

На правах рукописи

Шаповалов Максим Евгеньевич

Верхогляд *Chanodichthys erythropterus Basilewsky, 1855*
озера Ханка (внутривидовая структура, биология)

03.00.10 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2009

Работа выполнена в лаборатории Ресурсов континентальных водоёмов и рыб эстуарных систем Федерального государственного унитарного предприятия “Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр” (ФГУП “ТИНРО-Центр”), г. Владивосток

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент, Свирский Виктор Георгиевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор

Иванков Вячеслав Николаевич

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

Соколовский Александр Семенович

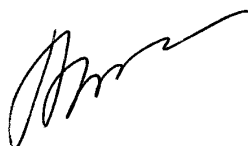
Ведущая организация: Зоологический институт Российской Академии Наук

Защита диссертации состоится “ 24 ” декабря 2009 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 307.012.01 при ФГУП «Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр» (ФГУП «ТИНРО-Центр») по адресу 690091, г. Владивосток, переулок Шевченко, 4. Факс: (4232) 300 751.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ТИНРО-Центра

Автореферат разослан “ 20 ” ноября 2009 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



О.С. Темных

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Озеро Ханка – крупнейший на Дальнем Востоке России пресноводный водоем. С бассейном Амура озеро связывает р. Сунгача длиной 212 км, впадающая в р. Уссури на расстоянии более 300 км от слияния с р. Амур. Таким образом, оз. Ханка является наиболее удаленным и относительно изолированным водоемом южной части бассейна Амура. По разнообразию фауны (87 видов (Новомодный и др., 2004; Барабанщиков и др., 2006; Свирский, Барабанщиков, 2009), что составляет более 70 % от числа видов р. Амур и $\frac{1}{4}$ всех пресноводных рыб фауны России) небольшой, с географической точки зрения, бассейн озера не имеет аналогов не только в России, но и во всей Палеарктике. При этом в озере, как и во всем бассейне Амура, преобладают сино-индийские виды (до 42 % общего их числа) (Богущая, Насека, 1997). Однако нигде в бассейне Амура эти рыбы не достигают такой численности и биомассы, как в оз. Ханка, где составляют до 85 % от общего вылова рыбы в год (Барабанщиков, Шаповалов, 2006). Среди них ведущее положение занимает верхогляд (до 26 % общего годового улова). Исследователями 1930-х г. это озеро так и называлось «верхоглядным» (Отчет о НИР, 1932).

Верхогляд, наряду с близкими видами сино-индийской ихтиофауны, распространен в водоемах обширной территории юго-восточной Азии от бассейна Амура до рек Северного Вьетнама в районах, значительно различающихся по климатическим и гидрологическим условиям (Banarescu, 1967; Богущая, Насека, 1997). При этом авторами, изучавшими биологию верхогляда в бассейне Амура в середине прошлого века выражалось мнение об обособленности верхогляда оз. Ханка (Никольский, 1956), а некоторые (Yih, Chu, 1959) даже выделяли его в ранг подвида. В настоящее время таксономический статус верхогляда остается дискуссионным (Богущая, Насека, 1997, 2004).

Ряд исследователей считает этот вид монотипичным (Wei et al., 2008; Zhang et al., 2008). Возможно, что такая «таксономическая стабильность» верхогляда и близких видов может являться следствием отсутствия таксономических ревизий на видовом уровне и сведений о морфологической изменчивости в пределах ареалов (Черешнев, 1998).

В то же время в обширном бассейне р. Амур, охватывающем несколько термических зон (Калмыкова, 1959), существуют все предпосылки для проявления изменчивости рыб. В этом отношении оз. Ханка является водоемом, условия обитания гидробионтов в котором значительно отличаются от условий обитания в остальном бассейне. Удаленность и относительная изолированность, специфика гидрологического ре-

жима, значительная площадь и крайнее южное положение создают условия для возникновения специфических адаптаций населяющих его гидробионтов.

Высокая промысловая ценность верхогляда и связанная с этим перспективность работ по охране и восстановлению его запасов как естественным, так и искусственным путем обуславливают актуальность исследований биологии и внутривидовой структуры популяции верхогляда оз. Ханка как единицы запаса этого вида в бассейне Амура.

Изучение структуры популяции и степени дифференциации форм верхогляда оз. Ханка имеет научное и практическое значение, в частности, для решения вопросов рыболовства на российской акватории, а также с организациями, регулирующими промысел на оз. Ханка со стороны КНР.

На основании изложенного очевидна актуальность изучения внутривидовой организации для разработки эффективных мер по восстановлению и рациональной эксплуатации запасов верхогляда, являющегося одним из наиболее ценных видов рыб оз. Ханка.

Цели и задачи работы. Цель работы – исследование внутривидовой структуры и выяснение степени дифференциации выделяемых форм верхогляда оз. Ханка. На основании цели исследования сформировались следующие задачи:

1. Исследовать морфологические характеристики выделяемых форм верхогляда в оз. Ханка;
2. На базе морфологических данных исследовать внутривидовую структуру верхогляда в оз. Ханка и биологические особенности выделяемых форм;
3. Определить уровень дифференциации выделяемых форм ханкайского верхогляда;
4. Определить роль каждой из форм в формировании запаса верхогляда в оз. Ханка.

Научная новизна. Впервые исследована внутривидовая структура верхогляда *Chanodichthys erythropterus* бассейна оз. Ханка. На основании многолетних исследований изучены морфологические различия, рост и размерно-возрастная структура выделяемых форм верхогляда в оз. Ханка, особенности их размножения и формирования численности. Предложена методика оценки достоверности определения возраста верхогляда по чешуе. Рассмотрен теоретически возможный механизм образования выделяемых форм в оз. Ханка.

Практическое значение. Понимание внутривидовой организации верхогляда позволит более точно оценивать величину и тенденции изменений общего и промыслового запаса верхогляда в бассейне оз. Ханка с учетом существования выделяемых форм. Знание особенностей биологии даст возможность разрабатывать эффективные

меры по охране, воспроизводству и восстановлению численности этого вида, а также более аргументировано обсуждать вопросы рациональной эксплуатации запасов этого вида с организациями, регулирующими промысел на оз. Ханка со стороны КНР.

Апробация. Материалы, вошедшие в диссертацию, докладывались на конференциях молодых учёных ТИНРО-Центра (Владивосток, 1997, 1999, 2001), на IV Дальневосточной конференции по заповедному делу (Владивосток, 1999); Первой международной конференции «Биоразнообразие рыб пресных вод реки Амур и сопредельных территорий» (Хабаровск, 2002); на конференции «Чтения памяти В.Я. Леванидова» (Владивосток, 2003); II международной конференции «Проблемы сохранения водноболотных угодий международного значения бассейна озера Ханка» (г. Спасск-Дальний, 2006) и на научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова «Современное состояние водных биоресурсов» (Владивосток, 2008); регулярно докладывались на отчетных сессиях ТИНРО-Центра.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ. Из них 3 – в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов и списка литературы. Содержит 225 страниц, 75 рисунков, 31 таблицу и 25 приложений. Список цитируемой литературы насчитывает 132 работы, из них 16 на иностранных языках.

