

УДК 597.553.2.574.91

ОСОБЕННОСТИ МИГРАЦИЙ И ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СЕГОЛЕТОК НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* В БАССЕЙНЕ РЕКИ ОЗЁРНАЯ (КАМЧАТКА)

© 2017 г. Е. А. Кириллова*, П. И. Кириллов, Д. С. Павлов, А. О. Звездин

Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

*E-mail: ekirillova@sevin.ru

Поступила в редакцию 27.02.2017 г.

Изучено миграционное поведение, размерный состав и особенности питания сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* из разных внутривидовых фенотипических групп в бассейне р. Озёрная. Показано, что основные фенотипические группы имеют сложную организацию и среди них выделяются лабильные пространственно-временные группировки. Выявленный фенотипический полиморфизм носит временный характер и проявляется только в период достижения сеголетками нерки мест основного нагула.

Ключевые слова: нерка *Oncorhynchus nerka*, сеголетки, расселение, покатная миграция, фенотипическое разнообразие, р. Озёрная, Курильское озеро.

DOI: 10.7868/S004287521706011X

Нерка *Oncorhynchus nerka* – единственный вид среди тихоокеанских лососей, специализированный к воспроизводству в озёрно-речных системах (Quinn, 2005; Бугаев, Кириченко, 2008). Самые многочисленные популяции нерки населяют озёра азиатского и американского побережий Тихого океана. Расположенное на юге Камчатского п-ова Курильское озеро (бассейн р. Озёрная) – нересто-нагульный водоём самой крупной в Азии популяции нерки (так называемой озерновской).

Геоморфологические особенности озёрно-речных систем определяют большое разнообразие условий воспроизводства вида. Нерестилища нерки располагаются как в самих озёрах, так и в реках, впадающих и вытекающих из них. В бассейне р. Озёрная, в состав которого входит Курильское озеро, нерестилища нерки представлены тремя типами: озёрные (литоральные) – 71% нерестовой площади, речные (в озёрных притоках и вытекающей из озера реке) – 26% и ключевые – 3% (Остроумов, 1970). В первое лето жизни молодь с нерестилищ всех типов перемещается в пелагиаль озера, к местам нагула (Крохин, Крогиус, 1937; Смирнов, 1975; Бугаев, 1995).

Вышедшая из грунта молодь попадает в разные условия (наличие и направление течений, температурный режим, условия питания) в зависимости от расположения нерестилищ относительно нагульного водоёма. Соответственно для достижения места нагула молодь совершает миграции различной направленности, протяжённости и длительно-

сти. Сеголеткам нерки бассейна р. Озёрная свойственны три типа миграций с нерестилищ: покатная (вниз по течению) из озёрных притоков и частично в р. Озёрная; вверх против течения с речных нерестилищ р. Озёрная; откочёвка молоди с литорали озера в пелагиаль (Крохин, Крогиус, 1937; Егорова, 1970; Бугаев и др., 2009; Кириллова и др., 2010; Кириллова, Павлов, 2011).

Разнообразие типов миграции предполагает наличие у молоди комплекса различных адаптаций (этологических, морфологических и физиологических) и образование соответствующих фенотипических группировок. В литературе имеются сведения об особенностях поведения и ориентации сеголеток нерки в потоке, их физиологическом статусе во время расселения, полученные как в результате наблюдений в естественной среде, так и в лабораторных экспериментах (Burne, 1968; Raleigh, 1971; Brannon, 1972; Brett, Glass, 1973; Bodznick, 1978; Hensleigh, Hendry, 1998; Pon et al, 2007; Павлов и др., 2012, 2013; Zvezdin et al., 2015).

Процесс объединения в одном нагульном водоёме молоди с нерестилищ, расположенных в разных частях озёрно-речной системы, требует специального исследования. Первыми шагами в этом направлении должны стать описания миграционного поведения и фенотипического разнообразия молоди (потомства различных нерестовых группировок нерки) в период миграций в нагульный водоём, что и стало целью настоящей работы.

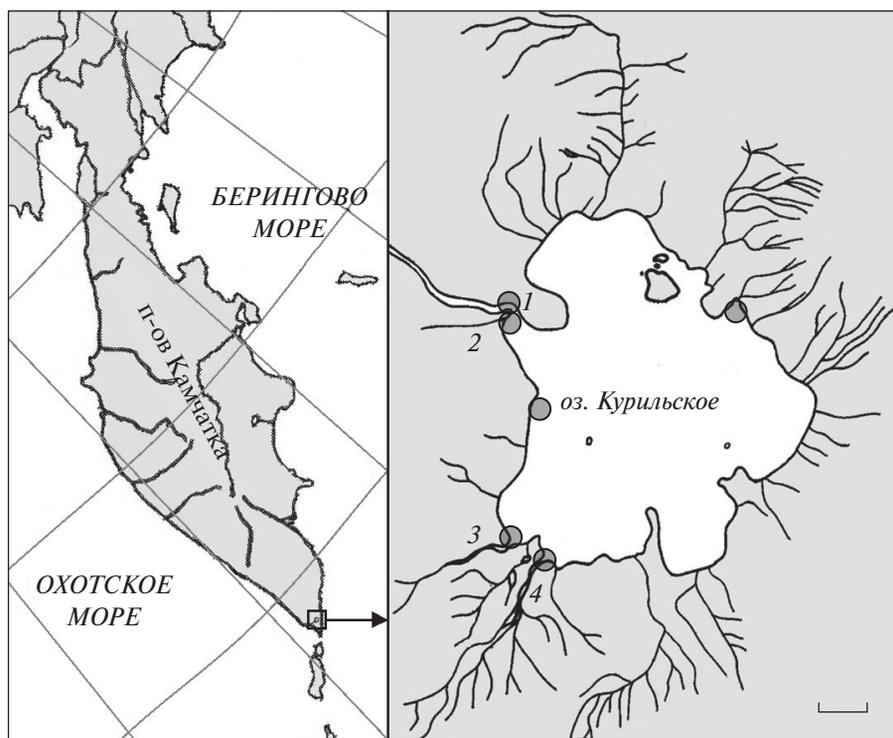


Рис. 1. Карта-схема района работ и места отлова (○) сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka*; 1 – исток р. Озёрная, 2 – руч. Золотой ключ, 3 – р. Этамынк, 4 – р. Хакыштин. Масштаб: 2 км.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Курильское озеро (бассейн р. Озёрная) – крупный водоём на юге Камчатского п-ова (рис. 1): площадь водного зеркала 77.1 км², объём 15 км³, средняя глубина 195 м, максимальная – 316 м. В озеро впадают четыре крупные реки (Хакыштин, Этамынк, Выченкия, Кирушутк), несколько небольших рек, а также множество крупных и мелких ручьёв (Золотой ключ и иные притоки без названия); большая часть последних – временные и существуют только в период таяния снега. Около 10 озёрных притоков используются неркой для нереста. Река Озёрная (длина 48 км), берущая своё начало в Курильском озере, впадает в Охотское море. Нерестилища нерки расположены в верхнем течении этой реки, на протяжении 6 км от её истока, и составляют около 14% площади всех нерестилищ (Остроумов, 1970).

