



На правах рукописи

Кириллова Елизавета Алексеевна

**ПОКАТНАЯ МИГРАЦИЯ МОЛОДИ КИЖУЧА
ONCORHYNCHUS KISUTCH
(ЗАКОНОМЕРНОСТИ И МЕХАНИЗМЫ)**

03.00.10 – ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

19 НОЯ 2009

Москва – 2009

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

Научный руководитель:

академик РАН, доктор биологических наук, профессор
Павлов Дмитрий Сергеевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Касумян Александр Ованесович

кандидат биологических наук
Леман Всеволод Николаевич

Ведущая организация:

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский)

Защита состоится 23 декабря 2009 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: 119071, Москва, Ленинский проспект, 33, тел.: (495) 952-35-84, факс: 952-35-84, <http://www.sevin.ru>

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, 33

Автореферат разослан 20 ноября 2009 г.

Ученый секретарь
Диссертационного Совета,
кандидат биологических наук



Т.И. Крапивко

Актуальность проблемы. Покатная миграция молоди рыб проявляется в массовом перемещении особей вниз по течению и относится к одной из форм нагульной миграции. Это – первая часть миграционного цикла рыб, которая определяет масштабы миграций в последующие периоды жизни и связана со многими экологическими особенностями рыб (Шмидт, 1947; Васнецов, 1953; Никольский, 1974; Павлов, 1979).

Следует разграничивать вопросы о причинах возникновения миграций в процессе их исторического развития и экологические факторы, непосредственно вызывающие эти миграции в настоящее время (Павлов, 1979). В эволюционном аспекте основной причиной возникновения покатных миграций молоди рыб, в том числе лососевых, считается недостаток пищи в районах нереста производителей. Однако, непосредственные экологические причины и механизмы покатных миграций у тихоокеанских лососей до сих пор слабо изучены и являются предметом интенсивных исследований. Понимание того, как те или иные экологические факторы среды влияют на реализацию покатной миграции, поможет раскрыть механизмы, запускающие весь комплекс физиологических и поведенческих реакций, связанных с покатной миграцией. Одним из таких факторов является трофический фактор, который включает в себя различные условия и особенности питания рыб (состав пищи, обилие и доступность корма, внутри- и межвидовая конкуренция, накормленность, пищедобывательное поведение). Трофический фактор участвует в реализации покатной миграции молоди рыб в комплексе с другими факторами, и его воздействие осуществляется посредством различных механизмов (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981, 1988, 1999 и др.). Отдельные его компоненты определяют пространственное распределение и перемещение молоди рыб и могут по-разному влиять на реализацию их покатной миграции.

Отдельные закономерности покатной миграции и особенности питания молоди рыб изучены сравнительно хорошо, однако комплексного исследования закономерностей и детального изучения роли питания в реализации покатной миграции молоди лососёвых рыб разного возраста ранее не проводилось.

Объект настоящего исследования – молодь кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) из р. Утлолок. Этот вид имеет длительный пресноводный период жизни, и совершает покатные миграции в разном возрасте. У всех особей в исследуемой популяции, в возрасте 1+, 2+ или 3+ реализуется анадромная жизненная стратегия, и они уходят на нагул в море.

Цель и задачи исследования. Цель работы – выявление закономерностей и механизмов покатной миграции молоди кижуча и роли трофического фактора в её реализации.

Задачи исследования:

1. изучение закономерностей покатной миграции молоди кижуча в разном возрасте, выявление ключевых факторов среды, определяющих эти закономерности;
2. морфоэкологическая характеристика мигрирующей и немигрирующей молоди кижуча (размерно-возрастной состав, темпы роста, морфометрическая характеристика);
3. физиолого-биохимическая характеристика мигрирующей и немигрирующей молоди разного возраста на основе анализа содержания липидов;
4. исследование питания мигрирующей и не мигрирующей молоди кижуча в разном возрасте. Общий анализ роли трофического фактора (и его отдельных компонентов) в реализации покатной миграции.

Научная новизна. Впервые детально исследована покатная миграция у одного из видов тихоокеанских лососей – кижуча. Изучена временная (сезонная и суточная) динамика миграции; выявлена тесная связь важнейших абиотических факторов среды (по отдельности и в комплексе) с динамикой и интенсивностью покатной миграции. Установлены несколько форм покатной миграции – первичное расселение, вторичное расселение в пределах речной системы и скат в море. Впервые проведён комплексный анализ роли трофического фактора

в реализации покатной миграции у молоди кижуча. Доказано значение физиологической подготовленности молоди для совершения различных форм покатной миграции: фактически, мигрирующие и не мигрирующие особи одного поколения являются различными фенотипическими группами, различающимися морфологическими характеристиками, липидным статусом, питанием.

Теоретическое и практическое значение. Данная работа раскрывает закономерности и некоторые механизмы покатной миграции у молоди кижуча и дополняет имеющиеся сведения о покатной миграции анализом роли трофического фактора. Подобные комплексные исследования покатной миграции молоди кижуча, включающие в себя рассмотрение различных сторон одного явления, не проводились ранее. Кижуч является ценным промысловым видом, и отдельные положения данной работы могут быть использованы для разработки методов управления его популяциями, а также для построения моделей мониторинга продуктивности лососёвых экосистем.

Апробация. Результаты исследований, составляющих основу диссертации, представлены на VII, VIII, IX, X международных научных конференциях «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2006, 2007, 2008 и 2009 гг.); IV конференции «Чтения памяти В.Я. Леванидова» (Владивосток, 2008 г.); совещаниях «All scientists meeting» (Биостанция Flat Head Lake, Университета штата Монтана, США, 2005 и 2006 гг.), а также на расширенных коллоквиумах лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН (2007 и 2009 гг.)

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, из которых 5 в журналах, рекомендованных ВАК, и принято в печать 1.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, содержащего 266 источников (в том числе 119 на иностранном языке), и приложения. Работа изложена на 237 страницах (из них 20 страниц занимает список литературы и 30 страниц – приложение), содержит 64 иллюстрации и 35 таблиц (в т.ч. 18 таблиц в приложении).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе обсуждаются имеющиеся в литературе сведения об особенностях покатной миграции молоди рыб в разном возрасте. Проанализированы данные литературы о роли питания молоди рыб в период покатной миграции. Рассматриваются современные взгляды на механизмы покатной миграции молоди рыб. Приводятся сведения о речном периоде жизни и покатной миграции молоди кижуча.

Показано, что различные аспекты биологии молоди кижуча – основные закономерности покатной миграции, особенности питания – достаточно широко освещены в литературе (как отечественными, так и иностранными авторами). Однако комплексных работ, в которых были бы всесторонне освещены вопросы покатной миграции молоди кижуча и, тем более, раскрыты механизмы реализации покатной миграции в настоящее время нет. «Трофические» механизмы покатной миграции у молоди тихоокеанских лососей также изучены недостаточно. Среди множества работ, по биологии молоди кижуча в речной период жизни, практически нет посвящённых популяциям кижуча обитающим на северо-западе Камчатки.

Глава 2. МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ

Основные работы по изучению покатной миграции молоди лососёвых проводили с 2004 по 2006 г. на р. Утхолок и её притоке р. Калкавсем (северо-западная Камчатка). В 2008 г. на р. Коль (западная Камчатка) был собран дополнительный материал. В 2004 и

2008 г.г. работы проводились с конца мая по конец июля, в 2005 и 2006 г.г. – с середины мая по конец октября.

Климатические и гидрологические условия в периоды исследований в разные годы были неодинаковы. 2004 г. был холодным и многоводным из-за затяжного весеннего половодья и частых паводков. 2005 г., напротив, был очень тёплым и засушливым, весеннего половодья практически не было, значительные паводки начались только осенью. В 2006 г. температурные условия были сопоставимы с 2004 г., но уровень воды был значительно ниже.

Покатную молодь отлавливали пассивными орудиями лова: сеголетков – иктиопланктонными конусными сетями (ИКС); молодь старших возрастных групп (пестряток и смолтов) – мережей по стандартным методикам (Павлов и др., 1981; Dumont, Sundstrom, 1961). Сезонную динамику покатной миграции определяли по данным обловов в сумеречно-ночной период, когда миграция наиболее интенсивна. Для анализа суточной динамики миграции отлов рыб проводили в круглосуточном режиме: каждые 2 часа – сеголетков, каждый час – молодь старших возрастных групп. Немигрирующих рыб в прибрежье отлавливали с помощью электролова и сетей Киналёва.

