидовые группировки (Волобуев и др., 1992; Кузицин и др., 2008, 2010). По своему биологическому смыслу «сезонные расы» кеты (репродуктивно изолированные группировки) неравнозначны «сезонным расам» микижи (составляющим единое нерестовое стадо). Расы кеты рек Коль, Тауй и Квитлук отличаются своеобразием и не тождественны расам кеты, описанным из Амура, Приморья и Сахалина. Экологическая неоднородность кеты в пределах ареала обусловлена разнообразием мест, пригодных для нереста. В реках со сложной геоморфологией, в которых представлены нерестилища с разными типами водного питания, наблюдается большее разнообразие рас кеты. Существование сезонных рас кеты в водоёмах разного типа свидетельствует о высокой способности вида к адаптации к разнообразным биотопам в геоморфологически сложной речной системе. Межгодовые колебания численности разных сезонных рас могут быть обусловлены климатическими факторами: так, в конце 50-х годов XX века на материковом побережье Охотского моря в течении ряда последовательных лет наблюдались очень суровые зимы, в результате которых происходило промерзание нерестилищ ранней кеты, приведшее к падению её численности (Костарев, 1970; Волобуев, 1984; Волобуев и др., 1990).

5.3. Экологическая дифференциация у горбуши *O. gorbuscha* (Walb.).

Горбуша – самый массовый вид тихоокеанских лососей в Азии, благодаря своей огромной численности фертилизует экосистемы лососёвых рек биогенами морского происхождения (marine derived nutrients - MDN), поступающими в экосистемы при разложении трупов после нереста (Смирнов, 1975; Groot, Margolis, 1991; Bilby et al., 2003). У горбуши отсутствуют сезонные расы и экологические формы, а внутривидовое разнообразие сводится к существованию чередующихся поколений чётных и нечётных лет, которые в природе не перекрываются (Смирнов, 1975; Groot, Margolis, 1991 и мн. др.). Экология смежных поколений горбуши изучена на примере популяции из бассейна р. Коль на западной Камчатке.

В р. Коль поколения чётных лет – урожайные, численность заходящей на нерест горбуши 4-8 млн. особей; поколения нечётных лет – неурожайные, численность производителей 100-300 тыс. особей. В смежные годы наблюдается существенная разница в расположении нерестилищ. В неурожайные годы горбуша не поднимаются далее 50 км по реке, в притоки практически не заходит. Нерестилища расположены только в основном русле, мозаично (рис. 19А), но плотность производителей на них весьма высокая – до 75 экз./100м². В неурожайные годы горбуша откладывает икру только в местах максимального даунвеллинга. В урожайные годы производители высоко поднимаются по реке (до 80-90 км), заполняя основное русло, боковые протоки, все притоки до их истоков, избегая только затонов со стоячей водой и родников с медленным течением (рис. 19Б).

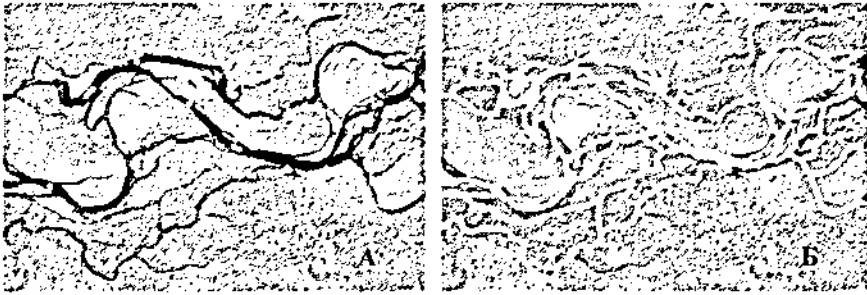


Рис. 19. Расположение нерестилищ (белые точки или линии) горбуши в неурожайные (А) и урожайные (Б) годы.

Нерест происходит почти по всей реке, в том числе и в местах со слабым даунвеллингом. В то же время, в урожайные годы нерестящаяся горбуша так сильно перекапывает грунт, очищает его от ила и песка, что в результате значительно повышается рыхлость грунта и его проницаемость. Происходит мелиорация практически всего речного бассейна, в котором размножается горбуша.

Количество *MDN*, привносимых с трупами горбуши в экосистему реки, очень велико. В разных участках реки количество трупов варьирует от 1095 до 2215 шт/га, или 1724-3737 кг/га. В результате быстрого разложения *MDN* попадают в грунтовые воды, в которых уже осенью уровни содержания азота и фосфора животного морского происхождения в сумме составляют 700-900 мг/л. В неурожайные годы трупы горбуши оседают только вдоль основного русла, соответственно, высокие уровни содержания азота и фосфора наблюдаются только на участках, непосредственно примыкающих к основному руслу, тогда как на удалённых участках поймы фертилизации практически не происходит – уровень азота и фосфора в них ничтожен (рис. 20А). В урожайные годы, наоборот, трупы горбуши широко распределяются в речной системе, что резко повышает содержание азота и фосфора во всей речной системе вплоть до самого края поймы (рис. 20А). После нереста и гибели урожайного поколения горбуши вся пойма реки, как гигантская губка, напитывается *MDN*. После разложения трупов лососей и обогащения аллювиального слоя *MDN*, осенью, зимой и ранней весной происходит их медленное поступление в русловой поток. Этот процесс резко усиливается весной после начала паводка, когда содержание *MDN* в русловом потоке максимальное (рис. 20Б). Поступление *MDN* в устьевые зоны реки происходит почти одновременно со скатом молоди горбуши, что обеспечивает развитие кормовой базы в эстуарии для молоди после её ската из реки. В год, последующий заходу неурожайного поколения, содержание азота и фосфора быстро падает до ничтожных значений сразу после паводка – так как общий уровень запасов мал и сосредоточен рядом с основным руслом. В год, последующий заходу урожайного поколения *MDN* накапливается так много, что количество азота и фосфора в русловом потоке сохраняется высоким всё лето. Более того, *MDN*, накопленные поймой реки после урожайного поколения, продолжают поддерживать продуктивность русловых вод ещё целый год, о чём свидетельствуют близкие значения количества азота и фосфора в русловых водах весной как после урожайного, так и неурожайного поколений (рис. 20), следовательно, *MDN* от урожайного поколения участвуют в обеспечении перехода в море молоди-потомков неурожайного.

Таким образом, урожайные и неурожайные поколения горбуши демонстрируют различия в экологии размножения, по-разному используют нерестовый потенциал реки. Неурожайные поколения горбуши размножаются на ограниченных участках основного русла реки, где складывается наиболее благоприятный гидрологический режим (сильное течение, препятствующее промерзанию бугров зимой и максимальный даунвеллинг, обеспечивающий хорошую проточность кладок икры). Урожайные поколения горбуши используют практически всё пространство речной системы, включая рискованные для воспроизводства зоны. Вместе с тем, урожайные поколения горбуши выступают в роли мощного экологического фактора: 1) рыбы перекапывают грунт, способствуя очистке его от ила и песка, повышая качество субстрата для воспроизводства, и тем самым расширяя

потенциал пригодных для размножения площадей; 2) урожайное поколение горбуши обеспечивает крупномасштабную фертилизацию всей экосистемы лососёвой реки на длительный срок, тем самым обеспечивая интегрированность репродуктивно изолированных поколений смежных лет в единую взаимосвязанную систему.

