

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/275042295>

Питание и поведение личинок плотвы *Rutilus rutilus* в период покатной миграции

Thesis · May 2002

CITATIONS

0

READS

122

1 author:



Pavel I. Kirillov

Severtsov Institute of Ecology and Evolution

75 PUBLICATIONS 144 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Lethenteron project [View project](#)



Monitoring of populations of Pacific salmon in the rivers of the eastern part of Smirnykhovsky district of Sakhalin Island [View project](#)

На правах рукописи

Кириллов Павел Иванович

ПИТАНИЕ И ПОВЕДЕНИЕ ЛИЧИНОК ПЛОТВЫ
RUTILUS RUTILUS
В ПЕРИОД ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ

Специальность 03.00.10 – ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2002

Работа выполнена в лаборатории поведения низших позвоночных Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН)

Научный руководитель:

академик РАН, доктор биологических наук, профессор Д.С. Павлов

Научный консультант:

доктор биологических наук В.Н. Михеев

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, проф. Ю.С. Решетников

кандидат биологических наук В.М. Стыгар

Ведущая организация:

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН, Борок)

Защита состоится 13 мая 2002 г. в 14.00 часов на заседании Диссертационного Совета Д 002.213.02 при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 117071 Москва, Ленинский проспект, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН.

Автореферат разослан 08 апреля 2002 г.

Ученый секретарь

Диссертационного Совета.

кандидат биологических наук

Л.Т. Капралова

Актуальность проблемы. Одним из важнейших этапов жизненного цикла многих пресноводных рыб является покатная миграция их молоди. Она проявляется в движении рыб вниз по течению от мест размножения к местам нагула. Данный тип миграций рассматривают как одну из форм кормовых миграций рыб, а основной причиной их возникновения (в эволюционном аспекте) считается недостаток пищи в районах нереста производителей. Покатная миграция ведет к расселению молоди рыб и способствует оптимизации использования кормовых ресурсов ареала, сохранению и расширению мест нагула (Чугунов, 1928; Шмидт, 1936; Никольский, 1961; Harden-Jones, 1968; Павлов, 1979 и др.).

Вопросы о причинах возникновения миграций рыб в процессе исторического развития и о факторах, вызывающих эти миграции в настоящее время, необходимо разграничивать. Условия питания могут являться одним из важнейших факторов, определяющим пространственное распределение и перемещение рыб, особенно их личинок, запасы энергии которых невелики и требуют постоянного пополнения. Известно, что трофический фактор участвует в реализации покатной миграции молоди рыб в комплексе с другими факторами, и его воздействие осуществляется через различные механизмы (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981; 1988; 1999 и др.). Вместе с тем, одних только сравнительных данных по питанию мигрирующей и немигрирующей молоди туводных рыб в реках недостаточно для оценки роли трофического фактора, как одной из причин (непосредственной или косвенной) реализации их покатной миграции. Кроме этого необходимы дополнительные данные по распределению молоди рыб в реке; составу, распределению и численности их кормовых объектов; а также необходимо проведение специальных экспериментальных исследований.

В данной работе объектом изучения выбрана молодь плотвы, которая уже многие годы является модельным объектом для изучения ската туводных видов рыб на ранних этапах онтогенеза (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981; Pavlov, 1994; Pavlov et al., 2001). Однако, в процессе этих исследований детального изучения роли трофического фактора в реализации покатной миграции туводных рыб в реках не проводилось. И вопрос о том, принимает ли трофический фактор участие в стартовых механизмах покатной миграции молоди этих рыб или является только исторической причиной возникновения их ската, до сих пор остается открытым.

Цель и задачи исследования

Цель настоящей работы: выявление роли трофического фактора в реализации покатной миграции личинок плотвы в реке.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- изучить распределение и закономерности покатной миграции ранних личинок плотвы;
- исследовать состав, распределение и численность кормовых объектов молоди плотвы;
- выявить особенности питания и пищевого поведения скатывающейся и оседлой молоди плотвы;
- изучить роль условий питания и накормленности личинок плотвы в их активном выходе из прибрежья в поток;
- на основе анализа закономерностей питания, распределения и поведения молоди плотвы установить роль трофического фактора в ее покатной миграции.

Научная новизна. В работе применен новый методический подход к изучению механизмов реализации покатной миграции молоди рыб в раннем онтогенезе. Этот подход заключается в сочетании экспериментальных работ с круглосуточными синхронными исследованиями распределения, покатной миграции и питания ранних личинок плотвы в реке, а также состава, распределения и численности их кормовых объектов. В процессе этих исследований обнаружены два типа группировок личинок плотвы в прибрежье реки, которые мы условно называем – "лимно"- и "реоскопления". Выявлены различия в характеристиках питания молоди плотвы в прибрежье и в потоке, проявляющиеся, как правило, в меньшей степени накормленности скатывающихся личинок, по сравнению с "оседлой" молодью. Отмечено снижение двигательной активности, индуцированной течением и освещенностью, сытых и кормящихся в прибрежье личинок плотвы. Выявлено, что благоприятные условия питания могут быть одной из причин снижения интенсивности покатной миграции. Показано, что трофический фактор может играть важную роль в механизмах реализации покатной миграции личинок плотвы, воздействуя через особенности их пищевого поведения и через изменение их двигательной активности.

Теоретическое и практическое значение. В последнее время активно исследуются механизмы формирования покатной миграции молоди рыб. Данная работа дополняет эти фундаментальные исследования в части трофического фактора и позволяет полнее понять механизмы и закономерности этой миграции. Прикладное значение работы состоит в том, что ее результаты могут быть использованы для создания новых подходов к управлению поведением рыб с целью увеличения эффективности их воспроизводства и повышения рыбопродуктивности водоемов.

Апробация. Результаты исследований, составляющих основу диссертации, докладывались на 2-м Всероссийском совещании по поведению рыб (Борок, 1996 г.), на расширенных коллоквиумах лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН (в 1998, 2000 и 2002 г.г.) и на Всероссийской Конференции «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане» (Черноголовка, 2001 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 работ и сдана в печать 1.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и списка литературы. Диссертация изложена на 114 страницах машинописного текста. Иллюстративный материал представлен 13 рисунками и 22 таблицами. Список литературы включает 153 наименования, из них 36 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе проанализированы имеющиеся в литературе сведения о роли питания молоди рыб в ее покатной миграции. Представлены современные взгляды на механизмы покатной миграции молоди рыб. Рассмотрены сведения о распределении и покатной миграции ранней молоди плотвы.