В зависимости от целей исследования, по общепринятым методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974) проводили полный биологический и морфометрический (по пластическим признакам) анализы пойманной молоди, анализ питания, определяли возраст и расчисляли темп роста. Жирность рыб определяли как визуально по шкале М.Л. Прозоровской (1952), так и биохимическим путём. Биохимический анализ содержания липидов проведён в Институте Биологии КНЦ РАН под руководством чл.-корр. РАН Н.Н. Немовой. Экстрагирование липидов проводили по методу Фолча (Folch et al., 1957). Их количество определяли с помощью тонкослойной хроматографии и спектрофотометрии (Сидоров и др., 1972).

При качественном анализе питания изучали состав пищевого комка и рассчитывали коэффициенты внутривидового пищевого сходства (по Шорыгину). В расчёты не включали рыб с пустыми желудками. Мерой накормленности рыб считали общие индексы наполнения желудков ($^0/_{000}$). Значение отдельных компонентов в питании оценивали по массе, числу жертв и частоте их встречаемости. При исследовании суточной динамики питания интенсивность питания оценивали по количеству свежезаглоченных организмов, находившихся в пищевом и кардиальном отделе желудка и не имевших видимых признаков повреждения хитинового покрова. Большинство кормовых объектов определяли до отряда, за исключением некоторых Diptera – их определяли до семейства.

Сбор материала проводился в рамках комплексной экспедиции МГУ–ИПЭЭ РАН по исследованию биологии и жизненной стратегии лососёвых в реках западной Камчатки. Объём материала отражён в *таблицах 1 и 2*. В общей сложности было изучено 12741 экз., 94 % из которых отпущены в водоём живыми.

В течение всего периода работ одновременно с проверкой мереж и/или постановкой иктиопланктонных конусных сетей проводили измерения температуры, уровня воды, скорости течения (с помощью прибора ADV Flow Tracker), а также освещенности (данные стационарной метеостанции Campbell Scientific automated weather station with a CR10X1 data logger).

Таблица 1. Общее количество суточных ($N_{с.с.}$) и ночных ($N_{н.с.}$) съёмок, проведённых на реках Утхолок и Калкавеем в 2004–2006 гг. и р. Коль в 2008 г., количество взятых проб (N_n) и пойманных рыб (N_p)

Возрастной класс рыб	р. Утхолок				р. Калкавеем				р. Коль		
	$N_{с.с.}$	$N_{н.с.}$	N_n	N_p	$N_{с.с.}$	$N_{н.с.}$	N_n	N_p	$N_{н.с.}$	N_n	N_p
0+	5	108	294	110	10	136	349	608	18	52	127
$\geq 1+$	3	21	198	1973	9	60	496	8312	-	-	-

Таблица 2. Количество рыб, использованных для различных видов анализа в 2004–2006 и 2008 г.г. на реках Утхолок, Калкавеем и Коль

Биоанализ	Морфометрия	Возраст и темп роста	Питание	Липидный статус	
				0+	≥1+
876	263	382	630 (67)*	140	74

*Примечание: в круглых скобках – количество рыб с пустыми желудками

Статистическую обработку проводили с использованием стандартных методов (Лакин, 1990) и методов многомерного анализа (Каримов, 2002) и программных пакетов Excel 2007 и Statistica 8.0.

Глава 3. ПОКАТНАЯ МИГРАЦИЯ МОЛОДИ КИЖУЧА В РЕКАХ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

Покатная миграция сеголетков кижуча

Сезонная динамика. Наблюдения показали, что покатная миграция сеголетков кижуча начинается в третьей декаде июня и длится около месяца. К началу миграции в реке устанавливается относительно высокая температура воды (не ниже 6 °С) (рис. 1).

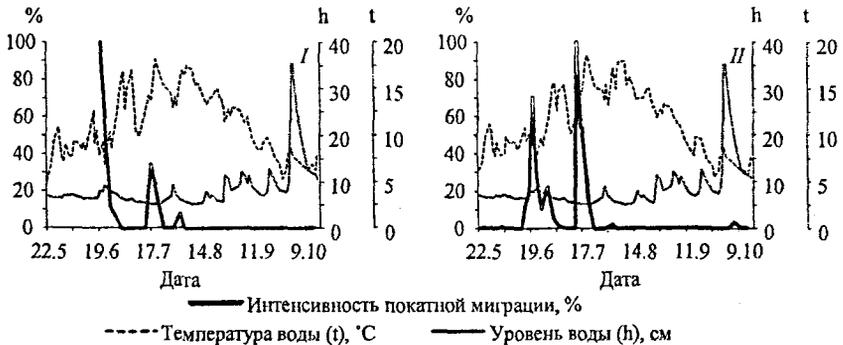


Рис. 1. Интенсивность покатной миграции сеголетков кижуча и её связь с температурой и уровнем воды в р. Утхолок (I) и р. Калкавеем (II) в 2005 г. За 100% принята максимальная концентрация покатников, отмеченная в данный год. I – 100%=4.92 экз./100 м³, II – 100%=17.36 экз./100 м³.

При подъёмах уровня воды в паводки интенсивность миграции нарастала скачкообразно. При снижении уровня воды до межennых значений также отмечались периоды повышения интенсивности миграции. В р. Утхолок и р. Калкавеем миграция сеголетков начиналась позднее и была менее продолжительной, чем в р. Коль, расположенной на 600 км южнее.

Суточная динамика. Сеголетки кижуча имели чёткую суточную динамику покатной миграции, связанную с освещённостью: миграция проходила в ночной период (рис. 2 – приведён типичный пример по данным одной суточной съёмки). Максимум ската регистрировался в самое тёмное время суток, при освещённости менее 1 Лк. В дневное время сеголетки кижуча в уловах не встречались.

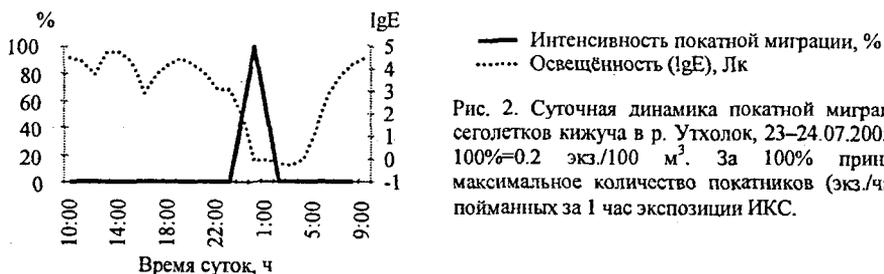


Рис. 2. Суточная динамика покательной миграции сеголетков кижуча в р. Утхолок, 23–24.07.2005 г. 100%=0.2 экз./100 м³. За 100% принято максимальное количество покательников (экз./час), пойманных за 1 час экспозиции ИКС.

Покательная миграция молоди кижуча старших возрастных групп

Сезонная динамика. Покательная миграция пестряток кижуча начинается ранней весной, при прогреве воды до 4 °С, причём в притоке раньше, чем в основном русле, и продолжается до поздней осени. По-видимому, именно температура воды является сигнальным фактором к началу миграции (рис. 3). Миграция смолтов кижуча начинается, когда температура воды достигает 9 °С, и длится около двух месяцев (с конца мая по конец июля). Впоследствии, мы не отмечали связи между колебаниями температуры воды и интенсивностью миграции.

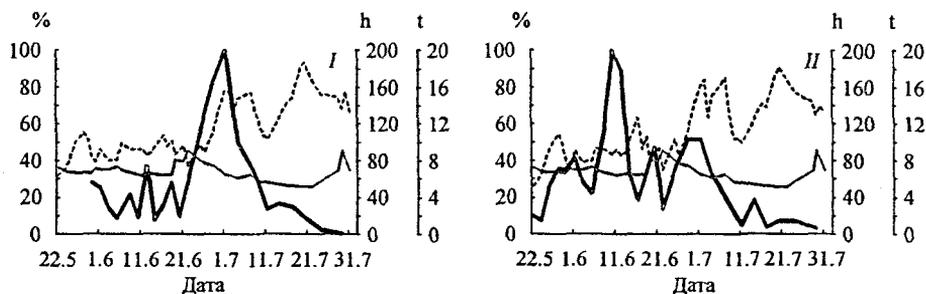


Рис. 3. Интенсивность покательной миграции молоди кижуча старших возрастных групп и её связь с температурой и уровнем воды в р. Утхолок (I) и р. Калкавессм (II) в 2005 г. I – 100%=323 экз.; II – 100%=525 экз.. Обозначения как на рис. 1.

В течение периода миграции менялось соотношение особей, находящихся на разных стадиях смолтификации. В начале ската смолты были представлены, в основном, светлыми пестрятками, к окончанию ската среди смолтов преобладали серебристые пестрятки.

