

УДК 597.553.2.574.2

ВЛИЯНИЕ УКРЫТИЙ И ПИЩЕВЫХ РЕСУРСОВ НА СМОЛТИФИКАЦИЮ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR*

© 2008 г. Д. С. Павлов*, И. В. Нечаев*, В. В. Костин*, Н. И. Шиндавина**

* Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

** Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства – ФСГЦР, Ропша Ленинградской области

*E-mail: pavlov@sevin.ru

Поступила в редакцию 28.04.2008 г.

В условиях эксперимента исследовали влияние режима кормления и наличия различного числа укрытий в бассейнах на развитие дифференциации молоди *Salmo salar* в возрасте 1+ и формирование смолтов. Эксперименты проводили с группами рыб по 10 особей. Влияние исследованных факторов оказалось достоверным. Было показано, что при нормальном четырехразовом кормлении количество формирующихся смолтов зависит от числа убежищ: чем больше укрытий, тем меньше смолтов появляется в группах. При этом было показано, что наличие одного укрытия является сильным раздражителем, повышающим агрессивную активность особей по отношению к конспецифичным особям, что приводит к гибели части рыб в группе. При одноразовом питании, т.е. при недостатке пищи увеличивалось число погибших рыб и уменьшалось количество смолтов, так как рыбы не накапливали достаточного энергетического потенциала для морфофизиологического преобразования. В работе обсуждается один из возможных механизмов развития дифференциации молоди рыб на пестряток и будущих смолтов, основанный на доминировании части рыб, имеющих индивидуальную территорию, и вытеснении субдоминантных особей на открытую воду в результате социальных взаимодействий.

Миграции молоди лососевых рыб (Salmonidae) из пресных вод в море и связанные с ними кардинальные перестройки организма уже долгое время привлекают внимание исследователей. Особый интерес представляет период трансформации пестряток в смолтов. Наличие или отсутствие этого периода определяет у лососевых становление разных жизненных стратегий – стратегий проходных (анадромных) или жилых форм, а также возраст рыб, мигрирующих в море (1–5 лет).

Существует огромное число работ, в которых с помощью различных показателей (морфологических, физиолого-биохимических, поведенческих) показано различие пестряток и смолтов. Однако смолтификация предполагает значительные изменения, возникающие и до появления ее видимых признаков, например, серебрения. К ним, в частности, относятся изменения активности той или иной гормональной системы, например, тиреоидной или стероидной (Landhorne, Simpson, 1986; Hoar, 1988; Young et al., 1989). Тем не менее, остается вопрос: а что лежит в основе этих преобразований?

По мнению ряда исследователей, в основе процесса смолтификации лежит продолжительность светового дня и температурный режим (Thorpe, 1977; Thorpe et al., 1989; Metcalfe et al., 1992; Казаков, Веселов, 1998; McCormick et al., 2002). Одна-

ко эти факторы являются общими для всех особей, а смолтифицируется обычно только часть молоди. В то же время молодь задолго до ската дифференцируется по уровню жирности, характеру питания и размерно-весовым показателям (Павлов и др., 2007а). Ранее нами отмечалось, что основным фактором, определяющим смолтификацию, является трофический фактор – характер питания, интенсивность обмена, темп роста, липидный статус (Павлов, 1979; Павлов и др., 2001а, 2007б). Для микижи *Parasalmo mykiss* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* было показано, что темп роста как интегральный показатель обеспеченности пищей у смолтов в год, предшествующий миграции в море, как правило, выше, чем у пестряток (Кузищин и др., 2002; Pavlov et al., 2005; Павлов, Маслова, 2006).

Питание и пищедобывательное поведение молоди лососевых тесно связаны с условиями местообитания. Типичными местообитаниями молоди атлантического лосося *Salmo salar* и ряда других лососевых являются участки с убежищами в речном потоке. Молодь держится за камнями, древесными остатками, в углублениях грунта, т.е. в микростациях, находящихся в “гидравлической тени”. Именно отсюда молодь совершает броски за проносимым в речном потоке кормом, и именно за эти участки идет борьба между особями.

