

На правах рукописи

ОСИПОВ
Виталий Викторович

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РОСТА И ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ТЮЛЬКИ
Clupeonella cultriventris (Nordmann, 1840) В СВЯЗИ С ЕЁ ВСЕЛЕНИЕМ В
ПРЕСНОВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

03.00.10 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

Диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Москва – 2006

Работа выполнена в группе экологии инвазий и межпопуляционных взаимодействий
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук,
Дгебуадзе Юрий Юлианович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор
Решетняков Юрий Степанович

кандидат биологических наук
Кузищин Кирилл Васильевич

Ведущая организация: **Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН**

Защита диссертации состоится 1 июля 2006 г. в 14 часов на заседании
Диссертационного Совета Д 002.213.02 при Институте проблем экологии и эволюции им.
А.Н. Северцова РАН,
По адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, факс (495) 952-35-84.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ОБН РАН.

Автореферат разослан 27 апреля 2006 г.

Учёный секретарь Диссертационного Совета,
кандидат биологических наук

Т.П. Крапивко

2006 А
8600

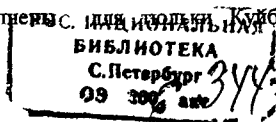
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В последнее время процессы, связанные с проникновением и натурализацией живых организмов за пределы их естественного ареала, принято называть биологическими инвазиями чужеродных видов (Дгебуадзе, 2000). Ещё в 50-х годах XX века Ч. Элтон (1960), отмечал, что «нашествие» чужеродных видов наносит большой ущерб естественным сообществам и негативно влияет на биоразнообразие, а так же подчеркивал необходимость тщательного изучения этого процесса. К концу XX века, инвазии организмов приобрели глобальный масштаб, связанный с усиливающейся с каждым годом хозяйственной деятельностью человека (Алимов и др., 2000; Дгебуадзе, 2003). Расселение чужеродных видов гидробионтов наиболее активно происходит по большим рекам меридионального направления с зарегулированным стоком (Николаев, 1979). В нашей стране этот процесс хорошо прослеживается в бассейне Волги.

К настоящему времени ихтиофауна бассейна Волги насчитывает 96 видов рыбообразных и рыб, относящихся к 26 семействам и 66 родам (до зарегулирования насчитывалось всего 78 видов) (Экологические проблемы..., 2001) из них более 20 % рыб являются вселенцами. Одним из самых широко распространенных и многочисленных вселенцев в волжской экосистеме является тюлька *Clupeonella cultriventris*. С 60-х годов XX в. этот вид стал активно заселять пелагиаль водохранилищ нижней и средней Волги и продвигаться в северном направлении (Шаронов, 1971). К началу XXI в. тюлька достигла и полностью освоила Рыбинское, Угличское, Ивановское и Шекснинское водохранилища вплоть до оз. Белое (Slyuko et al., 2002). Успешной экспансии тюльки, безусловно, способствовали: образование нового свободного биотопа - пелагиали, увеличение трофности водоемов и обильное развитие зоопланктона (Цыплаков, 1974). Наблюдавшееся в конце прошлого века потепление климата вызвало повышение среднегодовых температур воды и удлинение вегетационного периода, что также благоприятствовало натурализации тюльки в верхневолжских водохранилищах.

Выявление путей инвазий, оценки влияния на аборигенные виды рыб и изменений, которые происходят в популяциях чужеродных видов в новых условиях, являются одними из самых актуальных проблем при изучении инвазийных процессов в бассейне Волги.

Несмотря на то, что вот уже почти 50 лет тюлька населяет пелагиаль водохранилищ Волги, работ, посвященных особенностям её биологии в новой среде обитания, сравнительно мало. Такие исследования выполнены С. И. Исаевым, К. Ю. Кузнецовым



(Кузнецов, 1972; Козловский, 1980, 1983, 1987), Камского и Воткинского водохранилищ (Пушкин, Антонова, 1977; Антонова, Пушкин, 1985; Горин, 1985; Горин, 1991). Ряд работ по образу жизни тюльки верхневолжских водохранилищ относительно недавно опубликован сотрудниками Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (Кияшко, Слынько, 2003; Кияшко, 2004; Кияшко и др. 2005 и др.). Тем не менее, в бассейне Верхней Волги специальных исследований по возрастному составу, изменчивости роста и жизненных циклов тюльки не проводилось. Кроме того, не проводился сравнительный анализ основных параметров популяций тюльки в пределах всего её современного ареала.

Цели и задачи исследования. Целью настоящей работы было изучение закономерностей изменчивости роста и жизненных циклов тюльки в связи с её вселением в волжские водохранилища.

В основные задачи работы входило:

- 1) Выбор и обоснование методики определения возраста тюльки по регистрирующим структурам; установление времени закладки годовых колец.
- 2) Исследование возрастного состава популяции тюльки в новых местообитаниях.
- 3) Изучение индивидуальной и групповой изменчивости роста тюльки.
- 4) Изучение изменений жизненных циклов тюльки (время наступления половой зрелости, продолжительность жизни, плодовитость) в новых условиях.
- 5) Оценка роли тюльки в ассоциациях пелагиали пресноводных экосистем нового ареала.

Научная новизна. Впервые обобщены и проанализированы размерно-возрастной состав, изменчивость роста и жизненные циклы тюльки в водохранилищах Верхней Волги. Получены современные данные о состоянии вида в Каспийском и Азовском морях. Изучена групповая и индивидуальная изменчивость роста тюльки в пределах современного ареала. Определена роль тюльки в ассоциациях пелагиали Рыбинского водохранилища.

Теоретическое и практическое значение. Результаты настоящей работы могут быть использованы для оценки воздействия, прогнозирования инвазий чужеродных видов рыб, разработки методов борьбы с биологическим загрязнением. Учитывая, что тюлька является промысловым видом в водоёмах естественного ареала, полученные данные могут быть использованы для оценки запаса и организации промысла рыбы в волжских водохранилищах.

Апробация работы. Предварительные результаты исследований докладывались на конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы

экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 2004), международной конференции «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Петрозаводск, 2004), VIII Всероссийском популяционном семинаре «Популяции в пространстве и времени» (Нижний Новгород, 2005), II Международном симпозиуме по изучению инвазийных видов «Чужеродные виды в Голарктике» (БОРОК 2), (Борок, 2005), а так же на коллоквиумах группы экологии инвазий и межпопуляционных взаимодействий ИПЭЭ РАН (2003 - 2006 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 5 работ и 1 находится в печати.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, приложения, списка литературы, включающего 205 наименований. Содержание работы изложено на 155 страницах текста, включая 28 таблиц и 31 рисунок.

Благодарности. Хочется искренне поблагодарить за всестороннюю помощь при сборе данных, ценные консультации и материалы сотрудников группы фауногенеза ИБВВ РАН (руководитель Ю. В. Слынько). Благодарен за помощь при организации работ на электронном сканирующем микроскопе М. М. Калашниковой (ИПЭЭ РАН), за консультации и анализ гистологических срезов Н.В. Акимовой (ИПЭЭ РАН).

ГЛАВА I. Крапкая характеристика верхневолжских водохранилищ.

К бассейну Верхней Волги относят Верхневолжское, Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское и Шекснинское водохранилища. Площади водосбора водохранилищ расположены на северо-западе Российской Федерации, между 55 и 62° с.ш., 32 и 46° в.д. Наиболее крупное из верхневолжских водохранилищ – Рыбинское, площадью 4550 км², являющееся третьей ступенью Волжского каскада.

Необходимо отметить широтный характер изменения ледовых явлений на водохранилищах Волги. Начало ледостава на водохранилищах Верхней Волги приходится в основном на третью декаду ноября, кроме Шекснинского. Тем не менее, безледный период в Иваньковском водохранилище более стабилен и длинее в среднем на 2 недели, по сравнению с другими водохранилищами. Максимальная продолжительность периода ледостава отмечена в расположенных севернее - Шекснинском и Рыбинском водохранилищах.