Сезонная динамика покательной миграции смолтов и пестряток различна. Максимумы миграции пестряток наблюдались до начала и после окончания миграции смолтов. В период массового ската смолтов интенсивность миграции пестряток была невелика (рис. 4).

При подъёмах уровня воды интенсивность покательной миграции сначала возрастала, затем снижалась. К моменту достижения уровнем воды максимума и в начале его снижения оставшаяся молодь рассредоточивалась по множеству образовавшихся временных укрытий (заливов, заводей). При низком, меженином, уровне воды интенсивность миграции молоди, главным образом пестряток, возрастала.

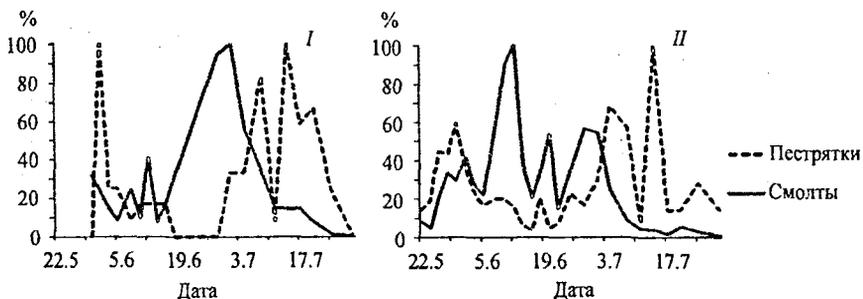


Рис. 4. Сезонная динамика покательной миграции пестряток и смолтов кижуча в р. Утшолок (I) и р. Калкавессм (II) в 2005 г.

I – пестрятки 100%=12 экз., смолты – 100%=288 экз.;

II: пестрятки – 100%=79 экз., смолты – 100%=455 экз.

Суточная динамика. Покательная миграция молоди кижуча не имела чётко выраженной суточной ритмики, строго связанной с изменением освещённости в течение суток. Миграция происходила преимущественно в светлое и в сумеречное время суток, и интенсивность её была неравномерной (рис. 5).

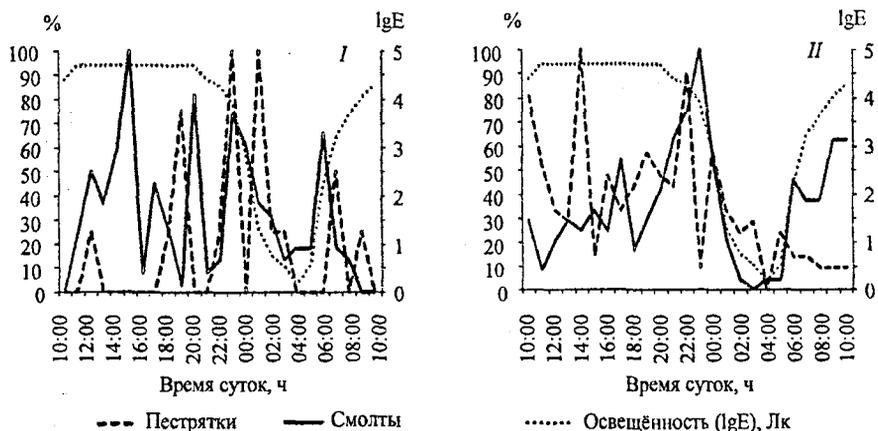


Рис. 5. Суточная динамика покательной миграции молоди кижуча в р. Утшолок (I) и в р. Калкавессм (II) 08.07.2005. За 100% принято максимальное количество покатьников, отловленных за час экспозиции мережи. I – пестрятки: 100%=4 экз./час, смолты: 100%=38 экз./час; II – пестрятки 100%=24 экз./час, смолты 100%=21 экз./час.

В период минимальной освещённости миграция молоди кижуча обычно приостанавливалась. В утренние часы её интенсивность была ниже, чем в дневные и вечерние. Период наиболее интенсивного ската в р. Калкавессм приходился на вечерние сумерки. В Утшолоке более чётко были выражены утренние пики (с восходом солнца).

У смолтов кижуча, в отличие от пестряток, прослеживалась тенденция (более выраженная в притоке) приуроченности ската преимущественно к периодам низкой освещённости (сумеркам), но не к полной темноте. В вечерние сумерки регистрировалось наибольшее число смолтов на поздних этапах смолтификации.

Глава 4. МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОЛОДИ КИЖУЧА

Сеголетки

Размерные характеристики. Сеголетки, совершающие покатную миграцию, отличаются размерно-весовыми характеристиками от молоди, остающейся в прибрежье (рис. 6). В р. Калкавеем покатную миграцию совершали особи, средняя длина которых составляла 32.7 ± 1.4 мм, причём большинство из них составляли особи длиной (32–34 мм, $n=38$). Небольшое число составляли мелкие особи (28–31 мм, $n=9$), худые, без желточного мешка. В прибрежье находились, преимущественно, крупные особи (≥ 32 мм, $n=27$). Средняя длина прибрежных сеголетков составляла 35.1 ± 3.56 мм. Различия покатных и прибрежных особей по длине и массе достоверны ($p < 0.001$).

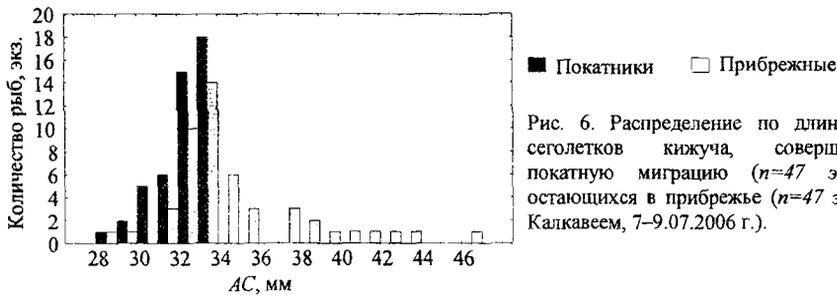


Рис. 6. Распределение по длине (АС) сеголетков кижуча, совершающих покатную миграцию ($n=47$ экз.) и остающихся в прибрежье ($n=47$ экз.) (р. Калкавеем, 7–9.07.2006 г.).

Дополнительные исследования в р. Коль подтвердили закономерности, обнаруженные в р. Калкавеем. На протяжении всего периода покатной миграции средние размеры (29.1 ± 1.81 мм, $n=171$) и пределы варьирования длины (24.5–36 мм) покатников оставались сходными. У прибрежной молоди разброс по длине возрастал в течение миграции: 28.5–37.5 мм (среднее 31.2 ± 2.09 , $n=44$) в начале миграции и 27.0–45.5 мм (среднее 33.3 ± 4.38 , $n=69$) в конце миграции.

Особенности жиронакопления. Покатные сеголетки кижуча ($n=25$) по сравнению с прибрежными особями ($n=25$) в начальный период миграции имели повышенное содержание ($p < 0.05–0.01$) триацилглицеринов (ТАГ), фосфатидилсерина (ФС) и пониженное — холестерина ХС ($p < 0.01$). В период интенсивной покатной миграции у покатников кижуча ($n=25$) уровень ФС и фосфатидилэтаноламина (ФЭА) ещё более увеличился ($p < 0.05–0.01$), а уровень лизофосфатидилхолина (ЛФХ) снизился ($p < 0.05$). По содержанию отдельных фракций липидов покатные сеголетки достоверно ($p < 0.01$) отличались от непокатных.

Увеличение доли ФС у покатных сеголетков кижуча, по сравнению с прибрежными, указывает на активацию осморегуляторной системы (ферментного комплекса Na-K-АТФ-азы) рыб (Болдырев, 1985). Это может быть связано с ранней физиологической готовностью сеголетков кижуча к обитанию в морской воде, несмотря на то, что в первый год жизни они, как правило, не мигрируют в море (Соche, 1967; Kennedy et al., 1976; Запорожец, Запорожец, 2004).

Содержание ТАГ (основные запасы которых сосредоточены в мышцах) у лососёвых чётко отражает физиологическое состояние организма, в том числе их двигательную активность (Сидоров, 1983; Шульман, 2001). Соответственно, повышенный уровень ТАГ у покатников в начале покатной миграции способствует их более активному поведению в потоке (Павлов и др., 2008а).

В период интенсивной миграции покатные сеголетки кижуча по содержанию ТАГ уже не отличались от прибрежных, что указывает на увеличение в потоке количества особей с

более низкими энергетическими возможностями, вытесняемых конкурентами из заселяемых местообитаний, количество которых ограничено. Это положение подкрепляется тем, что покатники имели пониженное содержание ХС, по сравнению с прибрежными особями. Особи, не выдержавшие конкуренции, находятся в стрессовом состоянии. Известно, что при стрессе ХС расходуется на интенсивный синтез кортикостероидов, участвующих в адаптационной регуляции метаболизма (Юдаев и др., 1976).

