

УДК 597.553.2.591.4.591.531.2

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ПИТАНИЕ РАННЕЙ МОЛОДИ КИЖУЧА *Oncorhynchus kisutch* В ПЕРИОД ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ

© 2012 г. Е. А. Кириллова, П. И. Кириллов, Д. С. Павлов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,

119071 Москва, Ленинский просп., 33

E-mail: ekirilova@sevin.ru

Поступила в редакцию 12.12.2011 г.

Рассмотрены основные характеристики питания покатных и прибрежных сеголетков кижуча. Среди прибрежных сеголетков выделены так называемые потенциальные покатники и резиденты, различающиеся своими размерами и характером питания. Предполагается, что принадлежность отдельных прибрежных особей к фенотипическим группировкам покатных и непокатных сеголетков кижуча можно определить даже в дневное время по совокупности таких параметров, как длина тела, интенсивность и спектр питания.

Молодь кижуча *Oncorhynchus kisutch* среди тихоокеанских лососей имеет длительный пресноводный период жизни. За время жизни в реке она совершает многократные перемещения по речной системе. Одной из форм таких перемещений является покатная миграция. Особый интерес представляет покатная миграция, которую кижуч совершает в первый год жизни вскоре после выхода из грунта. Эта миграция представляет собой первичное расселение по речной системе и является адаптацией для оптимального использования нагульных территорий (Sharovalov, Taft, 1954; Chapman, 1962; Зорбиди, Полынцев, 2000).

Основные закономерности покатной миграции ранней молоди кижуча хорошо изучены, однако механизмы этого явления раскрыты лишь частично (Павлов, Маслова, 2006; Кириллова, 2008, 2009; Pavlov *et al.*, 2008; Павлов и др., 2010а, б). В исследованных нами реках миграция происходит исключительно ночью, при освещенности менее 1 Лк. В дневное время сеголетки кижуча держатся поодиночке или небольшими группами в различных прибрежных стациях (прибрежном мелководье, заливах, под отвесными берегами и среди затопленных древесных остатков).

Ранее было установлено, что особи, которые в темное время суток выходят из прибрежья в поток и совершают покатную миграцию, и особи, которые в темное время суток остаются в прибрежье, отличаются по ряду морфологических и физиологических показателей, т.е. представляют собой две фенотипические группировки: покатников и непокатных особей (Кириллова, 2008, 2009; Павлов и др., 2010а, б). В дневное время, когда покатная миграция не происходит, в прибрежье пред-

ставители обеих группировок находятся совместно. Совокупность покатных и непокатных рыб в дневное время будем называть прибрежными.

Цель работы – изучение морфоэкологических характеристик и питания молоди кижуча первого года жизни в период покатной миграции, необходимых для понимания механизмов миграции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследования был собран на р. Коль (западная Камчатка) в рамках комплексных исследований молоди лососевых рыб на Камчатке. Сеголетков кижуча отлавливали в начальный период первичного расселения (28.06.2008 г.) и в период завершения первичного расселения (16.07.2008 г.). Отлов покатников проводили в ночное время по стандартной методике (Павлов и др., 1981) с использованием ихтиопланктонной конусной сети. Прибрежную молодь отлавливали в светлое время суток с использованием электролова Smith-Root LR-24 (США) и сачков. В ночное время отлов молоди, остающейся в прибрежье, не проводился в связи с отсутствием технической возможности.

Длину рыб по Смитту (АС) измеряли с точностью до 0.5 мм. Содержимое желудков фиксировали в 10%-ном растворе формальдегида для последующего изучения питания согласно “Методическому пособию ...” (1974). Для сравнительного анализа питания сеголетков были использованы по 20 особей из каждой исследованной группы рыб, в желудках которых была пища. Достоверность различий средних значений выборок оценивали по *U*-критерию Манна–Уитни и *t*-критерию Стьюдента (Лакин, 1990).