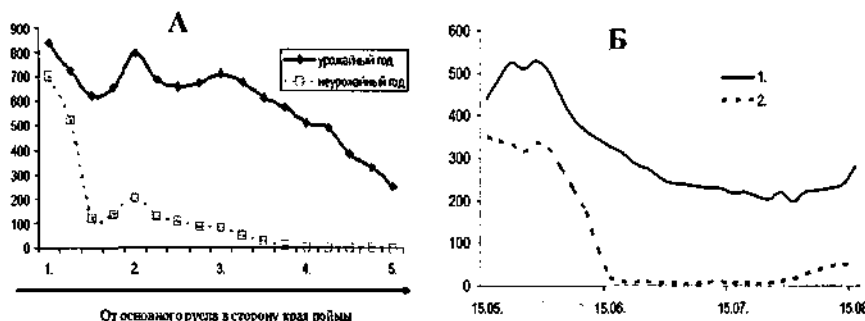


Рис. 20. Содержание азота и фосфора морского происхождения А) в грунтовых водах аллювиального потока из разных участков поймы р. Коль в октябре: по оси абсцисс – удаление от основного русла до края речной долины в км, по оси ординат – содержание азот+фосфор в мг/л; Б) в русловом потоке р. Коль в весенне-летний период: по оси абсцисс – дата, по оси ординат – содержание азот+фосфор в мг/л. 1 – год после урожайного поколения; 2 – год после неурожайного поколения. Данные МГУ-Университета Монтаны (США), <https://fibs.umt.edu>.

5.4. Внутривидовое экологическое разнообразие нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.)

Нерка характеризуется сложной структурой вида и значительной вариабельностью репродуктивной стратегии на ареале, у неё описаны «озёрная» и «речная» формы, размножение которых происходит в озёрах или притоках озёр и русле рек соответственно, известны и сезонные расы (Бугаев, 1995). Структура популяций нерки изучена в р. Коль, западная Камчатка и р. Квитлук, Аляска. Нерка р. Коль принадлежит к «речной» форме. По срокам анадромной миграции нерка р. Коль представляет единую группировку. Её ход из моря происходит с конца июня до 20-х чисел августа. Заходя из моря, рыбы имеют серебристую окраску, без брачного наряда. В то же время, выделяются две формы нерки, сходные по биологическим показателям, но размножающиеся на нерестилищах разного типа. Одна форма (H1, немногочисленная, ≈1 тыс. экз.) размножается в притоках и крупных ортофлювиальных родниках среднего течения с середины августа по начало сентября. H1 сооружает нерестовые бугры на выходах грунтовых вод подруслового потока с примесью глубинных вод, которые относительно тёплые, но имеют небольшой гидростатический напор. Другая (H2, многочисленная, до 10 тыс. экз.) размножается в основном русле реки на участке горных истоков (удалении более 100 км от устья) в сентябре-октябре в местах выходов холодных глубинных грунтовых вод, которые имеют высокую электропроводность, значительный гидростатический напор, но бедны кислородом (табл. 20). В локальной популяции р. Квитлук существуют две формы нерки – «ключевая» и «озёрная», различающиеся, главным образом, локализацией нерестилищ (табл. 21).

Табл. 20. Характеристика форм нерки р. Коль (по Кузицин и др., 2008).

Форма	Длина тела, см Масса тела, кг	Возраст, лет	Параметры нерестилищ			
			t °C	SC*, µS·cm ⁻¹	O ₂ , мг/л	VHG**, мм
H1	46-72 (59)	3-6 (4-5)	7.2±0.52	55.8±1.33	5.35±1.88	42.3±0.08
	0.9-4.6 (2.7)		8.1±0.51	50.3±0.92	7.56±1.92	1.5±0.03
H2	55-74 (60)	3-6 (4-5)	2.6±0.52	110.2±3.12	2.22±1.33	98.4±0.1
	1.2-4.9 (2.9)		8.7±2.12	64.2±0.53	10.33±1.77	-9.3±0.01

Примечание. Параметры нерестилищ: * - электропроводность; ** - гидростатический напор. Над чертой – внутри бугра, под чертой – над бугром.

Табл. 21. Характеристика форм нерки р. Квитлук.

Признак	Ключевая нерка	Озерная нерка
Сроки захода из моря	конец июня – середина июля	конец июня – середина июля
Длина, см / масса, кг	56,7 (49,5-72,2) / 3,88 (2,9-4,9)	61,1 (51,4-76,3) / 4,58 (3,3-5,9)
Возраст рыб, лет	3+–5+, чаще 3+–4+	3+–5+, чаще 3+–4+
Локализация нерестилищ, км от устья	в придаточной системе, 40-90	в небольших озерах-истоках реки, 140-150
Сроки нереста	конец августа – середина сентября	сентябрь
Тип и гидрологический режим нерестилищ	апвеллинг, водоснабжение за счёт грунтовых вод аллювиального потока	апвеллинг, водоснабжение за счёт мощных выходов глубинных грунтовых вод

Обнаруженные у нерки рек Коль и Квитлук формы, в строгом смысле, ещё не могут рассматриваться как сезонные расы, тем не менее, являются иллюстрацией возможной дивергенции внутри локального стада, связанной с освоением нерестилищ разного типа в геоморфологически сложной речной системе.

5.5. Структура вида и экологическая изменчивость симы *O. masou* (Walb.), кижуча *O. kisutch* (Walb.) и чавычи *O. tshawytscha* (Walb.).

У симы известна проходная форма (самцы и самки), у которой, как правило, преобладают самки, мелкие рано созревающие самцы–джеки (в течение нескольких месяцев они нагуливаются в море) и карликовые самцы, созревающие в реке. Помимо проходной формы, на юге ареала встречается живая форма, представленная самцами и самками. В р. Коль на Камчатке сима представлена проходными самцами и самками и многочисленными карликовыми самцами. Проходная сима принадлежит к одной сезонной форме – весенне-летней, хотя на ареале известны весенняя и осенняя репродуктивно изолированные сезонные расы (Смирнов, 1975; Семенченко, 1989). Основу стада р. Коль составляют трёх- (2+) и четырёхлетние (3+) особи, карликовые самцы известны в возрасте 1+ и 2+ (Малютина и др., 2009). В р. Коль сима нерестится только в придаточной системе, притоках среднего и верхнего течений. Для нереста, как и в других участках ареала (Сахалин, Приморье), она предпочитает затенённые места с сильно разросшейся береговой растительностью, среди завалов затонувших деревьев, где под высоким берегом имеются пустоты для укрытия производителей. Нерест происходит в августе, при максимальной температуре воды в сезоне. В зимнее время температура воды на нерестилищах симы почти всегда выше 3,5°C (Кузищин и др., 2009). Анадромные производители симы после нереста сразу погибают. Карликовые самцы после гибели крупных производителей какое-то время встречаются, однако полностью исчезают в уловах к весне следующего года. На севере ареала, на Камчатке, сима имеет относительно простую структуру стада, без сезонных рас, характерных для южных популяций из рек Приморья и Японии, но, в то же время сохраняет свойства самого теплолюбивого вида в роде *Oncorhynchus*, выбирая для нереста участки речной системы с наиболее высокой температурой во время размножения и развития.

Кижуч и чавыча тоже имеют сезонные расы, кроме того, известны резидентные популяции кижуча (Смирнов, 1975; Groot, Margolis, 1991). В р. Коль и р. Квитлук эти виды представлены только проходной формой, у кижуча обнаружены малочисленные карликовые самцы (Павлов и др., 2009). Кижуч имеет растянутый ход, с середины августа до декабря, однако сезонные группировки в обеих реках не выражены, хотя на Камчатке известны сезонные расы кижуча: летняя и осенняя, последняя обычно поднимается выше, чем рыбы раннего хода, нерестится в притоках верхнего течения рек (Грибанов, 1948; Зорбидо, 1974). Нерест кижуча происходит в родниках, на выходах грунтовых вод, с октября по конец декабря, дифференциация по типам нерестилищ не выявлена. Строгой изоляции между сезонными группировками кижуча не обнаружено (Грибанов, 1948). Чавыча в реках Коль и Квитлук также принадлежит к одной сезонной расе (летней), размножается на нерестилищах в русле реки, на сильном течении. В то же время, на ареале вида описаны сезонные расы, между которыми существует пространственная изоляция (Смирнов, 1975; Neale, 1991). В обеих реках у рыб наблюдается сложная возрастная структура стада, в популяциях

встречаются особи с разной продолжительностью морского периода жизни – от 1 года до 8 лет.