Анализ данных литературы позволил сформулировать рабочие гипотезы исследования, объясняющие возможную роль трофического фактора (наряду с другими причинами) в реализации покатной миграции молоди плотвы:

1. Молодь активно выходит в транзитный поток для питания в нем дрифтом.
2. Молодь активно выходит на поток и использует его транспортную силу для ухода из мест, где условия питания ухудшаются и для поиска мест с лучшими условиями питания
3. В скат вовлекаются ослабленные и нежизнеспособные особи.
4. В скат случайно вовлекаются особи, питающиеся на границе с транзитным течением.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор полевого и экспериментального материала проводился в Тверской области в конце мая - начале июня 1994 года на реке Держа и 1995 - 1998 г.г. на реке Большая Коша. Покатную молодь плотвы (этап развития C_1) ловили пассивными орудиями лова с использованием обычных методик (Павлов и др., 1981). В прибрежье молодь отлавливали сачком из двух типов скоплений - на течении ("реоскопления") и в зонах с очень слабым течением (0.5 - 3 см/сек) или без него ("лимноскопления"). Одновременно с их-

тиопробами в 1996-97 г. г. по стандартным методикам (Киселев, 1956) отбирали зоопланктонные пробы, в которых определяли число, размер и таксономическую принадлежность отловленных организмов. Затем рассчитывали концентрацию и биомассу зоопланктона в реке.

При анализе питания молоди использовали стандартные методики (Методическое пособие, 1974). Количество пищи в кишечниках молоди плотвы визуально оценивали по степени наполнения кишечного тракта с использованием модифицированной шестибальной шкалы Н. В. Лебедева (Павлов и др., 1988). Во всем пищевом комке определяли таксономический состав съеденных организмов, учитывали количество и размеры жертв. Массу съеденных организмов оценивали путем расчета их «восстановленных весов». Для количественного анализа изменений характеристик питания личинок применяли индекс потребления (ИП). Градацию индексов потребления принимали за показатели накормленности рыб. Для выявления основных объектов питания рассчитывали частные индексы потребления. Также определяли частоту встречаемости кормовых объектов. При вычислении общих ИП и частоты встречаемости пустые кишечники не учитывали.

Для изучения питания ранней молоди плотвы в условиях сумерек и в полной темноте личинок на этапе развития C_1 в течение суток выдерживали без корма в аквариуме с прозрачными стенками, установленном в русле реки. Затем в аквариум запускали науплиев копепод, и через 70 минут часть молоди плотвы (15 экз.) отбирали для оценки степени наполнения их кишечного тракта. Эксперимент проводили при освещенности 10^{-1} - 10^{-3} лк (естественная освещенность ночью на западе Тверской области в июне) или 0 лк (искусственно создавали полную темноту - аквариум закрывали светонепроницаемым экраном).

Зависимость двигательной активности личинок плотвы, индуцированной течением и освещенностью, от условий питания и степени их накормленности исследовали с применением двухсекционных щелевых камер (Pavlov et al., 1997), располагаемых в русле реки. В стартовую камеру, в которой отсутствовали или присутствовали науплии копепод, помещали 20 личинок плотвы на этапах развития C_1 и C_2 , отловленных за сутки до этого. Опыты ставили на голодных и сытых личинках. Экспериментальную акклимацию проводили 2 часа при закрытых отверстиях, т.е. без течения. При дневной (десятки тысяч люкс) или сумеречной (10^1 лк) освещенности открывали все отверстия. Через 2 часа при не изменившейся дневной или снизившейся сумеречной освещенности (до 10^{-1} - 10^{-2} лк) производили подсчеты количества рыб в камерах установок. Средний

процент выхода молоди из стартовой камеры на поток и в прибрежье принимали за показатель двигательной активности личинок рыб.

Всего было взято и обработано 56 ихтиопланктонных и 29 зоопланктонных проб в прибрежье; 33 и 29, соответственно, проб на стрежне. Проанализировано содержимое кишечных трактов 1269 экз. "оседлой" и 328 экз. скатывающейся молоди плотвы. Проведено 5 экспериментов с голодными личинками плотвы при неизменной дневной освещенности. При снижении уровня освещенности проведено 30 опытов по изучению влияния условий питания на активность личинок плотвы, а также 24 опыта по исследованию влияния степени накормленности на этот показатель. Проведено 2 эксперимента по изучению возможности питания личинок в сумерках и полной темноте.

Статистическую обработку результатов исследований проводили методом многофакторного дисперсионного анализа, расчета критерия Стьюдента для долей, а также с использованием непараметрического критерия Уилкоксона и U-критерия Манна-Уитни (Лакин, 1990).

Глава 3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК ПЛОТВЫ И ИХ КОРМОВЫХ ОБЪЕКТОВ

Распределение молоди плотвы и особенности ее покатной миграции

Личинки плотвы в прибрежье реки образовывали два типа скоплений (Нездолий, Кириллов, 1997). "Реоскопления" представляли собой скопления рыб на границе с русловым потоком, где скорости течения составляли от 40 до 90% от величины критической скорости течения для находящихся там личинок (5-9 см/с). По виду эти скопления напоминали ходовые стаи, в которых личинки, проявляя реореакцию, придерживались постоянного участка. Скопления, находящиеся в зонах с очень слабым течением или без него, рассматривали как "лимногруппировки". Чаще всего они напоминали стаи кругового обзора. Некоторые из них постоянно находились в определенном месте, другие совершали перемещения, и между ними происходил обмен особями.

Днем личинки вели подвижный, стайный образ жизни и находились преимущественно в плесовых заливах или "окнах" растений с очень низкими скоростями течения (в лимноусловиях), или на границе с транзитным потоком, проносящим кормовые объекты (в реоусловиях). С наступлением вечерних сумерек стаи сначала рассредоточивались, а при освещенностях в единицы люкс частично распадались. Часть рыб оказывалась в транзитном потоке, остальные - в гидравлической тени углублений дна, камней и макрофитов. Ночью личинки находились в состоянии относительного покоя. Особи, оставшиеся в реоусловиях, сохраняли более плотные, чем днем стаи и проявляли чет-

кую реореакцию. В лимноусловиях личинки чаще находились на дне, среди растений или зависшими в толще воды. Плавательные движения у них наблюдались только при испуге или во время броска за кормовым объектом. Утром личинки постепенно собирались из разных участков побережья в скопления, характерные для дневного периода суток.