Максимальная среднемесячная температура в верхневолжских водохранилищах наблюдается в июле. Более высокими среднемесячными температурами выделяются Угличское и Иваньковское водохранилища. Возможно, некоторое воздействие на эти водохранилища могут оказывать сбросы теплых вод с Конаковской ГРЭС (Голованов и др., 2002). Рыбинское водохранилище выделяется меньшими амплитудами колебаний

среднемесячных температур и более медленным остыванием осенью и нагреванием водных масс весной. Понижение температуры на водохранилищах Верхней Волги начинается со второй половины августа и составляет $0,3 - 0,4^{\circ}\text{C}$ в день (Литвинов, Рощупко, 1993).

К началу XXI века тенденция потепления вод волжских водохранилищ сохранилась, особенно это выражено весной, соответственно вегетационный период гидробионтов в настоящее время удлинился.

С середины 50-х XX века в Рыбинском и других водохранилищах Верхней Волги сохраняется тенденция увеличения общей численности зоопланктона, что ряд авторов связывают с увеличением трофности водоёма. (Экологические проблемы..., 2001; Столбунова, 2003; Лазарева, 2005).

ГЛАВА II. Биология черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris*

По ряду генетических и остеологических признаков волжские водохранилищные популяции тюльки схожи с популяцией тюльки из Каспийского моря (Слынько, Лапушкина, 2003; Касьянов, 2003). Соответственно, материнской для тюльки волжских водохранилищ является каспийская популяция вида.

Тюлька – стайный пелагический планктоноядный вид семейства сельдевых. Наибольшей численности он достигает в Северном Каспии. Здесь тюлька играет большую роль в пищевых сетях, являясь кормовыми объектами многих видов рыб, рыбоядных птиц и тюленя. В свою очередь она оказывает существенное влияние на биомассу зоопланктона Каспийского моря. Будучи обитателем прибрежной зоны, тюлька хорошо приспособлена к изменениям условий солености и температуры воды (Приходько, 1979).

Тюлька в Каспии созревает в возрасте одного года при длине 45 - 70 мм. Икрометание порционное, происходит повсеместно в Северном Каспии, в дельте Волги, а так же на небольших глубинах у берегов Среднего и Южного Каспия. Икра пелагическая, небольших размеров, диаметром 0,47 – 1,46 мм (Асейнова, 2001), с жировой каплей, занимающей примерно $\frac{1}{2}$ диаметра яйца, с большим перивителлиновым пространством. Благодаря жировой капле икринки держатся в толще воды (Крыжановский, 1956).

Если в середине XX века в траловых уловах черноморско-каспийская тюлька из Северного Каспия составляла более 80% (Казанчеев, 1947), то по данным Седова с соавторами (2000), в 1999 году доля уловов тюльки от всех промысловых рыб Северного Каспия составила: весной - 0,9%, летом – 2,8-8,0%, зимой – 9,8%, осенью – 2,6%. Возрастную структуру популяции вида представляли пять групп (Седов и др., 2000).

Средняя индивидуальная абсолютная плодовитость тюльки (ИАП) Каспийского моря в районе Дагестана в начале XX века, составляла 31 тыс. икринок (размах колебаний 9,5 – 60 тыс. икринок), в дельте Волги в среднем 14 тыс. икринок (размах колебаний 9,2 – 17,4 тыс. икринок) (Киселевич, 1937).

Качественный анализ состава питания тюльки в Каспийском море показал наличие около 50 видов и групп пищевых организмов. Почти все группы организмов зоопланктона, встречающихся в Каспийском море, представлены в пище тюльки (Приходько, Скобелина, 1967). Каспийская тюлька почти всех размеров в наибольшем количестве потребляет веслоногих рачков, в Северном Каспии ведущими компонентами являются *Calanipeda aquae-dulcis*, *Acartia clausi*, в Среднем - *Acartia clausi* и *Eurytemora* sp., в Южном - *Eurytemora* sp. (Бадалов, 1972; Елизаренко, 2000).

Изменение с 90-х годов XX века гидрологического режима Каспия (период трансгрессии) отразилось на численности тюльки, популяционной структуре и ареале. На фоне общего повышения численности отмечается некоторое уменьшение урожайности и биомассы северо-каспийской популяции тюльки (Седов и др., 2000). На снижение численности и биомассы тюльки, по всей видимости, влияет вселение гребневика мнемнопсиса *Mnemiopsis leidyi*, зарегистрированного в Каспийском море в 1999 г. (Шиганова и др., 2003).

ГЛАВА III. Материалы и методы.

В основу работы положены полевые исследования, проведенные автором в 2003 – 2005 г.г. в бассейне Верхней Волги. Кроме того, материалы по тюлке Горьковского и Чебоксарского водохранилищ любезно предоставлены А.А. Клевакиным (Нижегородская лаборатория ГосНИОРХ), по тюлке Азовского моря и Пролетарского водохранилища – А.З. Витковским (АзНИОРХ), по тюлке Каспийского моря – А.К. Устарбековым (ПИБР ДНЦ РАН). Материалы по тюлке Рыбинского и Шекснинского водохранилищ в 2000 – 2002 г.г. предоставлены Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН) и Ю.В. Слынько (ИБВВ РАН). Объем материала для которого выполнен биоанализ представлен в табл.1. В ходе исследований, массовым промерам подвергнуто более 5 тыс. экземпляров тюльки. Лов производили с исследовательских судов ИБВВ РАН малым пелагическим тралом с горизонтальным раскрытием 12 м, вертикальным – 2 м, ячеей в кутке – 5 мм. Время одного траления составляло 15 минут. Биологический анализ включал: измерение стандартной длины рыбы до конца гипурале (ℓ), установление общей массы тела (Q) и массы без внутренностей (q), определение пола и стадии зрелости гонад, взятие регистрирующих структур для оценки возраста.

Число особей тюльки, для которых выполнен биологический анализ

Годы сбора материалов	водоем	n
2000	Рыбинское водохранилище	51
2000	Горьковское водохранилище	26
2000	Чебоксарское водохранилище	11
2001	Рыбинское водохранилище	88
2001	Шекснинское водохранилище	49
2002	Рыбинское водохранилище	70
2002	Иваньковское водохранилище	300
2003	Рыбинское водохранилище	272
2003	Иваньковское водохранилище	374
2003	Угличское водохранилище	76
2003	Чебоксарское водохранилище	43
2003	Волгоградское водохранилище	27
2003	дельта р. Дон	34
2004	Рыбинское водохранилище	757
2004	Иваньковское водохранилище	16
2004	Волгоградское водохранилище	91
2004	Азовское море	67
2004	Днестровский лиман	65
2004	Пролетарское водохранилище	194
2005	Рыбинское водохранилище	254
2005	Горьковское водохранилище	100
2005	Каспийское море	219
	всего.	3184

Так как чешуя у тюльки очень нежная и легко опадает, для определения возраста и изучения роста брали отолиды. Для оценки возможности определения по ним возраста проводили анализ роста структуры в течение года. В качестве контроля использовали чешую. Отолиды после пятиминутного просветления в глицерине, рассматривали под бинокулярным микроскопом в падающем свете. Возраст по чешуе определяли по типовой методике (Чугунова, 1959). Определение стадий зрелости тюльки осуществляли по методике Сакун и Буцкой (1963). Плодовитость определена у 27 самок. Проба взята на Рыбинском водохранилище 26 мая – 2 июня 2004 г. Из середины яичника брали навеску 30 мг, подсчет икринок проводили в камере Богорова под бинокуляром при

четырёхкратном увеличении. При подсчёте плодовитости выделяли 2 группы икринок. В первую группу включали крупные почти прозрачные икринки (IV стадия), закончившие трофоплазматический рост, которые могли быть выметаны рыбой в первую очередь, их диаметр составлял 0,35-0,55 мм; во вторую группу входили икринки диаметром 0,15- 0,30 мм, непрозрачные со светло-желтой окраской (II – III стадия). Икринки начальных фаз периода протоплазматического роста, диаметром менее 0,15 мм не учитывали.