5.6. Особенности внутривидового экологического разнообразия у атлантического лосося *Salmo salar* и тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*.

Атлантический и тихоокеанские лососи характеризуются меньшим по сравнению с микижей и кумжей разнообразием типов жизненной стратегии. В популяциях семги и всех тихоокеанских лососей резко преобладает типично проходной тип стратегии, помимо которой у некоторых видов (сёмга, сима, нерка) встречаются лишь карликовые самцы. В то же время внутри особей с типично проходным типом жизненной стратегии, которые приспособились к протяжённым морским миграциям в океане, формируются группировки, осваивающие нерестилища разного типа или локализованные в разных участках речных систем – «сезонные расы». Сложный расовый состав локальных популяций атлантического лосося и тихоокеанских лососей, объясняется геоморфологией речных бассейнов и освоением видами максимально возможного нерестового потенциала водоёма. Для многих видов (кета, кижуч, чавыча) обнаруживается связь сложности строения реки и сложностью расового состава: чем более сложная, разветвлённая речная система, тем большее разнообразие сезонных рас. Для некоторых видов (кета) приспособление к размножению на нерестилищах разного типа приводит к пространственному и временному обособлению и репродуктивной изоляции разных рас. Для других видов (атлантический лосось, чавыча, нерка) репродуктивные отношения между расами имеют сложный характер и зависят от размеров речной системы. Таким образом, для атлантического и тихоокеанских лососей так же, как для микижи и кумжи характерна параллельная изменчивость, выражающаяся в одних и тех же закономерностях дифференциации, связанных с освоением нерестилищ разного типа или расположенных в разных участках речной системы.

5.6. Геоморфологическая структура речного бассейна и репродуктивные отношения разных видов тихоокеанских лососей.

В многовидовых сообществах лососёвых рек половозрелые особи и молодёжь лососёвых рыб вступают в разнообразные межвидовые отношения, наиболее напряжённые – в период размножения, которые влияют на биологические особенности видов. Биология размножения изучена на примере лососей р. *Oncorhynchus* из модельных рек Камчатки и Аляски.

5.5.1. Межвидовые репродуктивные отношения в основном русле реки.

В русле рек Коль (Камчатка) и Квитлук (Аляска) расположены нерестилища чавычи, летней ранней (русловой) кеты и горбуши – видов, размножающихся на даунвеллинге. В контрольных участках обеих рек эти виды размножаются в непосредственной близости. Однако их нерестилища разобщены и существенно различаются по топографии и гидрологии, а границы нерестилищ не перекрываются (рис. 21, табл. 22).

5.5.2. Межвидовые репродуктивные отношения в ортофлювиальном роднике.

В ортофлювиальных родниках рек Коль и Квитлук размножаются летняя поздняя (ключевая) кета, нерка и кижуч, откладывающие икру на выходах грунтовых вод. Родники имеют длину 500-1500 м, в них наблюдаются высокие плотности производителей – до 2 экз./м². В условиях ограниченного пространства разные виды выработали способность к пространственному разобщению своих нерестилищ и разновременности нереста (табл. 23). Одновременно нерестятся кета и нерка, но их нерестилища разобщены: кета выбирает участки с более тёплыми грунтовыми водами аллювиального потока, нерка – холодные, с примесью глубинных грунтовых вод. Кижуч начинает нерест после того, как закончился нерест кеты и нерки, однако и для этого вида свойственна особая топография нерестовых бугров – они расположены в истоках родников, в местах очень мощных выходов грунтовых вод (табл. 23).

Рис.21. Расположение нерестилищ чавычи, летней ранней кеты и горбуши на контрольных участках основного русла рек Коль (А) и Квитлук (Б). Жирной стрелкой указано направление течения.

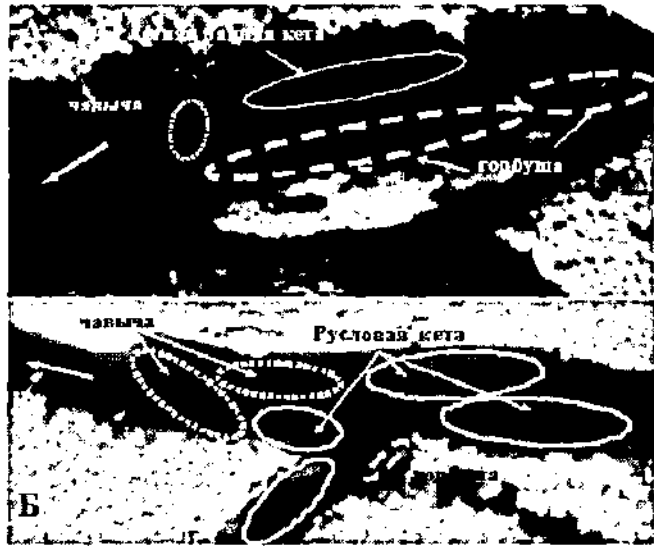


Табл. 22. Характеристика нерестилищ тихоокеанских лососей на контрольных участках.

Параметр	Чавыча	Летняя ранняя кета	Горбуша
	на гребне переката	на глубоком плёсе	прибрежная полоса
Место расположения бугров	на перекате	на плёсе	прибрежная полоса
Глубина бугра, м	0.5 (0.3-0.7)	1.21 (0.9-1.5)	0.48 (0.3-0.6)
Скорость течения, м/с	0.8 (0.3-1.2)	0.76 (0.4-1.3)	0.39 (0.3-0.5)
VHG, мм*	2.66 (2.2-2.9)	1.72 (1.2-2.1)	0.69 (0.4-0.9)
D50, см**	41.1 (34-50)	30.1 (29-31)	16.3 (11-20)
Площадь бугра, м ²	31.5 (23-44)	24.7 (21-33)	18.4 (12-21)
	12.7 (8.3-15.6)	6.5 (6.1-6.7)	3.6 (2.9-4.5)
	13.2 (10.1-16.7)	4.1 (2.7-7.1)	3.4 (2.7-3.9)
	2.91 (2.72-3.54)	2.05 (1.69-2.41)	1.39 (1.0-1.58)
	2.38 (1.85-3.02)	1.69 (1.45-1.79)	1.33 (0.9-1.57)

Над чертой – р. Коль, под чертой – р. Квитлук. * - абсолютное значение показателя; ** - средневзвешенный размер частиц в нерестовом бугре (обозначения по Wolman, 1954).