Гидрологические условия в реке в период проведения нами исследований не были одинаковыми. Так, в 1995 и 1996 годах в реке отмечался нормальный летний межженный уровень, а в 1997 г. пробы отбирались в период медленного спада уровня воды после дождевого паводка. Мы не проводили специальных исследований для выявления изменения количества молоди плотвы в прибрежье после паводка, но явного снижения ее численности в этот период не отмечалось. Однако количественные показатели покатной миграции молоди плотвы в этот период были очень низки. В 13 пробах, взятых на стрежне, было отмечено всего 47 личинок плотвы на этапе развития C_1 . Этого количества оказалось не достаточным для проведения исследований. Напротив, количество молоди плотвы, отловленной в прибрежных скоплениях, было достаточным для проведения статистической обработки данных о размерах и массе молоди, а также анализа характеристик ее питания.

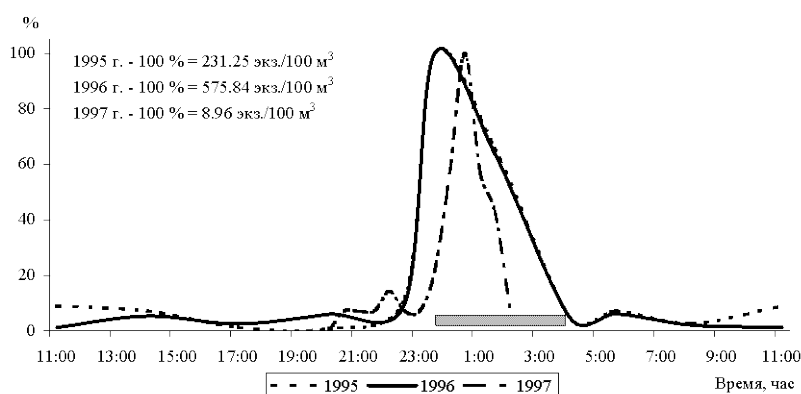


Рис. 1. Суточная динамика покатной миграции ранних личинок плотвы (C_1) в р. Б. Коша. (■) - темный период суток 10^{-1} - 10^{-3} Лк

Суточная динамика ската (рис. 1) молоди плотвы имела типичную ритмику для рек с прозрачной водой (более 30 см по диску Секки): с резким увеличением интенсивности миграции в сумеречно-ночное время суток. Максимальное количество мигрантов отмечалось в 23³⁰ - 0³⁰ ч при освещенности в десятые доли люкса. В 1995 г. размеры скатывающихся личинок (7.1 ± 0.2 мм) и "оседлой" (7.3 ± 0.3 мм) молоди достоверно не отличались. В 1996 г. молодь из "лимноскоплений" по длине и по массе (6.9 ± 0.2 мм, 2.2 ± 0.1 мг) была достоверно меньше ($p < 0.001$) личинок из "реоскоплений" (7.1 ± 0.2 мм, 2.6 ± 0.1 мг) и покатной молоди (7.1 ± 0.2 мм, 2.4 ± 0.1 мг). Скатывающиеся особи

имели достоверно меньшую массу ($\rho < 0.01$), по сравнению с молодью из "реоскоплений" и не отличались от них по размерам.

В 1997 г. молодь из "реоскоплений", в целом, и по длине, и по массе (7.9 ± 0.2 мм, 3.2 ± 0.2 мг) была достоверно ($\rho < 0.001$) крупнее личинок из "лимноскоплений" (7.8 ± 0.3 мм, 3.0 ± 0.3 мг). Причем в светлое время суток (с 20 до 23³⁰ ч) разница была недостоверной, а в сумеречное время (с 0 до 2 ч) - достоверной. Средняя длина особей из "лимноскоплений" по мере вечернего снижения освещенности достоверно уменьшалась (с 7.8 ± 0.3 мм до 7.7 ± 0.3 мм), а средняя длина представителей "реоскоплений" увеличивалась (с 7.9 ± 0.2 мм до 8.0 ± 0.2 мм). Эти данные указывают на то, что в светлое время суток часть рыб как из той, так и из другой группировок обитает и в рео-, и в лимноусловиях, а ночью эти группировки разобщены. По биохимическому и морфометрическому показателям доказано взаимное перераспределение ранней молодежи между двумя группировками в прибрежье реки (Павлов и др., в печати).

Состав и распределение кормовых организмов

Основные кормовые объекты (длиной от 0.15 до 0.7 мм) личинок плотвы в реке были представлены коловратками *Keratella* spp., ракушковыми *Ostracoda* gen.sp., ветвистоусыми (*Daphnia* spp., *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*) и веслоногими (науплии, копепоиды и взрослые *Cyclopoidea*) рачками, а также личинками хирономид *Chironomidae* gen.sp. I и II возрастных стадий.

В целом, среднесуточная концентрация кормовых объектов плотвы в 1996 г. в прибрежных заливах реки (3300.2 экз./ 1 м^3) была в 4.5 раза выше таковой на стрежне (715.2 экз./ 1 м^3). В прибрежье относительное количество кормовых объектов вечером увеличивалось, а по мере наступления сумеречно-ночного периода суток снижалось. В утренние сумерки наблюдалось увеличение их концентрации. На стрежне в течение светлого периода суток относительное количество кормовых организмов не претерпевало существенных изменений, а с наступлением вечерних сумерек повышалось, в среднем, в два раза. В утренние сумерки в речном потоке наблюдалось снижение их концентрации. Видовой состав организмов, отловленных на течении, практически не отличался от такового в прибрежье, но количественное соотношение представителей разных систематических групп было различным. Так, в прибрежье очень редко отмечались личинки хирономид, а в течении – босмины, дафнии и веслоногие рачки.