Оценку показателя популяционной плодовитости, производили по формуле

$$R = \sum t f \Delta P / 100, \text{ где}$$

t – число возрастных групп в нерестовой части популяции, f – доля самок в каждой возрастной группе, в % от общего числа особей в популяции, ΔP – среднее число икринок у самок каждой возрастной группы (Спановская, Григораш, 1976).

Темп роста оценивали по удельной скорости роста Шмальгаузена – Броди (Шмальгаузен, 1935)

$$C = \lg t_n - \lg t_o / 0,4343 (t_n - t_o),$$

где t_n – размер рыбы в конечный момент времени t_n , а t_o – размер рыбы в начальный момент времени t_o . Кроме того, рост только анализировали по абсолютным показателям длины и массы тела (Мина, 1973; Gallucci et al., 1996).

Обратные расчисления возраста только производили по эмпирическому уравнению регрессии – стандартная длина рыбы – промер отолида $\ell = 9,0919 + 2,6747x$.

Для оценки изменчивости роста вычисляли коэффициенты асимметрии и вариации (Зайцев, 1991).

Для определения возраста только использовали отолиды *sagitta*. *Sagitta* только (рис.1.) – мелкие (в среднем, в зависимости от возраста 0,9 – 2,2 мм в длину), молочно-белого цвета. *Rostrum* достаточно широкий, около 2/3 от высоты отолида, округлой формы к вершине несколько расширяется, длина до 1/3 от общей длины отолида. *Pararostrum* и *postrostrum* выражены слабо. *Anterostrum* выражен хорошо, образует с дорсальным краем угол около 75-80°. Край основания отолида в средней части имеет 2-4 выступа, особенно мощно выражен выступ напротив *anterostrum*. Центральная бороздка (*sulcus acusticus*) достаточно широкая, лентовидной формы. Внешняя сторона отолида только выпуклая, внутренняя сторона – вогнутая. Для определения возраста только подсчитывали число гиалиновых колец. Для обратных расчислений роста измеряли радиус отолида от *nucleus* до конца самой высокой части *pararostrum* (a-b), а также расстояние по этой оси от ядра отолида до годовых элементов на отолиде. Радиус по линии a-b выбран не случайно. Как показал дальнейший опыт, именно в верхней части парарострума раньше всего начинается закладка годового кольца, и гиалиновые кольца

там выражены лучше всего. Хорошо видны гиалиновые кольца и на линии *nucleus* – *rostrum* (a-c), но эта часть отолита очень хрупкая и часто обламывается.

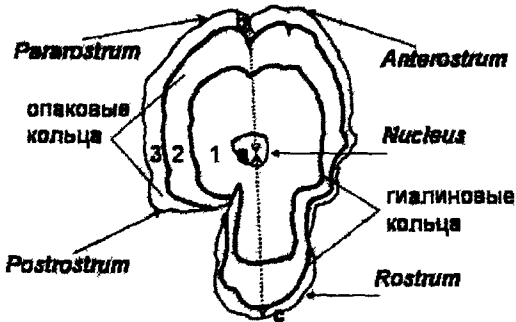


Рис.1. Структура отолита тюльки.

Примечание: отолит тюльки в возрасте 2+. а – b – радиус отолита, а – с – расстояние от *nucleus* до *rostrum*, 1 – прирост первого года жизни, 2 – прирост второго года жизни. 3 – незаконченный (опакый) прирост текущего года.

В ходе настоящего исследования для оценки возможности использования отолитов тюльки для определения возраста проводили количественный элементный анализ с помощью сканирующего электронного микроскопа CamScan MV 2300, с встроенной энергодисперсионной микроаналитической системой Oxford Instruments INCA Suite version 3.04. Известно, что отолит состоит из белкового матрикса и кристаллов CaCO_3 в форме арагонита. Органическая часть содержит ряд аминокислот с высоким содержанием O_2 (Irie, 1960; Degens et al., 1969). Для выяснения общего химического состава проанализировано по 25 отолитов тюльки из Шекснинского и Центрального плёсов Рыбинского водохранилища. Анализировали также концентрацию кальция в годовых зонах роста. Химический анализ показал наличие в отолитах тюльки Рыбинского водохранилища трех основных элемента O_2 – 48,7%, С – 36,5%, Са – 14,3% от общей атомной массы (Осипов, Дгебуадзе, 2004). Обращает внимание отсутствие ионов фосфора в отолитах тюльки Шекснинского плеса. Возможно, фосфор может послужить маркером для выделения локальных стад тюльки в верховолжских водохранилищах, хотя для более определенных выводов требуется дополнительные исследования. Не обнаружено в отолитах тюльки, пойманной в Шекснинском плесе, тяжелых металлов, которые могут накапливаться в организмах из-за сильного загрязнения вод этого плеса Череповецким металлургическим комбинатом. Хотя, в тканях высших водных растений из Шекснинского плеса, отмечены высокие концентрации Cu, Ni, Pb, Cd (Экологические проблемы..., 2001). Анализ химического состава зоны первого и второго годового

прироста показал стабильное содержание O_2 и C , небольшое снижение содержания ионов Ca^{2+} во второй годовой зоне. Гиалиновые кольца обеих возрастных групп характеризуются большим количеством ионов Ca^{2+} , по сравнению с опаковыми, и это может облегчить выделение гиалиновых колец, которые служат для определения возраста рыб.

Известно, что для правильной оценки возраста у большинства рыб чешую желательно брать под спинным плавником со средней части тела рыбы (Чугунова, 1940; 1959). Обычно чешуя у сельдеобразных нежная и легко падает при вылове, оставаясь по большей части на брюшной части, под грудными и брюшными плавниками. Определение возраста по этой чешуе дает искаженные результаты (Замахаяев, 1951; Анохина, 1973). Чешуя у тюльки Северного Каспия начинает закладываться в средней части тела под спинным плавником при длине тела от 25 мм (Ловецкая, 1941), а при длине 35 мм у рыбы полностью формируется чешуйный покров (Приходько, 1961). Именно поэтому чешую надо брать со средней части тела рыбы. Кроме того, для некоторых видов рыб установлено прекращение регулярного роста чешуи при достижении определённого возраста. Начало нерегулярного роста чешуи обычно связывают с наступлением половой зрелости рыб (Mugiya, Watabe, 1977).

Анализ структуры отолитов тюльки верхневолжских водохранилищ, пойманной в разные сезоны года, показал, что на этих структурах ежегодно образуются два кольца: относительно широкое светлое непрозрачное (опаковое) и узкое темное прозрачное (гиалиновое). В целом ряде исследований по структуре отолитов показано, что гиалиновые кольца можно считать за годовые и определять по ним возраст рыб (Immerman, 1908; Hickling, 1931; Molander, 1947; Dannevig, 1956; Irie, 1960; Mina, 1968; Campana, 1983) (рис.2).

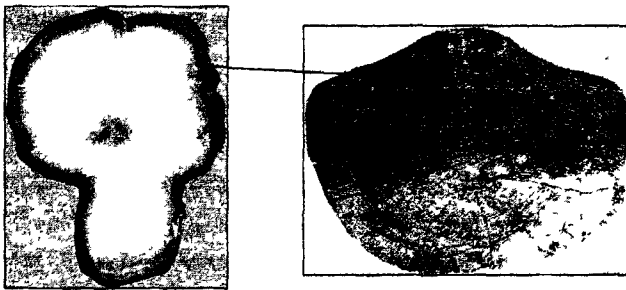


Рис.2. Отолит и чешуя тюльки, $\ell = 62$ мм, ♂IV, в возрасте 1+, Рыбинское вдхр. (21.06.2001) Стрелкой (↔) показано первое годовое кольцо.