Табл. 23. Характеристика нерестилищ тихоокеанских лососей в контрольном ортофлювиальном роднике, р. Коль

Параметр	Кета	Нерка	Кижуч
Место расположения бугров в родниках	нижний участок	средний участок, в глубоком месте	в истоке родника и в верхнем участке
Сроки нереста	сентябрь	сентябрь	октябрь-ноябрь
Глубина бугров, м	0.44 (0.25-0.61)	0.54 (0.49-0.66)	0.39 (0.25-0.49)
Скорость течения, м/с	0.11 (0.10-0.19)	0.16 (0.12-0.2)	0.19 (0.13-0.23)
Температура воды, °C	8.1 (7.6-8.4)	6.7 (6.2-7.8)	7.4 (6.9-8.1)
VHG, мм	31.3 (27-36)	48.2 (43-51)	58.6 (42-62)
D50, см	4.54 (4.31-4.66)	2.81 (2.16-3.22)	3.87 (3.56-3.92)
Площадь бугра, м ²	1.64 (1.43-1.78)	0.72 (0.65-0.98)	1.48 (1.19-1.62)

В разные годы в одном и том же роднике численность видов может меняться. Так, в одном из ортофлювиальных родников в бассейне р. Коль длиной 925 м и площадью 6.1 тыс. м² в 2002-2005 гг. размножалось 600-800 экз. кеты, в 2006-2008 гг. – менее 100 экз.

Численность нерестящегося кижуча и нерки из года в год оставалась более или менее одинаковой (около 300 и 20 экз. соответственно). Однако пространственная разобщённость нерестилищ этих видов поддерживается при любой численности. Как правило, при низкой численности кеты её бугры расположены далеко друг от друга. В годы её высокой численности бугры расположены компактно и могут соприкасаться краями.

Глава 6. Внутривидовая экологическая изменчивость у лососёвых рыб. Сравнительная характеристика.

Характер внутривидовой экологической изменчивости у лососёвых рыб неодинаков. Микижа и кумжа на ареале представлены, преимущественно, особями с разнообразными типами ЖС с высокой изменчивостью частных репродуктивных тактик и, в меньшей степени, сезонными расами (табл. 24). Сходной картиной внутривидового экологического разнообразия характеризуется лосось Кларка *Parasalmo clarkii clarkii* – у этого вида описаны ручьевая, речная мигрирующая, эстуарная и проходная формы, которые принадлежат к одной популяции (Тротер, 1987, 1989, 1997). У микижи и кумжи границы между группировками особей с разными типами ЖС размыты, они имеют общий генофонд. Разнообразие типов ЖС формируется эпигенетически, что подтверждается данными по совместному нересту проходных и резидентных особей, появлением в потомстве резидентных рыб проходных потомков, колебаниями фенетического разнообразия и структуры популяции во времени и в пространстве. Микижа и кумжа – виды, имеющие в разных географических регионах практически одинаковые связи со средой обитания. Для них характерен высокий уровень *параллельной изменчивости* экологических признаков (табл. 24), что является хорошей иллюстрацией действия закона гомологической изменчивости (Вавилов, 1932).

Совершенно иной тип внутривидовой экологической изменчивости наблюдается у тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus*. У этих видов в популяциях резко доминирует типично проходная ЖС (табл. 24). В то же время, для них весьма обычные сезонные расы, приспособленные к размножению на нерестилищах разного типа или разной локализации в речной системе. Образование сезонных рас свидетельствует об их способности к эффективному освоению в целях воспроизводства разнообразных местообитаний в речных системах. При этом возникает пространственная и темпоральная репродуктивная изоляция между особями разных сезонных рас, обитающих симпатрично.

Таким образом, в отличие от микижи и кумжи, внутривидовая изменчивость у тихоокеанских лососей носит дискретный характер, сопровождающийся обособлением группировок, хотя, по-видимому, эта обособленность имеет квазистационарное состояние и при изменении среды обитания возможно возникновение взаимодействий между расами. Внутривидовую изменчивость по экологическим признакам у разных видов тихоокеанских лососей также можно интерпретировать как гомологическую или параллельную.

Характер внутривидовой экологической изменчивости атлантического лосося отличен от таковой кумжи, микижи и тихоокеанских лососей. На всём ареале у атлантического лосося резко доминируют рыбы с типично проходным типом ЖС, хотя встречается и резидентный, представленный, преимущественно, карликовыми самцами (табл. 24). В популяциях проходных рыб, как и у тихоокеанских лососей, наблюдается чрезвычайно высокое разнообразие сезонных рас и группировок, различающихся сроками полового созревания и продолжительностью морского периода жизни. Отдельные группировки сёмги имеют черты г- и К-стратегов: тинда – рано созревающие (после одного года морского периода), мелкие особи, осенняя сёмга – поздно созревающие особи (р. 3+ и более) крупных размеров и т.д. Структурные единицы в составе популяций сёмги, различаясь по биологическим параметрам, обеспечивают устойчивость популяции к внешним воздействиям гетерогенной среды (в пространстве и во времени) (Смирнов, 1979; Зелинский, 1985). С другой стороны, явление сезонности позволяет виду эффективно осваивать потенциал нерестилищ речной системы. Поэтому, в зависимости от условий водоёма, степень репродуктивной изоляции между расами зависит от геоморфологии конкретной водной системы: от полной в крупных речных системах, до её отсутствия в небольших. Внутривидовое экологическое разнообразие у атлантического лосося может быть как дискретным, так и непрерывным в зависимости от параметров внешней среды. Тем не менее, экологические признаки атлантического и тихоокеанских лососей также

подвержены параллельной изменчивости, выражающейся в обособлении «репродуктивного» и «трофического» ареалов (термины по Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Казаков, 1998), в резком преобладании проходной стратегии, направленной на освоение ресурсов открытого океана, с одной стороны и дифференциации по нерестилищам разного типа в реке, с другой.

Табл. 24. Сравнительная характеристика внутривидовой экологической изменчивости у лососёвых рыб. Обозначение видов: МИ – микижа, КУ – кумжа, ЛК – лосось Кларка (подвид *P. (O.) clarkii clarkii*), АЛ – атлантический лосось, КЕ – кета, ГО – горбуша, СИ – сима, НЕ – нерка, КИ – кижуч, ЧА – чавыча. Обозначение состояния признаков: 0 – не выражен; 1 – встречается редко или в виде исключения; 2 – хорошо выражен; 3 – типичная особенность, иные отсутствуют или встречаются редко.

Признак	МИ	КУ	ЛК	АЛ	КЕ	ГО	СИ	НЕ	КИ	ЧА
Разнообразие типов ЖС	3	3	3	1	0	0	1	1	1	0
Разнообразие проходного типа ЖС:										
прибрежная	2	3	3	1	0	0	0	0	0	0
океанская	2	1	0	3	3	3	3	3	3	3
Разнообразие транзитивного типа ЖС:										
эстуарный	2	3	3	0	0	0	0	0	0	0
речной эстуарный	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0
Разнообразие резидентного типа ЖС:										
карликовые самцы	2	2	2	2	0	0	2	1	1	1
карликовые самки	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0
речной	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0
озёрно-речной	2	2	2	1	0	0	1	1	0	0
Смена типа ЖС в онтогенезе	2	2	2	1	0	0	0	0	0	0
Наличие сезонных рас	2	1	0	3	3	0	2	2	2	2
Репродуктивная изоляция между сезонными расами:										
пространственная	2	2	1	2	3	0	2	2	2	2
темпоральная	0	0	0	2	3	0	2	2	2	2
Размножение на нерестилищах разного типа	0	1	0	1	3	0	0	2	0	0
Разнообразие репродуктивных тактик:										
однократный нерест	0	0	0	0	3	3	3	3	3	3
многократный нерест	3	3	2	2	0	0	0	0	0	0
вариабельность речного периода*	3	3	3	3	0	0	2	2	2	1
вариабельность морского периода*	3	1	3	3	2	0	1	2	1	2
рано созревающие (возраст 2-3 года)	2	2	2	2	1	3	1	1	2	1
поздно созревающие (возраст 5-6 лет)	3	2	1	1	2	0	1	2	0	2