Среднее количество основных кормовых объектов личинок плотвы в реке в 1997 году было в 2 – 3 раза ниже, чем в 1996 году. В прибрежье, в целом, их было в 3.5 раза больше, чем на стрежне и по мере снижения освещенности их число увеличивалось,

достигая своего максимального значения в 1³⁰ ч. На стрежне количество кормовых организмов было относительно постоянным. В сумеречный период их число несколько повышалось, а с наступлением темноты снижалось. Таксономический состав потенциальных кормовых объектов в прибрежье и на стрежне реки был одинаков. На стрежне доля основных кормовых объектов была примерно равной (до 33%), за исключением личинок хирономид I возрастной стадии (до 47%). Численность последних ночью была больше, чем вечером. В прибрежье по численности преобладали дафнии, остракоды и хидорусы (вечер), либо только дафнии (ночь). Личинки хирономид в прибрежье встречались редко, причем ночью вообще не были отмечены.

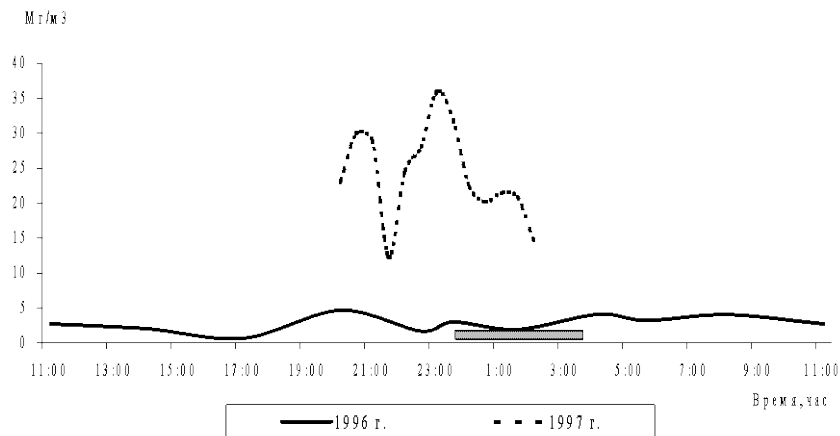


Рис. 2 Динамика биомассы основных кормовых объектов личинок плотвы в р. Б. Коша (ветвистоусые рачки + личинки хирономид - средние значения; \blacksquare - темный период суток $10^{-1} - 10^{-3}$ Лк)

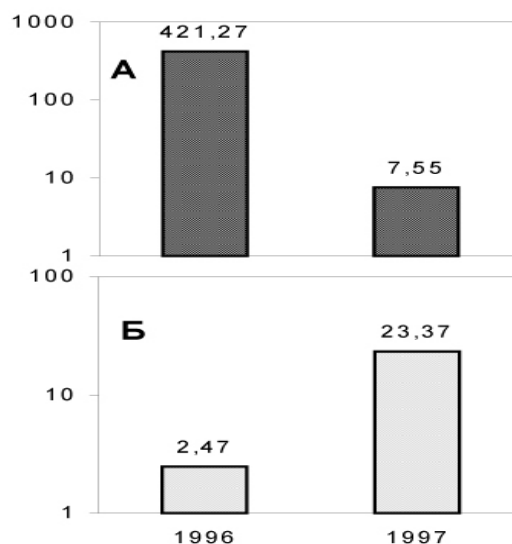


Рис. 3 Интенсивность покатной миграции и среднее обилие корма в разные годы исследований в р. Б. Коша. (Средние значения в период с 23³⁰ до 1³⁰ ч); А - Интенсивность покатной миграции, экз./100 м³; Б - Биомасса кормовых объектов, мг/м³)

В отличие от количества планктонных организмов их биомасса в 1997 году значительно превышала биомассу кормовых объектов в 1996 году. Средние показатели биомассы основных объектов питания личинок плотвы в р. Большая Коша в 1996 и 1997 годах отражены на рис. 2. Так как основными кормовыми объектами личинок плотвы (по массе) (см. Гл. 4) были ветвистоусые рачки и личинки хирономид, то на иллюстрациях отображены средние значения биомассы только этих групп.

Показатели интенсивности покательной миграции личинок плотвы в 1997 году были гораздо ниже, чем в 1996 г. Из рис. 3 видно, что, чем больше была биомасса кормовых объектов в реке, тем меньше было количество скатывающихся личинок.

Глава 4. ПИТАНИЕ И ПОВЕДЕНИЕ РАННИХ ЛИЧИНОК ПЛОТВЫ

Показатели питания мигрирующих и немигрирующих личинок плотвы

В 1995 году в кишечниках, как покательной, так и нескатывающейся молоди плотвы чаще всего отмечались мелкие (0.1 - 0.25 мм) остракоды, хидорусы и науплии веслоногих рачков, а в 1996 году - коловратки, остракоды и хидорусы. Частота их встречаемости в кишечниках составляла до 90 %. Кроме того, в пищевом комке личинок не много реже встречались босмины и дафнии. В 1996 году у "оседлой" молоди в пище часто отмечались науплии и копеподиты веслоногих рачков (до 65 %), которые отсутствовали в кишечниках скатывающихся личинок.

По массе основными кормовыми объектами личинок плотвы в 1995 г. были хидорусы и в некоторые часы суток босмины, а в 1996 году - хидорусы и личинки хирономид I возрастной стадии. Спектры питания (% по массе) личинок из прибрежных группировок и покательной молоди были довольно сходными. Ночью и в предрассветные часы среди скатывающихся личинок отмечалось большое количество (до 50 %) особей с пустыми пищеварительными трактами. Среди "оседлых" личинок особи с пустыми пищеварительными трактами были отмечены только в утренние сумерки (до 12 %).

В течение суток у личинок дважды наблюдались пики значений ИП (рис. 4). Утренний максимум у скатывающихся личинок и "оседлой" молоди совпадал по времени, а вечерний - у скатывающейся молоди был на 3 – 3.5 часа раньше, чем у нескатывающейся. В целом, различия в величине суточного изменения ИП личинок из "реоскоплений" и "лимноскоплений" были недостоверными, поэтому на графике они представлены объединенной кривой. И в 1995 и в 1996 годах в 20⁰⁰ ч и только в 1995 году в 5⁰⁰ ч скатывающиеся особи имели значения ИП больше, чем личинки из прибрежья. Отличия в этих значениях ИП в 1996 году были достоверными ($p < 0.001$) только во время вечернего пика значений ИП у скатывающихся личинок. В остальное время суток

скатывающиеся особи имели значения ИП меньше, чем личинки из прибрежных группировок. В 1996 году эти различия были достоверными ($p < 0.01 - 0.001$) в течение суток, а в 1995 году достоверно ($p < 0.001$) различались значения ИП у скатывающихся личинок и "оседлой" молодежи лишь во время пика покатной миграции.

