

УДК 597.553.2.591.5

ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СЕГОЛЕТОК ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ *SALMO TRUTTA LABRAX*: РЕОРЕАКЦИЯ В ГОД, ПРЕДШЕСТВУЮЩИЙ СМОЛТИФИКАЦИИ

© 2010 г. Д. С. Павлов*, В. В. Костин, В. Ю. Пономарева

Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

* E-mail: director@sevin.ru

Поступила в редакцию 02.07.2009 г.

В условиях заводского разведения сеголетки черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* в возрасте 5–6 мес. (за 9–10 мес. до начала смолтификации) разделяются на 2 пространственные группировки – придонную и пелагическую, что обусловлено недостатком территории (площади дна): меньшая часть рыб ведёт территориальный образ жизни на дне и вытесняет большую часть особей в толщу воды. Экспериментально установлено, что для рыб придонной группировки по сравнению с рыбами пелагической группировки характерны более высокие критические скорости течения и пониженная двигательная активность в реоградиенте; среди них доля особей со статическим типом реореакции выше. Рыбы из пелагической группировки лишены такого ресурса как индивидуальная территория. Это изменяет вероятность проявления резидентного и мигрантного поведения после голодания (в течение 10 сут.). Особи из пелагической группировки в большей степени проявляют поведение, характерное для будущих мигрантов (движение вниз по течению), а особи из придонной группировки в большей степени, чем пелагические рыбы, проявляют поведение, характерное для будущих резидентов (движение против течения).

Ключевые слова: черноморская кумжа, реореакция, сеголетки, дифференциация, смолты, пестрятки, группировки.

Известно, что на основе одного и того же генотипа возможно формирование фенотипов, различающихся по комплексу морфофизиологических признаков, то есть вид может существовать в разных фенотипических проявлениях и быть представлен в зависимости от внешних условий одной, двумя и более “адаптивными нормами” (Шмальгаузен, 1968; Уоддингтон, 1970; Серебровский, 1973; Медников, 1987). В пределах каждой популяции при реализации адаптивных норм происходит дифференциация особей по тем или иным признакам, в том числе поведенческим. Она наблюдается в разные периоды онтогенеза и может быть связана с расселением, освоением разных пищевых ниш, размножением и социальными отношениями. Такая дифференциация широко распространена среди животных и растений и носит адаптивный характер. В данной работе мы рассматриваем дифференциацию в связи с расселением и разделением молоди на группировки с разными стратегиями поведения – на мигрантов и резидентов. У рыб, обитающих в реках, такое разделение на мигрантов и резидентов должно определяться, прежде всего, различиями в их отношении к течению – реореакции (Павлов и др., 1998, 2007а).

В случае с молодью рыб разделение на мигрантов и резидентов связано с наличием или отсутствием покатной миграции как одной из форм расселения нового поколения. Покатная миграция хорошо выражена у молоди и в значительной степени определяет жизненную стратегию рыб. У многих лососевых рыб эта миграция сопровождается смолтификацией особей и связана со скачком в море. Довольно полно исследованы закономерности покатной миграции. Выявлены некоторые ее механизмы (Sharovalov, Taft, 1954; Northcote, 1962; Harden Jones, 1968; Павлов, 1979; Казаков, 1982; Павлов и др., 2007а; Pavlov et al., 2008; и др.). Однако дифференциация на мигрантов и резидентов изучена значительно меньше. На некоторых видах лососевых исследовались физиолого-биохимические механизмы этого процесса. Изучались изменения в осморегуляции, в нейрогуморальной системе, гематологических показателей, липидного обмена и т.д. (Lovern, 1934; Jonston, Eales, 1967; Hoar, 1976; Thorpe, 1986; Павлов и др., 2007б; и др.). Выявлено, что существенное влияние на образование мигрантных и резидентных форм оказывает трофический фактор (Панов, 1958; Барач, 1960, 1962; Павлов, 1979; Павлов и др., 2001; Olsson et al., 2006; Pavlov et al., 2008; и др.). Поведенческим механизмам, в

том числе отношению к течению (реореакции) и территориальному поведению, не уделялось особенного внимания, а они, по данным последних работ, играют значительную роль при смолтификации лососей (Павлов и др., 2008; Pavlov et al., 2009). Для пестряток, ведущих обычно территориальный образ жизни, важнейшей причиной начала процесса разделения на мигрантов и резидентов является недостаток ресурсов — пищи и свободной (не занятой другими особями) территории.

Большинство обнаруженных различий между мигрантами и резидентами выявлено на особях, уже прошедших смолтификацию. Но такие различия возникают еще до появления видимых признаков смолтификации (Thorpe, 1986; Нечаев и др., 2007; Павлов и др. 2007б, 2008). Однако до сих пор остается неясным вопрос, когда в онтогенезе начинается процесс дифференциации и как он протекает.

Объект исследования — молодь черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*, выращенная на рыбноводном заводе и содержащаяся в условиях плотных посадок в бассейнах. У нее уже в возрасте 5–6 мес., то есть в год, предшествующий смолтификации, было обнаружено разделение на пространственные группировки — придонную (рыбы ведут территориальный одиночный образ жизни) и пелагическую (рыбы ведут групповой образ жизни). Если наблюдаемое разделение связано с последующей дифференциацией на мигрантов и резидентов, то рыбы из этих группировок должны различаться и по их отношению к течению.

Цель нашей работы — исследование дифференциации по отношению к течению заводской молоди черноморской кумжи в год, предшествующий смолтификации. В задачи работы входило: сравнение типов реореакции, двигательной активности в реоградиенте, критических скоростей течения, а также динамики этих показателей при голодании у молоди из придонной и пелагической группировок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на Племенном форелеводческом заводе “Адлер” в августе–сентябре 2008 г. Сеголеток черноморской кумжи содержали в бассейнах (7.5 × 0.6 м, глубина воды до 0.5 м) при плотности посадки 5000–7000 экз./м², или 10–15 тыс. экз./м³. Возраст исследуемых рыб — 5–6 мес. (стадия пестрятки); стандартная длина (от начала рыла до конца чешуйного покрова, *SL*) — 32–69 мм.