Благодарности. Автор искренне признателен сотрудникам континентальной научно-исследовательской станции ТИНРО-Центра (с. Камень-Рыболов), в разные годы принимавшим участие в техническом обеспечении и сборах материалов - Н.А. Черных, Ю.А. Климину, П.М. Ордынскому, В.А. Турышеву, Н.Н. Ушакову, А.В. Александрову, В.А. Мончевой; сотрудникам ханкайских рыбодобывающих организаций В.И. Черепанову, Н.П. Стужину, А.Л. Сахно, Ю.В. Власову, А.Н. Баюрову за помощь в обеспечении ихтиологических съёмок в разных районах озера; научным сотрудникам к.б.н. В.И. Таразанову, В.П. Курдяевой и ведущему инженеру Б.И. Иванову (ТИНРО-Центр, г. Владивосток) за помощь в сборе и обработке материалов. Особую благодарность автор выражает своему научному руководителю к.б.н. В.Г. Свирскому и заведующим лабораторией ресурсов континентальных водоёмов и рыб эстуарных систем В.А. Назарову и к.б.н. Е.И. Барабанщикову (ТИНРО-Центр, г. Владивосток), к.б.н. Н.Г. Богуцкой (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург), к.б.н. Е.Э. Борисовцу и к.б.н. А.А. Горяинову (ТИНРО-Центр, г. Владивосток) за всестороннюю помощь на разных этапах работы, д.б.н. В.П. Шунтову, д.б.н. Е.П. Дулеповой и к.б.н. А.Н. Вдовину (ТИНРО-Центр, г. Владивосток), к.б.н. Л.А. Гайко (ТОИ ДВО РАН, г. Владивосток) и к.б.н. С.В. Шедько (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) за ценные советы и замечания,

сделанные ими по диссертации. Автор также выражает глубокую благодарность к.б.н. С.А. Иванову, Н.Н. Семенченко и другим сотрудникам Хабаровского филиала ТИНРО-Центра (ХфТИНРО, г. Хабаровск) за помощь в сборе и анализе материала по верхогляду р. Амур, а также всем сотрудникам ФГУП «ТИНРО-Центр», оказывавших помощь при подготовке работы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Физико-географическая характеристика района работ

На основании литературных данных рассматривается климатологическая и гидрологическая характеристика района работ, описывается физико-географическая характеристика бассейна оз. Ханка, приводятся параметрические характеристики озера, уровенный, термический и ветровой режимы, течения, физические параметры среды.

Глава 2. Материал и методика

В основу работы положены материалы, собранные при участии автора с 1997 по 2007 г. в бассейне оз. Ханка, рек Сунгача и Уссури, архивные материалы ТИНРО-Центра, а также архивные материалы и образцы верхогляда р. Амур, предоставленные сотрудниками ХфТИНРО.

За период с 1997 по 2007 г. при участии автора собрано и обработано более 7800 экз. верхогляда, морфологический анализ сделан у более 450 экз. Определен возраст более 600 экз. и плодовитость 45 экз.

Лов производился ставными сетями с ячеей 10–100 мм в оз. Ханка круглогодично, в р. Уссури в летний период, в р. Амур - в осенний и зимний периоды. Биологический анализ производился по общепринятым в ихтиологической практике методикам (Правдин, 1966).

Для морфометрии использовали нефиксированных взрослых рыб разных размеров. Все измерения выполнены на свежем материале, на левой стороне тела. При морфометрическом анализе пользовались схемой измерения карповых рыб (Правдин, 1966), внося в нее некоторые изменения и введя дополнительные измерения головы. Для сравнительного анализа признаки индексировались по длине тела, длине туловища и длине головы, а для многомерного статистического анализа также дополнительно нормировались (Андрукович, 1990). Результаты наблюдений обрабатывались методами вариационной статистики на персональном компьютере в статистическом пакете анализа Microsoft Excel, программе Statistica 95, версия 6.0.

Возраст определялся по чешуе, собранной под спинным плавником над боковой линией (Чугунова, 1959; Правдин, 1966). Число склеритов и межсклеритные расстоя-

ния определяли при увеличении $\times 80$. Годовые кольца измерялись при увеличении $\times 16$ или $\times 40$ в зависимости от размера чешуи. Подсчет склеритов проводился на оптических компьютерных комплексах Otolith Daily Ring Measurement System 1.1 и Optimas 6.5. Для расчисления возраста верхогляда использовался каудальный (большой) радиус чешуи, так как именно в этом направлении наиболее четко просматриваются годовые кольца.

Плодовитость определялась счетно-весовым методом (Правдин, 1966) путем подсчета икринок в фиксированной навеске. Величина навески составляла 0,2–0,4 г. Исследовались потенциальная плодовитость (ПП), включающая общее число ооцитов самки, относительная плодовитость (ОП) – количество ооцитов, отнесенное к 1 г общей массы тела, и конечная плодовитость (КП), характеризующая число ооцитов основной порции, реализуемой в период нереста (Иванков, 2001).

Глава 3. Морфологическая структура популяции верхогляда оз. Ханка

В вопросе о таксономическом статусе родов *Culter* и *Chanodichthys* (*Erythroculter*) до настоящего времени сохраняется путаница, связанная с различным трактованием китайскими и отечественными исследователями описания и рисунков рыб этих родов, впервые сделанных Базилевским (Basilewsky, 1855). При этом в работе китайских авторов «К изучению родов *Culter* и *Erythroculter* в Китае» (Yih, Chu, 1959) впервые был описан подвид верхогляда из р. Сунгари – *Erythroculter ilishaeformis sungarinensis*, отличающийся от собственно верхогляда – *Erythroculter ilishaeformis ilishaeformis*, описываемого по экземплярам из оз. Ханка, и обитающий в бассейне Амура и Янцзы (рис. 1).

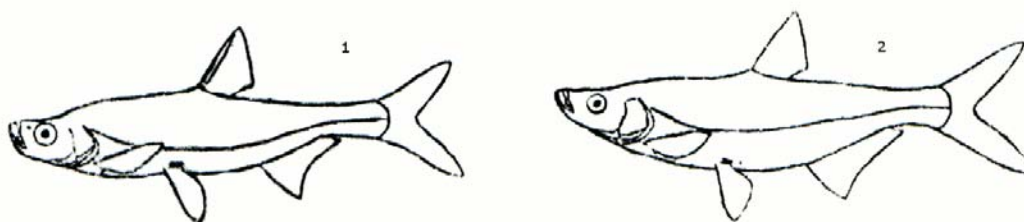


Рис. 1. Форма тела верхоглядов (Yih, Chu, 1959. С. 199): **1** - *Erythroculter ilishaeformis* (ханкайский верхогляд); **2** - *Erythroculter ilishaeformis sungarinensis* (амурский верхогляд)

При чем как в этой, так и в последующих работах китайских авторов не представлено четкого диагноза этого подвида, но отмечаются его отличия по относительной величине глаз, высоте тела и некоторым особенностям биологии. В отечественной литературе также указывается на отличия верхогляда оз. Ханка от верхогляда р.

Амур по ряду признаков, включая упоминаемые в китайской литературе, и отмечается, что верхогляд оз. Ханка «...несомненно представляет обособленное стадо» (Никольский, 1956, с. 264).

При проведении исследований нами обнаружено, что в оз. Ханка существует две устойчивые группировки верхогляда, имеющие ряд морфологических отличий, характерные внешние особенности которых отражены на рис. 1. Мы условно обозначили их как форма 1 и форма 2. Помимо этого в озере уже с 40-х г. прошлого века отмечается наличие тугорослой формы верхогляда (Курдяева, 1998).

При сборе материала не все исследуемые рыбы были идентифицированы как особи форм 1 и 2, так как, во-первых, первоначально мы не разделяли верхогляда на формы, а во-вторых, имелись рыбы, идентификация которых оказалась затруднена. Поэтому вначале был проведен предварительный отбор особей и признаков, пригодных для проведения многомерного статистического анализа. Всего было отобрано более 410 экз. рыб. Они анализировались по 30 признакам. Далее признаки индексировались и нормировались (Андрукович, 1990). Подготовленные таким образом признаки были использованы при разделении форм с использованием дискриминантного анализа.

Для классификации были отобраны рыбы, которые в полевых условиях были разделены оператором как особи формы 1 и формы 2. При разделении обучающей совокупности методом дискриминантного анализа доля верно определенных рыб составила 89 %. При этом анализ связи дискриминантной функции с длиной показал, что найденные различия не связаны с размерной изменчивостью.

Далее выборки обеих форм были разбиты на 2 части, одна из которых выступала в роли обучающей совокупности, а другая - в роли контрольной. С помощью дискриминантного анализа по обучающей совокупности строилась дискриминантная функция (обучающее правило). С помощью контрольной выборки осуществлялась проверка качества разделения. При этом в процессе работы обучающая и контрольная выборки менялись местами. В результате показатель верной классификации в обучающей выборке составил 91 %, а в контрольной – 85,3 %. Полагая, что среди крупного половозрелого верхогляда оз. Ханка существует только две формы, на основании сформированного нами решающего правила мы разделили на морфотипы всех рыб, в том числе и тех, которые первоначально в полевых условиях не были разделены, и в дальнейшем морфологическом анализе нами использовались уже результаты этого разделения.