Молодь старших возрастных групп

Внешние признаки смолтификации, морфометрическая характеристика пестряток и смолтов. Молодь кижуча (как скатывающаяся в море, так и остающаяся в реке) представляла собой неоднородную по своему составу совокупность особей, различавшихся степенью развития серебристой окраски и габитуальными характеристиками. Достоверные ($p < 0.001$) отличия обнаружены по 20 из 26 пластических признаков ($n=211$) – смолтам характерны более короткие голова и челюсти, тело у них более обтекаемое, чем у пестряток.

Размерно-возрастной состав. Темпы роста. Большая часть (65%) смолтов кижуча принадлежала возрастной классу 2+. Смолты в возрасте 1+ составляли 33% от общего числа, и лишь 2% пришлось на молодь в возрасте 3+ ($n=135$).

Пестрятки кижуча были представлены, преимущественно, возрастным классом 1+ (71%). Большинство этих рыб задержится в реке до следующего года. Пестрятки в возрасте 2+ составляют немалую долю – 28%: эти особи, по-видимому, смолтифицируются в текущем году, но позже ($n=116$).

Как в основной реке (Утхолоке), так и в притоке (Калкавесме) отмечено изменение размерного состава смолтов во время покатной миграции: сначала в море скатывались более мелкие особи. С возрастанием интенсивности миграции, увеличивались средние размеры смолтов. По мере завершения ската размеры смолтов уменьшались.

Размерный состав пестряток, расселение которых в пределах речной системы не прекращается в период ската смолтов, практически не менялся. Только после ухода в море основной массы смолтов, наблюдалось некоторое увеличение средних размеров мигрирующих по реке пестряток.

Длина и масса смолтов разного возраста (1+, 2+, 3+) достоверно не различаются. Пороговая длина смолтов для совершения миграции составляет $110 \pm 1,13$ мм. В одновозрастных группах смолты достоверно ($p < 0.001$) крупнее пестряток.

Различия в характере роста пестряток и смолтов проявляются с первого года жизни, средние показатели расчисленной длины смолтов выше, чем у пестряток. Годовые зоны на чешуе смолтов шире, чем на чешуе пестряток, число склеритов в них больше, темп роста выше. В начале ската у большинства смолтов на чешуе имелись широкие склериты прироста текущего года (1–6, чаще 2–3 склерита), к концу ската – 8–10 склеритов. У большинства пестряток в начале июня (когда начинается скат смолтов) на чешуе также имеется прирост текущего года: по 1–4 склерита, к концу июля – 5–8 склеритов. Эти данные указывают на более интенсивный обмен у смолтов.

Особенности эсиронакопления у пестряток кижуча в осенний период. У пестряток кижуча в возрасте 1+ в осенний период на основе частотного распределения по содержанию общих липидов мы условно выделили две группы – с низким и высоким липидным статусом. Различия по содержанию липидов и их основных фракций (ТАГ и ФЛ) у рыб из этих групп достоверны ($p < 0.001$). Молодь кижуча из этих групп также различалась средними размерами и массой тела: у первых средние длина и масса тела достоверно ($p < 0.01-0.001$) ниже, чем у вторых.

Более высокое содержание ФС у особей с высоким липидным статусом связано с активацией осморегуляторной системы (ферментного комплекса Na-K-АТФазы) рыб

(Болдырев, 1985), что косвенно указывает на возможное начало подготовки к смолтификации уже в год, предшествующий скату в море.

Повышенный уровень ТАГ у пестряток с высоким липидным статусом способствует их более активному поведению в потоке и, соответственно, активному освоению нагульных территорий.

В целом, для годовиков кижуча в осенний период в 2005 г. было характерно более высокое содержание общих липидов по сравнению с 2006 г. Однако, длина и масса годовиков кижуча осенью 2005 г., достоверно меньше ($p < 0.001$), чем в 2006 г. На наш взгляд, это объясняется разными условиями нагула (спектры питания пестряток в осенний период в эти годы различны) и температурными условиями (в 2005 г. в осенний период средняя температура воды была на 1°C ниже, чем в 2006 г.) в эти годы.

Глава 5. ПИТАНИЕ МОЛОДИ КИЖУЧА И ЕГО РОЛЬ В РЕАЛИЗАЦИИ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ

Сеголетки

Питание в период первичного расселения. Сеголетки кижуча к началу первичного расселения переходили на экзогенное питание. Основным компонентом пищевого комка (по массе) у покатников и у прибрежных особей были личинки и куколки хирономид (*Chironomidae*). У прибрежных особей в дневное время их доля составляла 17 % и 74 % соответственно. Это обусловлено тем, что сеголетки кижуча придерживались типичных мест обитания личинок и куколок хирономид. Желудки в кардиальном и пилорическом отделах были заполнены пищей. Накормленность составляла в среднем 178.3 ‰ (максимум 424.1 ‰). Пустые желудки были у только 4.7 % особей.

Покатные сеголетки кижуча во время миграции ночью не питались: 53 % покатников имели пустые желудки, у остальных остатки пищи были в кардиальном отделе желудка. Средний общий индекс наполнения желудков покатников составлял всего 3.9 ‰ (максимум 50 ‰). У всех покатников в большом количестве пищи присутствовала в кишечнике. Наличие пищи в кардиальном отделе желудка и в кишечниках свидетельствует о том, что эти особи питались вплоть до вечерних сумерек. В пищевом комке у покатников, в отличие от прибрежных особей, отловленных в дневное время, помимо хирономид встречались объекты автохтонного и аллохтонного дрефта – личинки подёнок (*Ephemeroptera*), имаго амфиботических и воздушных насекомых. По-видимому, состав пищевого комка связан с особенностями поведения молоди: в сумерках она активно выходила на границу с транзитным течением и питалась в толще и на поверхности воды, пока освещённость позволяла добывать корм.

Питание в осенний период. Спектр питания сеголетков кижуча расширялся по мере их роста: в пищевом комке отмечались различные донные беспозвоночные, амфиботические и воздушные насекомые, наземные беспозвоночные, икра лососевых рыб. В питании увеличилась доля организмов более крупных размеров (в частности, бокоплавов и крупных воздушных насекомых).

К сентябрю сеголетки в большинстве своём достигли размеров (в среднем 52 мм), позволявших им питаться икрой тихоокеанских лососей. Когда в большом количестве появились трупы отнерестившейся кеты и горбуши, молодь кижуча питалась их тканями и беспозвоночными, участвующими в разложении трупов (личинками мух, некрупными ручейниками, бокоплавами, подёнками). Трупы лососей, лежащие в воде, были для сеголетков кижуча не только источником пищи, но и укрытием, создающим гидравлическую тень. Икра, ткани трупов, личинки мух являются более калорийной пищей по сравнению с насекомыми и бокоплавами. Питание ими – важный этап нагула, когда происходит накопление жировых запасов, от которого зависит выживаемость молоди зимой и, возможно, определяется возможность миграции в море на будущий год.

К середине октября спектр питания значительно расширился. В этот период наиболее интенсивно продолжают питаться преимущественно самые мелкие особи, имеющие меньшие жировые запасы (рис. 7).

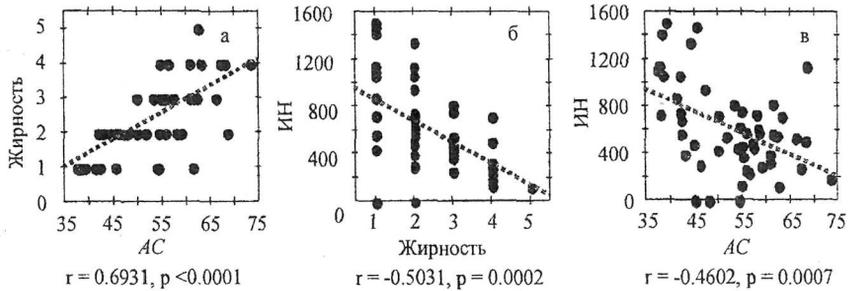


Рис. 7. Связь жирности (баллы) сеглетков кижуча с их длиной (АС, мм) – а; Связь накормленности (ИН, ‰) сеглетков кижуча с их жирностью (баллы) – б; Связь накормленности (ИН, ‰) сеглетков кижуча с их длиной (АС, мм) – в.

К этому времени трупы отнерестившихся лососевых смывает паводками и завершается массовый нерест кижуча и гольцов (соответственно, икра становится недоступна). В реке из доступного корма остаются только бокоплавы и различные аллохтонные объекты. Сеголетки кижуча, набравшие достаточные жировые запасы за лето и начало осени, неохотно потребляли эти кормовые объекты.