При весенне-летних сборах материала отолиды тюльки оказались пригодными для определения возраста тюльки и давали более точные оценки, чем чешуя, благодаря более ранней закладке на них годовых (гиалиновых) колец (табл.2).

Таблица 2.
Сравнение времени закладки годовых колец на чешуе и отолидах у тюльки Рыбинского водохранилища в мае-декабре 2004 г. и в феврале 2005 г., (% особей с годовым кольцом текущего года)

дата	чешуя			отолиды			n
	возраст			возраст			
	1+	2+	у всех	1+	2+	у всех	
26 мая - 2 июня	26,9	8,9	21,9	47,2	26,7	41,2	108
12 июня	9,8	-	9,8	72,5	-	72,5	102
27 - 30 июня	96,8	38,2	84,4	100	50,9	85,3	221
5 - 7 октября	100	100	100	100	100	100	251
12 - 21 декабря	100	-	100	100	-	100	41
18 февраля	0	-	0	7	-	7	100

Оценки, выполненные по чешуе в мае – июне преимущественно занижали возраст тюльки. При сопоставлении оценок возраста тюльки разными операторами выявлено, что по отолидам расхождений при определении возраста меньше. Расхождения при определении возраста тюльки имеют сезонный характер и связаны с процессом закладки годовых колец на регистрирующих структурах, весной обычно они выражены больше. Начало закладки годовых колец на отолидах происходит в осенне-зимний период (по анализу маргинальных индексов), на чешуе в весенне-летний период. Анализ времени закладки годовых колец на регистрирующих структурах помогает правильно выбрать элементы структур, которые следует считать годовыми, и избежать ошибок в оценках возраста тюльки. Сопоставление числа колец и величин промеров приростов после последнего годового элемента на чешуе и отолидах, и размеров рыб позволяет свести к минимуму ошибки в оценках возраста даже в весенне-летний период. Учитывая приведенные факты, при специальных исследованиях возраста тюльки следует отдавать предпочтение отолидам, а чешую использовать как контроль.

ГЛАВА IV. Возраст и темп роста тюльки.

IV.1. Половой и возрастной состав популяции тюльки. Возрастной состав популяции тюльки Рыбинского водохранилища представлен четырьмя возрастными группами. В начале лета в траловых уловах встречаются три группы: двух- и трёхлетки, изредка четырёхлетки. В это время преобладают двухлетки. Осенью, четырёхлетки

исчезают из уловов, а в массе появляются сеголетки, которые становятся преобладающей возрастной группой, составляя в уловах более 50% (Кияшко и др., 2006). На первом году жизни соотношение самцов и самок в популяции приблизительно одинаковое, на втором и третьем году жизни преобладают самки, их около 80 %. В Среднем Каспии соотношение самцов и самок составляет в среднем 42 к 58% (Устарбеков, Аджимурадов, 1982). По нашим данным, весной 2005 г., в уловах только из Среднего Каспия преобладали самки 59,4%, самцов было 35,6%, и неполовозрелых рыб 5,0%. В Северном Каспии самки в уловах составляют 66,0-72,3% (Казанчеев, 1947) в Азовском море соотношение полов приблизительно одинаковое (Луп, 1981). Схожая особенность наблюдалась у анчоусовидной тюльки (Рычагова, 1983).

IV.2. Рост тюльки Рыбинского водохранилища.

В Рыбинском водохранилище самцы тюльки имеют несколько больший темп роста в первый год жизни. Длина тела самок тюльки в июне была больше чем у самцов, но если принять во внимание раннее созревание самцов, то группа ювенильных особей должна включать в себя главным образом самок и соответственно, темп роста самок тюльки будет несколько ниже.

В ходе исследований на Рыбинском водохранилище выявлено, что тюлька интенсивнее всего растет с июня по сентябрь. Самые низкие величины удельной скорости линейного роста наблюдались в июне, что объясняется большими тратами энергии на созревание гонад. Осенью падение скорости роста обусловлено снижением температуры и меньшей обеспеченностью кормом. Удельная скорость роста двухлеток выше, чем трехлеток (рис.3).

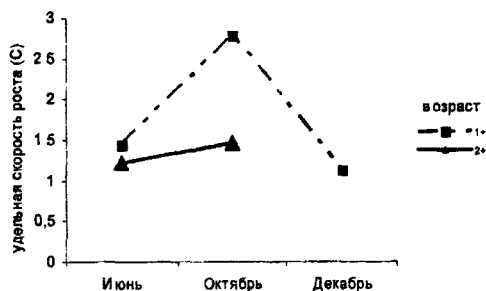


Рис.3. Удельная скорость роста тюльки Рыбинского водохранилища в разные месяцы

Анализ средних размеров тюльки Рыбинского водохранилища за последние 6 лет показал, что рост рыб во всех возрастных группах изменился незначительно (рис.4.). При

этом темп роста сеголеток несколько замедлился. В старших возрастных группах размеры тела были подвержены небольшим межгодовым колебаниям.

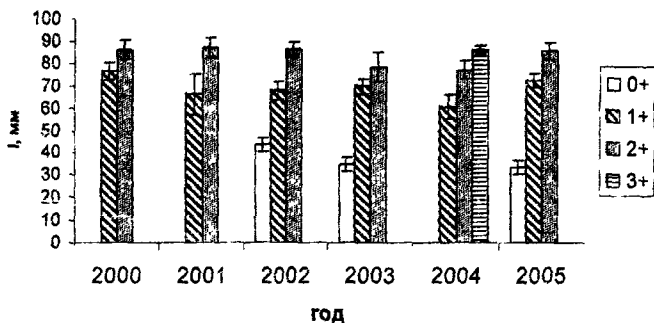


Рис. 4. Наблюдаемые размеры тюльки Рыбинского водохранилища, 2000 – 2005 г.г., июль.

Обратное расчисление роста тюльки Рыбинского водохранилища показало близкое соответствие с наблюдаемыми данными. Расчисленная средняя длина двух- и трёхлеток оказалась незначительно меньше наблюдаемой, у сеголеток длина тела оказалась наоборот выше. Различия между расчисленными и наблюдаемыми длинами у сеголеток, возможно, объясняются селективностью орудий лова и снижением скорости роста самцов.

У.3. Изменчивость роста тюльки в пределах нового ареала.

Изменчивость роста рыб обычно подразделяют на групповую и индивидуальную (Филиппченко, 1978). Индивидуальную изменчивость роста оценивают по размерному разнообразию рассматриваемых совокупностей, которое характеризуется общим размахом вариаций длины и массы тела, а так же гистограммами частот распределений этих показателей. Групповую изменчивость изучают путем сравнения осредненных размерных показателей, полученных для разных совокупностей. Для оценки изменчивости роста тюльки Рыбинского водохранилища были проанализированы размерные показатели разных возрастных групп в течение года. Коэффициент вариации (CV) и коэффициент асимметрии (As) имеет общую тенденцию к уменьшению от весны к осени. Наибольшие коэффициенты асимметрии были в мае у тюльки в возрасте 1+ и 2+ и у сеголеток в июле и августе.

Для изучения индивидуальной изменчивости роста тюльки Рыбинского водохранилища в возрасте 1+ были проанализированы выборки из Шекснинского, Центрального и Волжского плесов. По своим размерам тюлька из Волжского плеса

меньше только Шекснинского и Центрального плесов. Большие величины коэффициента асимметрии массы тела только наблюдались в Волжском ($As = 0,67$) и Центральном ($As = 0,53$) плёсах, коэффициенты вариации были большими во всех плесах. По длинам тела во всех плесах коэффициенты асимметрии и вариации незначительны.