Расход протекающей через бассейн воды составлял 1.5 л/с, при этом скорость течения в бассейнах была около 0.5 см/с. Для водоснабжения использовалась артезианская вода; ее температу-

ра не подвержена суточным изменениям и в период проведения работ составляла 12–13°C. Эксперименты проводили в светлое время суток при естественной освещенности — 3–7 тыс. люкс. Кормили рыб по нормам для их возраста 6–8 раз в сутки. Таких рыб, взятых для опытов непосредственно из бассейнов, далее называем сытыми.

В работе использованы следующие показатели реореакции: критические скорости течения, тип реореакции и двигательная активность в реоградиенте. Предварительно на отдельной партии рыб было проведено определение критических скоростей. На другой партии рыб исследовали влияние голодания на тип реореакции и двигательную активность.

Критическая скорость течения — это минимальная величина скорости, которой рыба не может сопротивляться и сносится потоком. Измерение этой скорости проводили индивидуально на случайных выборках (по 60 экз.) из особей пелагической и придонной группировок по стандартной методике (Павлов, 1979) в гидродинамической трубе длиной 1.1 м и диаметром 38 мм.

Тип реореакции показывает направление движения рыб в потоке воды относительно неподвижных ориентиров. Различали 3 типа реореакции: 1 — положительный динамический тип реореакции (ПДТР) — рыбы движутся относительно неподвижных ориентиров вверх против течения; 2 — статический тип реореакции (СТР) — рыбы практически не перемещаются относительно неподвижных ориентиров; 3 — отрицательный динамический тип реореакции (ОДТР) — рыбы движутся относительно неподвижных ориентиров вниз по течению.

Тип реореакции определяли в установке “рыбоход”, представлявшей собой лоток 140 см в длину и 45 см в ширину, разделенный поперечными перегородками на 13 отсеков (рис. 1). Глубина воды в лотке составляла 9 см. Ширина прохода из отсека в отсек была около 5 см. Скорость течения в этих отверстиях устанавливали 60–80% от величины критической скорости течения для исследуемых рыб. Эксперименты проводили с группами по 10 рыб. Каждую группу помещали в стартовый отсек, расположенный в центре установки (отсек № 7) и закрытый с обеих сторон решетками. Время акклимации рыб к скорости потока и условиям установки составляло 20 мин, после чего открывали решетки и спустя 20 мин фиксировали число особей в каждом отсеке “рыбохода”. Особей, поднявшихся против течения в отсеки 1–6, считали показавшими ПДТР; оставшихся в стартовом отсеке (№ 7) рыб — СТР; а особей, сместившихся по течению в отсеки 8–13, — ОДТР. При дальнейших расчетах суммировали число рыб изучаемой группировки в каждом отсеке установки во всех опытах.

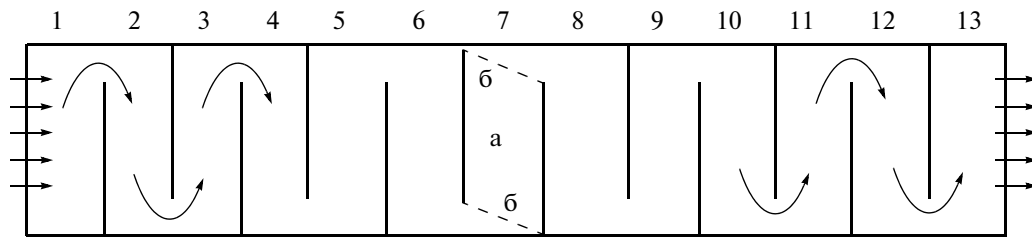


Рис. 1. Схема гидродинамической установки "рыбоход": а – стартовый отсек, б – заградительные решетки, 1–13 – номера отсеков рыбохода. Стрелками обозначено направление течения.

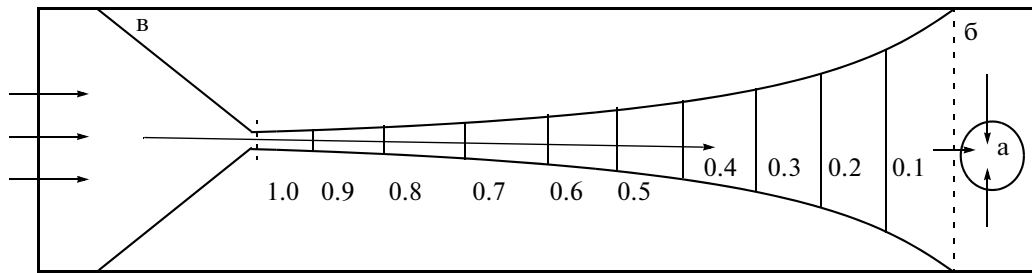


Рис. 2. Схема гидродинамической установки "реоклин": а – отверстие для стока воды, б – заградительная решетка, в – концентратор потока. Стрелками обозначено направление течения; 0.1–1.0 – скорость в данной зоне в долях от критической скорости течения для исследуемых рыб.

После опыта рыб с разным типом реореакции отсаживали в разные садки для дальнейшего исследования. Садки представляли собой отгороженные сеткой участки бассейна. В плане один садок – это равнобедренный треугольник площадью 0.5 м² и объемом 0.24 м³. В таких же садках содержали и голодавших рыб.

Определение двигательной активности рыб в реоградиенте проводили на установке "реоклин", в которой скорость течения по длине установки плавно изменялась от критического значения для исследуемых рыб в головной части лотка до 0.1 этой величины в конце лотка (рис. 2). Длина лотка составляла 140 см, а ширина – плавно увеличивалась от 4.5 до 45 см (по направлению потока) для создания продольного градиента скоростей потока. На входе и на выходе потока из лотка установлены сетки для удержания рыб в установке. Для стандартизации условий зрительной ориентации рыб вдоль лотка на его внутренней светлой поверхности нанесены визуальные ориентиры – черные полосы шириной 5 мм на расстоянии 10 см друг от друга.