Молодь старших возрастных групп

Суточная ритмика питания молоди кижуча в период массовой покатной миграции. Молодь кижуча питалась круглосуточно, что подтверждается постоянным присутствием в желудках свежезаглоченных организмов. Наибольшая интенсивность питания была отмечена в утренние и дневные часы, с 4:00, до 12:00, когда значительно снижается интенсивность покатной миграции. После полудня интенсивность питания падает (рис. 8).

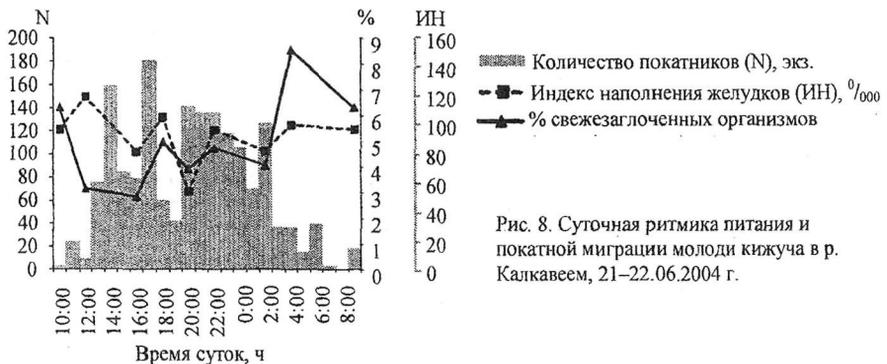


Рис. 8. Суточная ритмика питания и покатной миграции молоди кижуча в р. Калкавеем, 21–22.06.2004 г.

Установлено, что молодь кижуча во время интенсивного питания не совершала покатных миграций, о чём свидетельствует суточная динамика индексов наполнения желудков (накормленности) и динамика встречаемости в желудках свежезаглоченных

организмов в сопоставлении с интенсивностью покатной миграции (рис. 8). На протяжении суток происходило чередование пищедобывательного и миграционного поведения, что имеет оборонительное значение.

Приостановка миграции во время питания обусловлена особенностями пищедобывательного поведения. Молодь кижуча питается дрейфом, занимая определённый участок дна, выхватывает организмы из потока воды (Shapovalov, Taft, 1954; Леванидов, 1981; Чебанова 2002, 2008 и др.). В основе ориентации при питании у молоди лососёвых лежит зрительный механизм (Noag, 1958), поэтому в сумерках питание менее эффективно. С этим связано снижение интенсивности питания при уменьшении освещённости. Кроме того, смолты в сумерки совершают массовые миграции вниз по реке, что обусловлено особенностями поведения (в т.ч. оборонительного) смолтифицирующейся молоди. В утренние часы, при увеличении освещённости, и пестрятки, и смолты начинают интенсивно питаться, занимая кормовые участки.

Сравнительный анализ питания пестряток и смолтов. Спектры питания и значение отдельных кормовых объектов неодинаковы у смолтов и у пестряток. У смолтов в период ската основным кормовым объектом была рыба, она почти всё время составляла более половины массы пищевого комка: до 62.7 % в мае, до 78.5 % в июне и до 78.6 % в июле. Все прочие кормовые объекты составляли незначительную часть.

Спектры питания и значение отдельных групп кормовых объектов у пестряток в течение сезона сильно меняются. В мае наибольшее значение (по массе) в питании имели имаго веснянок (Plecoptera) – 41.5 % и бокоплавцы (Amphipoda, Gammaridae) – 39.3 %. В июне-июле – рыба: сеголетки кеты (*O. keta*) и горбуши (*O. gorbuscha*) – 36.5 % и 48.7 % соответственно. В августе–сентябре – личинки и имаго насекомых (Insecta) – до 70 %, а также икра тихоокеанских лососей (до 34 %).

Средние индексы наполнения желудков у пестряток в период покатной миграции (июнь–июль) несколько выше, чем у смолтов. Это обусловлено тем, что пестрятки имеют меньшие размеры и массу, чем смолты, а также, возможно, тем, что они питаются менее калорийным кормом, который необходим в большем количестве для получения необходимого количества энергии. После завершения покатной миграции (август–сентябрь) – индексы наполнения у пестряток выше, чем они были в период, когда в реке присутствовали смолты.

Интересно, что значение отдельных групп кормовых организмов в питании смолтов и пестряток, относящихся к одному размерному классу, различно. У смолтов рыба (являющаяся основным кормом) занимала более 60 % массы пищевого комка. У пестряток (основным кормом которых были личинки и куколки амфибиотических насекомых, имаго амфибиотических и воздушных насекомых и бокоплавцы) рыба составляла не более 44 % массы пищевого комка.

Питание смолтов кижуча в различных участках реки. Спектры питания и значение отдельных групп кормовых объектов у смолтов кижуча меняются от верховьев к низовьям основной реки.

В верховьях основного русла реки (предгорный участок) основным по массе кормом у смолтов кижуча были имаго и личинки веснянок (58.3 % и 15.6 % соответственно) и молодь кеты (14.6 %); в среднем течении – молодь кеты и горбуши – 73.7 %. В верхней зоне подпора морской воды во время приливов доля рыбы в питании молоди кижуча сократилась до 27.19 %, а самыми значимыми объектами стали имаго двукрылых (59.3 %).

В низовьях Утхолока, в так называемой «Последней яме», смолты не питались, хотя в дистальном отделе кишечника у некоторых из них присутствовали остатки пищи. Приостановка питания, по-видимому, обусловлена физиологическими процессами перестройки организма и адаптацией к жизни в морской воде. Об интенсивности обменных процессов у смолтов говорит то, что по мере перемещения к морю расходуются все запасы

полостного жира: все смолты кижуча, пойманные в нижнем течении Утхолока имели «очень мало» и «мало» жира в полости тела (1–2 балла по шкале Прозоровской).

В эстуарии Утхолока у всех пойманных смолтов кижуча в желудочно-кишечных трактах была пища. В пищевом комке появились сугубо морские организмы – мизиды (Decapoda) и морские тараканы (Isopoda), личинки корюшки (Osmeridae). Но основными по массе кормовыми объектами были сеголетки лососёвых (кеты, горбуши, и, по-видимому, кижуча) – 73 %.

Высокое значение сеголетков лососёвых рыб в питании смолтов кижуча обусловлено тем, что скат смолтов в море проходит одновременно со скатом сеголетков (Кириллова, Кириллов, 2006; Pavlov et al., 2008).

Питание пестряток, остающихся в реке осенью, в связи с их ростом и особенностями жира накопления. На основе анализа размерного состава, темпов роста и липидного статуса годовиков в осенний период (минимум за 8 месяцев до начала смолтификации) были выделены две группы рыб: «медленнорастущих», с низким липидным статусом, и «быстрорастущих», с высоким липидным статусом. Их накормленность (у первых она выше) и спектры питания существенно различаются, индекс внутривидового пищевого сходства составляет только 22.9 %. В питании «быстрорастущих», более жирных пестряток преобладает более калорийная пища – икра тихоокеанских лососей (49.2 %) и личинки мух (28.7 %). «Медленнорастущие», менее жирные пестрятки питаются, преимущественно, насекомыми (74.9 %), хитин которых не усваивается (эвакуируется из кишечника непереваренным).

По-видимому, такое расхождение спектров питания является следствием иерархических взаимоотношений – доминирующего положения более крупных особей (с высоким липидным статусом) над более мелкими (с низким липидным статусом). Доминанты имеют преимущество в выборе участков с лучшими кормовыми условиями (Ивлев, 1955; Faush, 1984; Metcalfe, 1986 и др.). По мере роста рыб, возрастает их потребность в корме, который должен не только компенсировать энергетические затраты на его добывание, но и обеспечивать дальнейший рост. В результате обостряются внутривидовая и межвидовая конкуренции за кормовые ресурсы. С достижением определённых размеров ($110 \pm 1,13$ мм) включается другая программа поведения, направленная на смолтификацию и покатную миграцию. Эта программа начинает реализовываться в год, предшествующий миграции в море, и прежде всего у рыб с высоким липидным статусом.

Дифференциация молоди по скорости роста (являющегося показателем интенсивности обмена) происходит в год, предшествующий скату, или ещё раньше (Зорбиди, 1998; Зорбиди, Польшцев, 2000; Павлов и др., 2007б). По-видимому, эта дифференциация носит эпигенетический характер. Весной, и «медленно-» и «быстрорастущие» пестрятки переходят на питание более калорийной и легкодоступной пищей – молодью кеты и горбуши, которая к этому времени в изобилии появляется в реке. Предположительно, «быстрорастущие» пестрятки продолжают интенсивно расти и, по достижении пороговых значений длины и массы, когда ресурсов реки становится недостаточно для продолжения роста, начинают смолтифицироваться. «Медленнорастущие» пестрятки продолжают нагул и либо смолтифицируются и мигрируют в море в этот же год, но позже, либо задерживаются до следующего года.