Во время спада уровня воды 1997 г. в пищевом комке личинок плотвы чаще всего встречались: зеленые водоросли (клуберииум), личинки хирономид I возрастной стадии, коловратки и науплии копепод (45-97 %). В ночное время личинки хирономид чаще встречались у личинок, питающихся на границе с транзитным течением (56-100 %), чем у особей из "лимноскоплений" (20-50 %).

По массе в кишечниках личинок плотвы из обоих типов скоплений доминировали личинки хирономид. Их доля в пищевом комке составляла в среднем около 80 %, остальные 20 % приходились на другие объекты. Более крупные личинки из "реоскоплений" достоверно чаще ($p < 0.01$) потребляли и более крупных личинок хирономид (1.04 ± 0.27 мм), по сравнению с личинками из "лимноскоплений" (0.95 ± 0.22 мм). По другим группам кормовых организмов такие различия не отмечены.

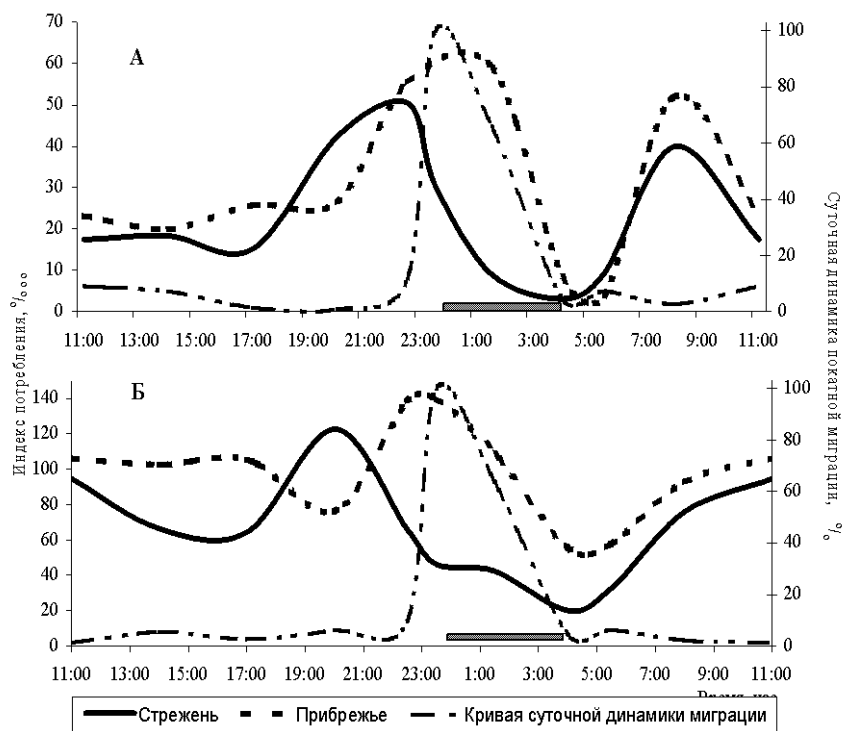


Рис. 4 Суточная динамика индекса потребления у ранних личинок плотвы (C_1) в р. Б. Коша (А - 1995 г.; Б - 1996 г.) (обозначения см. на рис. 1)

Значения ИП у представителей "реоскоплений" были достоверно ($p < 0.05-0.001$) выше, чем у представителей "лимноскоплений" (рис. 5). У личинок из обоих типов

скоплений отмечалось устойчивое уменьшение значений ИП по мере снижения освещенности. Наибольшие значения отмечены в 20³⁰ ч, наименьшие - в 2⁰⁰ ч.

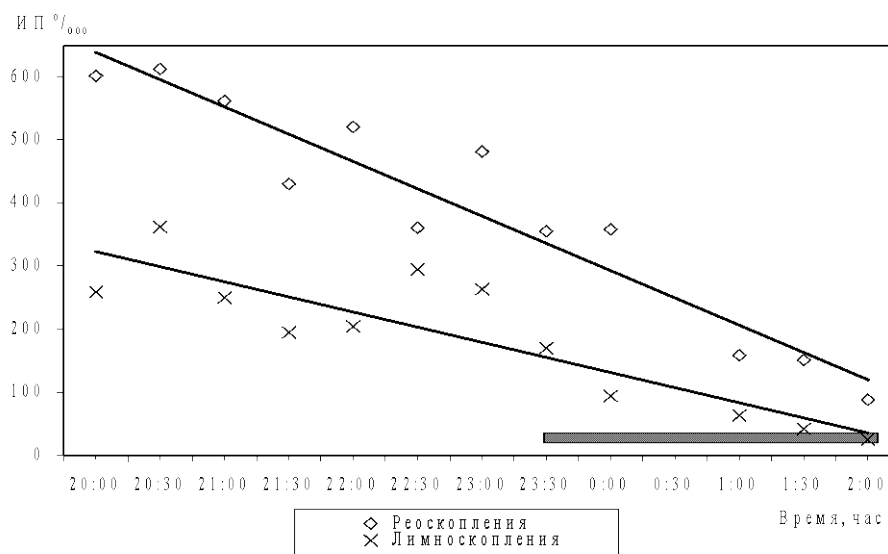


Рис. 5 Изменение индекса потребления у личинок плотвы (С₁) в прибрежье р. Б. Коша (12 - 13.06.97)

Питание личинок плотвы в условиях сумерек

Эксперименты показали, что личинки плотвы способны питаться как в условиях сумеречной освещенности, так и в темноте. Эффективность питания существенно повышалась при увеличении освещенности от 0 лк до сотых долей люкса. У рыб, кишечник которых до опыта был пуст, через 1¹⁰ ч после начала эксперимента в темноте средняя степень наполнения кишечника (0.27 ± 0.12) была достоверно ($p < 0.05$) ниже, чем при питании в сумеречных условиях (1.0 ± 0.26). В условиях сумеречной освещенности доля личинок плотвы, имевших в кишечнике пищевые частицы, была достоверно ($p < 0.01$) выше, чем личинок, находившихся то же время в темноте.