В установку "реоклин", в зону с минимальной скоростью, помещали группу из 6 рыб с одинаковым типом реореакции. Опыт длился 1 час. На 0–3-й, 15–25-й и 50–60-й минутах опыта с интервалом 20 с проводили визуальные мгновенные замеры распределения рыб по скоростным зонам установки – фиксировали число особей, находившихся в каждой зоне. Всего за опыт проводили 73 замера.

Показатель двигательной активности в реоградиенте представляет собой среднее число скоростных зон в установке, в которых побывала одна рыба за время наблюдения. Его величину рассчитывали по формуле:

$$D_a = \frac{|\sum(n'_i \times i) - \sum(n_i \times i)| \times 73}{\sum n_i},$$

где D_a – число зон, пройденных одной особью за время наблюдений в одном опыте; n_i – число рыб в i -том секторе установки в данном замере, экз.; n'_i – число рыб в i -том секторе установки в предыдущем замере, экз.; i – номер сектора установки; 73 – число замеров в одном опыте.

Всего проведено 268 опытов и использована 451 рыба, в том числе 120 опытов по измерению критических скоростей течения, 68 – по определению типа реореакции, 80 – по двигательной активности в реоградиенте.

При расчете достоверности полученных результатов использовали критерии Стьюдента, Хи-квадрат и дисперсионный анализ (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Заводские сеголетки черноморской кумжи (пестрятки) на 1-м году жизни разделяются на 2 группировки – пелагическую и придонную, различающиеся по морфологическим признакам (длина тела, окраска) и по поведению. У рыб из

Таблица 1. Длина (SL) сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из придонной и пелагической группировок

Показатели	Группировки	
	пелагическая	придонная
Число исследованных рыб, экз.	90	60
SL , мм		
– минимальная	36	32
– максимальная	69	65
– средняя	55.9	48.0
Уровень значимости различия средних по критерию Стьюдента	6.0×10^{-12}	
Среднее квадратическое отклонение, мм	5.97	6.89
Уровень значимости различия дисперсий по критерию Фишера (различие вариабельности)	0.22	

пелагической группировки длина тела была больше, чем у особей из придонной группировки, а вариабельность длины тела у двух групп рыб оказалась статистически одинаковой (табл. 1).

Пелагические рыбы держатся в толще воды, обычно в одной группе. При испуге (приближении человека) они перемещаются в дальний конец бассейна. Придонная группировка состоит из рыб, которые проявляют территориальное поведение. Они держатся у дна на некотором расстоянии друг от друга, не реагируют на приближение человека и перемещения рыб пелагической группировки. Испуг у них наблюдается при приближении сачка, но реагирует на него обычно только ближайшая особь, совершая бросок на 1.5–2.0 м. Окраска у таких рыб в данных условиях – серая, под цвет дна. При длительном (1–2 ч) осторожном наблюдении у них можно заметить акты агрессивного поведения по отношению к одиночным пелагическим рыбам, плывущим у дна. Это поведение должно стать предметом специальных исследований.

В одном бассейне содержалось 20–30 тыс. сеголеток. По визуальной оценке, площадь дна, приходившаяся на одну особь из придонной группировки, составляла около 50 см². Эти данные позволили рассчитать примерную плотность (200 экз./м²) и численность рыб из придонной, территориальной, группировки. В каждом бассейне она составляла 800–900 экз., а остальные рыбы принадлежали к пелагической группировке.

Отмеченное в бассейнах рыбоводного завода разделение на группировки является не окончательным. При пересадке группы особей, принадлежавших к одной группировке, в садок снова

происходило разделение молоди. Если площади дна садка не хватало для размещения всех пересаженных рыб, то часть особей распределялись по дну садка примерно с той же плотностью, что и в бассейне, остальные – вытесненные – оставались в пелагиали. Это наблюдалось при пересадке как рыб из пелагической, так и из придонной группировки. То есть пелагические особи занимали участки на дне, как только им предоставлялась такая возможность, а часть особей из придонной группировки переходили к пелагическому образу жизни, когда им не хватало места на дне. При этом у рыб изменялась окраска тела: темные пелагические рыбы, занявшие дно, изменяли окраску на серую, а серые придонные, вытесненные в толщу, – на темную. Примерно на 2–3-и сут. разница в окраске рыб становилась хорошо заметной, но даже на 5-е сут. эта разница была меньше, чем у рыб в общих бассейнах, со сложившейся системой территориальных отношений. Таким образом, длительное (5–6 мес.) содержание в заводских условиях не изменило стремления к территориальному поведению, характерному для молоди черноморской кумжи в естественной среде обитания, и в новых садках происходило новое разделение рыб на придонных и пелагических.

Для определения связи реореакции с дифференциацией особей по территориальному поведению мы исследовали критические скорости течения для рыб из разных группировок, а также их тип реореакции и двигательную активность в реоградиенте.

Критические скорости течения оказались разными для сытых рыб из придонной и пелагической группировок (рис. 3). Для придонных рыб их среднее значение – 58.9 см/с, или 12.4 SL/c (при среднем квадратическом отклонении 18.5 см/с и 3.8 SL/c) было больше, чем для пелагических – 52.3 см/с, или 9.2 SL/c (14.3 см/с и 2.5 SL/c). Рассматриваемые группировки достоверно отличались как по абсолютным, так и по относительным критическим скоростям течения (критерий Стьюдента, $p = 0.03$ и $p < 0.001$, соответственно).