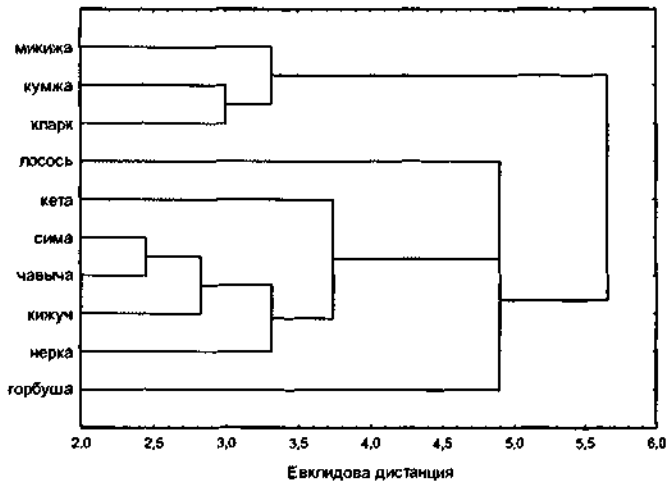
Примечание * - у проходных рыб. По собственным материалам и данным литературы (по: Briggs, 1953; Shapovalov, Taft, 1954; Lindsey et al., 1959; Withler, 1966; Саваитова и др., 1973; Everest, 1973; Kesner, Burnhart, 1973; Смирнов, 1975; Смирнов, 1979; Burnhart, 1986; Busby et al., 1986; Campton, Utter, 1987; Trotter, 1987, 1989, 1997; Groot, Margolis, 1991; Northcote, 1997; Pearcy, 1997; Казаков, 1982, 1998; Гриценко, 2002; Мека et al., 2003; Мартынов, 2007 и мн. др.)

Внутривидовое экологическое разнообразие у лососёвых рыб может быть описано с помощью методов многомерной статистики (рис. 22), с использованием матрицы состояния экологических признаков (табл. 24). Результаты многомерного анализа подтверждают высокую степень параллельной изменчивости у лососёвых рыб по экологическим признакам: между микижей, кумжей и лососем Кларка, с одной стороны; атлантическим и тихоокеанскими лососьями, с другой (рис. 22).

На основании анализа экологических характеристик можно говорить об эволюционной стратегии видов кумжа и тихоокеанские форели (микижа и лосось Кларка) с одной стороны, атлантического лосося и видов *P. oncorhynchus* с другой. Таким образом, выделяются две группы видов у анадромных лососёвых рыб – «группа Форелей» и «группа Лососей». В «группу Форелей» входят микижа, кумжа и лосось Кларка, эти виды осваивают, прежде всего, разнообразные пресноводные местообитания, используя их для размножения, нагула молоди, в том числе, и для достижения половой зрелости без выхода в море. «Группа

Лососей» - атлантический лосось и 6 видов рода *Oncorhynchus*, наоборот, практически не имеют особенностей с резидентными и полупроходными типами жизненной стратегии, они приспособились использовать для нагула и роста ресурсы открытого моря.

Рис. 22.
Фенетические отношения видов лососей по экологическим признакам, оцененные методом кластерного анализа (кластеризация методом UPGMA).



Таким образом, сравнительный анализ экологических признаков позволяет выявить многочисленные случаи параллельной (гомологической) изменчивости у разных видов лососёвых рыб по целому комплексу взаимосвязанных признаков. По-видимому, для лососёвых рыб высокий уровень параллельной изменчивости может рассматриваться как типичный признак («радикал») по определению Медникова, 1980). Анализ экологической изменчивости видов, в том числе и параллелизма, позволяет использовать полученные данные в решении некоторых спорных вопросов систематики. Например, установить интегрированность видов кумжа и микижа как единой системы взаимосвязанных экологических группировок и, несмотря на внешнеморфологические различия, подтвердить необоснованность придания видового статуса группировкам с разным типом жизненной стратегии.

Глава 7. Экологическое разнообразие и микроэволюционные процессы у лососёвых рыб.

Внутривидовое экологическое разнообразие, то есть существование широкого спектра группировок, способных к реализации жизненного цикла в самых разных условиях, характерно для всех рассматриваемых видов лососёвых рыб (даже для тех, которые считаются мономорфными), и может рассматриваться как универсальное свойство в группе лососёвых рыб. Механизм его формирования – многовариантная программа развития организма по тому или иному онтогенетическому каналу, которая под действием среды приводит к образованию таких экологических группировок (типов ЖС, сезонных рас), которые обеспечивают виду эффективное освоение нерестового и нагульного потенциалов экосистем и максимизацию его реализованной ниши. Среда обитания, накладывая ограничения на ресурсы для вида (нерестилища, биотопы, корм), выступает фактором отбора.

Так, для микижи в небольших горных реках (Коль, Квитлук и др.) крайняя ограниченность подходящих мест для нереста вызывает давление отбора, направленного против высокой популяционной плодовитости, по сути – против проходных рыб, представленных преимущественно крупными самками, но в то же время, молодь микижи здесь находит большое количество биотопов и кормовых ресурсов для нагула. То есть система биоценологических связей работает против высокой смертности, связанной со смолтификацией и переходом в морскую среду обитания (Gross, 1987; Quinn, 2005),

обеспечивая реализацию полного жизненного цикла в пресных водах. В тундровых реках площади потенциальных нерестилищ микижи огромны, поэтому среда поддерживает отбор в сторону высокой плодотворности, то есть высокой численности крупных проходных рыб. В отличие от горных рек, в тундровых (Кехта, Квачина и др.) молодь микижи, образуя высокие плотности, испытывает дефицит нагульных площадок и корма. Для лососей, способных менять среду обитания и совершать миграции, высокие плотности молоди («фактор группы» в понимании Шварца и др., 1976) способствуют давлению отбора на выработку мигрантной жизненной стратегии как способа снижения смертности из-за дефицита продуктивности natalного водоёма. В крупных горно-тундровых реках (Солочная, Крутогорова) наличие больших площадей нерестилищ вызывает давление отбора в сторону формирования крупных проходных рыб, но, с другой стороны, высокая продуктивность и наличие множества биотопов в пресной воде вызывает обратное давление отбора в сторону образования резидентных особей. Так как параметры среды обитания колеблются в разные годы, сила векторов отбора также может меняться – например, в р. Утголок в отдельные годы доля резидентных рыб сокращается, и они представлены только самцами, тогда как в другие годы наблюдается значительное число резидентных самцов и самок. В результате окончательный облик популяции формируется в результате «адаптивного компромисса» (термин по Расницин, 1987) или trade-off (в понимании Gross, 1987, Hendry, Stearns, 2004) между численностью и потенциальными возможностями конкретного вида и ёмкостью среды обитания, а структуру внутривидового экологического разнообразия можно представить как результат действия, называемого «контрбалансом» в понимании Северцова (1999, 2008).

Разнообразие экологических группировок у микижи и кумжи, соотношение между которыми подвержено значительным колебаниям на ареале и в одной реке в разные годы, определяется параметрами флуктуирующей среды, однако эти колебания обратимы. Способность видов в каждом поколении образовывать разнообразные, адекватные действию среды группировки создаёт «избыточность функциональных возможностей вида» в понимании Северцова (2008), которая обеспечивает гибкую подстройку популяций и вида в целом к колебаниям и изменениям условий существования в пределах нормы реакции и тем самым – сохранять свою экологическую нишу.