Для выяснения морфометрических взаимоотношений между верхоглядом 1, 2 и тугорослой форм был применен канонический анализ. Выяснилось, что изучаемые

совокупности образуют единое облако точек (рис. 2), где особи разных морфотипов занимают обособленное положение, хотя имеются и наложения.

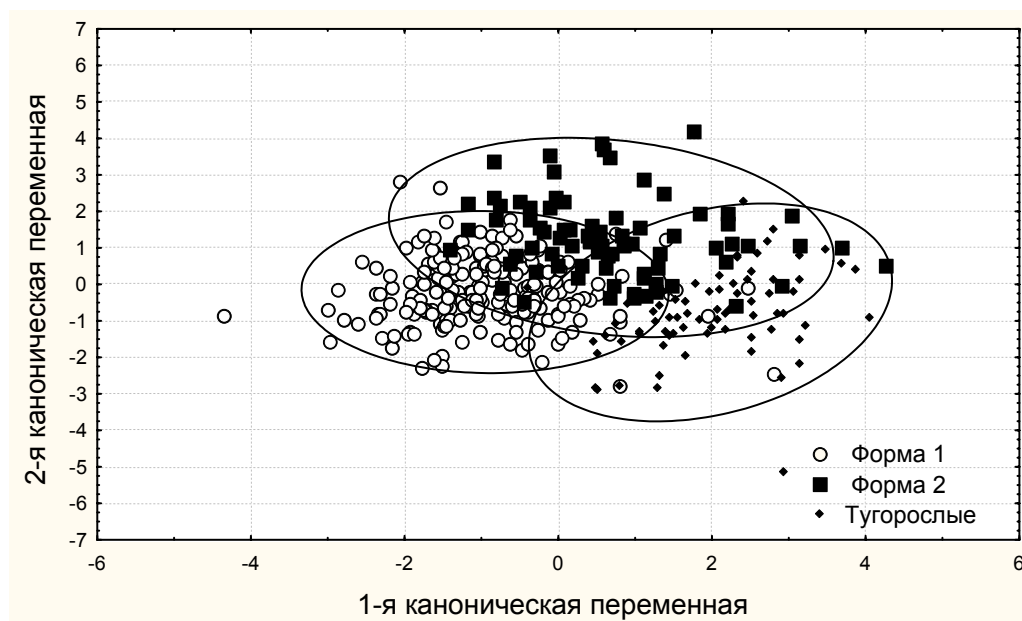


Рис. 2. Распределение выборок половозрелых особей верхогляда 1-й, 2-й и тугорослой форм в пространстве канонических переменных

Таким образом, на основании данных морфологического анализа мы установили, что в оз. Ханка существует три формы верхогляда - тугорослая и две формы быстро-растущего верхогляда.

Далее были рассмотрены морфологические взаимоотношения имеющихся у нас выборок верхогляда из оз. Ханка, рек Усури и Амур. При этом выборки также погружались в пространство канонических переменных и производился подсчет расстояний Махаланобиса, которые выражают обобщенные различия по всему комплексу признаков одним числом и представлены в виде матрицы, описывающей квадраты расстояний между центрами групп (центроидами).

Для упрощения анализа полученной матрицы она была представлена в виде точек в маломерном пространстве с помощью многомерного шкалирования (рис. 3). Мерность пространства и качество аппроксимации данных распределений центроидов в пространстве многомерного шкалирования определены с помощью показателя «стресса» и по диаграмме Шеппарда (Боровиков, 2001).

По оси X выборки разделяются по размерам на мелких (тугорослые и молодь) и остальных крупных рыб. Значения X крупных рыб близки, однако центроид формы 2 смещен в сторону мелких рыб.

Таким образом, некоторое влияние на распределение центров выборок оказывают размеры тела рыб. По оси Y все половозрелые рыбы четко разделены по географическому принципу: в отрицательной части оси сгруппированы рыбы из оз. Ханка, а

в положительной – из бассейна Амура. Необходимо отметить, что центроид молодежи верхогляда из оз. Ханка располагается в положительной части оси Y близко к амурским рыбам, что свидетельствует о схожести морфологии ханкайских рыб на ранних этапах онтогенеза с амурскими. Кластерный анализ этих же данных с использованием различных методов показывает схожие результаты.

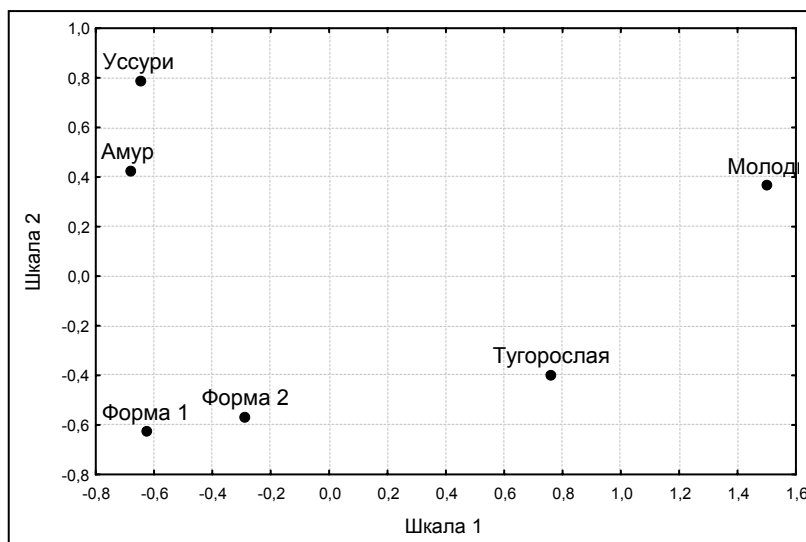


Рис. 3. Расположение центроидов выборок верхогляда бассейна Амура в пространстве многомерного шкалирования

Попарное сравнение по t-критерию средних для независимых выборок индексированных признаков показало высокий уровень значимости различий средних значений для большого количества морфологических признаков выделяемых форм. Далее была проведена визуальная оценка средних значений и размаха изменчивости всех исследуемых нами признаков в пределах 95 %-ного доверительного интервала для 1-й, 2-й и тугорослой форм из оз. Ханка, рыб из рек Амур и Уссури, а также молодежи верхогляда оз. Ханка без разделения на формы. Был выделен ряд признаков (табл. 1), менее всего связанных с размерами тела и головы, объединяющих рыб 2-ой и тугорослой форм из оз. Ханка, отличающих рыб из оз. Ханка от верхогляда из среднего и нижнего Амура и отличающих тугорослых рыб от молодежи.

Таблица 1

Значения отличительных признаков форм верхогляда оз. Ханка и р. Амур

Признак	Оз. Ханка	Р. Амур
Толщина головы FF	<41% от АО	>40,8% от АО
Длина нижней челюсти Dent	>12,30% от OD	<12,30% от OD
Высота тела GH	<109,3% от АО <28,3% от OD	>110,1% от АО >28,4% от OD
Высота хвостового стебля IK	<8,9% от AD <42,2% от АО	>9% от AD >42,7% от АО
Антепекторальное расстояние AV	>21,8% от AD	<21,5% от AD

Признак	Форма 1	Форма 2 и тугорослая
Длина рыла AN	<5,3% от AD	>5,3% от AD
Длина брюшного плавника ZZ1	<17,3% от AD	>17,4 % от AD
Антедорсальное расстояние AQ	>237,3% от AO	<233,3% от AO
	Форма 1	Остальные
Антедорсальное расстояние AQ	>237,3% от AO	<235,9% от AO
Антепекторальное расстояние AV	>104,6% от AO	<104,5% от AO
	Молодь	Тугорослые
Межглазничное расстояние LL	>16,1% от AO >3,5% от AD	<15,6% от AO <3,3% от AD
Длина нижней челюсти Dent	<46,2% от AO	>47% от AO
Постдорсальное расстояние RD	>52,6% от OD	<52,4% от OD
Длина основания анального плавника YY1	>21,3% от AD >26,5% от OD	<21,2% от AD <26,3% от OD

Глава 4. Рост и размерно-возрастная структура верхогляда оз. Ханка

На чешуе верхогляда часто наблюдается периодичная смена зон с более широкими и более узкими склеритами, однако изучение этой периодичности с помощью процедур спектрального анализа и многомерного масштабирования позволяет нам утверждать, что периодичность изменения ширины склеритов отнюдь не всегда годовая и использовать склеритограммы у данного вида для определения возраста практически невозможно. Можно лишь отметить, что частота закладки склеритов у особей 2 и тугорослой форм несколько меньше, чем у рыб формы 1.