Зависимость двигательной активности личинок плотвы, индуцированной течением и освещенностью, от условий питания и степени их накормленности.

При отсутствии корма в экспериментальной установке голодная молодежь плотвы выходила на поток достоверно более активно (около 33 %), чем при наличии пищевых объектов (около 17 %) (Табл. 1). Количество рыб, вышедших в камеру, имитирующую прибрежье, при разных условиях питания достоверно не различалось. И при наличии корма и при его отсутствии отмечена тенденция к более активному выходу личинок на поток, а не в прибрежье, однако эти различия не достоверны. Таким образом, наличие корма снижает активность выхода личинок плотвы на поток.

При исследовании влияния степени накормленности ранних личинок плотвы на их двигательную активность было выявлено, что голодные особи уходили из стартовой камеры на поток реки активнее (около 80 %), чем сытые (около 60 %) (Табл. 1). Это от-

личие было достоверным ($\rho < 0.01$). В прибрежье голодные особи уходили менее активно, чем сытые, но различия не достоверны. Также отмечается достоверно ($\rho < 0.001$) более активный выход молоди на поток по сравнению с выходом в прибрежье, как голодных, так и сытых личинок. Таким образом, сытые личинки плотвы выходят на поток с меньшей активностью, чем голодные.

Табл. 1. Двигательная активность личинок плотвы в зависимости от условий питания (доля вышедших рыб от числа посаженных в стартовую камеру, %)

Условия эксперимента	Кол-во опытов	Средняя доля вышедших рыб (mean±S.D.)	
		на поток	в "прибрежье"
Без корма в установке	15	33,07±18,20	25,33±17,88
С кормом в установке	15	16,67±11,13	15,00±12,39
Голодавшие сутки до опыта	12	81,67±6,51	10,42±6,56
Питавшиеся сутки до опыта	12	57,91±7,22	14,17±7,02

Также экспериментально показано, что при снижении уровня освещенности голодная молодь в условиях отсутствия корма выходила на поток в 2- 4 раза активнее, чем при неизменной дневной освещенности.

Глава 5. РОЛЬ ПИТАНИЯ МОЛОДИ ПЛОТВЫ В ЕЕ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ

Распределение и питание молоди плотвы в реке

Более крупные размеры скатывающейся молоди плотвы по сравнению с особями, остающимися в прибрежье, уже были описаны в литературе (Павлов и др., 1981; 1990). Нами было показано, что в темное время суток скатывающиеся особи и молодь из "реоскоплений" были достоверно крупнее и по длине и по массе представителей "лимноскоплений".

Рассматривая суточную динамику питания ранних личинок плотвы необходимо отметить, что дважды в сутки (вечером и утром) они имели пики значений ИП. Утренний пик у скатывающихся личинок и "оседлой" молоди по времени совпадал, а вечерний, у мигрирующих особей наблюдался на 3 – 3.5 часа раньше. Вечерний пик значительный ИП у скатывающихся личинок совпадал по времени с максимумом количества кормовых объектов в прибрежье и с его увеличением в потоке. Максимальные значения ИП личинок, оставшихся в прибрежье, отмечались в то время, когда количество

кормовых объектов было наибольшим в потоке и сниженным в прибрежье. Снижение в сумеречно-ночное время суток количества беспозвоночных в прибрежье и его увеличение в потоке согласуется с данными многих авторов о том, что скат беспозвоночных имеет суточный ритм и возрастает в сумерки и ночью (Campbell, 1985, Барнс и др., 1992 и др.). К тому же, максимум значений ИП у личинок в прибрежье в период низкого количества их кормовых объектов в этом биотопе, видимо, можно объяснить частичным выеданием личинками рыб своих жертв или откочевкой в лимноусловия особей, наевшихся в реоусловиях.

Скатывающиеся особи, в целом, имели более низкие значения ИП, чем "оседлая" молодь. Исключением является вечернее увеличение значений индекса потребления. Это может указывать на то, что скатывающиеся личинки перед началом массового ската находились в более выгодных условиях откорма или были более активны и результативны в добывании пищи, чем особи, оставшиеся в прибрежье (Рис. 5). Но, общее количество скатывающихся личинок в реке в это время суток еще низко, и их концентрация не превышала 6% от максимального суточного значения.

Резкое снижение значений ИП у скатывающихся личинок в темное время суток, а также увеличение среди них количества особей с пустыми пищеварительными трактами может свидетельствовать о том, что во время ската молодь не питается. На то, что попавшие в поток туводные рыбы других видов перестают питаться, указывают и данные литературы (Reisen, 1972 и др.). Вероятно, это связано с низкой освещенностью и отсутствием неподвижных ориентиров в потоке воды. Ведущую роль в ориентации у ранней молоди большинства видов рыб играет зрение (Павлов, 1979). Поэтому справедливо ожидать, что возможность ориентации личинок и поиска ими жертв в потоке воды при снижении освещенности будет сведена до минимума. Известно, что на данном этапе развития молодь рыб мигрирует пассивно. Личинки случайно ориентированы относительно направления течения и не совершают активных движений в потоке. (Павлов, 1979; Павлов и др., 1999 и др.). Соответственно, объем воды, в котором имеется возможность обнаружения и захвата жертв личинкой, определяется лишь дальностью действия ее зрительных анализаторов. Отметим, что в реке Б. Коша с ее быстрым течением, каменистым неровным дном и обилием пережатков высока степень турбулентности потока. Известно, что условия даже мелкомасштабной турбулентности при невысокой концентрации кормовых объектов снижают успешность преследования и последующего захвата пищевого объекта (Landry et al, 1995 и др.).