Сеголеток нерки отлавливали в нижнем течении притоков Курильского озера: в ручье Золотой ключ – в 2010–2012 гг., реках Хакыштин и Этамынк – в 2013 г.; в верхнем течении и в истоке р. Озёрная, а также на литорали озера – в 2010–2013 гг. (рис. 1). Обловы в ручье Золотой ключ, верховьях р. Озёрная и на литорали озера проводили регулярно, в реках Хакыштин и Этамынк – эпизодически. Молодь ловили активными и пассивными орудиями лова: конусными сетями (капроновое сито № 14, размер ячеей 0.5 мм, площадь входного отверстия

сети – 0.35 м², длина – 2 м) и сачками из безузловой мелкоячеистой дели (размер ячеей 4 мм). Для отлова покатной молоди в озёрных притоках конусную сеть устанавливали на прямом участке русла в их нижнем течении, прикрепив к тросу, натянутому поперёк реки. В р. Озёрная сеть устанавливали с рыбоучётного заграждения, расположенного в 800 м ниже истока реки. Также проводили ловы непосредственно в истоке реки. Экспозиция сети составляла 5–30 мин, в зависимости от скорости течения, концентрации влекомых потоком частиц и интенсивности миграции. Сеголетки, попавшие в сеть, скапливались в пластиковом стакане, закреплённом в конце сети, что исключало их травмирование. Молодь, находящуюся в прибрежье реки и не совершающую миграций в данный момент, ловили сачком, прицельно облавливая отдельные станции. Для поимки молоди на литорали озера применяли мальковый бредень (длина 10 м, высота стенки 1.5 м), изготовленный из безузловой дели (ячеей 4 мм).

Обловы проводили как в сумеречно-ночной период (при освещённости 0.001–100 лк), так и в дневное время (1000–100000 лк). В дневное время проводили контрольные ловы для подтверждения ночного характера миграции. Для определения суточной динамики миграции покатную молодь ловили с периодичностью 0.5–1.0 ч в сумеречно-ночной период и 3–4 ч – в светлое время суток.

Таблица 1. Объём собранного материала

Группировка	Год	Число		Отобрано на биологический анализ, экз.
		ловов, шт.	пойманных рыб, экз.	
Покатная миграция в р. Озёрная*	2010	123	653	65
	2011	61	251	158
	2012	28	64	20
Миграция против течения в р. Озёрная	2010	4	232	232
	2011	24	1401	1401
	2012	4	185	185
Покатная миграция в притоках озера	2010	24	9	9
	2011	30	0	0
	2012	19	24	24
	2013	4	170	170
Скопление в истоке р. Озёрная	2010	2	225	64
	2011	4	282	282
	2012	2	75	75
Молодь на литорали озера	2010	1	50	50
	2011	12	554	554
	2012	2	60	60

Примечание. *В истоке реки лов покатной молоди проводили 09.07.2011 г. (5 постановок конусной сети).

Количественным показателем интенсивности покатной миграции служила концентрация покатников в потоке воды, рассчитанная по стандартной методике (Павлов и др., 2015). Объём материала представлен в табл. 1.

Помимо обловов проводили регулярные визуальные наблюдения за поведением молоди нерки в р. Озёрная и на литорали озера, сопровождаемые надводной и подводной фото- и видеосъёмкой.

В течение всего периода работ одновременно с обловами измеряли температуру (термодатчиком гидрологического зонда YSI-556-02) и уровень воды (по стационарной мерной рейке с точностью 0.5 см), скорость течения (прибором ADV FlowTracker) и освещённость (люксметром LX1010B, диапазон измерений 0–100 000 лк).

Пойманных рыб фиксировали 10%-ным раствором формальдегида. В камеральных условиях измеряли длину по Смитту (*FL*) и массу тела, определяли состав пищевого комка, индексы наполнения желудков (ИНЖ) и частоту встречаемости кормовых объектов. Анализ питания проводили согласно “Методическому пособию ..., 1974”.

Статистическая обработка материала проведена с применением стандартных методов описательной статистики и реализована с помощью программ MS Excel 2013 и Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Закономерности миграции сеголеток нерки с нерестилищ разного типа

Миграция сеголеток нерки с нерестилищ, расположенных в притоках озера, начинается в конце мая—начале июня, когда водотоки освобождаются ото льда и снега. Как в крупных водотоках (реки Хакыцин и Этамынк), так и в мелких (руч. Золотой ключ) продолжительность миграции невелика – от 2 нед. до 1 мес.

В руч. Золотой ключ в 2010 и 2012 гг. миграция не носила массового характера (рис. 2), а в 2011 г. покатники нерки не были обнаружены вовсе. В низовьях рек Хакыцин и Этамынк в III декаде мая 2013 г. сеголетки нерки были многочисленны в уловах конусной сети – соответственно 14–26 и 10–56 экз/10 мин. К середине июня покатники уже отсутствовали в уловах, а на литорали озера вблизи устьев рек появились стайки нерки, не наблюдавшиеся ранее. Мы считаем, что эти стаи состояли из молоди, вышедшей из притоков.

Миграция из озёрных притоков происходила только в тёмное время суток. Первые мигранты появлялись в потоке при освещённости <1 лк. В малых водотоках (Золотой ключ) миграция прекращалась при снижении освещённости до 0.001 лк, в крупных водотоках (Этамынк, Хакыцин) – продолжалась до рассвета (> 1 лк).

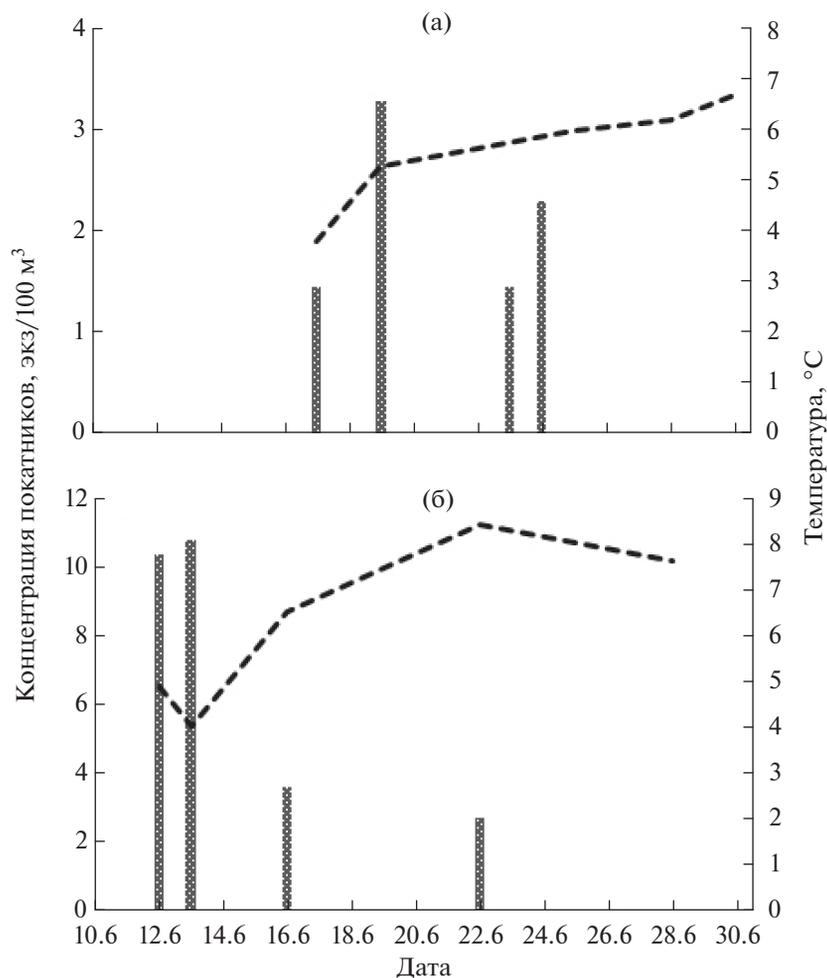


Рис. 2. Интенсивность покатной миграции сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* из руч. Золотой ключ (▨) и температура воды (- - -) в июне: а – 2010 г., б – 2012 г.