Глава 6. ЗАКОНОМЕРНОСТИ И МЕХАНИЗМЫ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ МОЛОДИ КИЖУЧА, РОЛЬ ТРОФИЧЕСКОГО ФАКТОРА В ЕЁ РЕАЛИЗАЦИИ

Закономерности и механизмы покатной миграции молоди кижуча в разном возрасте.

Среди закономерностей покатной миграции можно выделить временные и пространственные. В настоящей работе в основном рассматриваются временные

закономерности – сезонная и суточная динамика миграции, имеющие характерные особенности у разновозрастной молодежи.

Покатная миграция *сеголетков кижуча* начинается, когда в реке устанавливается температура 6 °С, и проходит при относительно высоких температурах воды (6–18 °С). Температурные условия определяют сроки начала миграции: в тёплые годы она начинается раньше, в холодные – позже. Очевидно, это обусловлено более высокой скоростью эмбрионального развития при повышенных температурах.

Продолжительность миграции *сеголетков кижуча* в более северных реках – Утхолок и Калкавеем сравнительно невелика (от двух недель до одного месяца), а в более южной реке Коль – она более продолжительна (не менее 1.5 месяцев). Длительность миграции определяется гидрологическими и геоморфологическими особенностями рек; локализацией нерестилищ; растянутостью нереста производителей; последовательным выходом мальков из грунта и расселением нескольких генераций одного поколения.

Интенсивность покатной миграции при стабильном уровне воды невелика. При резком повышении уровня воды интенсивность возрастает, т.к. сеголетки не успевают адаптироваться к возрастающим скоростям течения. Задолго до достижения максимума уровня воды интенсивность покатной миграции снижается, что, по-видимому, является следствием адаптации к возросшим скоростям течения, а также перераспределением молодежи в прибрежье – сеголетки уходят в образующиеся во множестве временные заливы и заводи.

В паводок среди покатников возрастает количество мелких малоупитанных особей. Мы предполагаем, что это связано с их более низкой плавательной способностью и более низкими критическими скоростями течения для таких особей. Но поскольку попадание в поток таких сеголетков происходит также только в тёмное время суток, то причина этого явления требует специального исследования.

При значительном снижении уровня воды также происходит постепенное увеличение интенсивности миграции сеголетков. Особенно интенсивно происходит миграция из притоков. Это является результатом обмеления рек и пересыхания нагульных территорий, и, соответственно, усиливающейся конкуренцией за кормовые ресурсы.

Сеголетки *кижуча* совершают пассивную покатную миграцию (Бирман, 2004) в тёмное время суток (при освещённости менее 1 Лк). Это связано с потерей зрительной ориентации в потоке. Такой механизм реализации покатной миграции характерен для молодежи большинства видов рыб на раннем этапе онтогенеза (Hoar, 1958; Ali, Hoar, 1959; Павлов, 1970а, 1979; Au, 1972; Reimers, 1973; Павлов и др., 1981, 2000а). При падении освещённости ниже пороговых величин для оптомоторной реакции, ранняя молодежь либо сносится течением при нахождении в потоке (механизм покатной миграции первого порядка), либо активно выходит в поток (механизм покатной миграции второго порядка). Покатные миграции, механизм реализации которых связан с врождёнными поведенческими реакциями и морфологическими адаптациями рыб называется «немотивированными» (Павлов и др., 2007а). Приуроченность миграции к тёмному времени суток обеспечивает защиту сеголетков *кижуча* от выедания хищниками (прежде всего крупной молодежью различных видов лососёвых рыб). Пассивный характер покатной миграции позволяет минимизировать энергетические затраты на её осуществление, что имеет принципиальное значение для едва начавшей питаться молодежи (Канидьев, Леванидов, 1968).

О том, что покатная миграция в первый год жизни – это неотъемлемый этап жизненного цикла *кижуча* свидетельствуют начало миграции независимо от колебаний уровня воды, чёткая суточная ритмика миграции, а также размерный состав и липидный статус покатников. Покатные и непокатные сеголетки *кижуча* представляют собой две фенотипических группы. Основная масса покатников – это особи с узким диапазоном вариаций линейных размеров. Их липидный статус указывает на повышенный энергетический потенциал. В прибрежье вариации по размерам и по содержанию отдельных

фракций липидов у сеголетков весьма велики. Их миграция имеет признаки «мотивированной» покатной миграции.

Мы считаем, что, расселение сеголетков и заселение ими нагульных территорий осуществляется следующим образом. Первые генерации мальков, выходящие из грунта, занимают территории вблизи нерестилищ (первичное расселение). Следующие выходят из грунта и мигрируют дальше первой группы, но на относительно небольшие расстояния, т.к. с близлежащих к нерестилищу территорий их прогоняют ранее вышедшие особи. Последующие генерации вынуждены либо расселяться на большие расстояния, либо «отвоевывать» себе территорию. Поэтому в период интенсивного первичного расселения возрастает разнокачественность (Поляков, 1975) сеголетков в прибрежье, а среди покатников появляются мелкие и малоупитанные особи. Вследствие этого снижается содержание ТАГ и ФЛ и повышается содержание ХС у позднее вышедших из гнёзд особей. Они вынуждены расходовать энергетические резервы на длительный поиск территории, а из-за агрессивного поведения «собратьев» находятся в состоянии постоянного стресса. В связи с тем, что с липидным обменом непосредственно связан синтез гормонов, можно полагать, что достижение особями определённого липидного статуса является своеобразным физиологическим сигнальным фактором к началу миграции.

Молодь старших возрастных групп, совершающая покатную миграцию, представлена смолтами и пестрятками. По мере смолтификации пестряток меняются их габитуальные характеристики, физиологические показатели и поведение. Миграция смолтов и пестряток имеет ряд специфических особенностей. Сезонная динамика покатной миграции пестряток отличается от таковой у смолтов: у первых она более интенсивна до и после периода миграции вторых.

В исследованных реках массовый скат смолтифицирующейся молоди кижуча начинался при прогреве воды до температуры 9 °С. Очевидно, для смолтов температура воды является решающим фактором, от которого зависят сроки начала покатной миграции: она стимулирует физиологически подготовленную молодь на переход к скату и смене среды обитания (Sharovalov, Taft, 1954; Hoar, 1976; Wedemeyer et al., 1980; Sandercock, 1991). Ведущая роль температуры в инициации покатной миграции ранее была выявлена у смолтов атлантического лосося *Salmo salar* (Веселов, 2006). Покатная миграция пестряток кижуча осуществляется с ранней весны до поздней осени, при такой температуре воды, при которой возможно их питание (по нашим данным более 4 °С).

Уровень воды, имеет второстепенное значение для молоди кижуча старших возрастных групп (особенно смолтов). Смолты скатываются в море до того, как река войдёт в коренное русло, на фоне снижения уровня воды после мощного весеннего половодья или летних паводков. Возможно, приуроченность миграции к периоду снижения уровня воды обусловлена не только использованием силы потока, но и оптимальными условиями для питания (Кириллова, Кирилов, 2006; Pavlov et al., 2008). Во время сильных дождевых паводков, обычно, отмечается приостановка покатной миграции как смолтов, так и пестряток. Одной из причин приостановки ската является уход молоди в затишные места, количество которых увеличивается с подъёмом уровня воды в реке. Здесь она находит возможности для дополнительного питания. Кроме того, сильное течение во время паводка затрудняет пространственные реакции и ориентацию рыб в потоке воды.

К тому времени как устанавливается меженный уровень воды, скат смолтов практически завершается. Пестрятки же продолжают совершать массовые миграции и при межennem уровне воды, что опосредованно связано с повышением температуры воды и, соответственно, снижением содержания кислорода в ней в местах обитания, а также сокращением (из-за обмеления) нагульных участков и обострившейся конкуренции за кормовые ресурсы (Erman, Leidy, 1975; Harvey, 1987; Keeley, 2001; Bramblett et al., 2002 и др.). Покатная миграция пестряток обратима. Впоследствии (при подъёме уровня воды после осенних паводков, заходе на нерест производителей тихоокеанских лососей и голецов

и т.д.) пестрятки возвращаются вверх по течению реки, заходят в притоки (Кириллова, Кириллов, 2007).