Тип реореакции. В течение акклимации (20 мин) как сытые, так и голодные сеголетки черноморской кумжи большую часть времени неподвижно лежали на дне стартового отсека рыбохода (№ 7). После снятия заградительных решеток со стартового отсека, часть рыб в течение эксперимента уходила в верхние по течению отсеки, часть – скатывались или активно уходила в нижние отсеки, а часть – оставались в стартовом. Перемещение большинства особей по лотку состояло из редких проплывов и долгих остановок на дне. Длина проплыва обычно была меньше длины отсека. В верхних по течению отсеках рыбохода в период опыта (20 мин) рыбы перемещались довольно редко. Они предпочитали держаться у дна

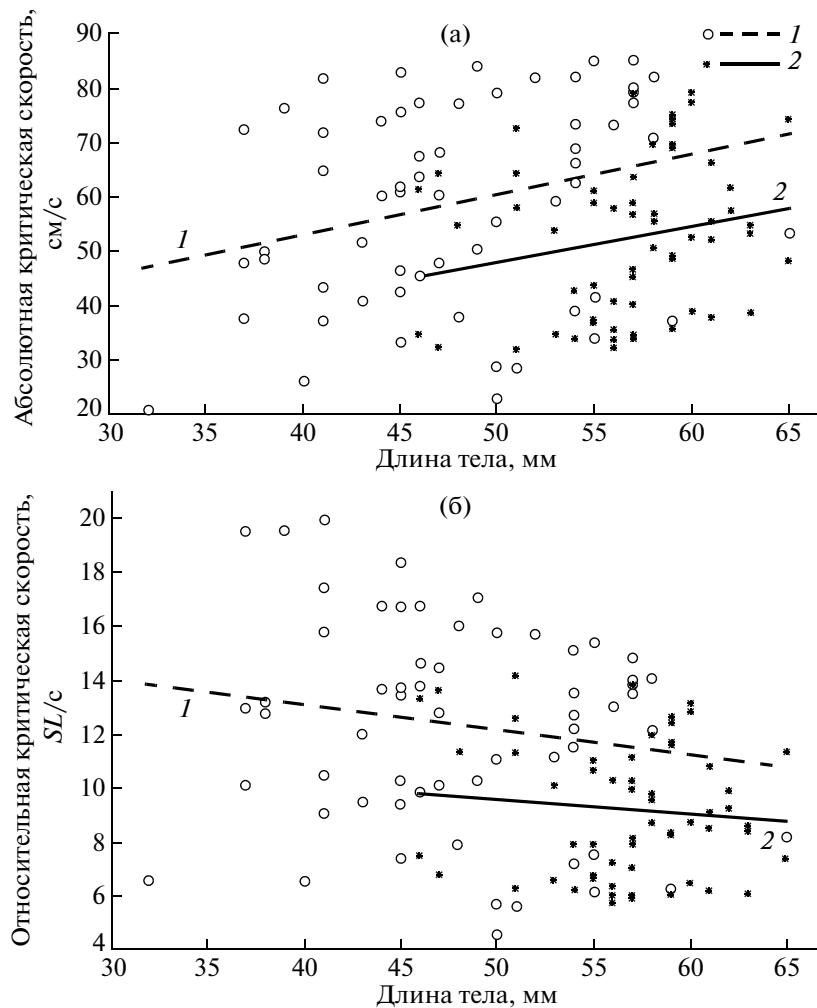


Рис. 3. Абсолютные (а) и относительные (б) критические скорости течения у сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из разных группировок. Группировки: 1 – придонная, 2 – пелагическая. Линиями показаны графики линейной аппроксимации (тренды).

в углах установки. Наиболее активны были рыбы, сместившиеся в самый нижний по течению отсек рыбохода. Многие из них несколько раз за время опыта перемещались на 3–4 отсека вверх против течения и возвращались обратно. Часто эти рыбы перемещались из отсека в отсек без остановок у дна. Качественные отличия в поведении особей из разных группировок не обнаружены. Однако после голодания в течение 2 сут. многие рыбы лежали на сетке, закрывающей слив воды из лотка, в нижнем по течению отсеке. С увеличением срока голодания подвижность рыб в нижних отсеках рыбохода увеличивалась. Рыбы, скатившиеся в самый нижний по течению отсек, часто поднимались против течения на 2–4 отсека и возвращались обратно. Скат рыб, поднявшихся в самый верхний по течению отсек, не замечен.

Рыбы из разных группировок отличались по типу реореакции. Сытые придонные рыбы проявляли в основном СТР – около 40% особей

остались в стартовом отсеке, 30% рыб сместились всего на 1 отсек от стартового вниз или вверх, а остальные 30% распределились по другим отсекам, причем в 2 верхних по течению отсека не ушло ни одной рыбы (рис. 4а). У сытых пелагических рыб в стартовом отсеке осталось гораздо меньше особей (22%), в соседние (6 и 8) отсеки ушло по 10%. У них преобладал ОДТР – 50% особей (рис. 4д). Распределение по отсекам рыбохода достоверно отличается у рыб двух групп по критерию Хи-квадрат ($p < 0.001$).

В процессе голодания тип реореакции изменялся как у придонной, так и у пелагической молодежи черноморского лосося, причем эти изменения различны. По результатам дисперсионного анализа влияние продолжительности голодания, принадлежности рыб к группировке и совместное влияние этих факторов было достоверным при уровне значимости менее 0.001.