В то же время на чешуе верхогляда имеются кольца, как бы прерывающие закономерную закладку склеритов – сельдевого типа (Лапин, 1965), которые и раньше считались годовыми, существовали лишь различные мнения об их отчетливости и пригодности для определения возраста (Пробатов, 1935; Chu, 1935; Константинов, 1957). Нами данные кольца также рассматривались как годовые. Было выяснено, что взаимосвязь между относительным радиусом первого и последующих годовых колец у верхогляда всегда линейная и хорошо заметна даже при небольшом количестве данных, что дает возможность контроля правильности определения возраста (Шаповалов, Шелехов, 2006).

Уточненные таким образом темп и скорость роста выделяемых форм верхогляда оз. Ханка и р. Амур представлены на рис. 4.

Наиболее высокая скорость роста в первые годы жизни отмечается у верхогляда формы 1 оз. Ханка. Несколько ниже скорость роста рыб формы 2. Самой низкой скоростью роста молодежи отличается верхогляд р. Амур и тугорослой формы оз. Ханка. Скорость роста быстрорастущих рыб в старших возрастах уравнивается. Исследуя

полученные данные, применив «характеристику роста» - «С» (Васнецов, 1934), мы получили следующие результаты (табл. 2).

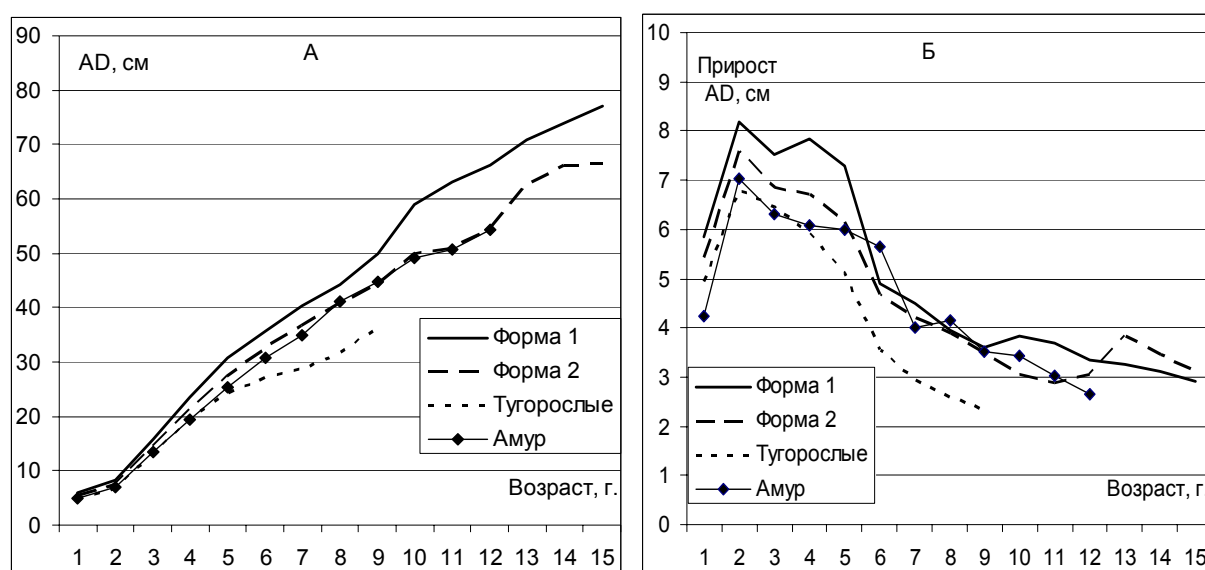


Рис. 4. Средние значения и размах изменчивости темпа (А) и скорости (Б) роста верхогляда из оз. Ханка и р. Амур (наши данные)

Таблица 2

Значения С верхогляда оз. Ханка (наши данные)
и р. Амур (отчет о НИР ХфТИНРО, 2004)

Период	Форма 1		Форма 2		Тугорослые		Амур	
	Годы	С	Годы	С	Годы	С	Годы	С
Созревание	1 - 4	5,68	1 - 6	4,79	1 - 4	4,51	1 - 6	5,21
Зрелость	5-11	4,69	7-11	4,1	5-7	4,44	7-11	2,49

Рост верхогляда всех форм наиболее интенсивен в период созревания, после чего происходит «перелом» (Васнецов, 1934), приуроченный к моменту полового созревания. Размеры и возраст созревания верхогляда оз. Ханка и р. Амур показаны в табл. 3.

Таблица 3

Размеры и возраст созревания верхогляда оз. Ханка (наши данные) и р. Амур
(Никольский, 1956; Семенченко, Переводчикова, 2005)

Параметр	Пол	Форма 1	Форма 2	Тугорослая	Амур
Минимальный размер созревания (AD, см)	Самки	42	33,5	18,5	41
	Самцы	40	22,5	17,3	40
Минимальный возраст созревания, лет	Самки	5	4	3	6
	Самцы	4	3	3	6
Возраст массового созревания, лет	Самки	6	8	4	8
	Самцы	5	7	4	8
Размер массового созревания, см	Общее	40-50	45-55	20-25	50-60

По нашим расчетам амурские рыбы созревают в возрасте 6+, что согласуется с данными других исследователей (Yih, Chu, 1959; Макеева и др., 1965). При этом среднее значение C для периода созревания амурского верхогляда, полученное нами, практически совпадает с литературным (Константинов, 1958).

В то же время величина C для периода зрелости по нашим данным значительно ниже, чем в указанной работе (4,41 и 4,09), что также согласуется с данными современных исследований (Островский, Семенченко, 2008) и, как считают указанные авторы, может быть связано как с циклическими изменениями природно-климатических факторов, так и с антропогенным влиянием.

Следует отметить близкие значения размеров и возраста созревания верхогляда 2-й и тугорослой форм. Связь массы и длины тела этих форм описывается почти одинаковой формулой ($y = 5E-06x^{3.2491}$ и $y = 5E-06x^{3.2421}$ при $R^2 = 0,98$ и $0,93$ соответственно). Эта же зависимость у рыб формы 1 выглядит как $y=6E-06x^{3.138}$ при $R^2 = 0,96$. Связь длины и массы с возрастом выражена слабее вследствие значительной разнокачественности индивидуального роста.

У тугорослых рыб практически во всех размерно-возрастных группах преобладают самцы (в общем 70,6 %). В младших размерно-возрастных группах рыб формы 2 (3+-7+ лет, АД от 15 до 35 см) так же, как и у тугорослых, преобладают самцы – 53,2 % от всех рыб. У рыб формы 1 соотношение полов впервые созревающих рыб (АД более 35 см) близко 1 : 1. В старших возрастных группах 1-й и 2-й форм быстрорастущего верхогляда преобладают самки.

Глава 5. Особенности размножения и формирования численности верхогляда оз. Ханка

В оз. Ханка основные нерестилища верхогляда локализованы у восточного и западного побережий озера. Восточное нерестилище расположено в районе устья р. Спасовка. Нерест происходит в течение июня–июля (Таразанов, Беседнов, 1995; Шаповалов и др., 2005). Этот период характеризуется гомотермией воды и частой повторяемостью ветровых течений, создаваемых южными ветрами (Васьковский, 1978).

Индивидуальный нерест у самок верхогляда краток и проходит единовременно, а период нереста растягивается за счет неодновременного созревания особей. Нерест ежегодный (Курдяева, 1998).

В составе нерестовой популяции верхогляда тугорослые особи по численности составляют от 16,3 до 63,3 % (в среднем 42,7 %), а рыбы 1-й и 2-й форм на восточном нерестилище - 38,7 и 61,3 % соответственно.