Таким образом, популяции микижи и кумжи находятся под постоянным действием системы векторов движущего отбора, однако вид сохраняется неизменным из-за противодействия селекционных процессов. Такого рода микроэволюционные процессы в популяциях, возникшие в результате «контрбаланса», обеспечивают виду состояние «эволюционного стазиса» в понимании Северцова (1999, 2008). Важное значение в его поддержании придают экологическим расам (Северцов, 2008). Примером могут служить расы кеты. Как показали наши исследования, в каждом водоёме у кеты образуются своеобразные расы, приуроченные к нересту на разных типах нерестилищ. Под влиянием разнообразия внешних условий и их колебаний на ареале происходит расширение нормы реакции: в разных регионах и в одной реке она приспособилась осваивать нерестилища самого разного типа (на даунвеллинге, на выходах аллювиальных и глубинных грунтовых вод в придаточной системе и в основном русле и т.д.). Такой тип внутривидового разнообразия позволил кете освоить самый широкий в роде *Oncorhynchus* ареал и обеспечить устойчивость вида и в пространстве, и во времени в переменчивых условиях среды. Так, в реках материкового побережья Охотского моря до конца 50-х годов кета в основном была представлена «даунвеллинговой» формой, нерестящейся в русле реки («ранняя кета»), тогда как число рыб, нерестящихся на выходах грунтовых вод («поздняя кета») было мало. Однако после ряда аномально холодных и маловодных зим произошло промерзание и обсыхание нерестилищ ранней кеты, и как результат – резкое падение её численности. В то же время, резко возросла численность кеты, нерестящейся в ключах, и численность локальных стад стала восстанавливаться (Костарев, 1970; Волобуев и др., 1990). Таким образом, несмотря на то, что соотношение рас кардинально изменилось, в результате вид сохранился неизменным, причём его эволюционный стазис был обеспечен именно внутривидовым экологическим разнообразием.

Внутривидовое экологическое разнообразие у изученных лососёвых рыб – достаточно сложное явление. У микижи и кумжи оно представлено эпигенетическими группировками, по сути – вариантами модификационной изменчивости, у кеты это репродуктивно изолированные расы, у атлантического лосося, кижуча, симы это частично разобщённые

формы. Эти группировки образуют сложную *иерархию*, даже когда они принадлежат к единой панмиксной популяции, поскольку селективная значимость каждой из них оказывается различной. Так, мелкие резидентные формы у микижи, кумжи, симы вносят достаточно ограниченный вклад в воспроизводство популяции, поскольку представлены чаще самцами, а самки, если они есть, имеют невысокую плодовитость. Решающее значение в воспроизводстве, особенно в участках экологического оптимума вида, имеют проходные особи. В то же время, мелкие резидентные особи выступают как своеобразный видовой резерв, обеспечивая ему выживание в субоптимальных условиях. Известно, что на краях ареала эти виды представлены только популяциями мелких резидентных особей (кумжа в Северной Африке и в бассейне Средиземного моря (Elliott, 1989), симы на о-вах Сикоку и Тайвань (Kato, 1991), микижа в бассейне р. Кукоквим на Аляске (наши данные)). Разное селективное значение имеют и экологические расы кеты, так как они в разной степени подвержены действию одних и тех же климатических факторов.

Таким образом, внутривидовое экологическое разнообразие у лососёвых рыб является результатом микроэволюционных процессов, направленных на эффективную адаптацию (подстраивание) вида к гетерогенным нестабильным, динамичным условиям экосистем лососёвых рек. Вместе с тем, характер и масштабы экологической изменчивости и контрбаланс векторов отбора, который её создаёт, не затрагивают диагностические признаки вида, вид остаётся неизменным, как и его фундаментальная ниша. Благодаря существованию системы обратных связей между биогеоценотическим окружением и контрбалансом селективных процессов (Северцов, 2008), внутривидовое экологическое разнообразие, находящееся под биогеоценотическим контролем, обеспечивает видам лососёвых рыб устойчивое существование в пространстве и времени, а разнообразные формы экологического разнообразия обеспечивают эволюционный стазис на видовом уровне.

Поэтому при разработке стратегии использования биоресурсов необходим обязательный учёт и мониторинг внутривидовой экологической изменчивости с дифференцированным гибким расчётом нагрузок на каждую экологическую группировку. Эффективная охрана видов и внутривидовых форм должна строиться на популяционно-видовом и экосистемном концептуальных подходах.

Основные выводы.

1) Широкий спектр разнообразных взаимосвязанных внутривидовых экологических группировок у лососёвых рыб, позволяет их видам наиболее полно осваивать ресурсы экосистемы. Характер экологического разнообразия специфичен для каждого вида и может рассматриваться как видовой признак.

2) В популяциях лососёвых рыб соотношение особей с разным типом жизненной стратегии, состав и соотношение сезонных рас, параметры структуры популяции (возраст, продолжительность пресноводного и морского периодов жизни, возраст полового созревания, повторность нереста) варьируют в разных типах речных систем и во времени, имеют колебательную природу, меняются под влиянием внешних факторов и численности самого вида, но не выходят за пределы нормы реакции вида.

3) Характер внутривидового экологического разнообразия модельных видов (микижа, кумжа, кета) определяется геоморфологией лососёвых рек: в сложных разветвлённых речных и озёрно-речных системах с солонатоводными эстуариями наблюдается полный спектр группировок особей с разными типами жизненной стратегии и/или несколько сезонных рас; в небольших, неразветвлённых реках канального типа преобладают особи с мигрантной жизненной стратегией, разнообразие сезонных рас невелико.

4) При интродукции, в новых условиях существования, лососёвые рыбы дают начало всему спектру внутривидового экологического разнообразия, как и в условиях нативного ареала; соотношение особей с разными типами жизненной стратегией соответствует геоморфологии водоёмов, где обитают акклиматизированные популяции: в районах со значительными площадями солонатоводных участков преобладают особи с эстуарным типом ЖС, там, где реки впадают непосредственно в море – с типично проходным.

5) Геоморфология речной системы по-разному влияет на проявление экологической изменчивости у разных видов лососёвых рыб за счёт разницы площадей мест нереста и мест нагула взрослых рыб: в одних и тех же реках нерестилища одних видов узко

локализированы, но имеется много местообитаний для нагула взрослых рыб, а у других видов, наоборот, велики площади нерестилищ, но ограничены места нагула.

6) По степени выраженности анадромии и резидентности у лососёвых рыб выделяются две группы видов: группа «Форелей» и группа «Лососей». Группа «Форелей» (микижа и кумжа) характеризуется наличием у видов полного спектра разнообразия типов жизненной стратегии (проходного, полупроходного, резидентного), но преобладают группировки, приуроченные к пресным и солоноватым водам. В группе «Лососей» (атлантический лосось и шесть видов рода *Oncorhynchus*) спектр разнообразия жизненной стратегии узкий, резко преобладают особи с типично проходной стратегией.

7) Лососёвые рыбы, обитающие в гетерогенных и нестабильных условиях высоких широт, характеризуются сложной популяционной структурой, изменчивость признаков носит непрерывный характер. Такая внутривидовая структура, включающая разнообразные экологические группировки, является адаптивной реакцией вида на свойства среды обитания.

8) Внутривидовое экологическое разнообразие в популяциях лососёвых рыб обеспечивает эффективную гибкую адаптацию в переменчивых условиях внешней среды и, тем самым, состояние эволюционного стазиса вида в целом.

Список основных статей, опубликованные в рецензируемых журналах Перечня ВАК.

1. Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузищин К.В. 1990. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. иктиологии. Т. 30. Вып. 2. С. 221-228.
2. Рогатных А.Ю., Кузищин К.В. 1992. О распространении гольца *Noemacheilus (Cobitidae)* в реках материкового побережья Охотского моря // Вопр. иктиологии. Т. 32. Вып. 6. С. 169-171.
3. Кузищин К.В., Новиков Г.Г. 1994. Морфоэкологическая дифференциация молоди семги *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* в небольших потоках (Северная Карелия) // Вопр. иктиологии. Т. 34. Вып. 4. С. 479-485.
4. Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 1995. О разнообразии тихоокеанских форелей (Род *Salmo*) на Камчатке // Вопр. иктиологии. Т. 35. Вып. 5. С. 565-600.
5. Кузищин К.В., Савваитова К.А. 1998. Osteологические особенности тихоокеанских форелей (род *Salmo*) Камчатки в связи с определением их таксономического статуса // Вопр. иктиологии. Т. 36. № 3. С. 308-327.
6. Андреева А.П., Махров А.А., Кузищин К.В., Новиков Г.Г. 1996. Характер адаптивных изменений лактатдегидрогеназы белых скелетных мышц у кумжи (*Salmo trutta* L.) // Известия РАН. Биохимия. № 4. С. 406-410.
7. Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 1997. Популяционная структура микижи реки Утлолок (Западная Камчатка) // Вопр. иктиологии. Т. 37. № 2. С. 179-188.
8. Махров А.А., Кузищин К.В., Алтухов Ю.П. 1997. Связь аллозимной гетерозиготности с темпом роста и экологической дифференциацией кумжи *Salmo trutta* L. // Генетика. Т. 33. № 5. С. 673-678.
9. Савваитова К.А., Кузищин К.В. 1998. Тенденции в изменении морфометрических показателей проходной формы микижи *Salmo mykiss* из рек Северо-Западной Камчатки // Вопр. иктиологии. Том 38. № 2. С. 218-230.
10. Савваитова К.А., Кузищин К.В., Пробстел Д.С. 1998. Ряды форм форелей рода *Salmo* западной Камчатки. К проблеме фенетического разнообразия группы // Вопр. иктиологии. Т. 38. №3. С. 338-346.
11. Махров А.А., Кузищин К.В., Новиков Г.Г. 1998. Естественные гибриды семги (*Salmo salar*) и кумжи (*Salmo trutta*) в реках бассейна Белого моря // Вопр. иктиологии. Том 38. №1. С. 67-73.
12. Гриценко О.Ф., ... Кузищин К.В. 1998. О таксономическом положении гольцов рода *Salvelinus* северных Курильских островов // Вопр. иктиологии. Том 38. №2. С. 189-198.
13. Skaala O., Makhrov A.A., ... Kuzishin K.V. et al. 1998. Genetic comparison of salmon from White sea and north-western Atlantic ocean // Journal of fish biology. V. 53. P. 569-580.
14. Гриценко О.Ф., Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузищин К.В. 1999. О карликовых самцах южной малявы *Salvelinus malma krasheninnikovi* Taganetz из водоёмов северных Курильских островов // Вопр. иктиологии. Т.39. № 2. С. 190-196.
15. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 1999. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги – камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // Доклады Академии Наук. Т. 367. № 5. С. 709-713.
16. Павлов С.Д., Кузищин К.В. 1999. Морфобиологические и генетические особенности микижи *Parasalmo mykiss* из реки Воямпольки (западная Камчатка) // Вопр. иктиологии. Т. 39. № 6. С. 748-760.

18. Кузицин К.В., Савваитова К.А., Груздева М.А. 1999. Структура чешуи как критерий дифференциации локальных популяций мишки *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки и Северной Америки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 6. С. 809-818.
19. Савваитова К.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. 1999. Структура популяций мишки *Parasalmo mykiss* из рек северо-западной Камчатки и Северной Америки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 4. С. 501-513.
20. Махров А.А., Кузицин К.В., Новиков Г.Г. 1999. Генетическая дифференциация кумжи (*Salmo trutta* L.) побережья пролива Великая Салма (Белое море) // *Генетика*. Т. 35. № 7. С. 969-975.
21. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. 2000. О карликовых самцах и репродуктивной тактике у камчатской мишки *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) // *Доклады Академии наук. Сер. Общая биология*. Т. 373. № 1. С. 135-138.
22. Савваитова К.А., ... Кузицин К.В. 2000. Жизненная стратегия и фенетическое разнообразие гольцов рода *Salvelinus* из озера Черное (о. Онекотан, Курильские острова) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 40. № 6. С. 743-763.
23. Савваитова К.А., ... Кузицин К.В., Стыгар В.М. 2001. Озёрные гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae) острова Парамушир, Курильские острова // *Вопр. ихтиологии*. Т. 41, № 1, с. 5-18.
24. Павлов Д.С., Кузицин К.В., и др. 2000. Сравнительный морфологический анализ природных популяций европейского хариуса *Thymallus thymallus* верхневолжского бассейна // *Вопр. ихтиологии*. Т. 40. №4. С. 477-485.
25. Кузицин К.В. и др. 2001. Покатная миграция молоди проходной камчатской мишки *Parasalmo mykiss* в реках западной Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 41. № 2. С. 220-231.
26. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. 2001. Теоретические аспекты проблемы распространения и формирования жизненной стратегии мишки *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) // *Доклады Академии Наук. Общая биология*. Т. 379. № 1. С. 139-141.
27. Савваитова К.А., ... Кузицин К.В. и др. 2002. Изменения структуры популяции камчатской мишки *Parasalmo mykiss* из реки Утхолк на фоне колебаний ее численности // *Вопр. ихтиологии*. Т. 42. № 2. С. 184-188.
28. Пономарева Е.В., ... Кузицин К.В. и др. 2002. Межгодовые изменения структуры популяции и генетическая изменчивость атлантического лосося *Salmo salar* реки Нильмы (Белое море) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 42. № 3. С. 347-355.
29. Кузицин К.В. и др. 2002. Морфобиологические особенности покатной молоди мишки *Parasalmo mykiss* из некоторых рек западной Камчатки в связи со смолтификацией // *Вопр. ихтиологии*. Т. 42. № 6. С. 751-762.
30. Кузицин К.В. и др. 2002. Особенности нерестовой популяции и экология размножения пресноводной мишки *Parasalmo mykiss* в бассейне реки Жупановой (восточная Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 42. № 5. С. 626-638.
31. Stanford J.A., ... Kuzishchln K.V. et al. 2002. Biological complexity of the Krutogorova River (Kamchatka, Russia) // *Proc. of the Int. Society of Theoretical and Applied Limnology*. V. 28. P. 1-8.
32. Зиммерман К.Е., Кузицин К.В. и др. 2003. Опыт определения жизненной стратегии мишки *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки на основании анализа соотношения Sr/Ca в отолитах // *Доклады Академии Наук*. Т. 389 (2). С. 274-278.
33. Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2003. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской мишки *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 43. № 6. С. 789-800.
34. Савваитова К.А., ... Кузицин К.В. и др. 2003. Структура и происхождение ихтиофауны Курильских островов. Особенности распространения и формообразования у рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 43. №5. С. 633-638.
35. Соколов С.Г., Кузицин К.В. 2004. Анализ зараженности пестряток камчатской мишки *Parasalmo mykiss mykiss* (Osteichthyes, Salmoniformes) паразитами в р. Солочная (Западная Камчатка) // *Успехи общей паразитологии* (Тр. Ин-та паразитологии РАН. Т. 44). М.: Наука, С. 382-388.
36. Савваитова К.А., М.А.Груздева, Кузицин К.В. и др. 2004. Ручьевые гольцы рода *Salvelinus* северных Курильских островов // *Вопр. ихтиологии*. Т. 44. №1. С. 89-101.
37. Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2004. Вариации в строении черепа у гольцов (род *Salvelinus*) Камчатско-Курильской гряды и таксономический статус форм // *Вопр. ихтиологии*. Т. 44. №3. С. 313-331.
38. Pavlov D.S., Kuzishchln K.V. et al. 2005. Downstream migration of juveniles of Kamchatkan *mykiss Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // *Journal of Ichthyology*. V. 45. Suppl. 2. P. S185-S198.
39. Соколов С.Г., Кузицин К.В. 2005. Паразитологический анализ молоди мишки (*Parasalmo mykiss*), кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) и мальмы (*Salvelinus malma*) (Salmonidae, Osteichthyes) реки

Красная (бассейн реки Коль, западная Камчатка) как подход к изучению ее экологических особенностей // *Вопр. ихтиологии*. Т. 45. №3. С. 405-410.

40. Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузищин К.В. и др. 2005. «Полуфунтовики» микижи *Parasalmo mykiss* – особый элемент структуры вида. К проблеме формирования разнообразия типов жизненной стратегии // *Вопр. ихтиологии*. Т. 45. № 6. С. 806-815.

41. Соколов С.Г., Кузищин К.В., Груздева М.А. 2005. Предварительное исследование разнообразия паразитов проходной камчатской микижи *Parasalmo mykiss mykiss* (Osteichthyes, Salmoniformes: Salmonidae) // *Паразитология*. Т. 39. №1. С. 38-49.

42. Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2007. Систематика и биология кумджи *Salvelinus leucotaenias* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 47. № 1. С. 58-71.

43. Кучерявый А.В., ... Кузищин К.В. и др. 2007. Вариации жизненной стратегии тихоокеанской миноги *Lethenteron camchaticum* реки Утхолок (западная Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 47. №1. С. 42-57.

44. Савваитова К.А., Павлов Д.С., Кузищин К.В. и др. 2007. Экологические аналогии у тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и микижи *Parasalmo mykiss* Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 47. № 3. С. 296-302.

45. Кузищин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. 2007. О совместном нересте анадромной и резидентной микижи (*Parasalmo mykiss*) в реках западной Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 47. № 3. С. 342-346.

46. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2007. Жизненные стратегии микижи *Parasalmo mykiss* и кумджи *Salmo trutta* в условиях интродукции в водоемы Южной Америки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 47. № 4. С. 451-461.

47. McPhee M. V., Uiter F., ... Kuzishchin K.V. et al. 2007. Population structure and partial anadromy in *Oncorhynchus mykiss* from Kamchatka: relevance for conservation around the Pacific Rim // *Ecology of freshwater fishes*. Vol. 16. № 4. P. 539-547.

48. Кузищин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. 2008. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) Камчатки и факторы среды, определяющие его особенности // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 1. С. 45-56.

49. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в экосистемах малых лососевых рек разного типа // *Вопр. ихтиологии*. т. 48. № 1. С. 42-49.

50. Малиютина А.М., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2009. Структура популяции сими *Oncorhynchus masou* реки Коль (западная Камчатка) и географическая изменчивость на ареале вид // *Вопр. ихтиологии*. Т. 49. № 3. С. 402-414.

51. Кузищин К.В., Малиютина А.М., Груздева М.А. и др. 2009. Экология размножения сими *Oncorhynchus masou* в бассейне р. Коль (зап. Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 49. № 4. С. 470-482.

52. Кузищин К.В., Груздева М.А., Савваитова К.А. и др. 2010. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) и их взаимоотношения в реках Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 50. № 2. С. 202-215.

Монографии и разделы монографий:

1. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир, 200 с.

2. Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2000. Гольцы (род *Salvelinus* (Nilsson) Richardson) из водоемов северных Курильских островов. Кн.: Водные биологические ресурсы северных Курильских островов. М., изд-во ВНИРО. С. 53-127.

3. Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузищин К.В. и др. 2000. Гольцы (род *Salvelinus*). Кн.: Водные биологические ресурсы острова Уруп (ред. Агафонов Т.Б.) М. Изд-во ВНИРО. С. 40-63.

4. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2007. Стратегия сохранения камчатской микижи. Москва, изд-во ИПЭЭ РАН, 32 с.

5. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Стэнфорд Д.А. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке. М.: Товарищество научных изданий КМК, 156 с.

Статьи в сборниках:

1. Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Царев Ю.И., Кузищин К.В. 1992. Морфологическая дифференциация ранней и поздней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) реки Тауй // В сб.: "Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Биологические проблемы Севера". Владивосток. С. 72-80.

2. Proebstel D.S., Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V. 1997. Native trout of Kamchatka: a glimpse into the past of North America // *Wild Trout VI*. Montana St. Univ. Bozeman. P. 77-85.

4. Кузицин К.В., Махров А.А., Новиков Г.Г. 1998. Морфометрические особенности кумжи *Salmo trutta L.* из водоемов бассейна пролива Великая Салма // Кн.: Проблемы Лососёвых на Европейском Севере. Петрозаводск. Карельский научный центр РАН. С. 31-50.

5. Savvaitova K.A., Kuzitschin K.V., Maximov S.V. 1999. Kamchatka steelhead: population trends and life history. "Towards Sustainable Fisheries" Br. Columbia. Canada. P. 23-30.

6. Кузицин К.В., Максимов С.В., Упрямов В.Е. и др. 2000. К проблеме устойчивого использования рыбных ресурсов западной Камчатки. Определение речных бассейнов, приоритетных для сохранения биоразнообразия лососевых рыб. Кн.: Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Докл. 2-ой Камчатской областной научно-практической конференции. С. 35-41.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность своим учителям и наставникам - академику Д.С.Павлову и профессору К.А.Савваитовой, своей жене и соратнику по научной работе М.А.Груздевой, А.Б.Бурлакову, Е.Д.Васильевой и В.П.Васильеву за ценные советы и обсуждение работы. Автор выражает глубокую благодарность всем коллегам, с которыми довелось работать в многочисленных экспедициях и которые внесли свой вклад в создание данной работы: А.П.Андреевой, Р.Н.Багаутдинову, В.В.Волобуеву, Э.В.Гольже, Д.Гилликену, А.В.Голубеву, А.М.Груздеву, В.Н.Гундрову, Дж.Дженкинсу, Н.С.Дудукалову, А.Н.Ельникову, Г.Ю.Жаркову, С.М.Карповичу, А.К.Карпову, П.И.Кириллову, И.Н.Красильникову, Г.Н.Лангуеву, М.Лорейну, О.А.Лысенко, П.С.Майбороде, С.В.Максимову, А.Ю.Мальцеву, А.М.Малютиной, А.А.Махрову, К.Н.Мальцеву, И.Н.Медведевину, Дж.Мерриту, М.Р.Моррису, Г.Г.Новикову, Д.А.Павлову, С.Д.Павлову, В.М.Пашину, М.Ю.Пичугину, Е.В.Пономаревой, М.В.Пономаревой, О.П.Пустовиту, С.А.Пучкову, В.Ю.Пчельникову, А.Ю.Рогатных, И.Н.Савченко, С.С.Смольникову, П.У.Соверелу, А.Н.Строганову, Дж.А.Стэнфорду, Дж.Сэгеру, Т.Таппенбеку, Дж.Чафину, С.Чилкот, А.М.Шадрину, Л.В.Шевелёвой, Д.С.Шеверницкому, Н.П.Шкаревскому, Л.Эберли, Б.К.Эллис, Дж.Эпштейну.

Подписано в печать 29.06.2010

Формат 148x210x5.

Гарнитура Таймс, Печать офсетная,
Бумага офсетная. Тираж 100 экз.

Отпечатано в типографии «ПЕЧАТАЙ.РУ»
Адрес: Москва, Ленинский проспект, д. 35
info@pechatay.ru
тел.: +7 (495) 661-69-99, 666-25-96

2010 г.

2010A

92729

10 - 227 20