Таблица 1. Число серебрянок и пестряток атлантического лосося *Salmo salar* в конце эксперимента в зависимости от числа укрытий и режима кормления

Категория	Число рыб, экз.							
	одноразовое питание				четырёхразовое питание			
	число укрытий							
	0	1	4	6	0	1	4	6
Серебрянки	6	3	3	0	22	12	4	1
Пестрятки	22	30	38	50	24	22	41	51
Погибшие	32	27	19	10	14	26	15	8

Примечание. При каждом сочетании факторов исследовано по 60 особей.

Агрессивное территориальное поведение является весьма типичным для молоди лососевых (Faush, 1984; Winberg et al., 1992; Казаков, Веселов, 1998; Михеев, 2006; Blanchet et al., 2007). Для камчатской микижи было показано, что в сложных речных системах, где много пригодных участков местообитания и хорошая обеспеченность пищей, преобладают резидентные формы, а в реках канального типа, где мало пригодных для обитания мест и пониженная обеспеченность пищей, преобладают проходные формы (Павлов и др., 2001а, 2001б, 2008). Таким образом, обеспеченность пищей и наличие пригодных местообитаний (укрытий) взаимосвязаны и должны привлекать наибольшее внимание при рассмотрении пусковых механизмов парр-сморлт трансформации у лососевых.

Цель работы – экспериментальное изучение роли укрытий и обеспеченности пищей в сморлтификации молоди атлантического лосося.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работу проводили на рыбоводном заводе с молодью атлантического лосося в возрасте 1+, полученной от 6-годовалых производителей атлантического лосося балтийской популяции из р. Нарова и выращенных в Федеральном селекционно-генетическом центре рыбоводства. Рыб кормили кормом для лососевых рыб BioMag (диаметр гранул 3 мм). Было исследовано 2 режима кормления. При первом режиме рыб кормили 1 раз в сут., что заведомо недостаточно для молоди в возрасте 1+ (Яндовская, 1979); при втором режиме – 4 раза в сут., что соответствует биологическим потребностям лосося в этом возрасте. При каждом режиме создавали 4 экспериментальные ситуации: лотки без укрытий, с 1, 4 и 6 укрытиями из камней. В каждой ситуации использовали 6 групп по 10 рыб одного размера (средняя масса 20 г, среднеквадратическое отклонение 0.5 г; длина – 13.5 ± 0.4 см), то есть проводили по 6 повторностей одного опыта. Эксперименты были нача-

ты до массового серебрения рыб (август–сентябрь). Длительность эксперимента 1 мес. Регистрировали: распределение рыб в лотках, антагонистические взаимодействия, число появляющихся серебрянок, число погибших рыб и массу рыб в конце эксперимента.

Для эксперимента использовали 2-метровые лотки шириной 45 см с проточной водой. Лотки были установлены наклонно, и глубина воды в них была от 7 до 15 см. Укрытия (камни) имели примерно одинаковые размеры ($12-13 \times 7-9 \times 9-11$ см).

Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами (Лакин, 1990) с использованием программы Статистика 6.0. Достоверность влияния режима кормления и числа укрытий на показатель смертности, число пестряток и серебрянок и их массу в конце эксперимента определяли методами многофакторного дисперсионного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При одноразовом кормлении рыбы были поставлены в условия жесткой конкуренции за пищевые ресурсы. В этих условиях (табл. 1) число погибших рыб, а также число пестряток и серебрянок в конце эксперимента достоверно зависело от количества убежищ (табл. 2, 3). Надо отметить, что недостаток пищи в условиях ограниченного пространства лотка приводил к возникновению агонистических взаимодействий, вплоть до уничтожения конкурентов. В естественных условиях смертность была бы ниже, т.к. рыбы имеют возможность покинуть данную территорию и мигрировать вниз по течению. Особенно ярко агонистические взаимодействия наблюдали в опытах с одним укрытием: к 15 сут. число погибших в результате хронического стресса или прямой агрессии рыб составляло 45% (рис. 1а, табл. 1). При этом рыбы погибали не от нанесенных ран, а, по видимому, либо в результате психологического напряжения при агрессивных взаимодействиях,

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа влияния числа укрытий и режима кормления на численность групп атлантического лосося *Salmo salar* в конце опыта

Факторы (источники вариации)	Число рыб в конце опыта					
	погибшие		пестрятки		серебрянки	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Укрытия	25.3	<0.001	133.9	<0.001	24.9	<0.001
Кормление	14.7	<0.001	0.5	0.50	32.7	<0.001
Укрытия + кормление	6.7	<0.001	4.9	<0.01	11.7	<0.001

Примечание. Здесь и в табл. 3: *F* – критерий Фишера, *p* – уровень значимости.