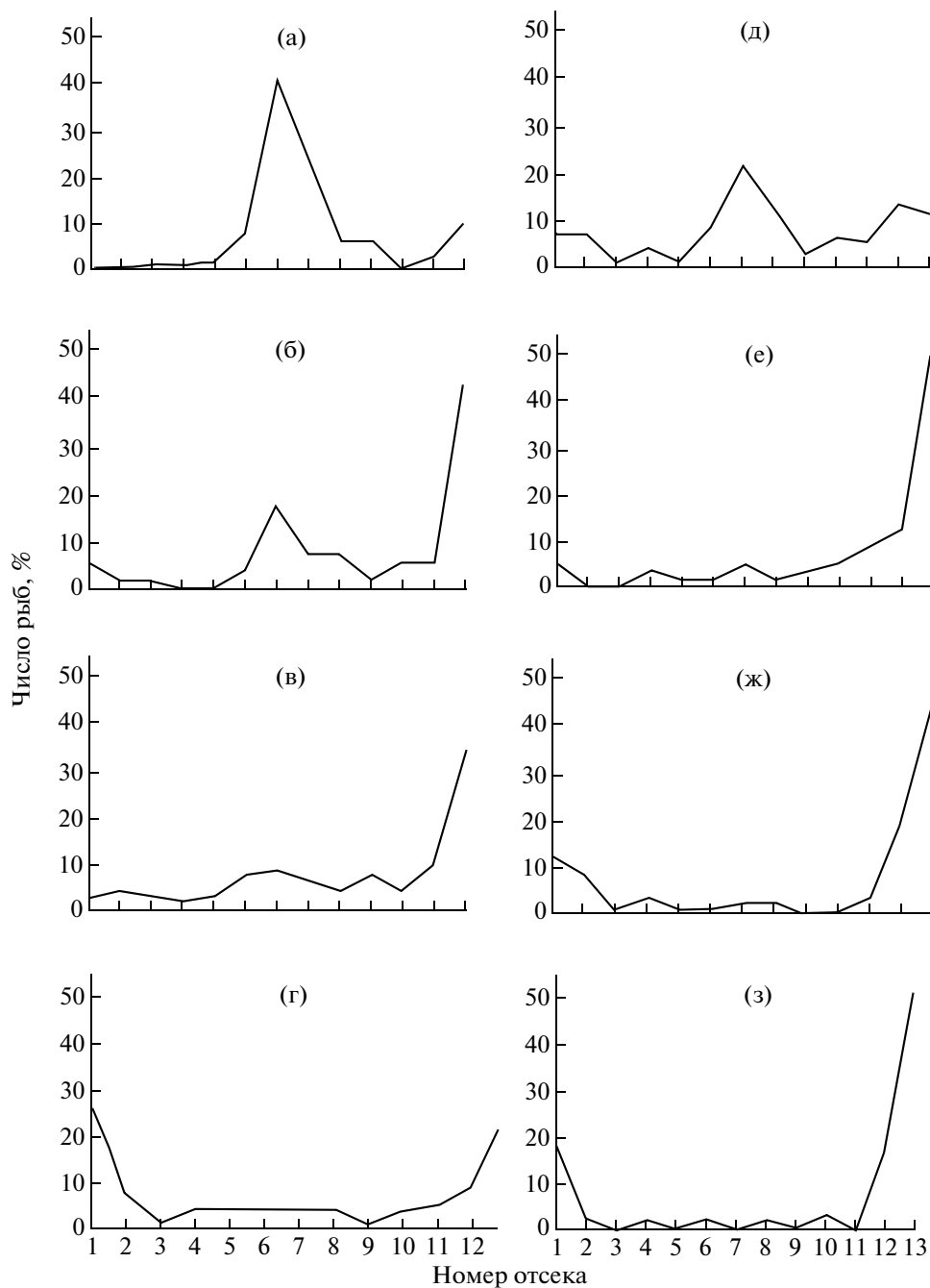


Рис. 4. Распределение сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* по отсекам установки “рыбоход” в зависимости от продолжительности голодания: а–г – придонная группировка, д–з – пелагическая группировка; а, д – сытые рыбы; б, е – 2-е сут. голодания; в, ж – 5-е сут. голодания; г, з – 10-е сут. голодания.

На 2-е сут. голодания наблюдалось смещение сеголеток в самый нижний отсек рыбохода, куда уходили 44% придонных и 52% пелагических рыб (рис. 4б, 4е). При этом в обеих группировках снизилось число особей с СТР, а доля рыб с ПДТР выросла у придонных и несколько снизилась у пелагических рыб. Только в этот период голодания распределение рыб из придонной и пелагической группировок по отсекам рыбохода не различается по критерию Хи-квадрат.

На 5-е сут. голодания наблюдалась тенденция сокращения числа рыб в нижних и стартовом отсеках и увеличения числа особей в верхних по течению отсеках (рис. 4в, 4ж).

На 10-е сут. голодания рыбы перестали проявлять СТР. Основная часть особей оказались в самом нижнем и самом верхнем по течению отсеках (рис. 4г, 4з). Среди придонных рыб доли особей с ПДТР и ОДТР оказались одинаковыми – по 48%,

Таблица 2. Уровни значимости различий (*p*, по критерию Стьюдента) средних значений двигательной активности в реоградиенте в течение голодания у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* рыб из пелагической и придонной группировок

Сравниваемые группировки рыб	Период голодания, сут.	Период голодания, сут.			
		0	2	5	10
Пелагическая и придонная	—	<0.001	0.54	0.07	0.17
Пелагическая	0		0.006	<0.001	<0.001
	2			<0.001	<0.001
	5				0.003
Придонная	0		0.66	<0.001	<0.001
	2			<0.001	<0.001
	5				0.01

а среди пелагических рыб 75% особей проявляли ОДТР и только 25% – ПДТР.

На 5-е и 10-е сут. голодания различия в распределении рыб из разных группировок достоверны по критерию Хи-квадрат при уровне значимости менее 0.001. Различия в численности особей с одинаковым типом реореакции у рыб из разных группировок достоверны (*p* < 0.01, критерий Стьюдента для долей).

При определении **двигательной активности рыб в реоградиенте** рыбы как из пелагической, так и из придонной группировок, чаще находились в зоне с минимальной скоростью. При этом они совершали “пробежки” – кратковременно перемещались в зоны с повышенными скоростями течения и возвращались обратно в зону с минимальными скоростями течения. Кроме того, некоторые особи из придонной группировки, выбрав одну из скоростных зон, находились в ней довольно долго, обычно в углах дна и стенки установки.

У сытых рыб из пелагической группировки двигательная активность в реоградиенте в среднем составляла 1.72 и была больше, чем у рыб из придонной группировки – 1.16. То есть особи из придонной группировки в 1.5 раза меньше перемещались между скоростными зонами потока. Указанные различия достоверны по критерию Стьюдента (табл. 2).

Голодание изменяет двигательную активность рыб в реоградиенте, причем изменяет по-разному у рыб из разных группировок. По результатам дисперсионного анализа влияние продолжительности голодания, принадлежности рыб к группировке и совместное влияние этих факторов было достоверным при уровне значимости менее 0.001.

На 2-е сут. голодания у рыб из придонной группировки показатель двигательной активности практически не изменялся (рис. 5, табл. 2). У рыб из пелагической группировки происходило снижение показателя почти на 1/3 – с 1.72 до 1.21 (рис. 5). На 5-е сут. голодания у рыб

обеих группировок отмечен рост этого показателя, причем у рыб придонной группировки более быстрый. В установке рыбы перемещались больше не только, чем голодавшие 2 сут. особи, но и чем сытые рыбы. На 10-е сут. голодания показатель двигательной активности в реоградиенте у рыб обеих группировок достоверно вырос по отношению к предыдущему периоду. У рыб из придонной группировки двигательная активность в сытом состоянии была ниже, чем у рыб из пелагической, а в процессе голодания стала выше.