Покатная миграция смолтов является мотивированной. Она возникает в результате физиологической и поведенческой дифференциации молоди на группы, различающиеся разными стратегиями расселения (термин по: Павлов и др., 2007а), непременно связанной с состоянием условий среды, в т.ч. трофическими. Пестряткам в большей степени свойственны миграции, относящиеся к типу «внешне обусловленных», возникающие в результате эпизодических изменений среды обитания.

Покатная миграция молоди кижуча (пестряток и смолтов) в притоке – Калкавееме, начинается раньше, чем в основной реке – Утхолоке. Именно в притоках сосредоточены основные нерестилища производителей и обитает основная часть молоди. Вероятно, раннее начало ската молоди в притоках также обусловлено более высокой температурой воды, в связи с её быстрым прогревом. Более поздний максимум ската в среднем течении основной реки обусловлены поступлением молоди из верхних участков речной системы (Кириллова, Кириллов, 2006; Pavlov et al., 2008).

Завершение процесса смолтификации и окончательная адаптация к жизни в море происходит в предэстуарной зоне р. Утхолок. На этом участке реки смолты перестают питаться, у них расходуются запасы полостного жира, полностью исчезают внешние черты пестряток (Кириллова, Кириллов, 2006; Pavlov et al., 2008).

Суточная динамика покатной миграции молоди кижуча старших возрастных групп жизни не столь чёткая, как у сеголетков, и в меньшей степени определяется освещённостью: миграция длится круглосуточно, хотя в самое тёмное время её интенсивность минимальна.

У смолтов кижуча, в отличие от пестряток, прослеживается тенденция приуроченности ската, преимущественно, к сумеркам. Во время смолтификации у молоди меняется отношение к свету (Hoar, 1951, 1958, 1976; Смирнов, 1975) – в дневное время они предпочитают затенённые участки, а в ночное у смолтов повышается двигательная активность, они покидают укрытия, выходят в поток, сплывают вниз по течению.

Таким образом, у кижуча обнаружено всё разнообразие форм покатных миграций: первичное расселение сеголетков; вторичное расселение пестряток старших возрастных групп по речной системе; миграция в море смолтифицирующейся молоди. Все эти формы представляют собой адаптацию к расселению и направлены на оптимизацию использования трофических ресурсов ареала. Однако масштабы осваиваемых нагульных участков и механизмы миграции различны при разных формах её реализации.

Сроки начала, длительность и масштаб реализации покатной миграции в каждый конкретный год определяются комплексом факторов среды. Ключевыми абиотическими факторами выступают – температура, уровень воды, освещённость. С абиотическими факторами неизбежно взаимосвязаны факторы биотические – условия питания, конкуренция за кормовые ресурсы. Это указывает на большое значение трофического фактора в реализации покатной миграции. Поэтому анализ роли трофического фактора требует отдельного рассмотрения.

Роль трофического фактора в реализации покатной миграции молоди кижуча

Первичное расселение сеголетков после выхода из нерестовых бугров осуществляется в пределах речной системы с целью освоения нагульных территорий, занятия индивидуальных участков. В данном случае трофическим фактором выступает не недостаток корма на нерестилищах, а невозможность добыть корм из-за того, что подходящие кормовые участки уже заняты ранее вышедшими из гнёзд мальками. Мальки, которым не удастся занять подходящую территорию, по-видимому, гибнут (в том числе выедаются хищниками).

Сеголетки кижуча являются не только потребителями определённых кормовых организмов, но и потенциальными жертвами крупной молоди лососёвых рыб – т.е. средним компонентом «триотрофа» (Мантейфель, 1960, 1961; Mikheev, Pavlov, 2003; Михеев, 2006). Проявления пищедобывательного и оборонительного поведения у них тесно связаны – питание происходит в светлое время суток, миграция в темное время. Приуроченность покатной миграции сеголетков к периоду минимальной освещённости является адаптацией, направленной на снижение пресса хищников (крупной молоди лососёвых). При питании днём сеголетки имеют возможность в случае опасности спрятаться под камнями или под отвесным берегом, ночью в потоке они малодоступны для хищников (т. к. хищниками, главным образом, является крупная молодь лососёвых, у которой основной механизм ориентации и поиска пищи – зрительный).

Интенсивный скат молоди кижуча старших возрастных групп в вечерние сумерки также обусловлен особенностями пищедобывательного и оборонительного поведения: в сумерках наиболее интенсивно мигрируют смолты, которые в силу своей серебристой окраски и группового поведения в дневное время могут быть более доступны для хищников (рыбоядных птиц) (Thytler et al., 1978), нежели пестрятки, имеющие покровительственную окраску и ведущие территориальный (вблизи укрытий) образ жизни. Кроме того, питание в сумерках неэффективно, т.к. при добыче корма молодь кижуча ориентируется, преимущественно, с помощью зрения. С повышением освещённости утром миграция приостанавливается, и рыбы, занимая участки вблизи укрытий, начинают питаться. Как и у сеголетков, это – адаптация для снижения пресса хищников и наиболее эффективного использования кормовых ресурсов реки.

Следует ещё раз отметить, что миграция смолтов кижуча в море, фактически, происходит одновременно с их основным кормовым объектом (сеголетками кеты и горбуши), что обеспечивает смолтов полноценным высококалорийным кормом на пути миграции и позволяет им компенсировать энергетические затраты.

Трофический фактор, несомненно, является исторической причиной возникновения миграции молоди у многих проходных видов рыб на нагул из реки в море. По-видимому, потребление молодь кижуча кормовых объектов, имеющихся в реке, может компенсировать энергетические затраты на поиск корма, рост, и другие физиологические процессы лишь до того, как рыба достигнет некоторого определённого размера – пороговой длины для смолтификации (110 мм). По достижении молодь кижуча этой длины, кормовых ресурсов реки становится недостаточно для компенсации энергетических затрат растущей молоди, и тогда запускается процесс смолтификации.

Сеголетки кижуча, отличающиеся высокой накормленностью, жирностью и более крупными размерами и, соответственно, являющиеся более сильными особями, по-видимому, находились в лучших условиях нагула, т.к. во внутривидовой иерархии занимали доминирующее положение. Большинству этих рыб уже на втором году жизни становится недостаточно ресурсов реки для дальнейшего роста и созревания, и они могут смолтифицироваться во второе лето жизни; тем не менее, меньшая их часть остаётся в реке.

Ранее была высказана гипотеза, что трофический фактор может быть одной из непосредственных причин реализации процесса смолтификации и определять, в каком возрасте она начнётся (Павлов и др., 2001).

Темп роста и содержание липидов в теле рыбы являются интегральным показателем обеспеченности рыб кормом, отражающим условия нагула молоди, и задолго до начала её покатной миграции в море должны определять, произойдёт смолтификация или нет. У разновозрастных особей кижуча темп роста у смолтов выше, чем у пестряток. Уже на первом году жизни молодь кижуча отличается высокой разнокачественностью по линейным размерам, массе, характеру и интенсивности питания и жиронакопления, что отражает разницу в индивидуальных условиях нагула. Из вышесказанного можно заключить, что условия питания являются непосредственной причиной реализации покатной миграции.

Необходимо отдельно остановиться на внутри- и межвидовой конкуренции за кормовые ресурсы как непосредственной причине миграции молоди кижуча в море. Многочисленными исследованиями показано, что обеспеченность пищей и наличие пригодных местообитаний связаны с запуском процесса смолтификации у лососёвых (Thorpe, 1977; Faush, 1984; Metcalfe et al., 1992; Кузищин и др., 2002; Павлов и др., 2001, 2007б, 2008б, 2008в; Pavlov et al., 2005; Павлов, Маслова, 2006 и др.). У пестряток кижуча, всудущих преимущественно территориальный образ жизни, обеспеченность пищей обусловлена наличием достаточного количества микробиотопов, пригодных для питания (Чебанова, 2002, 2008). Соответственно, возникает конкуренция не столько за корм как таковой, сколько за территорию, пригодную для добычи этого корма.

В связи с этим, можно выдвинуть следующую гипотезу о роли конкуренции за пищевые ресурсы и территорию в реализации миграции в море: В реке долгие прочих задерживаются преимущественно мелкие рыбы, находящиеся на нижних ступенях иерархии, и, в небольшом количестве, самые крупные особи, занимающие высшие ступени в иерархии. Первые из-за недостатка корма не могут нагуляться до такого состояния, чтобы стала возможна смолтификация и скат в море. Вторые, напротив, обладают приоритетным доступом к кормовым ресурсам. К этой категории относятся крупные смолты возраста 3+ (их доля составляет всего 2 %). Большинство смолтов в данный год – это некоторая «средняя» группировка по физиологическим и морфологическим показателям.