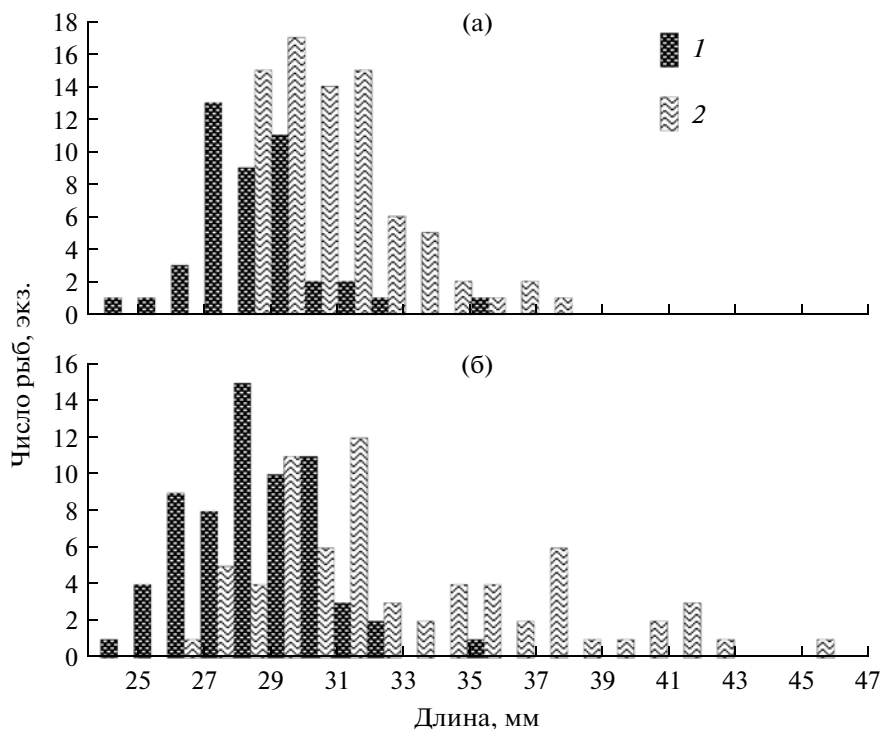


Рис. 1. Размерный состав покатных (1) и прибрежных (2) сеголетков кижуча в начальный период (28.06.2008 г.) (а) и в период окончания покатной миграции (16.07.2008 г.) (б).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На протяжении всего периода покатной миграции средняя длина тела покатников (29.1 ± 1.8 мм, $n = 108$) и пределы ее варьирования (24.5–36 мм) оставались сходными. У прибрежной молодежи средняя длина тела в начале периода миграции была несколько больше, чем у покатников, однако разброс по этому показателю был сходным 28.5–37.5 мм (среднее 31.2 ± 2.1 , $n = 44$). К концу периода средняя длина прибрежных особей еще увеличилась, а разброс расширился очень значительно 27–45.5 мм (среднее 33.3 ± 4.4 , $n = 69$). Различия средних значений длины тела покатных и прибрежных особей были достоверными ($p < 0.001$) как в начальный период миграции, так и в период ее окончания. Размерный состав покатных и прибрежных сеголетков кижуча отражен на рис. 1. Сходные различия обнаружены по массе тела покатников и прибрежных особей, однако они менее показательны – возможно, из-за влияния массы съеденной пищи.

Среди покатников и прибрежных особей встречались рыбы с желточным мешком в разной степени резорбции. Доля таких рыб среди покатников и прибрежных особей снижалась в течение периода миграции и составляла от 33% в начале периода миграции до 17% в конце миграции; среди прибрежных особей – от 53 до 17% соответственно. К началу первичного расселения все се-

голетки кижуча переходили на смешанное или полностью экзогенное питание.

Покатные сеголетки кижуча во время миграции ночью не питались: 35% покатников в начале первичного расселения и 20% к его окончанию имели пустые желудки, у остальных остатки пищи были только в пилорическом отделе желудка. У всех покатников в большом количестве пища присутствовала в кишечнике. Все прибрежные сеголетки кижуча днем питались: желудки в кардиальном и пилорическом отделах были заполнены пищей.

В отличие от покатников, прибрежные особи имели значительно более высокие индексы наполнения желудка. Средний общий индекс наполнения желудков прибрежных особей составлял 118.1‰ (максимум 589.7‰) в начале периода миграции и 183.1‰ (максимум 439.6‰) в конце. Индексы наполнения желудков у покатников составляли всего 39.9‰ (максимум 107.7‰) в начале периода миграции и 58.4‰ (максимум 145.9‰) в конце (рис. 2). Различия между средними значениями наполнения желудков у покатных и прибрежных особей были достоверными ($p < 0.01$) как в начале миграции, так и в период ее окончания.