ОБСУЖДЕНИЕ

У многих рыб возникает дифференциация молоди в связи с расселением. У нового поколения одной популяции, и даже у потомства одной пары производителей, особи разделяются на мигрантов и резидентов (Павлов и др., 1998; Павлов, Савваитова, 2008). Как было отмечено во введении, такая дифференциация связана с существованием набора адаптивных норм у каждого индивидуума. Разнообразие таких адаптивных норм и смена их проявления в процессе онтогенеза и определяет тот поведенческий комплекс реак-

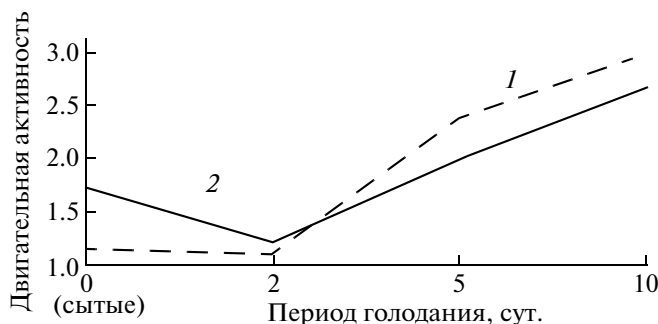


Рис. 5. Динамика двигательной активности в реоградиенте в течение голодания у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из придонной (1) и пелагической (2) группировок.

ций, который обеспечивает пластичность процесса расселения (Павлов и др., 2007а).

Особый интерес представляют причины и сроки возникновения различий в поведении мигрантов и резидентов. Как было уже указано, основной причиной этого разделения у лососевых является недостаток экологических ресурсов в местах обитания — пищи и свободной территории. Нам известны несколько работ (Thorpe, 1977, 1986; Павлов, 1979; Metcalfe et al, 1992; Pavlov et al., 2008, 2009), в которых показано, что дифференциация на мигрантов и резидентов начинается еще до появления видимых признаков смолтификации, но сроки начала дифференциации не установлены. Искать эти сроки целесообразно у таких популяций, на которые воздействует хотя бы один из указанных выше факторов разделения. Одним из критериев, при помощи которого можно выявить начало дифференциации молоди, может служить изменение отношения к течению (реореакции).

Для черноморской кумжи хорошо известно наличие двух жизненных стратегий — мигрантной (кумжа) и резидентной (форель) (Панов, 1958; Барач, 1960, 1962). Эти же формы образуются и в условиях рыбоводного завода. Кроме того, при заводском содержании у сеголеток черноморской кумжи наблюдается разделение по поведению, вызванное недостатком территории. Однако, как показали наблюдения за поведением рыб в возрасте 7–8 мес., их длительное содержание при дефиците территории не привело к исчезновению стереотипа территориального поведения у этой молоди. Вероятно, он мало зависит от внешних условий, и рыбы возвращаются к нему, как только появляется хоть малейший шанс для его реализации.

Указанное выше разделение происходит уже в возрасте 5–6 мес., то есть задолго (за 9–10 мес.) до начала смолтификации. На рыбоводном заводе сеголетки кумжи длительное время живут в условиях, которые в естественной среде ведут к разделению популяции на мигрантов и резидентов.

Большая часть сеголеток черноморской кумжи в заводских бассейнах длительное время находится в толще воды, где ведёт групповой образ жизни, а меньшая часть — у дна, проявляя территориальное поведение, что характерно для лососей в естественных условиях обитания в этот период развития. Исходя из образа жизни исследованных рыб, попробуем спрогнозировать их отношение к течению. Для рыб с территориальным поведением характерно длительное обитание в одном месте (Казаков, 1982), поэтому у них должен преобладать статический тип реореакции. А у пелагических рыб можно ожидать преобладание динамических типов реореакции. Кроме того, у особей, привыкших плавать в пелагиали, логично ожидать и большую, чем у донных рыб, двига-

тельную активность. Именно это и было обнаружено нами в экспериментах на сытых рыбах.

Среди молоди черноморской кумжи, ведущей территориальный придонный образ жизни, преобладали особи со статическим типом реореакции — 70% рыб либо оставались на месте, либо смещались всего на 1 отсек. Перемещение части рыб из стартового отсека в другие отсеки рыбохода связано, скорее всего, с тем, что плотность придонных рыб в стартовом отсеке установки (451 экз./м²) выше, чем плотность, наблюдаемая в бассейне, где содержались рыбы (200 экз./м²), и тем более выше, чем плотность в естественных условиях.

У рыб, привыкших плавать в пелагиали, явно преобладали особи с динамическими типами реореакции — 78% особей покинули стартовый отсек (50% с ОДТР и 28% с ПДТР). При анализе этих результатов возникает вопрос: почему у пелагических рыб 22% особей так и осталось в стартовом отсеке? Это связано с тем, что в реке типичное место обитания пестряток лососей у дна (среди камней). Поэтому вытесненные в пелагиаль рыбы, у которых сохранилась программа территориального поведения, при помещении в установку, занимали свободную площадь дна. Проявление территориального поведения у особей из пелагической группировки отмечено и после пересадки в садки, свободные от рыб.

Если соотношение рассмотренных показателей реореакции, отражающих преимущественно мотивацию движения рыб в потоке, соответствует их образу жизни, то с критической скоростью течения, отражающей, прежде всего, локомоторные возможности особей, дело обстоит несколько иначе. Известно (Павлов, 1979), что молодь разных видов отличается по критической скорости течения. Для донных видов она ниже, чем для пелагических. Кроме того, рыбы даже одного вида, но из мест обитания с разной скоростью течения имеют разные критические скорости, что связано с их разной тренированностью. Однако в бассейнах, где содержались подопытные рыбы, средняя скорость течения была около 0.5 см/с, что ниже пороговой величины для реореакции сеголеток кумжи. Следовательно, режим течения не оказывает влияния на тренированность исследованных рыб, и не она является причиной наблюдаемых различий критических скоростей течения. Можно предположить, что более высокие критические скорости течения у рыб из придонной группировки обусловлены их доминантным положением. Известно, что такие рыбы являются, как правило, физически более сильными особями. Поэтому закономерно, что они обладают большей сопротивляемостью течению.