В пользу этой гипотезы говорит размерная и возрастная структура пестряток и смолтов в данный год (большинство смолтов – трёхлетки 2+, и значительная часть – двухлетки 1+), а также данные о физиологической дифференциации пестряток на две фенотипические группы. Разделение на особей с высоким и низким липидным статусом и на соответствующие размерные группировки происходит уже в первый год жизни и сохраняется на втором году жизни (то есть в год, предшествующий скагу в море большей части данного поколения). Известно, что, как правило, обладателями территории становятся наиболее крупные особи и особи с наиболее высоким уровнем обмена.

Самые мелкие особи занимают территорию внутри территории доминанта. Они откладывают миграцию в море (Metcalfe, Thorpe, 1992; Metcalfe et al., 1995; Павлов и др., 2008) и, возможно, смолтифицируются в возрасте 2+, но в последнюю очередь. Из особей промежуточного размера формируются стайки кочевников, перемещающиеся по реке в поисках ещё не занятой территории (Михсев, 2006). Трофические и социальные взаимоотношения «средней» группировки очень сложны и лабильны, жизнь каждой отдельной особи может протекать по индивидуальному сценарию. Но в конечном итоге большинство рыб из этой группы в данный год, раньше или позднее, мигрируют в море.

Таким образом, отдельные компоненты трофического фактора в комплексе с абиотическими факторами среды могут оказывать влияние на реализацию покатной миграции молоди кижуча разного возраста и степени готовности к переходу в морскую среду. Трофический фактор может определять или корректировать сроки начала покатной миграции, быть пусковым механизмом этого явления и выступать механизмом регуляции интенсивности процесса покатной миграции. Важнейшим компонентом трофического фактора, определяющим сроки начала миграции, являются условия нагула молоди. Недостаток территории для нагула, и, соответственно, конкуренция за кормовые ресурсы, могут непосредственно инициировать покатную миграцию и влиять на её интенсивность как у сеголетков, так и у пестряток старших возрастных групп. Условия нагула и его эффективность во многом определяют сроки смолтификации минимум за 8 месяцев до ската в море. Проявления пищедобывательного и миграционного поведения у сеголетков и, в меньшей степени, смолтов, разобщены во времени, что имеет оборонительное значение.

ВЫВОДЫ

1. У молоди кижуча установлены три формы покатной миграции: первичное расселение сеголетков в пределах речной системы (покатная миграция немотивированного и мотивированного типов); вторичное расселение по реке – туводная миграция пестряток старших возрастных групп (покатная миграция внешне обусловленного типа); миграция смолтифицирующейся молоди из реки в море (мотивированная покатная миграция). Масштаб и длительность этих миграций различны, а конкретные сроки из года в год неодинаковы и определяются условиями среды.
2. Главными факторами, определяющими реализацию покатной миграции сеголетков, являются температура воды и освещённость. Температура (6°C) определяет начало миграции в сезонном (в третьей декаде июня – второй декаде июля), а освещённость – в суточном аспекте. Уровень воды может быть как непосредственной причиной увеличения интенсивности миграции, так и косвенно влиять на интенсивность миграции: через температурные условия или через условия питания.
3. Сеголетки кижуча, расселяющиеся по реке, отличаются от остающихся в прибрежье линейными размерами, массой, содержанием отдельных фракций липидов, что указывает на их специфический физиологический, морфологический и поведенческий статус. В процессе миграции в тёмное время суток сеголетки не питаются, однако всё остальное время питаются интенсивно.
4. У молоди старших возрастных групп температура является сигнальным фактором начала покатной миграции: 9°C – у смолтов, 4°C – у пестряток. Скат смолтов длится полтора – два месяца (с конца мая до конца июля). Пестрятки совершают миграции с весны до поздней осени (не менее шести месяцев). Уровень воды влияет на реализацию покатной миграции только опосредованно через температурные условия и условия питания. У смолтов, освещённость определяет суточный ритм миграции. У пестряток освещённость не является определяющим фактором для реализации покатной миграции.
5. Пестрятки кижуча не менее чем за 8 месяцев до ската в море дифференцируются на две фенотипические группы, различающиеся темпами роста и жирностью, особенностями питания, что впоследствии определяет сроки смолтификации. Первыми смолтифицируются особи с более высоким липидным статусом и темпом роста. В период миграции спектры питания даже у одноразмерных смолтов и пестряток различны.
6. Значение трофического фактора и его отдельных компонентов неодинаково у молоди кижуча различных возрастных групп и в разной степени готовых к миграции в море. Трофический фактор выступает как непосредственной причиной, инициирующей миграцию, так и выполняет регуляторную функцию. Первичное расселение сеголетков, и вторичное расселение пестряток старших возрастных групп определяются конкуренцией за кормовые ресурсы. Возможность запуска процесса смолтификации у рыб зависит от условий питания в реке в год, предшествующий началу смолтификации. У сеголетков и молоди старших возрастных групп (смолтов и пестряток) суточная динамика миграции связана с чередованием пищедобывательного и миграционного поведения.

СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых изданиях из списка утвержденного ВАК:

1. Павлов Д.С., Маслова (Кириллова) Е.А. 2006. Покатная миграция и питание молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в северной части ареала на Камчатке // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 314–326. [Biology Bulletin. 33 (3), 248–259 (2006)].
2. Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Нефедова З.А., Васильева О.Б. 2007. Липидный статус и характер питания молоди лососевых в год предшествующий миграции в море, как факторы, определяющие их будущую смолтификацию // Вопросы ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 247–252. [J. Ichthyol. 47 (3), 241–245 (2007)].
3. Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2007. Динамика сообщества молоди лососевых на примере горно-тундрового притока лососевой реки (северо-западная Камчатка, бассейн реки Утхолок) // Вестник ТвГУ. № 22 (50). Серия "Биология и экология". Вып. 6. С. 100–104.
4. Павлов Д.С., Немова Н.Н., Нефёдова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. Липидный статус сеголеток микижи *Parasalmo mykiss* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопросы ихтиологии. (в печати).
5. Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I., Gruzdeva M.A., Maslova (Kirillova) E.A., Mal'tsev A.Yu., Stanford D.A., Savvaitova K.A., and Ellis B. 2005. Downstream migration of juveniles of kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // Journal of Ichthyology. Vol. 45. Suppl. 2, pp. 185–198.
6. Pavlov D.S., Kirillova E.A. and Kirillov P.I. 2008. Patterns and Some Mechanisms of Downstream Migration in Juvenile Salmonids (with Reference to the Utkholok and Kalkaveyem Rivers in Northwestern Kamchatka) // Journal of Ichthyology. V. 48. N. 11. P. 937–980.

Статьи в других изданиях и тезисы докладов:

1. Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2006. Некоторые особенности питания молоди кижуча и микижи в период их покатной миграции // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII международной научной конференции, посвященной 25-летию организации Камчатского отдела Института биологии моря. Изд-во Камчатпресс, Петропавловск-Камчатский. С. 73–77.
2. Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Груздева М.А., Стэнфорд Дж.А. 2006. Покатная миграция молоди лососевых рыб и круглоротых в бассейне реки Утхолок // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII международной научной конференции, посвященной 25-летию организации Камчатского отдела Института биологии моря. Изд-во Камчатпресс, Петропавловск-Камчатский. С. 112–115.
3. Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С. 2007. Некоторые особенности биологии ранней молоди микижи *Parasalmo mykiss* в р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VIII международной научной конференции. Изд-во Камчатпресс, Петропавловск-Камчатский. С. 51–55.
4. Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2007. Питание молоди кижуча и микижи в период их покатной миграции // IV Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 268–269.
5. Кириллова Е.А. 2008. Некоторые особенности биологии молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* первого года жизни в реках Утхолок и Калкавеем (северо-западная Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 292–301.

6. Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кузичин К.В., Груздева М.А., Ельников А.Н., Кириллова Е.А. 2008. Покатная миграция сеголетков лососёвых рыб в реке Коль (западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы IX международной научной конференции, посвященной 100-летию с начала Камчатской экспедиции императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 95–98.
7. Кириллов П.И., Кириллова Е.А. 2009. Питание сеголетков кижуча *Oncorhynchus kisutch* и микижи *Parasalmo mykiss* в осенний период в р. Утхолок (северо-западная Камчатка). Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы X международной научной конференции, посвященной 300-летию со дня рождения Георга Вильгельма Стеллера. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 98–102.

Подписано в печать: 16.11.2009

Заказ № 2880 Тираж - 100 экз.

Печать трафаретная.

Типография «11-й ФОРМАТ»

ИНН 7726330900

115230, Москва, Варшавское ш., 36

(499) 788-78-56

www.autoreferat.ru