Сеголеток нерки, перемещающихся с *нерестилиц вытекающей из озера р. Озёрная* в направлении озера вверх по течению, отмечали в течение всего периода наблюдений – с начала июня до начала октября. Во время миграции молодь собиралась в стаи, которые передвигались вдоль берегов реки, где скорость течения минимальна (0.1–0.2 м/с). Активное перемещение рыб против течения периодически приостанавливалось: они уходили из основного русла в водоёмы придаточной системы (глубокие заводи и мелкие углубления в береговой линии, прикрытые нависающей над водой растительностью, а также протоки, обильно заросшие макрофитами). Покинув основное русло, стаи распались – рыбы располагались произвольно друг относительно друга. В придаточных водоёмах молодь нерки интенсивно питалась. Рыбы совершали направленные броски в толщу и к поверхности воды, сопровождаемые хватательными движениями. Пищеварительные тракты у молоди из придаточных водоёмов были заполне-

ны пищей. Во время миграции молодь не проявляла пищедобывательного поведения.

Миграция (рис. 3) против течения реки происходила в светлое время суток (рис. 3а, 3б, 3д): начиналась с рассветом при освещённости 100 лк и прекращалась после заката при освещённости 0.1–1.0 лк. С наступлением сумерек сеголетки нерки уходили из основного русла в водоёмы придаточной системы либо распределялись в основном русле у уреза воды в местах, где есть затопленная водой растительность (рис. 3г). В тёмное время суток (0.001–0.010 лк) рыбы были не активны: лежали на дне поодиночке или группами, не реагируя на слабые раздражители (тусклый рассеянный свет фонарика, плавное прикосновение сачком). Воздействие яркого света вызывало реакцию испуга: сеголетки резко поднимались со дна в толщу воды, совершали хаотичные броски в разные стороны. Спустя 1–2 мин часть рыб забивалась в водную растительность, остальные выходили

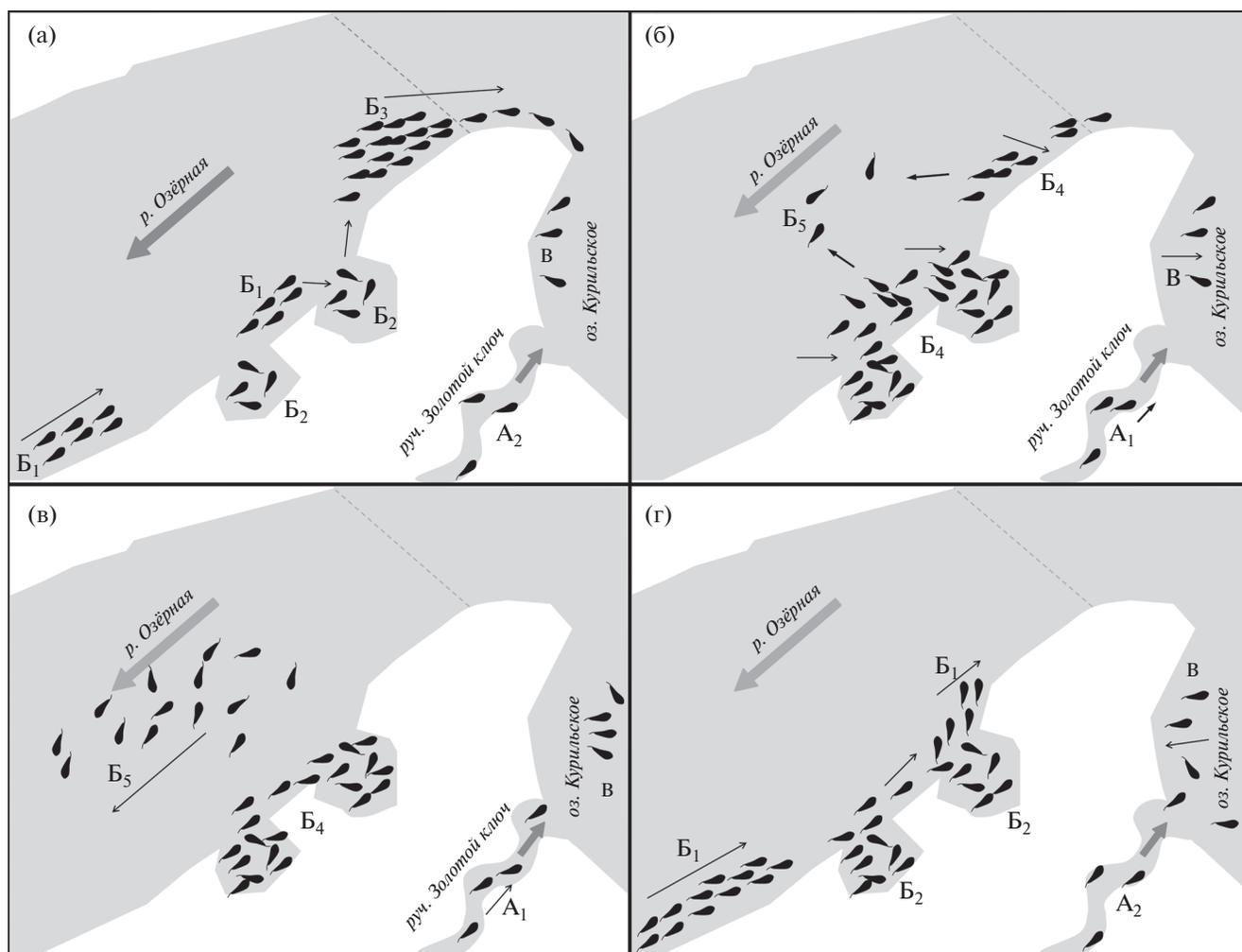


Рис. 3. Распределение молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в р. Озёрная, руч. Золотой ключ и на литорали Курильского озера в условиях разной освещённости: а – день, б – вечерние сумерки, в – ночь, г – утренние сумерки. А₁ – мигранты из озёрных притоков, А₂ – сеголетки в укрытиях и в прибрежье озёрных притоков, Б₁ – мигранты против течения, Б₂ – сеголетки в придаточной системе р. Озёрная, Б₃ – скопление в истоке р. Озёрная, Б₄ – сеголетки в укрытиях и в прибрежье р. Озёрная, Б₅ – мигранты вниз по течению р. Озёрная, В – молодь на литорали озера; (→) направление перемещений рыб.

ли в основное русло реки и попадали в транзитный поток.

Массовой миграции против течения сопутствует обратный процесс – покатная миграция части сеголеток (рис. 3б, 3в). Доля таких мигрантов невелика относительно рыб, поднимающихся в озеро. В 2010 и 2011 гг. сеголетки нерки встречались в уловах конусных сетей с начала наблюдений (соответственно 12 и 14 июня). В оба года покатники попадались преимущественно у правого берега реки, у левого их было очень мало или не было вовсе. Наибольшие концентрации покатных сеголеток нерки в 2010 г. регистрировали в период с 30 июня по 7 июля (рис. 4а): пики миграции были отмечены последовательно на стрежне реки, у левого и у правого берегов реки. В 2011 г. наиболее высокие концентрации покатников от-

мечены 18 июня и 3 июля (рис. 4б). У левого берега покатных сеголеток не отмечали вовсе. Различия в интенсивности миграции у левого и правого берегов и на стрежне обусловлены особенностями строения русла: левый берег фактически представляет собой обширное мелководье с замедленным течением; правый подмывается потоком, скорость течения вдоль него лишь незначительно меньше, чем на стрежне. Число сеголеток в уловах конусных сетей возрастало при сильном восточно-юго-восточном ветре, создававшем сильное сгонно-нагонное течение. От левого берега, где расположены многочисленные водоёмы придаточной системы – места скопления сеголеток нерки, их выгоняет в основное русло и подхватывает транзитным потоком.