Спецификой 1997 года было то, что в толще воды в массе отмечались личинки хирономид I возрастной стадии, которые были излюбленной пищей молоди плотвы в

этот период. Биомасса кормовых объектов благодаря личинкам хирономид в 1997 году значительно превышала таковую в 1996 году. В 1995 – 1996 годах максимальные значения ИП у личинок плотвы не превышали 150 ‰. В 1997 году значения ИП достигали 600 ‰. Мы приняли за факт, что такие высокие значения ИП могут характеризовать высокую кормовую базу личинок плотвы. Известно, что ранняя молодь рыб более чувствительна к размерно-видовому составу пищевых организмов, т.к. количество доступных кормовых объектов весьма ограничено (Михеев, 1984). Также есть сведения, что значения индексов потребления в годы с низкой и высокой кормовой базой личинок рыб на этапах развития C_1 - C_2 могут отличаться в десятки и даже сотни раз (Стрельникова, Володин, 1990 и др.). В целом, можно сказать, что в предыдущие годы обеспеченность пищей личинок плотвы была низкой, а в 1997 году – высокой, что подтверждается значениями ИП.

Роль трофического фактора в реализации покатной миграции молоди плотвы

Проведенный группой исследователей (Коган и др., 1980) сравнительный анализ питания скатывающихся и "оседлых" мальков плотвы не выявил различий в их накормленности. Аналогичные исследования, проведенные на молоди окуня (Коган, 1981), показали, что длина, масса и суточный рацион скатывающихся личинок значительно меньше таковых у молоди прибрежья рек и водохранилищ. На основании этих данных был сделан вывод, что на ранних этапах развития (до этапа F) в прибрежье удерживается наиболее жизнеспособная молодь рыб, а в скат (пассивный) вовлекаются в основном ослабленные особи. Но данный вывод, по мнению В.Н. Михеева (1985), был сделан на основании неточной интерпретации фактического материала. Известно (Guma, 1978 и др.), что на ранних этапах развития личинки окуня выносятся из прибрежных биотопов. По достижении размеров около 10-15 мм молодь перемещается из центральной части водоемов в прибрежье (Coles, 1981). Учитывая факт, что на большее расстояние перемещаются более крупные особи, справедливо ожидать, что от стрежня к берегу размер молоди окуня будет возрастать. Видимо предложенный А.В. Коган вариант элиминации слабых и нежизнеспособных особей может иметь место, но лишь после «вторичного заселения» прибрежной зоны сеголетками, т.е. на сравнительно поздних этапах личиночного развития (Михеев, 1985).

Влияние условий питания (наряду с другими биотическими и абиотическими факторами) на вовлечение в покатную миграцию ранней молоди плотвы в реке необходимо рассматривать в связи с обеспеченностью молоди кормом. Можно предложить два возможных варианта такого влияния.

В условиях низкой обеспеченности пищей в прибрежье часть молодежи, более крупная и активная (представители "реоскоплений"), питается на границе с транзитным течением. Эти рыбы могут просматривать большие объемы воды в поисках пищи. А перенос потоком в единицу времени большего количества легко доступного корма позволяет им эффективно добывать пищу (Павлов, 1966; Михеев, 1985). Более того - в реоградиентном потоке благоприятно сочетаются условия для добывания пищи и защиты от хищников (Михеев, 2001).

Отдельные особи могут вовлекаться в скат, попав в зону с течением, которому не способны сопротивляться, или потеряв ориентацию при питании на границе с транзитным течением (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981; 1988). Такой механизм вовлечения молодежи в поток может формировать основную массу скатывающихся личинок в светлое время суток, а также вечером, когда скатывающиеся особи, имеют более высокие значения ИП по сравнению с "оседлыми" особями. Но общая их концентрация в потоке еще мала. С наступлением сумерек концентрация скатывающихся личинок увеличивается, достигая своего пика в полночь. Эту группу мигрантов могут составлять те особи, которые попали в поток вышеуказанным путем. Но основную массу, скорее всего, представляют особи, активно выходящие на транзитное течение, а также молодежь, потерявшая зрительную ориентацию в результате снижения освещенности (Павлов, 1979; Павлов и др., 1988; Pavlov, 1994; Pavlov et al., 1997, 2001). Во время ската молодежь плотвы не питается, а молодежь, оставшаяся в прибрежье, продолжает питаться и в сумеречно-ночное время суток.

В условиях высокой обеспеченности пищей более крупные особи в период естественного снижения освещенности продолжают питаться на границе с транзитным течением. Так как в потоке концентрация личинок хирономид была выше, чем в толще воды прибрежья, то здесь стало возможным предпочтение более крупных жертв. Хотя общая концентрация всех кормовых объектов в прибрежье была выше, чем на потоке, для личинок в "реоскоплениях" более эффективной является охота на границе с транзитным течением. Это подтверждается более высокими значениями ИП у представителей "реоскоплений" по сравнению с "лимноскоплениями". Активность же выхода на течение при достаточном количестве корма у личинок, по-видимому, снижена, и этим можно объяснить малое число скатывающихся личинок в реке. Видимо, в их состав в большей степени входили особи, случайно попавшие в поток.

Вероятно, на снижение количества молодежи в скате оказал влияние возможный вынос потенциальных мигрантов во время подъема уровня воды. Но все же, полученные данные позволяют считать, что во время улучшения условий питания в малой реке

количественные показатели покатной миграции могут значительно снижаться. Это было подтверждено проведенными нами экспериментами по оценке влияния степени накормленности и условий питания молоди рыб на их активный выход в транзитный поток. Наши опыты, в целом, подтвердили полученные ранее (Pavlov et al., 1997) выводы об увеличении двигательной активности молоди при снижении уровня естественной освещенности и использовании личинками рыб течения в качестве ориентира при выходе в транзитный поток реки. Эксперименты показали возможность снижения активности выхода на течение сытых и кормящихся в прибрежье личинок плотвы в период уменьшения уровня освещенности. Видимо, хорошая обеспеченность кормом, либо временное снижение потребности в нем (состояние «сытости») способствуют замедлению вечернего роста двигательной активности молоди плотвы.

Таким образом, в зависимости от обеспеченности кормом может изменяться доля личинок плотвы, участвующих в покатной миграции. Благоприятные условия питания снижают интенсивность покатной миграции в реке за счет снижения числа рыб, увеличивающих свою двигательную активность в вечерние сумерки. В то же время, голодание личинок, может вызвать у них стремление покинуть данный участок прибрежья. Двигательная активность у таких личинок значительно повысится, и среди скатывающейся молоди могут обнаруживаться представители не только «реоскоплений», но и «лимноскоплений».