Таким образом, у рыб из пространственно разделенных группировок (придонной и пелагиче-

ской) наблюдается различие в отношении к течению по всем проанализированным показателям реореакции. Однако нельзя утверждать, что указанное различие связано с будущим разделением на мигрантов и резидентов, лишь на основании того, что различия в отношении к течению между мигрантами и резидентами такие же, как и различия между пелагическими и придонными рыбами. Только эксперименты, проведенные на голодающих рыбах, позволили частично ответить на вопрос, есть ли у молоди черноморской кумжи в этом возрасте признаки будущего разделения на мигрантов и резидентов.

На рыбоводном заводе за 9–10 мес. до смолтификации сеголетки черноморской кумжи содержались в условиях недостатка территории — одного из двух известных ресурсов, дефицит которых является причиной разделения на мигрантов и резидентов (Павлов и др., 2008; Pavlov et al., 2009). Выявить поведенческие признаки этого разделения удалось, прекратив кормление подопытных рыб. При отсутствии пищи у рыб появилась мотивация покинуть занимаемую территорию. В этих условиях сеголетки должны были изменить отношение к потоку — показатели реореакции. При этом можно предполагать, что будущие резиденты будут искать место для обитания как выше по течению, так и ниже, а будущие мигранты — ниже по течению, то есть статический тип реореакции у них должен смениться на динамический (как положительный, так и отрицательный). У мигрантов должен преобладать динамический отрицательный тип. Естественно при этом следует ожидать также и увеличение двигательной активности и для мигрантов, и для резидентов.

Действительно, на 2-е сут. голодания снижалась двигательная активность рыб (у пелагических в большей степени, чем у придонных). При этом резко — до 70–83% увеличивалось число рыб, перемещавшихся вниз по течению. Такое поведение направлено на экономию энергетических затрат при плавании.

На 5-е сут. голодания рыбы начинали искать новое место обитания — их двигательная активность превзошла тот уровень, который наблюдался у сытой молоди. Увеличилось число перемещавшихся рыб; меньше стало особей со статическим типом реореакции. Кроме того, появилась тенденция к изменению направления движения рыб — увеличилось число особей, перемещавшихся против течения. Причем у придонных рыб их стало достоверно больше, чем в сытом состоянии, то есть тогда, когда энергетических ресурсов в организме было больше. В целом это поведение можно охарактеризовать как начало процесса изменения места обитания.

На 10-е сут. голодания эти процессы усилились; двигательная активность достигла максимума. Практически исчезли особи со статическим

типом реореакции, и ярко проявились различия в направлениях перемещения у рыб из придонной и пелагической группировок. Рыбы из придонной группировки разделялись на 2 равные части: одни двигались по течению, другие — против. Такое поведение приведет к тому, что, как минимум, половина рыб этой группировки останется в реке. У пелагической группировки подавляющее большинство рыб уходило из непригодного для обитания места вниз по течению, что в естественных условиях существенно увеличивает вероятность их миграции в море.

В целом такое поведение можно охарактеризовать как проявление процесса изменения места обитания. Причем этот процесс по-разному протекает у рыб из придонной и пелагической группировок. Рыбы из пелагической группировки длительное время жили в условиях недостатка ресурса (территории). Возможно, именно поэтому у них процесс смены места обитания сопровождается резким преобладанием особей, перемещающихся вниз по течению (73% с ОДТР против 27% с ПДТР). Как было сказано выше, в условиях реки такое поведение увеличивает вероятность их ската в море. Следовательно, в поведении рыб из пелагической группировки проявляются черты, характерные для поведения мигрантов. У рыб из придонной группировки обнаружено движение как по течению, так и против течения, которое проявляется примерно с равной вероятностью (48% с ОДТР против 48% с ПДТР). Те придонные особи, которые ищут новое место для обитания, двигаясь против течения, удаляются от устья реки. У них уменьшается вероятность ската в море, то есть в поведении рыб из придонной группировки в большей степени, чем у рыб из пелагической группировки, проявляются черты, характерные для поведения резидентов. Из этого можно сделать вывод, что у рыб из исследованных группировок при голодании обнаруживаются ранее скрытые различия в реореакции, которые могут указывать на вероятность проявления в будущем разных жизненных стратегий. У рыб с территориальным поведением велика вероятность проявления резидентной жизненной стратегии при достижении возраста смолтификации, а у пелагических рыб — мигрантной стратегии.

Результаты исследования показывают, что, наряду с программами территориального поведения пестряток (резидентная) и покатной миграции в море (мигрантная), у молоди лососевых существует и программа расселения по реке. Для первой характерно сохранение места обитания, для второй — скат вниз по течению, а для третьей — движение как против течения, так и по течению. Реализация (“включение”) той или иной программы определяется внешними условиями как в данный момент времени, так и в предшествующем

ший период жизни особи. Например, у сеголеток кумжи отсутствие пищи прекращает реализацию программы территориального поведения, а условия жизни в предыдущий период определяют выбор программы миграции в море или программы расселения по реке.

Данные материалы представляют собой попытку найти раннюю связь поведенческих различий с дифференциацией по миграционному поведению и жизненным стратегиям. Они позволяют сформулировать гипотезу о **связи особенностей реореакции рыб с дифференциацией на мигрантов и резидентов**. Поскольку эта дифференциация молоди имеет эпигенетическую природу, то в процессе онтогенеза в зависимости от стадии развития и внешних условий проявляется та или иная адаптивная норма — программа поведения. У пестряток лососей с длительным речным периодом жизни проявляется программа поведения пестряток. Ее основные черты: придонное обитание, территориальный образ жизни и борьба за два необходимых ресурса — пищу и территорию. В условиях искусственного разведения меньшая часть особей (придонная группировка) живёт при достатке как пищи, так и территории. Другая, большая, часть особей живёт при постоянном недостатке территории, но при достаточном количестве пищи. Они составляют пелагическую группировку. Несмотря на длительное воздействие условий искусственного разведения, приводящее к обитанию в пелагиали, у молоди черноморской кумжи сохраняются основные черты программы поведения пестряток. В реке те рыбы, которые не смогли захватить необходимую им территорию, скатываются вниз или идут вверх против течения в поисках свободных мест обитания.