Верхогляд формы 1 нерестится на обоих основных нерестилищах в третьей декаде июня. Верхогляд тугорослой формы также нерестится на обоих основных нерес-

тилищах, однако период его нереста значительно более растянут и имеет два пика активности. У западного побережья он происходит во второй декаде июня и в первой декаде июля. У восточного побережья нерест тугорослого верхогляда, по-видимому, может начинаться в конце мая и нарастать до второй декады июня.

Второй пик нереста наблюдается в первой декаде июля и в основном завершается к концу июля. Верхогляд формы 2 нерестится только у восточного побережья озера. Нерест его растянут так же, как и у тугорослых рыб, однако наиболее массовый подход на нерестилища отмечается первой декаде июля (рис. 5).

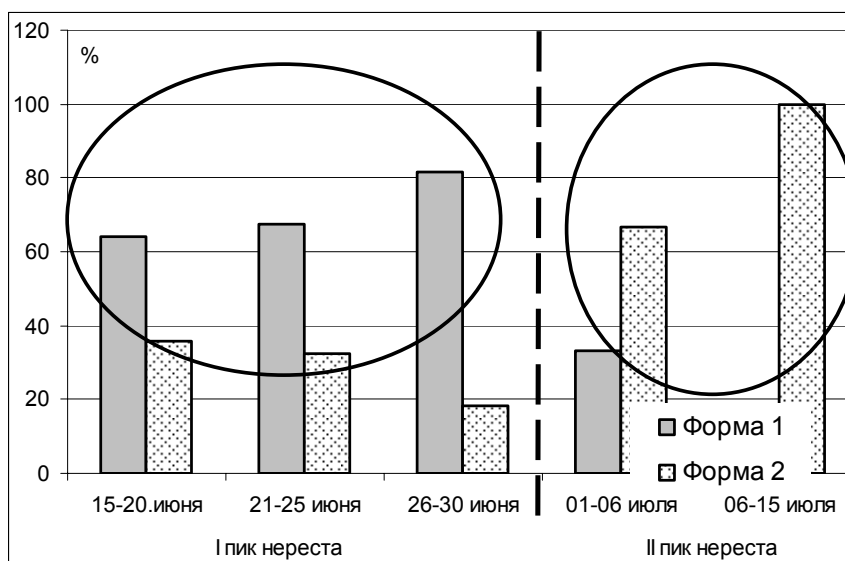


Рис. 5. Соотношение долей верхогляда 1-й и 2-й форм на нерестилище в районе устья р. Спасовка в 1999 г. (572 экз.)

Массовый нерест рыб формы 2 заканчивается во второй декаде июля и полностью завершается к концу июля.

Известно, что формирование конечной плодовитости уклееподобных, и в частности верхогляда имеет ряд особенностей (Иванков, 1985). Главной из них является существование дополнительной "догоняющей" группы ооцитов (Курдяева, 1998; Курдяева, Шаповалов, 2002). По нашим данным, у верхогляда формы 1, как и тугорослой формы оз. Ханка, на стадии зрелости IV–V первая (основная) группа ооцитов диаметром более 1 мм составляет в среднем около 80 %, что близко к значению доли первой порции для верхогляда среднего Амура – 77 – 80 % (Семенченко, Переводчикова, 2004). Таким образом, конечная плодовитость (КП) верхогляда в оз. Ханка составляет около 80 % от потенциальной плодовитости (ПП).

Плодовитость верхогляда более всего коррелирует с размерами рыб и в меньшей степени с возрастом (Худякова, 1976; Крыхтин, 1984; Семенченко, Переводчикова, 2005). Наши данные также свидетельствуют об этом (рис. 6).

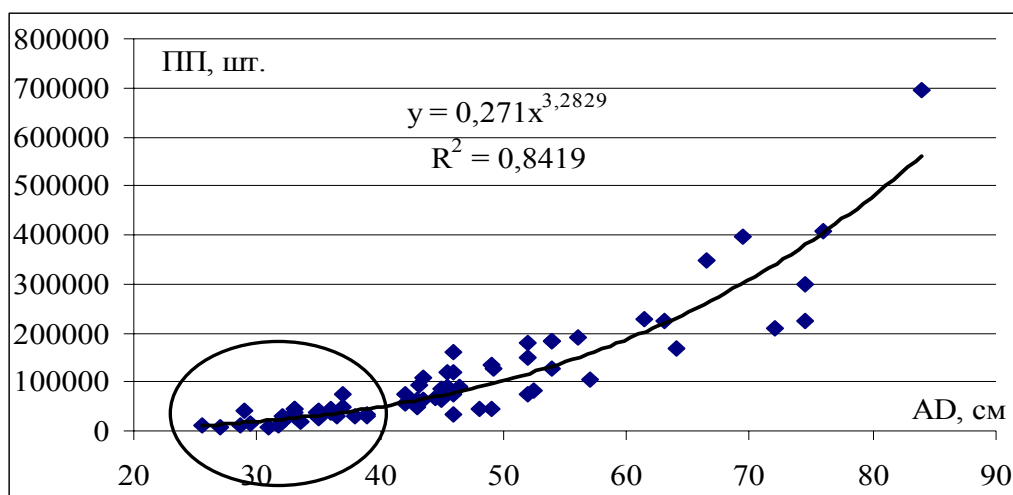


Рис. 6. Зависимость ГП от AD верхогляда оз. Ханка, 68 экз. (архив ТИНРО-Центра, 1957–1997 гг.; наши данные, 2006–2007 гг.)

Минимальная длина (AD) половозрелых самок формы 1 в оз. Ханка составила 42,0 см. В Амуре минимальная длина половозрелых самок составила 41,1 см (Семенченко, Переводчикова, 2005). Значения ГП самок верхогляда тугорослой формы (длиной до 39 см) группируются обособленно (рис. 6). Сильная связь плодовитости с длиной тела явилась основанием того, что для расчетов популяционной плодовитости (Анохина, 1969) мы взяли ГП самок размерных, а не возрастных групп.

Потенциальная плодовитость верхогляда формы 1 и амурских рыб близка, тогда как величина относительной плодовитости тугорослых рыб и зрелых самок амурского верхогляда выше, чем самок формы 1 (табл. 4). Показатель популяционной плодовитости верхогляда формы 1 выше, чем тугорослых и амурских рыб, что, по-видимому, связано с большей продолжительностью жизни формы 1. Средний популяционный показатель скорости воспроизводства имеет наименьшие значения для самок формы 1, что связано с большей КП впервые созревающих самок амурского верхогляда. Наиболее полно учитывающий совокупное значение абсолютной плодовитости, темпа созревания, ритма размножения и периода половой активности показатель темпа воспроизводства формы 1 значительно превышает таковой для амурского верхогляда (Крыхтин, 1984) и тугорослой формы (табл. 4).

Рядом исследователей показано (Малкин, 1995), что скорость увеличения численности популяций зависит в первую очередь от возраста их созревания и числа повторных генераций в течение жизни и характеризуется годовой скоростью роста численности популяций – λ (Риклефс, 1979). Наибольшей скоростью годового прироста численности обладает верхогляд тугорослой формы, а из быстрорастущих – формы 1 (табл. 5).

Известно (Крыхтин, 1984), что численность популяций находится в прямой зависимости от темпа воспроизводства и выживаемости на ранних этапах развития. Виды

рыб, обладающие высоким темпом воспроизводства и выживаемостью на ранних этапах развития, несмотря на сравнительно высокую естественную убыль в средних возрастных группах, способны иметь большую численность и биомассу, чем виды с низкими такими показателями, даже при сравнительно небольшой естественной смертности в средних возрастных категориях.

Таблица 4

Параметры плодовитости исследованных форм ханкайского и амурского верхогляда (Макеева и др., 1965; Крыхтин, 1984; Курдяева, 1998; Отчет о НИР ХФТИНРО, 2004; Семенченко, Переводчикова, 2005; наши данные)

Параметр	Форма 1	Тугорослая форма	Верхогляд р. Амур
Потенциальная плодовитость, шт.	421,7	23,7	470
Относительная плодовитость, шт./г	89,4	107,6	78-223
Популяционная плодовитость	160,3	21,2	62-75
Показатель популяционной плодовитости по ПП/КП (Поляков, 1971)	198,7 /160,3	27,2 /21,2	182,1 /145,6
Средний популяционный показатель скорости воспроизводства, самок/1 самку в год (Поляков, 1971)	6,0	9,7	8,0
Темп воспроизводства, самок/1 самку в год (Крыхтин, 1984)	5,7	2,9	2,3–2,5

Для определения параметров убыли были построены кривые смертности для 1-й, 2-й и тугорослой форм с учетом того, что максимальный наблюдаемый возраст рыб составлял соответственно 20, 15 и 10 лет. Коэффициенты естественной смертности (M) определяли по логарифмической номограмме, по методике П.В. Тюрина (1972) (В.И. Таразанов, неопубликованные данные) (рис. 7).