Таблица 3.
Изменчивость роста тюльки Рыбинского водхр у разных возрастных групп, в разные месяцы, 2003 - 2005 гг

возраст	месяц	As	CV	l , мм, (ср.)	n	T
0+	июль	-0,38	10,0	34,2	258	2,50*
	август	0,38	8,4	35,1	57	1,19
	октябрь	-0,14	6,3	51,2	41	0,36
	февраль	-0,26	5,1	55,2	66	0,86
1+	май	-0,37	10,1	57,2	107	1,65
	июнь	0,12	8,4	61,4	167	0,60
	октябрь	0,06	5,1	77,8	205	0,35
	декабрь	-0,14	3,9	80,9	41	0,37
2+	май	0,41	4,3	74,3	44	1,24
	июнь	0,22	5,3	77,7	55	0,59

Примечание: As – коэффициент асимметрии, CV – коэффициент вариации, T – достоверность коэффициента асимметрии по критерию Стьюдента, при уровне значимости $\alpha = 0,05$ * – статистически значимые величины коэффициента асимметрии.

Изолированность стад тюльки в Рыбинском водохранилище относительна, постоянных скоплений в плесах Рыбинского водохранилища тюлька не образует, а активно мигрирует по всему водоему, концентрируясь в местах массового скопления зоопланктона (Кияшко, Слынько, 2003). Меньшие размеры тюльки из Волжского плеса возможно объясняются приходом в Рыбинское водохранилище относительно мелкой тюльки из Горьковского водохранилища. Сравнение роста тюльки рыбинской популяции с другими водохранилищными популяциями верхней Волги, показало, что тюлька Горьковского водохранилища имеет самую низкую скорость роста (рис.5). Популяции тюльки Ивановского и Угличского водохранилищ имеют сходные показатели линейного роста. Значимо отличные высокие коэффициенты изменчивости наблюдались у тюльки Горьковского и Шекснинского водохранилищ. Возможно, темп роста тюльки верховолжских водохранилищ зависит от возраста образовавшейся популяции. Горьковское водохранилище освоено тюлькой ещё в 1982 г., а Рыбинское в 1994 г. Возможно, в Горьковском водохранилище вид после резкой вспышки численности и роста, характерных на начальных этапах вселения (Карпевич, 1998), сократил численность и темпы роста. По данным Н.Г. Баянова (2005), в спектре питания тюльки Горьковского водохранилища, доминировали водоросли. При недостатке зоопланктона вид вынужден переходить на энергетически невыгодные и несвойственные для него объекты питания.

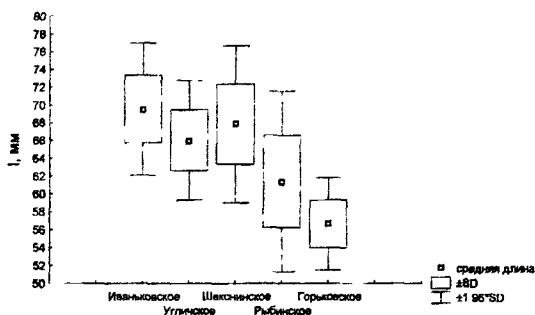


Рис 5 Размеры тюльки (l, мм) в возрасте 1+, в верхневолжских водохранилищах; Иваньковское (n=267) – март 2003 г., и Горьковское (n=35) – март 2005 г., Угличское (n=77) – июнь 2003 г., Шекснинское (n=44), Рыбинское (n=157) – июнь 2004 г. SD – стандартное отклонение.

В Иваньковском, Угличском и Шекснинском водохранилищах тюлька зарегистрирована относительно недавно: в 1999 - 2000 г.г. (Экологические проблемы..., 2000), имеет достаточно высокие показатели роста, но в ближайшие годы, вероятно, следует ожидать некоторого падения темпов роста и численности популяции. Нельзя не учитывать и температурный фактор: Иваньковское и Угличское водохранилища теплее Рыбинского и Шекснинского.

Для анализа групповой изменчивости роста были взяты весенние выборки из нативной популяции тюльки из Среднего Каспия, из средней Волги (Чебоксарское водохранилище) и из верхней Волги (Горьковское, Рыбинское, Иваньковское водохранилища) (рис.6). Анализируя рост тюльки в пределах её современного распространения в волго-каспийском бассейне, отметим высокие темпы роста у популяции тюльки из Иваньковского водохранилища. Примерно одинаковые средние темпы роста имели рыбы из Рыбинского и Чебоксарского водохранилищ. Горьковская и каспийская популяции тюльки имели низкие темпы роста.

На наш взгляд, высокие темпы роста тюльки из Иваньковского водохранилища объясняются тем, что тюлька вселилась в этот водоём сравнительно недавно. В Горьковском водохранилище, низкие темпы роста как уже говорилось выше, связаны с бедной кормовой базой. В Среднем Каспии низкие темпы роста тюльки, в настоящее время так же как и в Азовском море, обусловлены вселением хищного гребневика - мнемииопсиса, который активно выедает зоопланктон и икру тюльки (Устарбекова, 2005; Purcell et al., 2001; Shiganova et al., 2001).

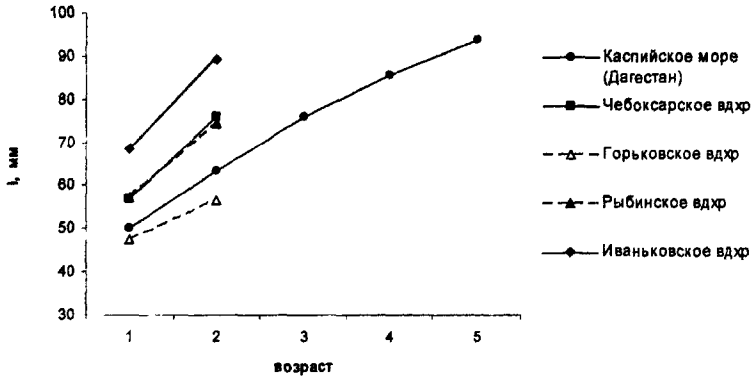


Рис. 6. Линейный рост тюльки в Волго-Каспийском бассейне, апрель - май, 2003 - 2005 г.г.

Чтобы оценить произошедшие изменения в росте тюльки Азовского и Каспийского морей в связи с вселением гребневика, сравнили темпы роста тюльки до и после вселения мнемнопсиса. Снижение темпа роста тюльки на современном этапе можно увидеть в обоих водоёмах (рис 7), особенно у годовиков и двухгодовиков каспийской популяции. Кроме того, азовская и каспийская популяции всегда отличались по темпам роста между собой.

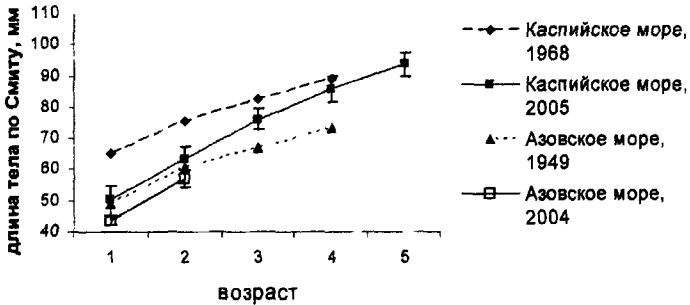


Рис. 7. Темпы роста тюльки в Азовском и Каспийском морях до и после вселения гребневика - мнемнопсиса.

Примечание: Данные по росту тюльки Каспийского моря, весна, 1968 г. (Казанчеев, 1981), апрель 2005 г. (Наши данные), данные по росту тюльки Азовского моря, осень, 1949 г. (Майский, 1951), июнь 2004 г. (Наши данные).