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа влияния принадлежности к группе, числа укрытий и режима кормления на массу атлантического лосося *Salmo salar* в конце опыта

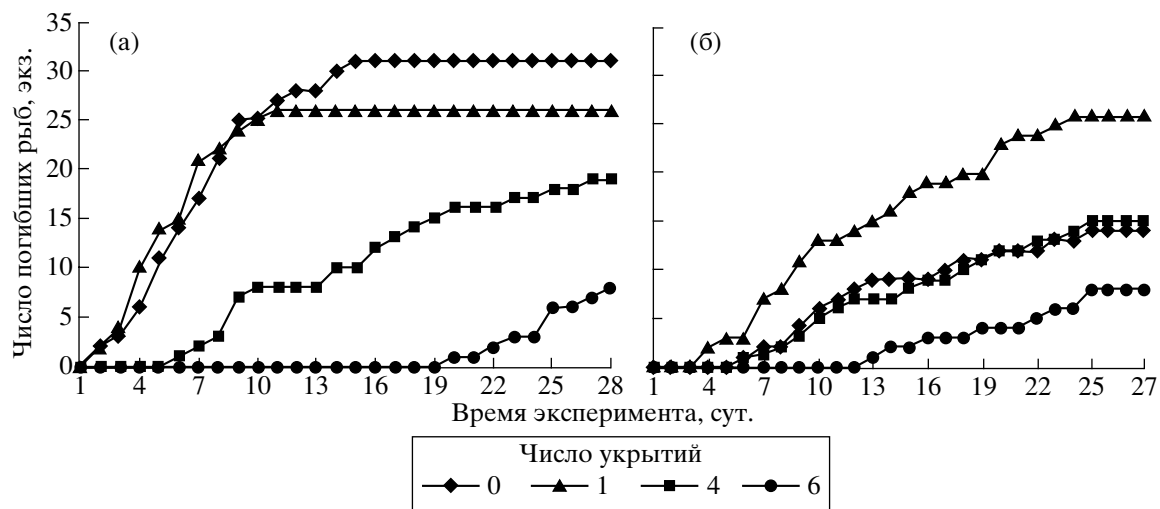
Факторы (источники вариации)	Масса рыб в конце опыта					
	вся молодь		пестрятки (П)		серебрянки (С)	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
П : С	117.6	<0.001	–	–	–	–
Укрытия	27.8	<0.001	149.9	<0.001	1.2	0.32
Кормление	168.3	<0.001	688.1	<0.001	20.5	<0.001
Укрытия + кормление	14.3	<0.001	47.5	<0.001	1.9	0.15
П : С + кормление	1.2	0.2687	–	–	–	–
П : С + укрытия	4.5	<0.001	–	–	–	–
Все факторы совместно	1.1	0.36	–	–	–	–

Примечание. “–” – не исследовали.

либо, что вероятнее, вследствие вынужденной трансформации пестряток в серебрянки на фоне недостатка пищевых ресурсов.

При 4 укрытиях число погибших рыб было ниже (30%), но в отличие от опытов без укрытий и с

одним укрытием антагонистические взаимодействия, обусловленные захватом участка с укрытием, продолжались в течение всего эксперимента. Шесть укрытий позволяли почти всем рыбам находиться в их гидравлической тени, в результате

**Рис. 1.** Динамика смертности молоди атлантического лосося *Salmo salar* в эксперименте при одноразовом (а) и четырехразовом (б) питании.

чего смертность в опыте не превысила 16% (рис 1а, табл. 1) и наблюдалась только в конце опыта, когда увеличились размеры рыб и, следовательно, необходимая им индивидуальная территория.