У покатников в начале периода миграции не было отмечено явно преобладающих по частоте встречаемости кормовых объектов. К окончанию

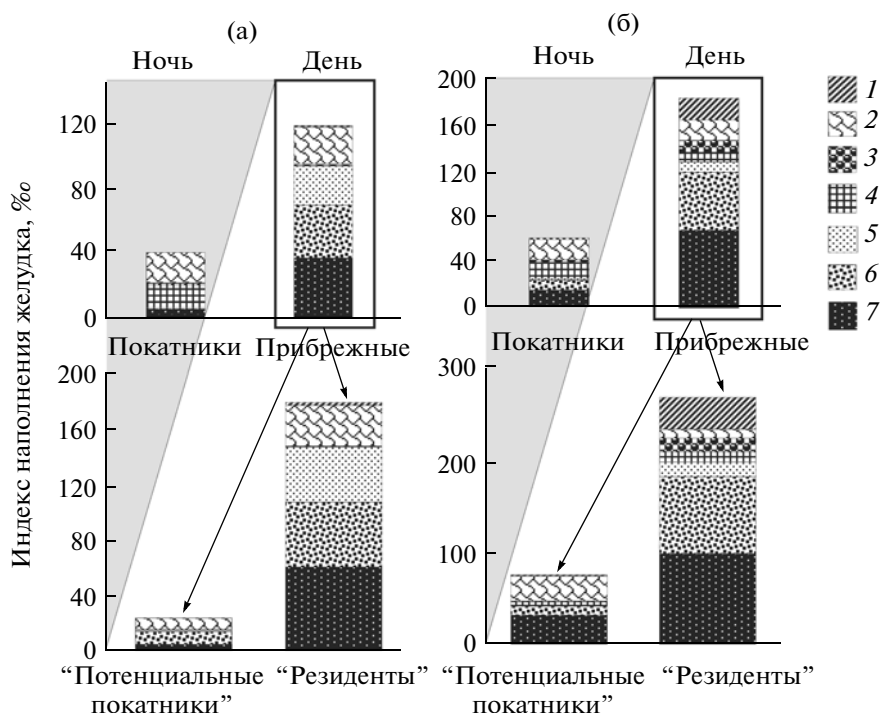


Рис. 2. Общие и частные индексы наполнения желудков покатных и прибрежных сеголетков кижуча. Дифференциация прибрежных сеголетков по индексам наполнения желудков в начальный период (28.06.2008 г.) (а) и в период окончания покатной миграции (16.07.2008 г.) (б). 1 – некармные объекты, 2 – экзувии личинок и куколок амфибиотических насекомых, 3 – имаго и личинки воздушных насекомых и наземные беспозвоночные, 4 – имаго амфибиотических насекомых, 5 – водные беспозвоночные, прочие, 6 – куколки и субимаго амфибиотических насекомых, 7 – личинки амфибиотических насекомых (для рис. 2, 3).

миграции в питании покатников несколько чаще встречались куколки хирономид и водяные клещи, и значительно чаще – экзувии куколок хирономид, оставшиеся после линьки. В желудках прибрежных особей в начале периода миграции наиболее часто встречались личинки и куколки хирономид – как целые организмы, так и экзувии. К окончанию периода миграции возросла частота встречаемости личинок других амфибиотических насекомых.

Основным компонентом пищевого комка (по массе) у покатников и у прибрежных особей были личинки и куколки (целые организмы и экзувии) амфибиотических насекомых, главным образом хирономид. У прибрежных особей в дневное время их доля составляла более половины массы пищевого комка – 57.7% в начале и 68.9% в конце периода миграции. Интересно то, что в питании покатников преобладали экзувии личинок и куколок хирономид, тогда как прибрежные особи потребляли целые организмы. У покатников экзувии составляли 47.2% в начале периода миграции и 31.4% в конце, целые организмы составляли 12.3 и 36.2% соответственно. У прибрежных особей экзувии составляли 16.8 и 6.3% массы пищевого комка в начальный и конечный периоды миграции. Кроме того, в пищевом комке при-

брежных особей отмечено больше донных организмов (личинок поденок и веснянок, олигохет и др.): 23.7% в начальный и 3.3% в конечный периоды миграции против 0.9 и 2.7% у покатников. Помимо экзувиев, значительную долю относительно массы пищевого комка у покатников составляли имаго воздушных и амфибиотических насекомых – 39.6% в начальный и 29.2% в конечный периоды миграции.