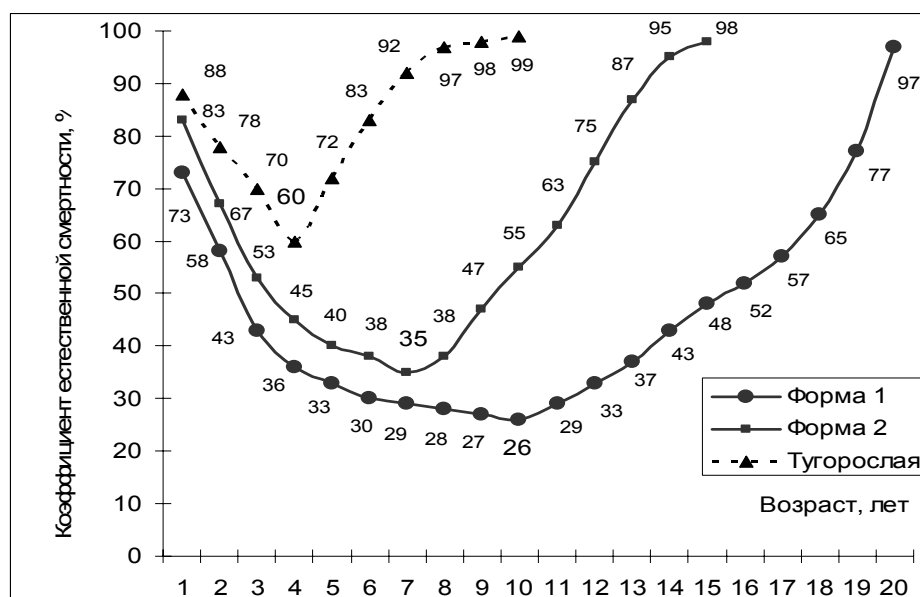


Рис. 7. Кривые смертности верхогляда оз. Ханка

Л.А. Зыков и В.А. Слепокуров (1982) для удобства вычислений описали зависимость между коэффициентом естественной смертности в возрасте созревания $\varphi_{п}$ и величиной максимального возраста T , заданную в табличной форме (Тюрин, 1972) уравнением: $\varphi_{п} = 4,77T^{-0,98}$ при $T > 6$. Исходя из того, что период жизни T верхогляда ограничивается моментом достижения особями максимальной длины L , возраст полового созревания можно рассчитать по уравнению:

$$t_{п} = (I_{п}/p)^{1/q},$$

где p и q – коэффициенты из уравнения линейного роста вида $l = pt^q$ (гл. 4).

Определенные таким образом значения T , $t_{п}$ и $\varphi_{п}$ верхогляда оз. Ханка и р. Амур представлены в табл. 5.

В работе В.А. Рихтера и В.Н. Ефанова (1977) показано, что зависимость между возрастом полового созревания и величиной мгновенных коэффициентов естественной смертности в этих возрастах $M = -\ln(1-\varphi)$ справедлива для уравнения:

$$M = 1,521/t_{п}^{0,72} - 0,155.$$

Значения расчисленных таким образом коэффициентов M и $\varphi_{п}$ верхогляда оз. Ханка и р. Амур также представлены в табл. 5.

Таблица 5

Расчетные значения максимального возраста T и возраста созревания $t_{п}$, мгновенного коэффициента смертности M и коэффициента естественной смертности в возрасте созревания $\varphi_{п}$ верхогляда 1-й, 2-й и тугорослой форм оз. Ханка и р. Амур (наши данные)

Форма	λ , %	Длина, см		Возраст, годы		$\varphi_{п} = 4,77T^{-0,98}$		M	$\varphi_{п}=1-e^{-M}$		$\varphi_{п}$ среднее	
		L max	$I_{п}$	T max	$t_{п}$	$\varphi_{п}$	%		$\varphi_{п}$	%	$\varphi_{п}$	%
Форма 1	24	110	41	19,4	6,2	0,26	26	0,26	0,23	23	0,24	24
Форма 2	21	71	40	13,2	7,1	0,38	38	0,21	0,19	19	0,29	29
Тугорослые	28	45	21	8,4	3,5	0,59	59	0,46	0,37	37	0,48	48
Амур (наши данные)	19	110,9*	41	22,2	6,9	0,23	23	0,22	0,20	20	0,21	21

* Данные архивов ХфТИНРО (Островский, Семенченко, 2008).

Используя среднемноголетний (за 70 лет) общий вылов верхогляда в оз. Ханка (32,4 т), мы попытались определить численность этого вида в водоеме с учетом наличия трех форм (табл. 6).

Соотношение 1-й, 2-й и тугорослой форм верхогляда на нерестилищах оз. Ханка составило соответственно, 47,5, 24,5 и 28,0 % по численности и 63,0, 32,4 и 4,6 % по биомассе с учетом средней массы каждой из форм в промысловых уловах, составляющей 1,9, 1,6 и 0,3 кг.

Расчет запаса 1-й, 2-й и тугорослой форм верхогляда, а также верхогляда оз. Ханка без разделения на формы

Показатель	Верхогляд оз. Ханка	Форма 1	Форма 2	Тугорослая	Общее для форм
Доля форм по биомассе, %	100	63	32,4	4,6	100
Среднеголетний вылов, т	32,4	21,4	11	-	32,4
Численность рыб в улове, тыс. шт.	17,6	12,6	8,5	-	21,1
Коэфф. промысловой смертности, фF, %	25,1	26,9	17,3	-	22,1
Численность рыб промзапаса, тыс. шт.	70,1	46,8	49,1	31,4	127,4
Биомасса промзапаса, т	195,1	151,1	79,3	10,7	241,1
Численность рыб общего запаса, тыс. шт.	160,8	150,1	199,3	84,5	433,9
Биомасса общего запаса, т	216,7	158,3	93,5	13,7	265,5
Численность пополнения, %	56,4	68,8	75,3	62,8	69
Биомасса пополнения, %	10	4,5	15,2	22,1	13,9
Коэф. естественной смертности M, %	30	26	35	60	40,3
Коэф. общей смертности Z, %	55,1	52,9	52,3	60	55,1
ОДУ (0,3 промзапаса), т	50,9	32	0,3	-	32,3
Доля ОДУ от общего запаса, %	23,5	20,2	0,3	-	20,5
ср. масса 1 экз. рыбы промзапаса, кг	2,8	3,2	1,6	0,3	1,7
ср. масса 1 экз. рыбы общего запаса, кг	1,3	1,1	0,5	0,2	0,6

На основании анализа соотношения возрастных групп в уловах при меняющемся возрастном составе был определен коэффициент промысловой смертности фF.

Численность рыб категории промыслового запаса выделяемых форм рассчитывалась от численности рыб в уловах, принимая значение величины улова равным величине промысловой смертности F. Биомасса промыслового запаса рассчитывалась с учетом средней массы рыб каждого возрастного класса, начиная с возраста наступления массовой половой зрелости.

Численность молоди рассчитывалась на основании данных об относительной величине убыли от естественной смертности в каждом поколении, начиная с возраста массового созревания (рис. 7). Полученные значения численности молоди прибавлялись к рассчитанной ранее численности промзапаса. Далее рассчитывалась биомасса молоди с учетом средней массы рыб каждого возрастного класса. Биомасса общего запаса определялась как сумма биомассы молоди и промзапаса.