Азовская тюлька, по сравнению с каспийской, имела меньшие размеры и массу тела (Майский, 1951; Световидов, 1952). Тюлька днепровских водохранилищ, также

характеризуется несколько меньшим темпом роста в отличие от тюльки из волжских водохранилищ

Анализ групповой изменчивости тюльки в пределах современного ареала показал более низкие коэффициенты асимметрии в материнских популяциях тюльки, что говорит об относительной стабильности этих популяций. Наиболее высокими и значимыми коэффициенты асимметрии были в водохранилищных популяциях (Пролетарское ($A_s = -0.86$), Чебоксарское ($A_s = -1.64$), Горьковское ($A_s = -0.52$), Икеснинское ($A_s = 1.30$) водохранилища)

Таким образом за последние 6 лет темп роста тюльки изменился незначительно, за исключением сеголеток, темп роста которых несколько снизился. Изменчивость роста в течение года во всех возрастных групп имеет тенденцию повышаться от весны к осени. Во всех возрастных группах тюльки Рыбинского водохранилища изменчивость достаточно высокая, хотя у сеголеток она выше по сравнению с двух- и трехлетками. Среди водохранилищ верхней Волги самые высокие темпы роста имеет популяции тюльки Ивановского и Угличского водохранилищ, что связано с несколько большим вегетационным периодом в этих водоемах. Влияние здесь могут оказывать тепловые сбросы Конаковской ГРЭС в Ивановское водохранилище, что при относительно небольших размерах водоема, может оказывать сильное влияние на термический режим вод (Экологические проблемы . 2001. Голованов и др., 2002). Тюлька из нативных популяций отличается меньшими темпами роста и меньшей изменчивостью по сравнению с водохранилищными популяциями. Медленнее всего тюлька растет в Азовском море. Вселение гребневика мнемнопсиса в нативные для тюльки Азовское и Каспийское моря обусловило снижение её темпов роста.

ГЛАВА V. Жизненные циклы тюльки в пределах нового ареала.

Под жизненными циклами понимаются все события, происходящие в течение всей жизни особи, от оплодотворенного яйца до смерти (время наступления половой зрелости, максимальные размеры, продолжительность жизни, плодовитость) (Ищенко, 1989). Характеристики жизненных стратегий популяций отражают приспособленность организмов к условиям среды. При вселении чужеродных видов большой интерес представляют те изменения, которые происходят с видом и, которые выступают как адаптации к новым условиям обитания.

Перед нерестом в конце мая – начале июня преднерестовые скопления тюльки Рыбинского водохранилища состоят из трех возрастных групп: 1+, 2+ и 3+. По визуальному определению гонады этих рыб находились в III, III-IV и IV стадиях

зрелости. В массе половозрелой тюлька становится на втором году жизни при стандартной длине тела от 49 мм и массе от 1,0 г. Интересно, что уже в октябре 2004 г., 7% сеголеток тюльки Рыбинского водохранилища имели гонады II – III стадии зрелости, все они были самцами и имели среднюю длину тела 53,1 мм. В мае – июне 2004 г. неполовозрелые рыбы в уловах составляли – 8,5%, половозрелые самки – 56,6%, половозрелые самцы – 34,9% (Осипов, Кияшко, 2005).

Известно, что у видов с широким ареалом северные популяции имеют большую продолжительность жизни, и созревают позже, что, например, показано на сельдях (Никольский, 1965), шукке и окуне (Попова, 1971), леще (Дгебуадзе, 1979; Соколова, 1990). Однако, как у каспийской, так и у азовской тюльки при вселении в водоёмы, расположенные к северу от естественного ареала, наблюдается общее уменьшение продолжительности жизни. Максимальная продолжительность жизни тюльки в водохранилищах Волги составляет 5 лет (Куйбышевское водохранилище) (Козловский, 1987), в Днепровских водохранилищах тюлька живет не более 3-х лет, в Цимлянском водохранилище (р. Дон) не более 4-х лет (Трифонов и др., 1986). В волжских водохранилищах при продвижении в более северные водоёмы максимальный возраст сокращается до трех лет (Рыбинское водохранилище) (Осипов, 2004). Важнейшей особенностью, связанной с изменением условий жизни у рыб с коротким жизненным циклом, являются сроки наступления половой зрелости. Возраст наступления половой зрелости зависит от условий питания и численности рыб. При благоприятных условиях сроки созревания уменьшаются, при ухудшении – увеличиваются. Возраст наступления половой зрелости тюльки в новых условиях не изменился и составляет один год.

При расширении ареала в пресных водоёмах у тюльки сократилось число порций икры. Так в Каспийском и Азовском морях тюлька вымётывает 3 – 4 порции икры (Световидов, 1952; Михман, 1972). По нашим наблюдениям и гистологическим срезам (рис.V.1), тюлька Рыбинского водохранилища нереститься порционно и имеет минимум две порции икры. Причем, вторая порция ооцитов сильно деформирована и в дальнейшем, возможно, подвергается резорбции. Столько же порций отмечали и другие исследователи – в Куйбышевском (Козловский, 1983; Kozlovsky, 1991) и Воткинском (Пушкин, Антонова, 1977) водохранилищах. В Каховском водохранилище тюлька выметывает до 4-х порций икры (Озинковская, 1969).

Диаметр икринок в Рыбинском водохранилище в среднем составил 0,35 мм (размах от 0,15 – 0,55 мм), у годовиков диаметр икринок первой порции 0,30 – 0,50 мм, у двухгодовиков 0,25 – 0,55 мм. В гонадах нерестящейся тюльки у годовиков первая порция

составила 69,0%, а вторая – 31,0 %, у двухгодовиков. соответственно. 59,2% и 40,8% (Осипов, Княшко, 2005)

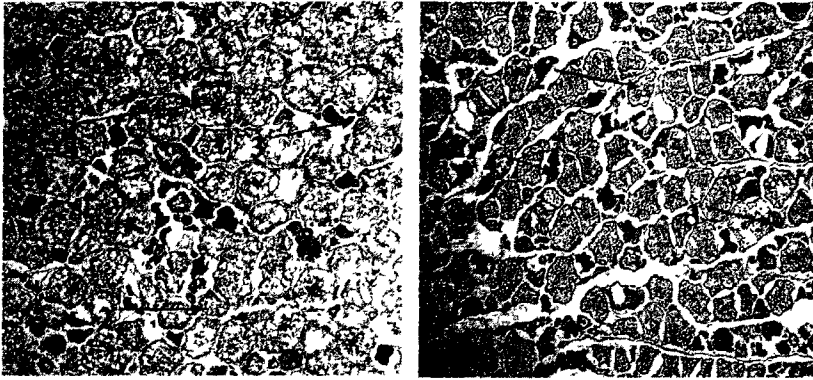


Рис 8. Яичники тюльки IV стадии зрелости (слева) и III (справа), 21 - 25 июня 2001 г., 1 – старшая генерация ооцитов, заполненных желтком (1-ая порция), 2 – вторая порция, начало вакуолизации, 3 – резервный фонд, 4 – опустевшие фолликулы.

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) тюльки Рыбинского водохранилища колеблется от 4,2 до 66,7 тыс. икринок (в среднем 25,4 тыс. икринок). У годовиков в среднем она колебалась от 4,2 тыс. икринок до 15,2 тыс. икринок (в среднем 8,5 тыс.), у двухгодовиков от 14,7 до 66,7 тыс. икринок (в среднем 30,7 тыс. икринок). Плодовитость у единственной пойманной самки в возрасте 3+, длиной 82 мм и массой 7,3 г меньше средней ИАП трёхлеток и составила 26,2 тыс. икринок. Четырёхлетки составляют очень незначительный процент в уловах тюльки Рыбинского водохранилища, (основная часть популяции тюльки элиминируется после нереста в возрасте 2+).