При одноразовом питании в лотке без укрытий число серебрянок было максимальным для данного режима кормления (табл. 1). Наличие укрытий снижало конкуренцию, что и тормозило развитие смолтификации. Серебрянки формировались только при недостатке укрытий, причем их масса была ниже первоначальной (рис. 2а) и ниже, чем у пестряток (рис. 2б).

При 4-разовом кормлении динамика поведения рыб в группах модифицируется, при этом сохраняется достоверность влияния числа укрытий на смертность рыб и соотношение пестряток и серебрянок (табл. 2, 3). В опыте без укрытий уровень агонистических взаимодействий рыб (оцениваемый по их смертности) по сравнению с таковым у рыб при одноразовом питании был ниже более чем в 2 раза – 23 против 53% (рис. 1б, табл. 1). Агонистические взаимодействия возникают, но не сразу, а только через неделю. Основаны они на конкуренции за пищевые ресурсы, которые сосредотачиваются в отдельных частях лотка. Надо учитывать, что рыбы, оставшиеся без укрытий и находящиеся в открытой части лотка, ведут в основном групповой образ жизни. Они образуют 3, а чаще 2 сходные по численности группы, конкурирующие за место подачи корма, место его скопления, а также за участки с водоворотами и пониженной скоростью течения вдоль борта лотка и около слива воды. В лотке с одним укрытием конкурентные отношения (за укрытия) приводят к гибели 43% рыб (рис. 1б, табл. 1), что почти в 2 раза превышает уровень гибели молоди в лотке без укрытий и сходно с показателем при одноразовом питании. Различия были только в динамике гибели рыб: при одноразовом питании выход кривой на плато наблюдали на 11-е, а при 4-разовом – на 23-и сут.

При 4-разовом питании масса серебрянок снижалась только при отсутствии укрытий и при одном укрытии. Достаточное число укрытий и нормальный режим кормления позволяли серебрянкам не только смолтифицироваться, но и расти (рис. 2а). У пестряток наблюдали увеличение массы прямо пропорциональное числу укрытий (рис. 2а).

Режим кормления не повлиял на число пестряток в конце опыта (табл. 2, 3). Это обусловлено тем, что пестрятками оставались доминантные особи, захватившие укрытия. Субдоминанты вытеснялись в открытые участки лотка и погибали или смолтифицировались, в зависимости от их энергетического потенциала, определяемого достаточностью корма.

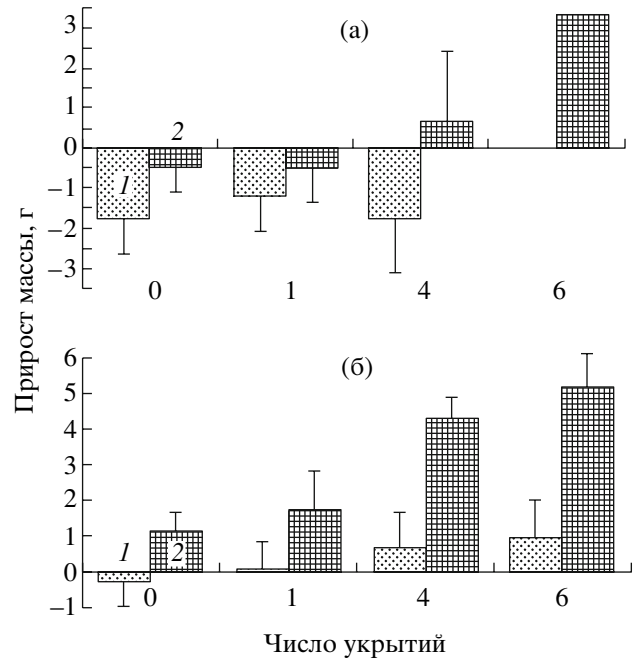


Рис. 2. Изменение массы молоди атлантического лосося *Salmo salar* при одноразовом (1) и четырехразовом (2) питании: а – серебрянки, б – пестрятки.