Когда подопытные рыбы были лишены пищи и были вынуждены сменить программу поведения, то первым ответом (2-е сут. голодания) на изменение условий было снижение активности в потоке. Это можно интерпретировать и как переживание неблагоприятных условий, и как начало процесса смены программ поведения. Вероятно, потребность в пище (мотивация) должна достигнуть некоторого уровня, чтобы произошло “отключение” одной программы поведения и “включение” другой. На 10-е сут. голодания переключение программ в основном завершилось. Начала действовать программа расселения.

Таким образом, длительное обитание в условиях разной обеспеченности ресурсами (в частности, территории) изменяет отношение молоди кумжи к течению и вероятность проявления той или иной жизненной стратегии. При этом обитание в условиях недостатка ресурсов повышает вероятность проявления в будущем мигрантной жизненной стратегии, а обитание в условиях их достатка повышает вероятность проявления ре-

зидентной стратегии. Это положение, по-видимому, можно распространить и на другие виды лососевых, имеющие разные жизненные стратегии.

ВЫВОДЫ

1. В возрасте 5–6 мес. сеголетки черноморской кумжи из разных пространственных группировок различаются по отношению к течению: для рыб придонной группировки, по сравнению с рыбами пелагической группировки, характерны повышенные критические скорости течения, большая доля особей со статическим типом реореакции и пониженная двигательная активность в реоградиенте.

2. Отсутствие пищи в течение 10 сут. у рыб из обеих группировок изменяет программу поведения пестряток на программу расселения в реке, что проявляется в отношении к потоку воды: рыбы уже не сохраняют место обитания — у них повышается двигательная активность, и они начинают перемещаться вверх и вниз по течению.

3. Особи из пелагической группировки, находившиеся в условиях недостатка такого ресурса, как места обитания (территория), в большей степени проявляют поведение, характерное для будущих мигрантов (движение вниз по течению); а особи из придонной группировки, обеспеченные необходимыми ресурсами (пищей и территорией), в большей степени, чем пелагические рыбы, проявляют поведение, характерное для будущих резидентов (движение против течения).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам форелеводческого завода “Адлер” — В.А. Янковской, Е.В. Моисеевой и Я.В. Кондратенко за содействие в проведении исследований, а также всем коллегам, принявшим участие в обсуждении рукописи данной работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ 08-04-00927-а, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение” и Программы Президента РФ “Ведущие научные школы” НШ-2104.2008.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барач Г.П. 1960. Динамика ската лососевой молоди и единый фонд воспроизводства лососево-форелевых стад Черноморского бассейна // Тр. научно-исслед. рыбхоз. ст. Грузии. Т. 5. С. 54–64.

Барач Г.П. 1962. Черноморская кумжа (лосось-форель). Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 111 с.

Казакон Р.В. 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Лег и пищ. пром-сть, 144 с.

- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биол. Т. 48. № 1. С. 15–26.
- Нечаев И.В., Павлов Д.С., Никандров В.Я. 2007. Развитие этолого-физиологической дифференциации между пестрятками и серебрянками атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 6. С. 799–818.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Павлов Д.С., Нечаев И.В., Лунандин А.И. и др. 1998. Гормональные механизмы покатной миграции личинок плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 257–266.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Павлов Д.С., Лунандин А.И., Костин В.В. 2007а. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 211 с.
- Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллов П.И. и др. 2007б. Липидный статус и характер питания молоди 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., Нечаев И. В., Костин В.В. и др. 2008. Влияние укрытий и пищевых ресурсов на смолтификацию молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 634–638.
- Панов Д.А. 1958. О единстве стад черноморского лосося и ручьевого форели // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 1. С. 46–48.
- Серебровский А.С. 1973. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 168 с.
- Уоддингтон К.Х. 1979. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир. С. 11–38.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 410 с.
- Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 368 с.
- Harden Jones F.R. 1968. Fish migrations. London: Arnold, 325 p.
- Hoar W.S. 1976. Smolt transformation: evolution, behaviour and physiology // J. Fish. Res. Board Can. V. 33. № 6. P. 1233–1252.
- Jonston S.E., Eales J.G. 1967. Purines in the integument of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) during parr-smolt transformation // J. Fish. Res. Board Can. V. 24. P. 955–964.
- Lovern J.A. 1934. Fat metabolism in fishes. V. The fat of the salmon in its young freshwater stages // J. Biochemistry. V. 28. P. 1961–1963.
- 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.
- Northcote T.G. 1962. Migratory behaviour of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri*, in outlet and inlet streams of Loon Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. V. 19. № 2. P. 201–270.
- Olsson I.C., Greenberg L.A., Bergman E., Wysujack K. 2006. Environmentally induced migration: the importance of food // Ecol. Lett. № 6. V. 9. P. 645–651.
- Pavlov D.S., Kirillova E.A., Kirillov P.I. 2008. Patterns and some mechanisms of downstream migration of juvenile salmonids (with reference to the Utkholok and Kalkaveyem Rivers in Northwestern Kamchatka) // J. Ichthyology. V. 48. Suppl. 2. P. 937–980.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V. et al. 2009. Ethology-biochemical mechanisms bringing about an early differentiation of young Atlantic salmon *Salmo salar* // J. Ichthyology. V. 49. № 11. P. 1081–1091.
- Shapovalov L., Taft A.C. 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and silver salmon (*Onchorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management // Fish. Bull. Calif. Dept. Fish. Game. № 98. P. 375.
- 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. 1986. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*: freshwater period influences and conflicts with smolting // Salmonid age at maturity. D. Meerburg (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. № 89. P. 7–14.