В Каспийском море абсолютная и относительная плодовитость тюльки возрастают с увеличением возраста (до четырех лет), массы и длины тела, но на пятом году жизни наблюдается крайнее истощение организма после нереста, и показатели воспроизводства резко падают (Рычагова, 1983). Индивидуальная абсолютная плодовитость тюльки Рыбинского водохранилища находится в прямой зависимости от массы (Q) и стандартной длины тела (l) и описывается уравнениями регрессии: $ИАП = -0,0242 + 9601,4Q$, ($r = 0,78$) и $ИАП = -0,0784 + 1439,7l$ ($r = 0,80$).

Сравнительный анализ воспроизводительной способности тюльки разных водоёмов показал, что ИАП при продвижении тюльки в северные широты изменилась незначительно. В Волго-Каспийском регионе при заселении тюлькой волжских

водохранилищ наблюдается некоторое снижение ИАП. В Каспийском море она составляет в среднем 31,0 тыс. икринок (Киселевич, 1937; Световидов, 1952), в Куйбышевском водохранилище она около 26,0 тыс. икринок (Козловский, 1987), а в Рыбинском 25,4 тыс. икринок (размах 4,2 до 66,7 тыс. икринок), исключением является Воткинское водохранилище, где плодовитость тюльки составляла 44,0 тыс. икринок (Антонова, Пушкин, 1985).

Обычно у видов с широким естественным ареалом, например, у леща наблюдается большая ИАП на периферии ареала (Соколова, 1990). В Азовском бассейне, изменений абсолютной плодовитости по мере продвижения тюльки в днепровские водохранилища, практически не наблюдалось. В Волго-Каспийском регионе при заселении тюлькой волжских водохранилищ наблюдается некоторое снижение абсолютной плодовитости, за исключением Воткинского водохранилища. Размах колебаний ИАП увеличивается в водохранилищных популяциях тюльки. Данное явление возможно, характерно для популяций рыб в новых условиях, например, при интродукции салаки в Аральское море её ИАП увеличилась более чем 2 раза, с 28 тыс. икринок до 61 тыс. икринок, наблюдалось так же увеличение размаха колебаний плодовитости (Быков, 1962). Но увеличение ИАП наблюдается только на первых этапах вселения вида, когда численность популяции ещё небольшая, а обеспеченность пищей высокая, в дальнейшем этот показатель должен снижаться. Различия в величине абсолютной плодовитости обусловлены годом вселения тюльки и временем исследования воспроизводства тюльки.

Показатель популяционной плодовитости тюльки Рыбинского водохранилища составил 25,7 тыс. икринок.

Средняя относительная плодовитость тюльки из Рыбинского водохранилища является самой большой среди рассматриваемых водоёмов нового ареала (6217 икринок на 1 г массы). В целом, наблюдается повышение относительной плодовитости тюльки при её продвижении с юга на север, вследствие чего увеличивается воспроизводительная способность самок. Высокая относительная плодовитость позволяет виду быстро реагировать изменением численности популяции на изменения условий среды и этим компенсировать нестабильность воспроизводства, зависящего у короткоцикловых видов от урожайности одного поколения, образующего основу нерестового стада (Белянина, 1971). Интенсификация процессов размножения, приводит к естественной смертности в более раннем возрасте (Спановская, 1976). Очевидно, вследствие этого, в Рыбинском водохранилище продолжительность жизни тюльки не превышает трех лет.

Таким образом, в новых условиях тюлька сохранила порционность икротетания, хотя количество порций в волжских водохранилищах сократилось до двух. У

днепровских популяции количество порций не сократилось. В пределах нового ареала, в том числе в Рыбинском водохранилище тюлька по-прежнему созревает на втором году жизни, а максимальная продолжительность жизни составляет 3,5 года. По сравнению с нативными популяциями, тюлька из водохранилищ имеет меньший средний диаметр и изменчивость икринок и несколько большую относительную плодовитость. Абсолютная плодовитость тюльки волжских водохранилищ при продвижении на север меняется незначительно. При этом размах изменчивости АП в волжских популяциях больше, чем каспийских. Жизненные циклы при вселении тюльки в днепровские водохранилища изменились в меньшей степени, по сравнению с волжскими популяциями тюльки.

ГЛАВА VI. Роль тюльки в ассоциациях пелагиали пресноводных экосистем.

С середины 50-х до 90-х гг. XX века в пелагиали верхневолжских водохранилищ доминировал северный вселенец – снеток *Osmerus eperlanus* (Володин, Иванова, 1987; Экологические проблемы..., 2001). В 1994 г., в Рыбинском водохранилище отмечен другой вселенец, пришедший с юга – тюлька (Терещенко, Стрельников, 1997).

Тюлька по своим трофэкологическим характеристикам, как и снеток, является типичным планктофагом. В настоящее время биотопы, которые предпочитал снеток и биотопы, освоенные тюлькой, совпадают лишь частично (Кияшко и др., 2006). И в летний и в осенний период, большая часть популяции тюльки сосредоточена в верховьях речных плесов, которые мало подвержены ветровым волнениям. Кроме того, в более мелководных речных плесах температура воды и концентрация зоопланктона выше и меньше воздействие антропогенных факторов (судоходства, загрязнения сточными водами) (Горин, 1985; Кияшко и др., 2006). В то же время основные нагульные скопления снетка были сосредоточены в Центральном плесе Рыбинского водохранилища (Пермитин, Половков, 1978).

В 1998 г. доля тюльки в траловых уловах достигла 10%, а доля снетка по сравнению с 1995 г. снизилась в 2 раза, и составила 30%. В пелагиали в массе появляются молодь леща и плотвы, которые раньше нагуливались преимущественно в прибрежной зоне водохранилища (Поддубный, 1971). В 2000 г. встречаемость снетка в уловах упала ниже 1%, а тюлька занимала в пелагиали господствующее положение. В 2001 -2002 г.г. тюлька в уловах составляла уже более 90%. В 2003 г. г. численность тюльки осталась приблизительно на уровне 2001-2002 г. г., но в уловах появилась молодь окуня (14%) (Кияшко, Слынько, 2003).

Осенью 2004 г. соотношение рыб в уловах пелагического трала несколько изменилось. Хотя тюлька и осталась доминантным видом в пелагиали водохранилища, её

численность упала, зато резко увеличилась относительная численность судака и чехони. Возможно, снижение численности тюльки в Рыбинском водохранилище обусловлено истощением резервов кормовой базы и значительным прессом хищников, соответственно, численность и биомасса вида приходит в равновесие с новой средой обитания и происходит окончательная натурализация вида (Карпевич, 1998). Из-за появления малоурожайного поколения сеголеток 2004 г. (сеголетки составляли всего 16,5% от октябрьских траловых уловов), летом 2005 г. доля тюльки в уловах осталась сравнительно низкой, а в уловах, по-прежнему, были многочисленными сеголетки окуня и судака

Вселение тюльки оказало влияние на трофические цепи верховолжских водоемов. Снижая биомассу зоопланктона, тюлька может обострять пищевую конкуренцию местных рыб. Так, в Куйбышевском водохранилище тюлька выедает до 67% биомассы зоопланктона (Таиров, 1999). Тюлька и сама является объектом питания хищных рыб. Трофические сети верховолжских водохранилищ до и после вселения тюльки показаны на рис. 9.

В верховолжских водохранилищах половозрелая тюлька отдает предпочтение крупным ракообразным: *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Daphnia*, *Heteroscope*, у сеголеток доминируют мелкие: *Bosmina*, *Cyclopoida*, велигеры дрейссены, водоросли (Кияшко, 2004). В Куйбышевском водохранилище тюлька отдает предпочтение тем же группам организмов (Коган, Зайцева, 1974; Коган, 1975). Как показал анализ величины сходства пищи у тюльки и других пелагических видов рыб, наиболее напряженные отношения с тюлькой в течение сезона складываются у типичных планктофагов (сетка, ряпушки, уклейки) за исключением синца (Кияшко, Слынько, 2003).