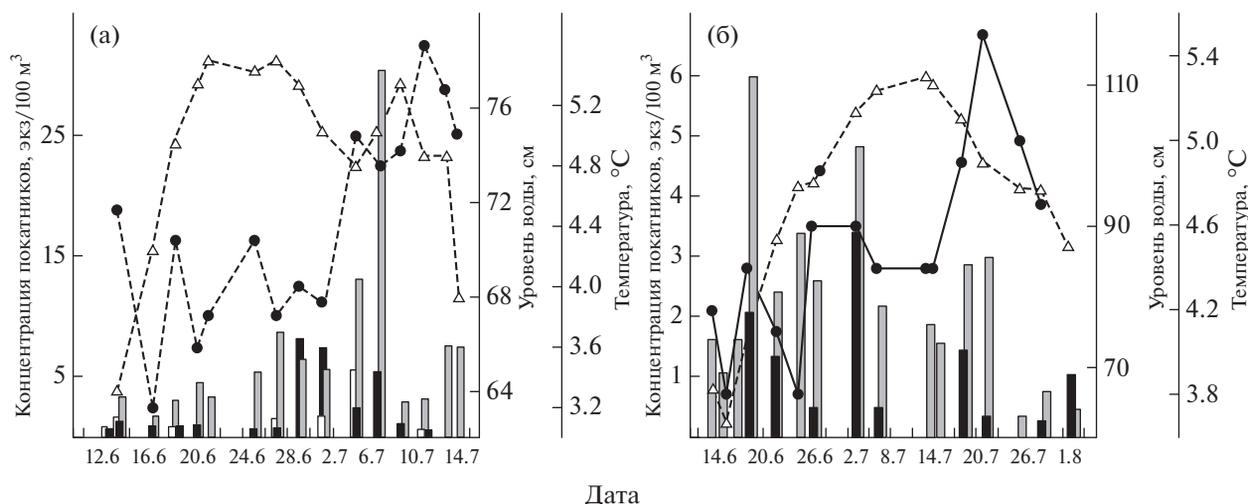


Рис. 4. Динамика миграции сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* вниз по течению у левого (□) и правого (▣) берега и на стрежне (■) реки, а также колебания температуры (—●—) и уровня воды (—△—) в р. Озёрная в июне—июле: а — 2010 г., б — 2011 г.

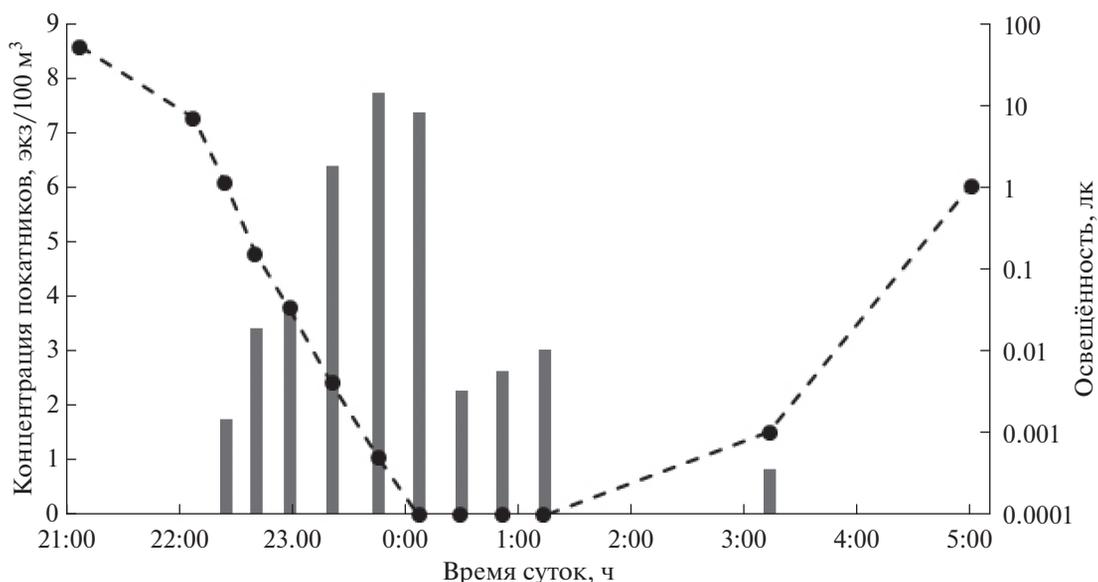


Рис. 5. Интенсивность покатной миграции сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* (■) в р. Озёрная в связи с освещённостью (—●—), 12—13.07.2010 г.

Миграция сеголеток вниз по течению р. Озёрная, как и из озёрных притоков, происходила в тёмное время суток: начиналась при снижении освещённости до 1 лк и завершалась с рассветом (рис. 5).

Следует отметить, что выхода сеголеток из озера в реку не происходит. В конусную сеть, установленную непосредственно в истоке, не попала ни одна особь, тогда как ниже по течению покатники присутствовали в уловах. В истоке р. Озёрная молодь нерки проводит некоторое время до выхода в озеро, концентрируясь в светлое время суток в зоне водоворотного течения у

левого берега. Сеголетки, поднимающиеся с расположенных ниже участков, объединяются в единую крупную стаю (рис. 3а). Эта стая постоянно пополняется подходящими снизу стайками. От головного её конца последовательно отделяются и заходят в озеро по одной—три особи. Их перемещение происходит у самого уреза воды, где скорость течения минимальная. Для выхода из озера сеголетки совершают серию последовательных бросков, чередующихся кратковременным отдыхом в гидравлической тени камней и иных предметов на дне реки. С наступлением темноты (0.1 лк) стая в истоке реки расформиро-

Таблица 2. Длина (*FL*) сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* из разных группировок

Группировка	<i>n</i> , экз.	<i>FL</i> , мм			σ	CV
		<i>M</i>	min	max		
21–22.06.2010 г.						
Мигранты против течения (B_1)	51	31.2	28.8	36.0	1.35	4.33
Скопление в истоке р. Озёрная (B_3)	50	30.6	28.0	33.0	0.92	3.01
Мигранты вниз по течению р. Озёрная (B_5)	43	30.3	22.9	32.2	1.59	5.24
17–19.06.2012 г.						
Мигранты из озёрных притоков (A_1)	14	27.7	24.0	31.0	2.22	8.04
Мигранты против течения (B_1)	64	29.0	25.0	39.5	2.76	9.53
Мигранты вниз по течению р. Озёрная (B_5)	20	27.2	24.5	29.0	1.28	4.71
Молодь на литорали озера (B)	36	28.0	26.0	36.5	1.88	6.71

Примечание. *n* – объём выборки, экз.; *M* – средняя длина, min, max – пределы варьирования, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации.

вывається: сеголетки перемещаются в близлежащие укрытия – протоки, заводы, промоины в берегах (рис. 3б).

На озёрных нерестилищах первые недели после выхода из грунта нерка проводит в прибрежье, где глубина не превышает 1 м. На литорали озера молодь не подвержена влиянию транзитного потока, как в реках. Только при неблагоприятных метеоусловиях (сильном ветре и волновом накате) молодь отходит дальше от берега либо прячется среди камней. В течение лета сеголетки озёрного происхождения смешиваются с мигрировавшими в озеро из притоков и из р. Озёрная. Плотность молоди нерки на литорали озера постепенно возрастает с конца мая к августу – от единиц до тысяч особей на 1 м². Массовая откочёвка в пелагиаль начинается в августе. Молодь постепенно перемещается дальше от берегов, при этом она избегает поверхностного слоя и держится в толще воды. В период обитания на литорали озера сеголетки нерки демонстрируют типичное стайное поведение. Нередко нерка образует смешанные стаи с трёхиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus*, молодь которой также проводит первые недели жизни на литорали озера. Весь период нагула на литорали нерка интенсивно питается.