Анализ показал, что численность общего запаса трех форм почти в 3 раза выше, чем рассчитываемая ранее для единой совокупности верхогляда оз. Ханка, в то время как совокупная биомасса общего запаса трех форм превышает таковую верхогляда

без разделения на формы не более чем на 20 % (табл. 6). Такое положение складывается по причине наличия тугорослой формы, а также значительной доли численности пополнения 1 и 2 форм, составляющей, в среднем, более 70 % в то время как биомасса этого пополнения, особенно у наиболее многочисленных рыб формы 1, низка, и составляет, соответственно, 4,5 и 15,2 % (в среднем 10 %) (табл. 6).

Совокупная численность рыб промзапаса трех форм верхогляда в 1,8 раза выше, чем без разделения на формы. При этом суммарная биомасса промзапаса трех форм выше всего на 20%.

Анализ данных табл. 6 показывает, что основу биомассы промзапаса верхогляда оз. Ханка составляют рыбы формы 1, обладающие низким темпом убыли, большей продолжительности жизни и, как следствие, более крупными, в среднем, размерами и массой.

Однако в связи с тем, что разрешенный правилами рыболовства промысловый размер верхогляда (AC) = 60 см, в состав промысловой части мы можем отнести меньше возрастных групп, чем в рассчитанном выше промзапасе. Абсолютная величина ОДУ рассчитывалась как 0,3 от величины промзапаса. В результате относительная величина ОДУ для формы 1 составила 21,2 %, а для формы 2 – 0,4 % промзапаса. Тугорослый верхогляд промысловых размеров не достигает.

Таким образом, расчеты показывают, что относительное значение ОДУ для трех форм верхогляда ниже, чем для единой совокупности верхогляда оз. Ханка, и в обоих случаях не превышает значений промысловой смертности (табл. 6).

Глава 6. Обсуждение результатов исследований

Проведенное исследование показало, что в оз. Ханка существуют две устойчивые группировки быстрорастущего верхогляда и тугорослая форма. Анализ морфологических и экологических параметров показал наличие определенного направления фенотипических изменений от амурского верхогляда к форме 2 ханкайского верхогляда и далее – к наиболее адаптированной к условиям обитания в озере форме 1. Фенотипические адаптации выражаются в установлении более симметричного положения головы относительно продольной оси тела (см. рис. 1), увеличении длины челюстей, уменьшении высоты тела и длины хвостового отдела, смещении назад оснований плавников и положения наибольшей высоты тела. При этом верхогляд 2-й и тугорослой форм по значениям этих признаков занимает промежуточное положение между формой 1 и амурскими рыбами (рис. 8).

Помимо этого, к фенотипическим адаптациям к очень низкой прозрачности воды в оз. Ханка, можно отнести менее выраженную окраску тела верхогляда формы 1 (Никольский, 1956; Кучеренко, 1988; Шаповалов и др., 2005).

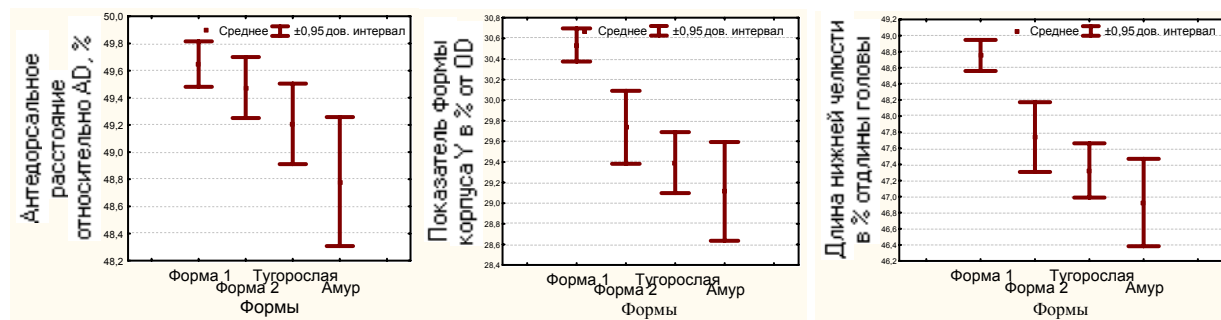


Рис. 8. Относительное положение D, значения формы корпуса Y и длина нижней челюсти верхогляда оз. Ханка и р. Амур

Анализ экологии нереста показывает, что производители формы 2 предпочитают нереститься у восточного побережья в условиях, близких к речным, – в районе устья р. Спасовка, в то время как нерест формы 1 происходит вдали от устьев впадающих в озеро рек у западного и восточного побережья на косах, являющихся остатками древних дельт рек Комиссаровка и Спасовка, где влияние речного стока незначительно.

Таким образом, исследование морфологии, биологии размножения и экологии нереста показало, что верхогляд формы 1 наиболее адаптирован к обитанию в оз. Ханка, тогда как рыбы формы 2 близки к верхогляду р. Амур. В связи с этим мы предлагаем применить для верхогляда формы 1 биологически и экологически обоснованное название «озерная» форма, а для рыб формы 2 – «речная» форма. В составе речной формы наблюдается существование двух стратегий онтогенетического развития в виде двух форм – короткоцикловой и быстросозревающей (скороспелой) **тугорослой** и длинноцикловой, медленносозревающей собственно **речной** формы.

Образование устойчивых форм верхогляда в озере может быть связано с особенностями формирования его ихтиофауны, которое, по-видимому, происходило в два этапа – до и после образования современного бассейна Амура и связанного с ним оз. Ханка (Линдберг, 1972; Короткий и др., 1982; История озер СССР, 1990; Богуцкая, Насека, 1997; Черешнев, 1998) (рис. 9).

В данном случае озерную форму верхогляда можно рассматривать как эндемичную, аллопатрически образовавшуюся от исходной формы вследствие длительной эволюции в оз. Ханка до соединения его с р. Амур. Речная форма проникла в озеро из р. Амур на втором этапе, в связи с чем она менее адаптирована к обитанию в озере. Как одну из адаптаций речной формы можно рассматривать образование в озере ее тугорослой формы.

В то же время не исключен и симпатрический вариант образования форм в озере, так как для этого существуют предпосылки в виде отличий условий обитания в оз. Ханка

от остального бассейна р. Амур. Этот путь формообразования вполне реален (Kondrashov, Mina, 1986; Черешнев, 1998), и такая гипотеза позволяет объяснить возникновение форм, не привлекая подчас спорные палеогеографические данные (Мина, 1986).

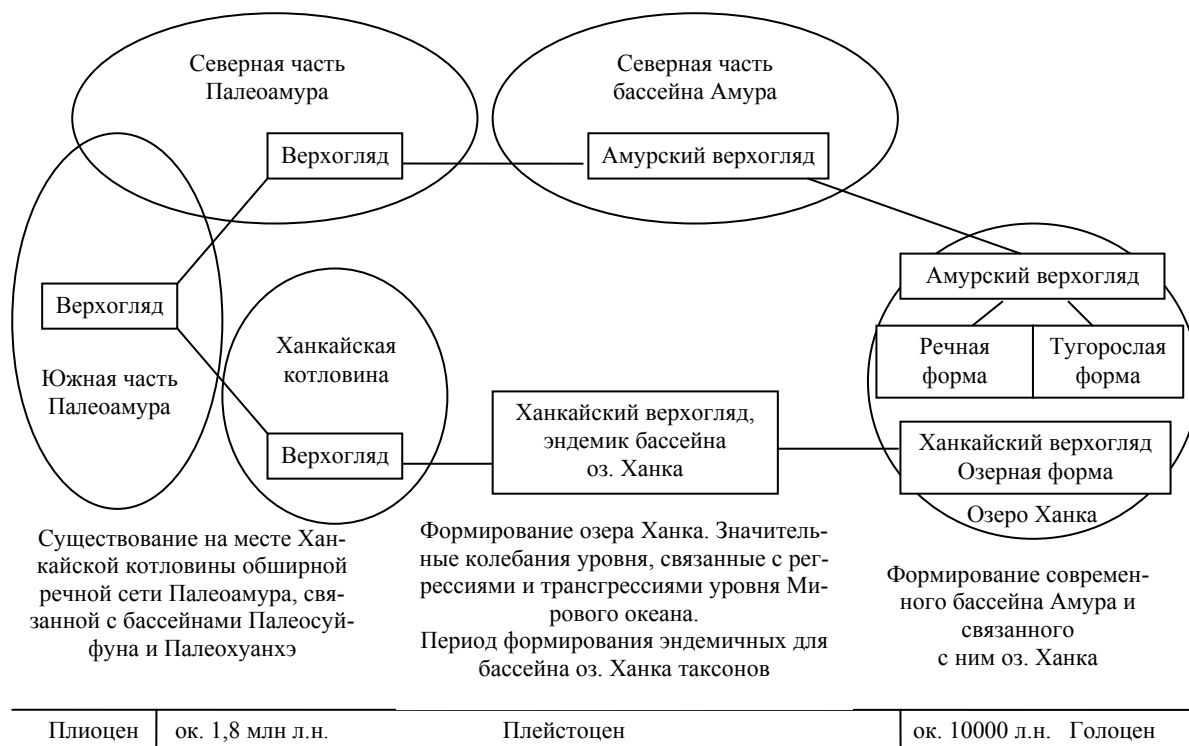


Рис. 9. Схема формирования структуры популяции верхогляда оз. Ханка

Мы предлагаем рассматривать выделяемые формы верхогляда как функциональный комплекс взаимосвязанных популяций (рис. 10).