Заключение

Выдвинутые нами рабочие гипотезы о характере влияния трофического фактора на покатную миграцию личинок плотвы относятся к явлениям разного масштаба. Первая и четвертая гипотезы затрагивают непосредственные этологические механизмы попадания молоди рыб в транзитный поток. Третья гипотеза рассматривает экологический, а вторая – эволюционный аспекты данной проблемы. В данной работе мы можем сравнивать и оценивать состоятельность первой и четвертой гипотез, и не можем окончательно верифицировать или фальсифицировать вторую и третью, для проверки которых необходимо проведение дополнительных исследований.

1. *Активный выход в транзитный поток для питания в нем дрейфом.* В пользу этого предположения говорит снижение концентрации кормовых организмов в сумеречно-ночной период суток в прибрежье и ее повышение на стрежне. Наши данные свидетельствуют о том, что в потоке во время ночного ската рыбы не питаются. Следовательно, для исследуемых условий гипотеза несостоятельна.

2. *Активный выход на поток и использование его транспортной силы для ухода из мест, где условия питания ухудшаются, и для поиска мест с лучшими условиями питания.* Данный тип поведения может быть проявлением врожденных механизмов реализации покатной миграции. В пользу этой гипотезы свидетельствует снижение активности выхода на поток при благоприятных условиях питания. Т.е. трофический фактор может модифицировать процесс реализации покатной миграции молоди плотвы.
3. *Вовлечение в скат ослабленных и нежизнеспособных особей.* Массовость явления, скат более крупных особей, соответственно, более активных и менее зависимых от размерного состава жертв, скорее, свидетельствуют о несостоятельности этой гипотезы.
4. *Случайное вовлечение в скат особей, питающихся на границе с транзитным течением.* Полученные нами данные, а также многочисленные сведения из литературы не противоречат этому предположению. Эти данные свидетельствуют о важной роли трофического фактора (наряду с другими причинами) в стартовых механизмах покатной миграции молоди плотвы в реке, проявляющейся через особенности пищевого поведения.

Анализ собственного материала и данных литературы позволяет отметить изменчивый и динамический характер влияния трофического фактора на процесс вовлечения личинок плотвы в покатную миграцию в реке. Влияние этого фактора реализуется в разных масштабах: он может играть заметную модифицирующую роль в формировании процесса покатной миграции путем снижения активности выхода на поток более накормленных рыб, либо воздействовать через особенности их пищевого поведения. Это влияние нестабильно и может иметь разную силу в течение сезона и даже одних суток. Вопрос о том, сколь часто проявляется это влияние в определенный период времени, может представлять собой одну из задач для будущих исследований.

Выводы

1. Выявлено существование на соседних участках прибрежья реки, как в светлое, так и в темное время суток, двух лабильных, пространственно разобщенных группировок личинок плотвы. Первая обитает на участках со слабым течением или без него - "лимноскопления", вторая - на границе с русловым потоком - "реоскопления".
2. Мигрирующие личинки плотвы на этапе развития C_1 близки по размерам к особям из "реоскоплений" и крупнее представителей "лимноскоплений". Для более крупных личинок шире спектр доступных кормовых объектов и эти личинки более активны.
3. Скатывающиеся в реке личинки плотвы, как правило, имеют меньшие значения индекса потребления пищи, по сравнению с "оседлой" молодью, за исключением вечерне-

го времени суток, когда у них отмечается подъем значений ИП. В этот период мигрирующие особи более накормлены. Это свидетельствует о возможности влияния трофического фактора на выход личинок из прибрежья в транзитный поток.

4. По экспериментальным данным активность выхода на течение более накормленных и находящихся в благоприятных условиях питания личинок плотвы, по сравнению с голодными особями, снижается в период уменьшения уровня освещенности с десятков люкс до сотых долей люкса.

5. Установлено, что в процессе покатной миграции личинки плотвы не питаются, а оставшиеся в прибрежных биотопах особи, продолжают питаться в сумеречно-ночное время, когда в исследуемой реке освещенность составляет сотые и тысячные доли люкса.

6. Трофический фактор может оказывать влияние на механизмы реализации покатной миграции личинок плотвы в светлое время суток и в начале вечернего повышения двигательной активности, когда концентрация скатывающихся личинок еще мала. Это воздействие происходит через особенности пищевого поведения, как при низкой, так и при высокой обеспеченности пищей и носит случайный характер.

7. Снижение двигательной активности молоди, обитающей в прибрежье в условиях высокой обеспеченности пищей, понижает вероятность попадания личинок рыб в транзитный поток. Такое влияние является одним из механизмов воздействия трофического фактора на интенсивность покатной миграции молоди рыб. Это воздействие заключается в модификации процесса активного выхода личинок в транзитный поток.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

Нездолий В.К., Кириллов П.И. Суточная динамика горизонтального перераспределения покатной молоди рыб в малом водотоке // Поведение рыб. Тезисы докладов 2-го Всероссийского совещания. Борок. 1996. С. 68 – 69.

Кириллов П.И. Суточная динамика питания личинок плотвы в период их покатной миграции в реке Б. Коша // Вопросы морфологии и экологии животных. Сборник научных трудов ТвГУ. Тверь. 1997. С. 34 - 39.

Нездолий В.К., Кириллов П.И. Покатная миграция и распределение ранней молоди карповых рыб в реках Держе и Шоше // Вопросы морфологии и экологии животных. Сборник научных трудов ТвГУ. Тверь. 1997. С. 12 - 34.

Кириллов П.И. Питание личинок плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) в период интенсивной покатной миграции // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. Вып. 6. С. 828 – 834.

Кириллов П.И. Питание и покатная миграция личинок плотвы в реке // Вопросы рыболовства. Приложение 1. Материалы Всероссийской Конференции «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане». Москва. 2001 г. С. 126 - 129.

Pavlov D. S., Lupandin A. I., Kostin V. V., Nechaev I. V., Kirillov P. I., and Sadkovskii R. V. Downstream Migration and Behavior of Juvenile Roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from Two Phenotypic Groups // Journal of Ichthyology. Vol. 41, Suppl. 2, 2001. p. 133 – 179.

Кириллов П.И. Экспериментальные исследования влияния условий питания личинок плотвы на их двигательную активность при выходе на течение // Фауна и экология животных. Сборник научных трудов ТвГУ. Тверь. (в печати).