Таким образом, уровень агонистических взаимодействий рыб (определяемый по их смертности) является интегральным показателем их обеспеченности такими ресурсами, как укрытия и пища. В период, предшествующий смолтификации, укрытия оказывают мощное влияние на процесс смолтификации как при низком, так и при высоком уровне обеспечения пищевыми ресурсами. Наибольшая доля смолтов отмечена при отсутствии укрытий, наименьшая – при их максимальном числе в опыте. При этом рыбы практически не растут (увеличение массы не достоверно) даже при высоком обеспечении кормом. Наибольшие приросты массы у пестряток наблюдались при максимальном числе убежищ в опыте. Уровень агонистических отношений был максимален, когда оба ресурса – и пища и укрытия – находились в минимуме. Полученные данные позволяют понять механизм выявленного ранее (Павлов и др., 2008) влияния площади местообитаний в реке на соотношение мигрирующих и резидентных рыб в популяциях лососевых.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант 08-04-00927-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Казаков Р.В., Веселов А.Е. 1998. Закономерности смолтификации атлантического лосося // Атлантический лосось. СПб.: Наука. С. 195–241.
- Кузицин К.В., Пустовит О.П., Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2002. Морфобиологические особенности

- покатной молодежи микижи *Parasalmo mykiss* из некоторых рек западной Камчатки в связи со смолтификацией // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 6. С. 751–762.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 191 с.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Маслова Е.А. 2006. Покатная миграция и питание молодежи кижуча *Oncorhynchus kisutch* в северной части ареала на Камчатке // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 314–326.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007а. Механизмы покатной миграции молодежи речных рыб. М.: Наука, 213 с.
- Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллов П.И. и др. 2007б. Липидный статус и характер питания молодежи лососевых (Salmonidae) в год, предшествующий миграции в море как факторы, определяющие их будущую смолтификацию // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 247–252.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. 2001а. Теоретические аспекты проблемы распространения и формирования жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* Valb. // Докл. РАН. Общая биол. Т. 379. № 1. С. 141–146.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2001б. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в экосистемах малых лососёвых рек разного типа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 42–49.
- Яндовская Н.И., Казаков Р.В., Лейзерович Х.А. 1979. Инструкция по разведению атлантического лосося. Л.: ГосНИОРХ, 96 с.
- Blanchet S., Loot G., Bernatchez L., Dodson J.J. 2007. The disruption of dominance hierarchies by a non-native species: an individual-based analysis // Oecologia. V. 152. № 3. P. 569–581.
- Faush K.D. 1984. Profitable stream positions for salmonids; relating specific growth rate to net energy gain // Can. J. Zool. V. 62. P. 441–451.
- Hoar W.S. 1988. The physiology of smolting salmonids // Fish Physiology. V. 11B. P. 275–334.
- Landhorne P., Simpson T.H. 1986. The interrelationship of cortisol, gill (Na + K) ATPase, and homeostasis during the Parr-Smolt transformation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Gen. Comp. Endocrinol. V. 61. № 2. P. 203–213.
- McCormick S.D., Shrimpton J.M., Moriyama S., Björnsson B.T. 2002. Effects of an advanced temperature cycle on smolt development and endocrinology indicate that temperature is not a zeitgeber for smolting in Atlantic salmon // J. Exp. Biol. V. 205. P. 3553–3560.
- Metcalfe N.B., Huntingford F.A., Thorpe J.E. 1992. Social effects on appetite and development in Atlantic salmon // World Aquaculture Workshops. № 2. P. 29–40.
- Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I. et al. 2005. Downstream migration of juveniles of Kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // J. Ichthyology. V. 45. Suppl. 2. P. 185–189.
- Thorpe J.E. 1977. Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon under artificial rearing conditions // J. Fish Biol. V. 11. P. 175–184.
- Thorpe J.E., Adams C.E., Miles M.S., Keay D.S. 1989. Some photoperiod and temperature influences on growth opportunity in of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Aquaculture. V. 82. P. 119–126.
- Winberg S., Nilsson G.E., Olsen K.H. 1992. Changes in brain serotonergic activity during hierarchic behavior in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) are socially induced // J. Comp. Physiol. V. 170 A. № 1. P. 93–99.
- Young G., Björnsson B.T., Prunet P. et al. 1989. Smoltification and seawater adaptation in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): plasma prolactin, growth hormone, thyroid hormones, and cortisol. // Gen. Comp. Endocrinol. V. 74. № 3. P. 335–345.