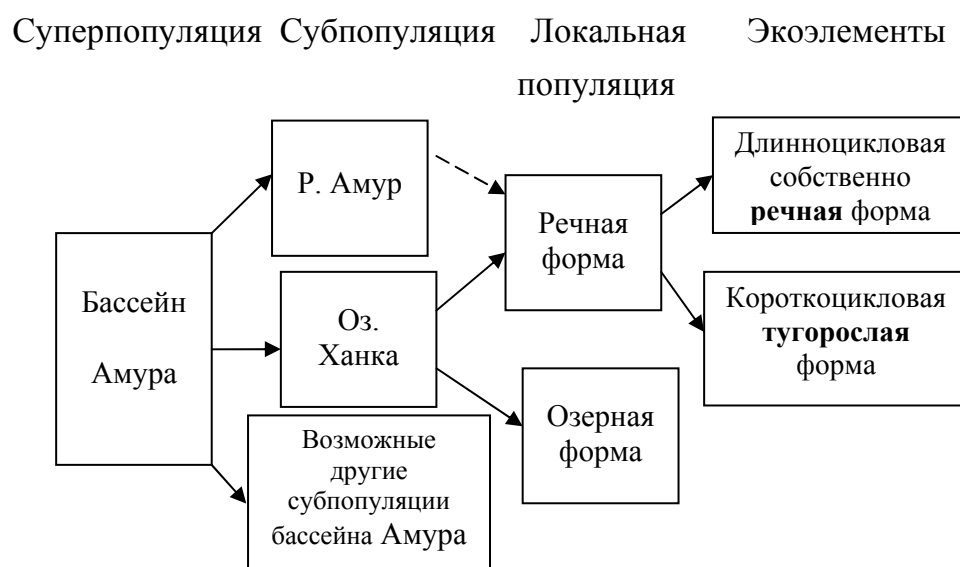


Рис. 10. Внутривидовая структура верхогляда бассейна р. Амур (классификация структурных элементов схемы принята по В.Н. Беклемишеву (1960) и К.М. Завадскому (1968))

При этом по способности к самовоспроизведению (Беклемишев, 1960) популяцию озерной формы можно характеризовать как независимую, а популяцию речной формы как полузависимую, получающую приток особей извне – из р. Амур.

Пространственная структурированность субпопуляций существенно увеличивает живучесть популяционной системы (Домбровский, 1985), однако в нашем случае популяция озерной формы верхогляда не поддерживается извне, в связи с чем в основе биологически обоснованного подхода к вопросу о контроле численности и регулировании промысла верхогляда в оз. Ханка лежит охрана и искусственное воспроизводство в первую очередь верхогляда озерной формы.

Выводы

1. В оз. Ханка существует две формы верхогляда - «озерная» и «речная». В составе речной формы выделяется короткоцикловая тугорослая форма.

2. Исследование морфологии показало, что верхогляд озерной формы более отличается от верхогляда р. Амур, чем речной, которая по совокупности морфологических признаков занимает промежуточное положение.

3. Темп роста верхогляда озерной формы выше, чем речной. Скорость роста верхогляда оз. Ханка в первые годы жизни выше, чем у верхогляда р. Амур.

4. Сроки и условия нереста форм верхогляда оз. Ханка различны. Верхогляд озерной формы нерестится на косах, где постоянное течение отсутствует. Нерест верхогляда речной формы происходит в районе устья р. Спасовка, в условиях, близких к речным. Пик нереста верхогляда озерной формы отмечается в более ранние сроки, чем речной. Нерест тугорослой формы проходит на обоих нерестилищах в те же сроки, что и у речной формы.

5. Анализ параметров плодовитости показал, что верхогляд озерной формы имеет предпосылки к достижению большей численности, чем речной.

6. Рассмотрение возможных путей образования форм ханкайского верхогляда показало, что, по-видимому, озерная форма образовалась аллопатрически в оз. Ханка до образования связи его с бассейном Амура. Однако не исключен и симпатрический вариант образования форм, связанный с гидрологическими отличиями условий обитания в оз. Ханка.

7. Верхогляд бассейна Амура представляет собой суперпопуляцию. В пределах нее существует ряд субпопуляций, образованных формами, населяющими оз. Ханка, русловую часть Амура и, возможно, другие озерные водоемы бассейна.

8. При организации мероприятий по охране и восстановлению запасов верхогляда основное внимание необходимо уделять озерной форме, которая составляет ос-

нову промыслового запаса популяции этого вида, является одним из наиболее ценных промысловых объектов в оз. Ханка и не пополняется извне.

9. Численность верхогляда речной формы поддерживается за счет миграции из рек бассейна Амура, в связи с чем мероприятия по её поддержанию целесообразно осуществлять за счет регулирования промысла на р. Сунгача и р. Уссури.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **Шаповалов М.Е.** Влияние промысла и других факторов на состояние рыбных запасов озера Ханка в XX веке // Рыб. хоз-во. 2001. № 1. С. 39–40.
2. Курдяева В.П., **Шаповалов М.Е.** О резорбции ооцитов и нарушениях в развитии воспроизводительной системы у представителей подсемейства Cultrinae (сем. Cyprinidae) // Изв. ТИНРО. 2002 г. Т. 131. С. 390–408.
3. Барабанщиков Е.И., **Шаповалов М.Е.** Некоторые результаты введения запрета на промышленный лов рыбы в озере Ханка (2002–2006 гг.) // Рыб. хоз-во. 2006. № 5. С. 50–52.

Работы, опубликованные в материалах российских и международных конференций:

4. **Шаповалов М.Е.**, Борисовец Е. Э., Борилко О.Ю. Структура популяции верхогляда *Chanodichthys erythropterus* (Basilewsky, 1855) в озере Ханка // Материалы первой международной конференции «Биоразнообразие рыб пресных вод реки Амур и сопредельных территорий». Хабаровск: Изд-во «Магеллан», 2005. С. 154–161.
5. **Шаповалов М.Е.**, Курдяева В.П. Особенности размножения уклееподобных (Cultrinae, Cyprinidae) озера Ханка // Материалы II международной конференции «Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения бассейна озера Ханка». Владивосток, 2006. С. 74 – 94.
6. **Шаповалов М.Е.**, Шелехов В.А. К вопросу об определении возраста верхогляда *Chanodichthys erythropterus* (Basilewsky, 1855) оз. Ханка // Материалы II международной конференции «Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения бассейна озера Ханка». Владивосток, 2006. С. 95 – 102.
7. **Шаповалов М.Е.** Особенности размножения верхогляда *Chanodichthys erythropterus* Bas. Оз. Ханка // Современное состояние водных биоресурсов. Материалы научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. С. 306–310.

8. **Шаповалов М.Е.** Промысел и состояние популяции верхогляда (*Chanodichthys erythropterus*, Cyprinidae, Pisces) озера Ханка // Современное состояние водных биоресурсов. Материалы научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. С. 311–315.

Подписано в печать 11.11.2009 г. Формат 60x84/16. 1 уч.-изд. л.
Тираж 100 экз. Заказ № 28.
Отпечатано в типографии издательского центра ФГУП «ТИНРО-Центр»
г. Владивосток, ул. Западная, 10.