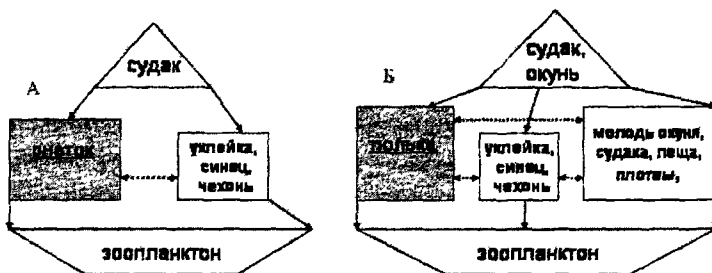


Рис. 9. Трофические сети в пелагиали верховолжских водохранилищах до (А) и после (Б) вселения тюльки, ◄----► - пищевая конкуренция.

Для другой группы (молодь леща, плотвы, окуня, судака), характерна сезонная смена стратегии питания. У молоди леща и плотвы, которые в это время доминировали, наряду с тюлькой, происходят изменения типа питания от планктонного на бентосный, а у молоди окуня и судака преимущественно хищный, поэтому в августе у них наблюдается снижение степени пищевого сходства (Кияшко, Слынько, 2003).

Как у любого короткоциклового вида, у тюльки динамика численности часто определяется урожайностью одного поколения. Межгодовые флуктуации численности у таких видов могут быть очень большими (Лапин, 1971; Криксунов, 1995).

Так, в осенних уловах 2004 г. и летних уловах 2005 г., кроме тюльки, в пелагиали доминировала молодь окуня и судака. По нашему мнению, легкодоступная для питания хищников тюлька вызвала вспышку численности окуня и судака (за счет повышения плодовитости хищников), которые стали оказывать мощный пресс на популяцию тюльки Рыбинского водохранилища. Особенно сильное влияние могла оказывать подростя к концу лета молодь судака и окуня, перешедшая на питание с зоопланктона на сеголеток тюльки. Например, в 2002 г. частота встречаемости тюльки желудках судака составляла 66,7%, у окуня 80%, щуки 77,8 %, налима 66,7% (Кияшко, Степанов, 2003). Поэтому, доля тюлька в уловах 2004 - 2005 гг. снизилась. Похожая картина наблюдалась в Воткинском водохранилище (Горин, 1985). Тем не менее, даже малочисленное поколение на следующий год при благоприятных условиях может дать мощное пополнение.

Итак, вселившись в 1990-е годы в верховолжские водохранилища, тюлька заменила другого массового вселенца – снетка. В пелагиали верховолжских водохранилищах тюлька в большом количестве выедает зоопланктон, отдавая предпочтение крупным ракообразным. Благодаря высокой численности в пелагиали, тюлька служит доминирующим кормовым объектом для хищных рыб. Снижение численности тюльки в Рыбинском водохранилище может быть обусловлено сокращением кормовой базы и значительным прессом хищников, соответственно, численность вселенца стабилизируется и происходит окончательная натурализация вида. Таким образом, тюлька вошла в экосистему верховолжских водохранилищ и может вносить изменения в структуру сообществ пелагиали и оказывать влияние на численность и биологические параметры аборигенных видов рыб.

ВЫВОДЫ.

1. Сезонный анализ регистрирующих структур, размерного состава тюльки и оценки, выполненные разными операторами, показали возможность использования отолитов для определения возраста этого вида.

2. Популяция тюльки Рыбинского водохранилища представлена 4-мя возрастными группами, летом доминируют двухлетки, осенью сеголетки; на первом году жизни соотношение самцов и самок приблизительно одинаковое, на втором и третьем году жизни преобладают самки.

3. За последние 6 лет темп роста тюльки Рыбинского водохранилища изменился незначительно, за исключением сеголеток, темп роста которых несколько снизился.

4. Среди водохранилищ верхней Волги самые высокие темпы роста имеет популяция тюльки Ивановского, самые низкие - Горьковского водохранилища, что связано с температурными условиями и кормовой базой водоемов.

5. Индивидуальная изменчивость роста тюльки всех возрастов Рыбинского водохранилища повышается от весны к осени. Во всех возрастных группах тюльки Рыбинского водохранилища изменчивость достаточно высокая, хотя у сеголеток она выше по сравнению с двух- и трехлетками. В бассейне Верхней Волги наибольшей изменчивостью обладает тюлька из Шекснинского и Горьковского водохранилищ.

6. Тюлька из нативных популяций (Азовского и Каспийского морей) отличается меньшими темпами роста и меньшей изменчивостью, по сравнению с водохранилищными популяциями. Инвазия гребневика мнемииопсиса оказала негативное влияние на темпы роста тюльки в пределах естественного ареала, особенно в Азовском море.

7. В волжских водохранилищах тюлька сохранила порционность икротетания, но количество порций сократилось до двух.

8. В Рыбинском водохранилище тюлька созревает на втором году жизни, а максимальная продолжительность жизни составляет три с половиной года.

9. По сравнению с нативными популяциями, у тюльки из волжских водохранилищ наблюдается меньший диаметр и изменчивость икринок.

10. Индивидуальная абсолютная плодовитость тюльки волжских водохранилищ при продвижении на север меняется незначительно. При этом средняя относительная плодовитость увеличивается.

11. Тюлька вошла в экосистему верхневолжских водохранилищ, изменила структуру сообществ пелагиали и оказывает влияние на численность и биомассу популяций аборигенных пелагических рыб.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

- 1) Осипов В.В. Рост инвазийного вида – тюльки *Clupeonella cultriventris* в Рыбинском водохранилище // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Мат. конф. молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ им. А.Н.

- Северцева, 20-21 апреля 2004 г., товарищество научных изданий КМК, М., 2004. с. 112 – 115.
- 2) Осипов В.В., Дребуадзе Ю.Ю. Опыт химического анализа отолитов тюльки *Clupeonella cultriventris* Рыбинского водохранилища с помощью электронного микроскопа //Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов Мат. международной конференции 6-9 сентября 2004 г., Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, 2004. с. 105 – 106.
 - 3) Осипов В.В., Кияшко В.И. О воспроизводстве тюльки *Clupeonella cultriventris* Рыбинского водохранилища // Популяции в пространстве и времени. Сб. мат. докладов VIII Всероссийского популяционного семинара 11- 15 апреля 2005 г., Нижний Новгород, 2005. с 305 - 306.
 - 4) Осипов В.В. Изменчивость роста тюльки *Clupeonella cultriventris* верхневолжских водохранилищ //Чужеродные виды в Голарктике (БОРОК 2). Тез. докладов II Международного симпозиума по изучению инвазионных видов 27 сентября -1 октября 2005 г., Рыбинск - Борок, 2005. с. 162-163.
 - 5) Кияшко В.И., Осипов В.В., Слынько Ю.В. 2006. Размерно-возрастные характеристики и биологическая структура популяции тюльки *Clupeonella cultriventris* при её натурализации в Рыбинское водохранилище // Вопросы ихтиологии. Т. 46, вып. 1., С. 68 - 76.
 - 6) Осипов В.В., Кияшко В.И. 2006. Особенности воспроизводства тюльки при её вселении в пресноводные экосистемы // Вопросы ихтиологии. Т. 49, вып. 4. (в печати).

Принято к исполнению 25/04/2006
Исполнено 26/04/2006

Заказ №324
Тираж: 100 экз.

ООО «11-й ФОРМАТ» ИНН 7726330900
Москва, Варшавское ш , 36
(495) 975-78-56
(495) 747-64-70
www.autoreferat.ru

2006A
8600

82-8600

3

344