Таким образом, разнообразие форм миграционного поведения, демонстрируемого неркой во время миграции с нерестилищ в бассейне Курильского озера, позволяет выделить три основные фенотипические группы, каждая из которых имеет сложную внутреннюю структуру и представлена различными пространственно-временными группировками: А – сеголетки из притоков озера: в ночное время совершают пократную миграцию (A_1), в дневное время находятся в различных укрытиях в водотоках, впадающих в Курильское озеро (A_2); Б – сеголетки в вытекающей из озера реке: в дневное время

часть особей продвигается вверх против течения (B_1), другие находятся в водоёмах придаточной системы (B_2); перед выходом в озеро поднявшиеся с расположенных ниже участков сеголетки объединяются в истоке реки (B_3); в ночное время большая часть сеголеток находится в состоянии покоя в закрытом прибрежье и в водоёмах придаточной системы (B_4), а их незначительная часть совершает пократную миграцию (B_5); В – сеголетки на литорали озера, изначально представленные генеративно-озёрными особями, по мере заполнения литорали озера мигрантами из притоков и вытекающей из озера р. Озёрная образуют с ними смешанные стаи; днём они находятся на мелководье недалеко от уреза воды, проявляя типичное стайное поведение, а ночью перемещаются на более глубокие участки озера; в течение лета они откочёвывают в пелагиаль, к местам основного нагула.

Размерный состав сеголеток нерки в период миграции в нагульный водоём

Представители разных группировок отличаются линейными размерами (табл. 2): особи, совершающие пократную миграцию в притоках озера (A_1) и в р. Озёрная (B_5) достоверно меньше ($p < 0.05$) рыб, поднимающихся против течения (B_1). Сеголетки с литорали озера (B) и находящиеся в стае-скоплении в истоке реки (B_3) крупнее мигрантов, идущих вниз по течению (B_5), но различия статистически недостоверны. Мигранты, идущие вверх против течения (B_1), не имеют достоверных отличий в размерах от сеголеток на литорали озера (B) и в скоплении в истоке (B_3).

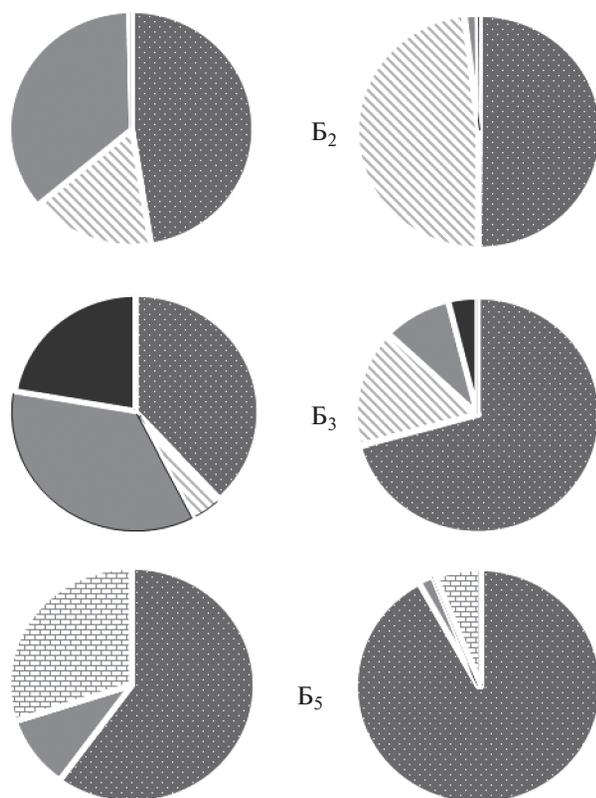


Рис. 6. Значение отдельных групп кормовых объектов в питании сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* разных пространственно-временных группировок (слева – в % общей массы пищи, справа – в % общего числа кормовых объектов в пищевом комке): (■) – личинки и куколки амфибиотических насекомых, (□) – планктонные ракообразные, (▣) – имаго амфибиотических насекомых, (■) – личинки и имаго воздушных насекомых и наземные беспозвоночные, (▤) – некормовые объекты; обозначения группировок см. на рис. 3.

Особенности питания сеголеток нерки

Накормленность молоди из разных группировок существенно различается. Наибольшие значения ИНЖ были у рыб из скопления в истоке реки (B₃): среднее – 53.9‰, максимальное – 520.1‰ (64 экз.), но 25% этих рыб не питались. Наименьшие ИНЖ имели скатывающиеся вниз по течению реки сеголетки (B₅) – соответственно 9.8 и 31.3 ‰ (65 экз.), доля рыб с пустыми желудками – 88%. Среди рыб из водоёмов придаточной системы в дневное время (B₂) доля особей с пустыми желудками была минимальной (9%), средний ИНЖ – 38.6‰, максимальный – 288.2‰ (33 экз.).

Основными кормовыми объектами у молоди изученных группировок (B₂, B₃ и B₅) были личинки амфибиотических насекомых, главным образом Chironomidae (мелкие личинки I–II возраста), и планктонные ракообразные – Copepoda и Cladocera (рис. 6). Последние в изобилии выносятся из озера в р. Озёрная. По частоте встречаемости

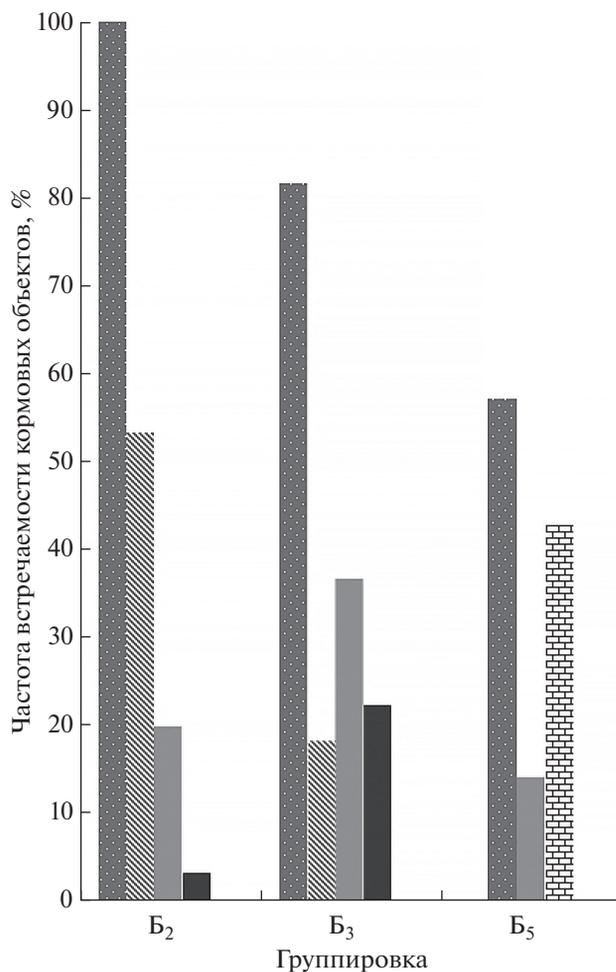


Рис. 7. Частота встречаемости отдельных групп кормовых объектов в питании сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* разных пространственно-временных группировок; обозначения см. на рис. 3 и 6.