Наличие пищи в пилорическом отделе желудка у части покатников и в кишечнике всех покатников свидетельствует о том, что они питались вплоть до вечерних сумерек. В период, когда проводились исследования, температура воды была высока (около 9–10°C), поэтому пища быстро эвакуировалась из кишечника. Следует отметить, что кишечника покатников были не сильно заполнены пищей (средний балл по модифицированной шкале Лебедева в начальный и конечный периоды миграции не превышает 3.5 баллов). Кормовые объекты в желудках и в кишечниках изрядно разрушены, что свидетельствует о хорошем усвоении пищи. Известно, что чем меньше накормленность, тем лучше усваивается пища (Никольский, 1974). Это указывает на то, что у покатников ограничен доступ к пище.

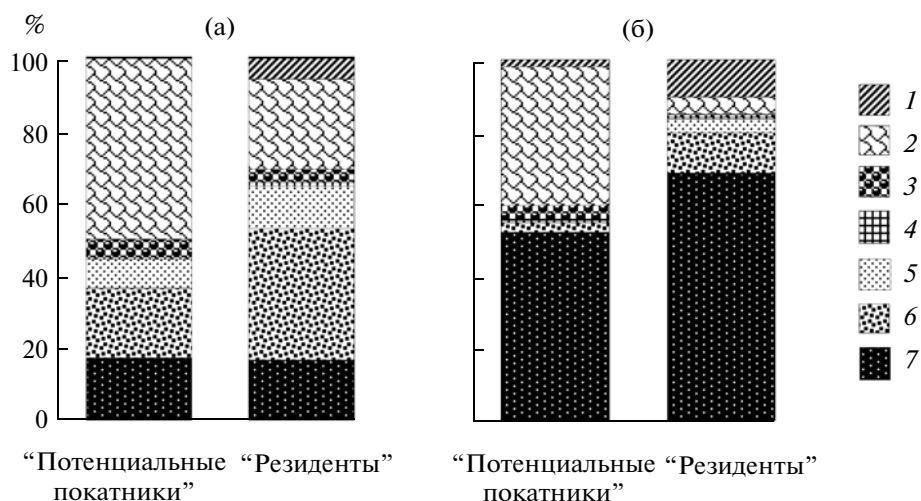


Рис. 3. Спектры питания прибрежных сеголетков кижуча (% по числу) в начальный период (28.06.2008 г.) (а) и в период окончания покатной миграции (16.07.2008 г.) (б).

Преобладание объектов автохтонного дрефта в питании покатников, по-видимому, обусловлено особенностями поведения молоди, находящейся в так называемом “миграционном состоянии”: в сумерках она активно выходила на границу с транзитным течением и питалась в толще и на поверхности воды, пока освещенность позволяла добывать корм. Большая доля донных организмов в питании прибрежных рыб, по-видимому, связана с тем, что часть их уже заняла индивидуальные нагульные территории и питается как в толще воды, так и на дне, внутри своего участка.

На основе анализа размерных характеристик покатных и прибрежных сеголетков кижуча мы выделили среди прибрежных рыб группы так называемых “потенциальных покатников” и “резидентов”, т.е. особей, которые с большой вероятностью ночью будут совершать покатную миграцию, и особей, которые уже заняли индивидуальную территорию и останутся ночью в прибрежье.

В питании рыб из этих групп обнаружен ряд значительных отличий. Индексы наполнения желудков у “потенциальных покатников” достоверно ($p < 0.01$) ниже, чем у “резидентов”, и значения их сопоставимы с таковыми у ночных покатников (рис. 2). Степень наполнения кардиального и пилорического отделов желудка у “потенциальных покатников” в среднем ниже, чем у “резидентов”.