отдельных групп кормовых объектов состав пищевого комка у представителей разных группировок значительно различался (рис. 7). Личинки и куколки амфибиотических насекомых (преимущественно хирономид) и планктонные ракообразные (Copepoda и Cladocera) чаще отмечались в желудках сеголеток, отстаивавшихся в водоёмах придаточной системы р. Озёрная (B₂). Имаго воздушных и амфибиотических насекомых и наземные беспозвоночные преобладали в питании молоди из скопления в истоке реки (B₃). Обращает внимание высокая частота встречаемости некормовых объектов (растительных частиц, птичьего пуха и т.п.) у сеголеток, совершавших покатную миграцию (B₅), тогда как в желудках рыб из других группировок подобные объекты не обнаружены.

Качественный анализ питания молоди нерки из озёрных притоков (A₁) выявил ряд существенных различий: среди рыб из рек Этамынк и Хакы-

Таблица 3. Фенотипическое разнообразие сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* в соответствии с локализацией нерестилищ и типами миграции

Форма поведения	Время суток	Локализация нерестилищ		
		притоки озера	р. Озёрная	озеро
Покатная миграция	Ночь	A ₁	B ₅	—
Миграция против течения	День	—	B ₁	—
Приостановка или отсутствие активных массовых перемещений	Ночь	—	B ₄	B
	День	A ₂	B ₂ , B ₃	—
Кочёвка	То же	—	—	B

Примечание. A₁ — мигранты из озёрных притоков, A₂ — сеголетки в укрытиях и в прибрежье озёрных притоков, B₁ — мигранты против течения, B₂ — сеголетки в придаточной системе р. Озёрная, B₃ — скопление в истоке р. Озёрная, B₄ — сеголетки в укрытиях и в прибрежье р. Озёрной, B₅ — мигранты вниз по течению р. Озёрная, B — молодь на литорали озера.

цин не было особей с пустыми пищеварительными трактами. В пищевом комке сеголеток из р. Этамынк преобладали планктонные ракообразные (по-видимому, выносимые из оз. Этамынк, дающего начало одноимённой реке). В р. Хакыцин молодь питалась исключительно личинками хирономид. В руч. Золотой ключ желудки сеголеток были пусты либо содержали остатки мелких личинок хирономид в дистальном отделе желудочно-кишечного тракта.

Таким образом, выявленные у сеголеток нерки с нерестилищ разной локализации различия в особенностях поведения, длине особей и их питании указывают на высокую степень фенотипической дифференциации внутри единой популяции. В период миграции к месту основного нагула (пелагиаль озера) молодь нерки образует несколько пространственно-временных группировок (табл. 3).

Фенотипические группы, соответствующие типам нерестилищ, существуют только в период миграции с нерестилищ. С переходом нерки к пелагическому образу жизни в озере они объединяются и трансформируются в единую фенотипическую группу пелагической молоди.

ОБСУЖДЕНИЕ

Различное расположение нерестилищ нерки относительно нагульного водоёма и неоднородность условий на них привели к формированию комплекса адаптаций, необходимых для достижения нагульного водоёма, каждая из которых реализуется у молоди в той или иной форме миграционного поведения в зависимости от происхождения. Фенотипическое разнообразие молоди обусловлено сложной популяционной структурой озерной нерки, представленной несколькими экологическими формами, генетическая изменчивость которых отражена в гетерогенности группировок особей разных периодов нерестового хода в р. Озёрная (Пильганчук и др.,

2010; Пильганчук, 2014). Высокий уровень хоминга и пространственно-временная разобщённость нерестовых группировок нерки (Hartman, Raleigh, 1964; Hendry et al., 1995; Варнавская, 2006; Хрусталева, 2007; Пильганчук, 2014) привели к их генетической дифференциации и в основном предопределили наследуемость типа миграционного поведения в период расселения молоди с мест нереста (Brannon, 1972).

В соответствии с генетической дифференциацией, закрепившейся в результате пространственной разобщённости нерестовых группировок, происходит формирование соответствующих фенотипических групп молоди первого года жизни: речных (из притоков и вытекающей реки) и озёрных. Исследования миграции сеголеток нерки с нерестилищ показали более сложный характер внутривидовой дифференциации в этот период её жизненного цикла. Внутри фенотипических групп, соответствующих нерестилищам определённого типа, выявлен ряд пространственно-временных группировок, очень лабильных и способных трансформироваться из одной в другую, объединяться и разделяться в течение короткого периода времени. Для достижения нагульного водоёма сеголетки нерки с речных нерестилищ реализуют миграции двух типов: вниз по течению (в притоках озера) и вверх против течения (в р. Озёрная).

Миграция из притоков озера — покатная, осуществляется с использованием транспортной силы потока. По нашим данным, миграция из притоков начинается не ранее середины мая, когда реки освобождаются от снега и прогревается вода. Так, Крохин и Крогиус (1937) регистрировали первых свободно плавающих мальков нерки у устья р. Этамынк 18 мая. Вероятно, эти мальки имели именно речное происхождение. Наши наблюдения в конце мая—начале июня показали, что в это время происходил массовый скат сеголеток нерки.

Продолжительность миграции из притоков невелика. В реках Этамьнк и Хакыцин в 2013 г. покатников нерки к середине июня уже не было, чему способствовал резкий подъём уровня воды, вызванный интенсивным таянием снега. Скат нерки из руч. Золотой ключ завершается в III декаде июня. По-видимому, утверждение о длительности выхода мальков из грунта в связи с растянутостью нереста (Крохин, Крогиус, 1937; Егорова, 1970; Бугаев, 1995) в полной мере справедливо только для относительно крупных водоёмов. В малых водотоках, таких как руч. Золотой ключ, ход производителей длится недолго (от 1 сут. до недели), а численность производителей невелика. Кроме того, в малых водотоках велик пресс крупных хищников (медведей) на производителей нерки. При низкой численности зашедших в водоток производителей выедание их хищниками может достигать 100%. Невысокая численность покатников в руч. Золотой ключ, по-видимому, является следствием нереста в нём небольшого числа производителей, кратковременности нереста и высокой степени выедания хищниками. Так, в 2011 г. отсутствие покатных сеголеток нерки в этом ручье могло быть следствием донерестовой гибели производителей, зашедших в ручей. По сообщению сотрудников КамчатНИРО, в 2010 г. в ручей зашло не более 150 экз. нерки, которых за одну ночь выловили медведи.

Миграция в озеро с нерестилиц р. Озёрная осуществляется против течения. Этот тип миграции сопряжён со значительными энергетическими затратами. Собственные запасы энергии у сеголеток невелики и их необходимо постоянно восполнять. Поэтому во время миграции молодёжь интенсивно питается. Во время миграции в озеро молодёжь обеспечена высококалорийным кормом — планктонными ракообразными, выносимыми из озера (Акулин, 1968). Анализ питания сеголеток нерки в р. Озёрная показал, что эти кормовые объекты преобладают в пищевом комке. Обеспеченность таким кормом не только восполняет энергетические затраты молодёжи на преодоление потока, но создаёт предпосылки для задержки некоторой части особей в водоёмах придаточной системы. О последнем свидетельствует значительная вариабельность размерного состава сеголеток нерки в р. Озёрная. Миграция и питание сеголеток в этой реке происходят в светлое время суток и приостанавливаются с наступлением темноты.

Очевидно, многократная смена формы поведения — пищедобывательного и миграционного, происходящая несколько раз в течение светлого времени суток, является приспособлением для защиты от хищников (рыб и птиц), для которых молодёжь нерки легко доступна при высокой освещённости. Помимо разобщённости двух форм поведения каждая из них сопровождается специфическими адаптациями для наиболее эффек-

тивной обороны: во время миграции сеголетки объединяются в стаи, для питания уходят в особые стаии, защищённые от атак хищников из воды и с воздуха. В светлое время суток питание молодёжи нерки наиболее эффективно, так как зрительный анализатор для этого вида, как и других лососёвых рыб, является ведущим при поиске и захвате кормовых объектов. Роль зрения особенно велика при питании мелкими взвешенными в толще воды объектами — планктонными ракообразными и личинками хирономид.

Помимо массовой миграции против течения в направлении озера у части сеголеток нерки в р. Озёрная обнаружен обратный процесс — покатная миграция. Ряд закономерностей в процессе миграции и морфологические характеристики рыб (Кириллова, Павлов, 2011; Павлов и др., 2012) не позволяют считать покатную миграцию сеголеток нерки в вытекающей из озера реке случайным явлением. Миграция вниз по течению наряду с массовой миграцией против течения известна также у сеголеток нерки, недавно вышедших из грунта в реках Северной Америки (Hartman et al., 1967; McCart, 1967; Brannon, 1972). Покатная миграция сеголеток нерки в реке, вытекающей из нагульного водоёма, может быть как проявлением врождённой поведенческой реакции (Brannon, 1972; Кириллова, Павлов, 2011; Павлов и др., 2012), направленной на расселение с речных нерестилиц и распределение в прибрежье, так и следствием воздействия внешних факторов (атак хищников, перемещения медведей по мелководью и др.). Покатная миграция озерновской нерки характеризуется небольшой протяжённостью — выход в море на первом году жизни не зарегистрирован (Павлов и др., 2015). По-видимому, вскоре после распределения в прибрежье реки сеголетки начинают миграцию в нагульный водоём.

Сезонная вариация интенсивности миграции связана с перераспределением молодёжи в прибрежье в результате сезонных колебаний уровня воды и направления нагонных ветровых течений. Различия в интенсивности миграции в 2010 и 2011 гг. — следствие межгодовых вариаций водности реки, которая определяет наличие и доступность укрытий. В отличие от низкого уровня воды 2010 г. (рис. 4а) уже к началу июля пересохла многие заливы и заводи, в которых отстаивалась молодёжь. Дефицит временных местообитаний привёл к тому, что большее число сеголеток в ночное время попадали в поток. В многоводном 2011 г. (рис. 4б), когда вследствие затяжного весеннего половодья временные местообитания, пригодные для отстоя и питания, были доступны на протяжении всего лета, покатники нерки были малочисленны. Зависимость интенсивности миграции от водности реки в период расселения ранее рассмотрена нами для молодёжи кижуча *Oncorhynchus kisutch* и камчатской микижи *Parasalmo mykiss* первого года жизни

(Павлов и др., 2010). Возможно, часть мигрантов вниз по течению составляют особи, попавшие в поток в результате атак хищников (крупной молоди мальмы *Salvelinus malma* и кижуча) либо выгнанные из укрытий медведями, которые перемещались вдоль берега. По нашим данным, сеголетки нерки являются значимым объектом питания крупной молоди мальмы и кижуча: более 50% молоди кижуча и 30% молоди мальмы в р. Озёрная имели сеголеток нерки в составе пищевого комка. Причём наиболее интенсивным потреблением сеголеток было в вечерние часы, в период быстрого снижения освещённости, когда происходило расформирование их стай, мигрирующих против течения, и переход из основного русла в водоёмы придаточной системы и укрытия. Приуроченность покатной миграции ранней молоди к тёмному времени суток – универсальная адаптация для защиты от хищников (Павлов, 1979).

Исследование реореакции сеголеток нерки р. Озёрная, мигрировавших против течения, показало, что представители этой группировки сохраняют положительный тип реореакции только в присутствии озёрной воды (Павлов и др., 2013). Основным ориентиром для движения сеголеток против течения служит запах вытекающей из озера воды (Brannon, 1972; Zvezdin et al., 2015). По-видимому, проявление положительного типа реореакции закреплено генетически, но реализация врождённой поведенческой программы происходит при определённых условиях. Первостепенным условием для проявления положительного типа реореакции и миграции против течения является присутствие в воде запаха нагульного водоёма. Ольфакторный ориентир не только способствует достижению сеголетками нагульного озера, но, возможно, и препятствует их заходу в притоки озера и вытекающей реки.

Присутствие в воде планктонных ракообразных – основного объекта питания нерки в пресноводный период жизни – один из ведущих, но не единственный компонент ольфакторной привлекательности озера. Так, в условиях эксперимента у молоди из р. Озёрная, перенесённой в приток Золотой ключ, даже при подкормке планктонными ракообразными положительный тип реореакции изменяется на отрицательный (Павлов и др., 2013; Zvezdin et al., 2015). В воде притоков отсутствует запах нагульного озера, предпочтение которого демонстрирует молодь нерки (Bodznick, 1978; Павлов и др., 2013; Zvezdin et al., 2015), и это выступает стимулом к проявлению отрицательного типа реореакции. Также, возможно, немаловажным компонентом, определяющим быстрое завершение покатной миграции из притоков, является наличие в воде притоков значительных концентраций кайромонов хищников, в первую очередь молоди мальмы.

Формирование объединённой стаи в истоке происходит, по-видимому, из-за невозможности для большинства особей сразу преодолеть течение, скорость которого значительно выше в истоке реки и превышает критическую скорость течения для сеголеток нерки по всей ширине русла, за исключением небольшого участка вблизи берега. Выход в озеро возможен только у самого уреза воды по левому берегу, где скорость течения ниже. Скопление сеголеток нерки в истоке реки представляет собой особую пространственно-временную группировку, предшествующую объединению нерки речного происхождения с озёрной.

На литорали озера, вдали от устьев озёрных притоков, сеголетки нерки, по-видимому, изначально представлены исключительно генеративно-озёрными особями. Впоследствии они объединяются с заходящими в озеро сеголетками речного происхождения. На литорали нерка нередко образует общие стаи с трёхиглой колюшкой *Gasterosteus aculeanus*. Подобное явление хорошо известно для сеголеток нерки (Brannon, 1972) и разновозрастной молоди других видов рыб (Pavlov, Kasumyan, 2000).

В озере стаи сеголеток нерки, как правило, придерживаются открытых участков с каменистым или песчаным грунтом, избегая заросшие макрофитами заливы и участки берега с нависающей растительностью – типичные места обитания двух- и трёхлеток кижуча. По мере роста сеголетки откочёвывают всё дальше от берега и к концу лета почти не встречаются в литорали озера, где в это время происходит массовый нерест нерки и скапливаются особи мальмы разного возраста, питающиеся икрой.

Разнообразие условий воспроизводства нерки в пределах одного водного бассейна и соответствующее им многообразие нагульных миграций молоди первого года жизни привело к формированию ряда морфофизиологических адаптаций. Более крупные размеры сеголеток нерки, совершающих нагульные миграции против течения, отмечали Маккарт и Пон с соавторами (McCart, 1967; Pon et al., 2007). Очевидно, активно мигрирующие против течения рыбы должны иметь большую мышечную массу и значительные энергетические резервы. Ранее мы показали (Павлов и др., 2012), что сеголетки разных пространственных группировок различаются содержанием отдельных классов липидов. В теле мигрантов против течения выше содержание триацилглицеринов – основного источника энергии, чем у мигрантов вниз по течению, равно как и у рыб из скопления в истоке р. Озёрная.