Спектры питания “потенциальных покатников” и “резидентов” незначительно расходятся: индексы пищевого сходства составляют 41.7% в начале миграции и 50.7% в конце миграции. У “потенциальных покатников” экзувии амфибиотических насекомых составляли почти треть массы пищевого комка: 36.6% в начале периода миграции, 33.4% в конце. У “резидентов” доля экзувиев в исследуемые периоды не превышала 15%;

они, напротив, потребляли больше целых организмов (личинок и куколок двукрылых, личинок поденок и веснянок, прочих водных беспозвоночных): 82.8 и 73.9% в начальный и конечный периоды миграции. В количественном соотношении “потенциальные покатники” явно потребляли больше экзувиев, чем “резиденты” (рис. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные различия в интенсивности питания и в спектрах потребляемых кормовых объектов, вероятно, являются следствием иерархических взаимоотношений среди прибрежных рыб и обусловлены доминирующим положением особей, уже занявших индивидуальную территорию – “резидентов”. “Резиденты” имеют доступ к более полноценному корму – питаются целыми организмами на дне и в толще воды, благодаря чему быстро растут. “Потенциальные покатники” ограничены в доступе к корму, особенно находящемуся на дне, и, по-видимому, не избирательно захватывают кормовые объекты в толще и на поверхности воды.

Фенотипические группировки покатных и непокатных сеголетков кижуча можно выявлять по ряду параметров (длина тела, интенсивность и спектр питания) даже в дневное время, когда они находятся совместно в одних и тех же прибрежных биотопах.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (11-04-00686-а); Программ Президента РФ “Господдержка молодых российских ученых” (МК-3682.2011.4) и “Ведущие научные школы” (НШ-719.2012.4); Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биологическое разнообразие”; гранта Феде-

рального агентства по науке и инновациям в рамках ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009–2013 гг. (госконтракты 16.740.11.0617, 02.740.11.0280, 02.740.11.0165 и 02.740.11.0174); Центра Дикого Лосося (Портленд, Орегон, США), договор WSC-142-10-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зорбиди Ж.Х., Польшцев Я.В.* Биологическая и морфометрическая характеристика молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Камчатки // Сб. науч. тр. КамчатНИРО “Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана”. Вып. 5. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2000. С. 80–93.
- Кириллова Е.А.* Некоторые особенности биологии молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* первого года жизни в реках Утхолок и Калкавеем (северо-западная Камчатка) // Сб. тр. четвертой конф. “Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова”. Владивосток, 19–21 марта 2008 г. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 292–301.
- Кириллова Е.А.* Покатная миграция молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (закономерности и механизмы): Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2009. 22 с.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Никольский Г.В.* Экология рыб. М.: Высш. шк., 1974. 366 с.
- Павлов Д.С., Маслова Е.А.* Покатная миграция и питание молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в северной части ареала на Камчатке // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 3. С. 314–326.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И.* Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Изв. ТИНРО. 2010а. Т. 163. С. 3–44.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др.* Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
- Павлов Д.С., Немова Н.Н., Нефедова З.А. и др.* Липидный статус сеголеток микижи *Parasalmo mykiss* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопр. ихтиологии. 2010б. Т. 50. № 1. С. 120–129.
- Chapman D.W.* Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration // J. Fish. Res. Board Can. 1962. V. 19. № 6. P. 1047–1080.
- Pavlov D.S., Kirillova E.A., Kirillov P.I.* Patterns and some mechanisms of downstream migration in juvenile salmonids (by the example of the Utkholok and Kalkaveyem Rivers, North-Western Kamchatka) // J. Ichthyol. 2008. V. 46. № 11. P. 937–980.
- Shapovalov L., Taft A.C.* The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management // Calif. Dep. Fish Game. Fish. Bull. 1954. № 98. P. 1–375.

Morpho-Ecological Patterns and Feeding of Coho Salmon *Oncorhynchus kisutch* Fry in the Period of Downstream Migration

E. A. Kirillova, P. I. Kirillov, and D. S. Pavlov

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii prospect 33, Moscow, 119071 Russia

e-mail: ekirillova@sevin.ru

Received December 12, 2011

The principal characteristics of feeding of downstream-migrant and coastal young of the year of coho salmon are considered. The so-called potential downstream migrants and residents, which differ in size and feeding patterns, were distinguished among coastal fry. It is assumed that identification of particular coastal specimens to phenotypic groups of downstream migrants or nonmigrants of young of the year of coho salmon may be determined even in the daytime by such parameters as the body length, feeding intensity, and food spectrum.