Очевидно, показатели накормленности рыб из разных озёрных притоков обусловлены условиями питания и определяют сроки и интенсивность миграции. Наименьшие значения ИНЖ были у

мигрантов вниз по течению в руч. Золотой ключ, миграция из которого происходит в очень сжатые сроки. Низкая накормленность, по-видимому, обусловлена отсутствием как доступных кормовых объектов, так и условий для их добычи. В крупных водотоках (реки Хакыцин и Этамынк) все сеголетки имели заполненные пищеварительные тракты. В вытекающей из озера реке интенсивное питание — необходимое условие, обеспечивающее достижение нагульного водоёма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разнообразие мест воспроизводства нерки в бассейне Курильского озера предопределило несколько форм миграций в нагульный водоём. Хорошо известно, что у большинства видов рыб ведущую роль при достижении молодью мест нагула играют пассивные миграции вниз по течению (покатные) как наименее энергозатратные. Однако ввиду расположения значительной части нерестилищ нерки в реке, вытекающей из нагульного озера, активная миграция молоди против течения имеет здесь определяющее по важности значение. Различные условия внешней среды и необходимость проявления разных форм миграционного поведения, обеспечивающих достижение нагульного водоёма, привели к формированию у сеголеток нерки ряда внутривидовых фенотипических групп, соответствующих типам нерестилищ. В свою очередь фенотипические группы имеют сложную структуру — внутри них образуются лабильные пространственно-временные группировки. Спецификой выявленного в популяции нерки фенотипического полиморфизма является его временный характер. Такой полиморфизм не ведёт к образованию разных конечных внутривидовых форм — фенотипов производителей (анадромных и резидентных рыб). Траектории онтогенетического развития разных группировок сеголеток нерки при достижении нагульного водоёма конвергентно сходятся по мере перехода к обитанию сначала в прибрежье, а затем в пелагиали озера. Объединение исходно разнокачественной молоди в единый пул происходит в течение первых месяцев жизни молоди, задолго до её смолтификации и миграции в море. Уникальность этого явления заслуживает дальнейших не только натурных, но экспериментальных исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность руководству КамчатНИРО и Кроноцкого природного биосферного заповедника за предоставленную возможность проведения работ на Курильском озере. Мы искренне благодарим всех сотрудников КамчатНИРО, Кроноцкого запо-

ведника и ИПЭЭ РАН, оказывавших содействие на различных этапах работ.

Сбор полевого материала выполнен при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биоразнообразие природных систем”; анализ полевого материала и подготовка рукописи — при поддержке гранта РНФ № 14-14-01171 “Взаимосвязь миграций и формообразования у молоди рыб и миног”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акулин В.Н. 1968. Сезонные изменения содержания жира у молоди красной и у кормового зоопланктона оз. Дальнего // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 81–90.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озёра азиатской нерки (включая некоторые другие водоёмы ареала). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 280 с.
- Бугаев В.Ф., Маслов А.В., Дубынин В.А. 2009. Озерновская нерка (биология, численность, промысел). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 156 с.
- Варнаевская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 488 с.
- Егорова Т.В. 1970. Размножение и развитие красной в бассейне реки Озерной // Изв. ТИНРО. Т. 73. С. 39–53.
- Кириллова Е.А., Павлов Д.С. 2011. Миграции молоди нерки *Oncorhynchus nerka* и мальмы *Salvelinus malma* первого года жизни в водотоках бассейна Курильского озера // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 5. Владивосток: Дальнаука. С. 209–217.
- Кириллова Е.А., Лепская Е.В., Кириллов П.И. 2010. Первичное расселение ранней молоди мальмы *Salvelinus malma* и нерки *Oncorhynchus nerka* в ручье “Золотой ключ” (бассейн оз. Курильское) // Матер. XI Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 266–269.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк Курильского озера и биологии красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в его бассейне // Тр. Тихоокеан. комиссии. Т. IV. Курильское озеро. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 187 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Остроумов А.Г. 1970. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и её нерестилищ в бассейне оз. Курильского // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 17–32.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2010. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолк и её притоках (северо-западная Камчатка). 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 3–44.
- Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллова Е.А. и др. 2012. Содержание липидов у сеголетков нерки *Oncorhynchus*

- nerka* в период нагульной миграции (р. Озёрная, западная Камчатка) // Докл. АН. Т. 445. № 1. С. 114–117.
- Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. 2013. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в реке Озёрная и озере Курильское // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 87–95.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Нездолий В.К. 2015. Покатная миграция, поведение и распределение молоди рыб в низовьях реки Озерной (юго-западная Камчатка) // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 52–62.
- Пильганчук О.А. 2014. Генетическая структура нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), полуострова Камчатка: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 23 с.
- Пильганчук О.А., Варнавская Н.В., Бичем Т.Д. 2010. Характеристика внутривидовой структуры нерки оз. Курильское и р. Камчатка по изменчивости микросателлитной ядерной ДНК // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 18. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 28–37.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.
- Хрусталева А.М. 2007. Комплексный метод дифференциации нерки (*Oncorhynchus nerka*) азиатских стад. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.
- Bodznick D. 1978. Water source preference and lakeward migration of sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*) // J. Comp. Physiol. V. 127. P. 139–146.
- Brannon E.L. 1972. Mechanisms controlling migration of sockeye salmon fry // Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull. № 21. 86 p.
- Brett J.R., Glass N.R. 1973. Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature // J. Fish. Res. Board Can. V. 30. P. 379–387.
- Byrne J.E. 1968. The effects of photoperiods and temperature on the daily patterns of locomotor activity in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): Ph. D. Th. Univ. Brit. Columbia, Vancouver, 125 p.
- Hartman W.L., Raleigh R.F. 1964. Tributary homing of sockeye salmon at Brooks and Karluk Lakes, Alaska // J. Fish. Res. Board Can. V. 21. № 3. P. 485–504.
- Hartman W.L., Heard W.R., Drucker B. 1967. Migratory behavior of sockeye salmon fry and smolts // Ibid. V. 24. № 10. P. 2069–2099.
- Hendry A.P., Leonetti F.E., Quinn T.P. 1995. Spatial and temporal isolating mechanisms: the formation of discrete breeding aggregations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Zool. V. 73. P. 339–352.
- Hensleigh J.E., Hendry A.P. 1998. Rheotactic response of fry from beach-spawning populations of sockeye salmon: evolution after selection is relaxed // Ibid. V. 76. P. 2186–2193.
- McCart P. 1967. Behavior and ecology of sockeye salmon fry in the Babine River // J. Fish. Res. Board Can. V. 24. № 2. P. 375–428.
- Pavlov D.S., Kasumyan A.O. 2000. Patterns and mechanisms of schooling behavior in fish: a review // J. Ichthyol. V. 40. Suppl. 2. P. S163–S231.
- Pon L.B., Hinch S.G., Wagner G.N. et al. 2007. Swimming performance and morphology of juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*: comparison of inlet and outlet fry populations // Environ. Biol. Fish. V. 78. P. 257–269.
- Quinn T.P. 2005. The behavior and ecology of Pacific salmon and trout. Washington: Amer. Fish. Soc., Univ. Wash. Press, 378 p.
- Raleigh R.F. 1971. Innate control of migrations of salmon and trout fry from natal gravels to rearing areas // Ecology. V. 52. № 2. P. 291–297.
- Zvezdin A.O., Pavlov D.S., Kostin V.V. 2015. On the mechanism of orientation and navigation of sockeye salmon under-yearlings (*Oncorhynchus nerka* Walb.) during feeding migration in the inlet–lake–outlet system // Inland Water Biol. V. 8. № 3. P. 287–295.