

УДК 597.553.2.591.5

АГРЕССИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ КАК МЕХАНИЗМ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ МОЛОДИ ЛОСОСЁВЫХ РЫБ НА ПРИМЕРЕ ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ *SALMO TRUTTA LABRAX* (SALMONIDAE)

© 2014 г. Д. С. Павлов, В. В. Костин, В. Ю. Пономарева

Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

E-mail: kostin@sevin.ru

Поступила в редакцию 16.05.2013 г.

Исследовано агрессивное поведение заводской молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* в возрасте 5.5–6.0 мес., которое при недостатке территории ведёт к разделению молоди на две пространственные группировки – придонную и пелагическую. Показано, что в процессе пространственного разделения более агрессивны особи, которые ещё не выбрали для постоянного обитания ту или иную стацию (дно или толщу воды). Длительность формирования устойчивого разделения в пространстве зависит от плотности посадки рыб. При малых плотностях (10–45 экз/м²) пространственное разделение устанавливается к началу 2-х сут. после пересадки, а при повышенных (182 экз/м²) – примерно к 7-м сут. После формирования вновь образовавшихся (вторичных) пространственных группировок большая часть агрессивных актов происходит между особями, принадлежащими к одной и той же группировке. Обсуждается роль агрессивного поведения во внутриволюционной дифференциации кумжи.

Ключевые слова: черноморская кумжа *Salmo trutta labrax*, лососёвые (Salmonidae), поведение, дифференциация, фенотипические группы, агрессия.

DOI: 10.7868/S0042875214020088

Хорошо известно, что у лососёвых (Salmonidae) существует внутриволюционная пространственная дифференциация на группировки, отличающиеся вероятностью проявления анадромной и резидентной жизненных стратегий. Причиной дифференциации является недостаток в местах развития и роста молоди таких жизненных ресурсов, как пища и территория (свободные участки дна) (Павлов, Савваитова, 2008; Павлов и др., 2010а, 2010б). На протяжении многих лет проводятся исследования механизмов смолтификации и разделения молоди атлантического лосося *Salmo salar*, кумжи *S. trutta*, кижуча *Oncorhynchus kisutch*, нерки *O. nerka*, микижи *Parasalmo mykiss* на мигрантов и резидентов (Thorpe, 1977; Thorpe et al., 1989; Metcalfe et al., 1992; Кириллов и др., 2007; Павлов и др., 2008; Pavlov et al., 2008). При этом основное внимание уделяется физиологическим и экологическим механизмам, а роль поведенческих механизмов в процессе дифференциации популяции на группы с различными жизненными стратегиями изучена в меньшей степени. Исследования такого поведенческого механизма как агрессивное поведение проведены в период смолтификации лососёвых (Faush, 1984; Павлов и др., 2008). В частности, на атлантическом лососе показано, что в первую очередь смолтифицируются особи, вытесненные конкурентами от дна в толщу воды (Пав-

лов и др., 2008). Исследованы экологические механизмы дифференциации в популяциях особей в возрасте 0+ и реореакция рыб (Зорбиди, 1998; Зорбиди, Польшцев 2000; Кириллова, Кириллов, 2007; Кириллова, 2008; Павлов и др., 2010б).

Наши предшествующие исследования (Павлов и др., 2010а) показали, что у заводской молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* уже на первом году жизни имеет место разделение на пространственные группировки – придонную и пелагическую. Вероятность формирования той или иной жизненной стратегии связана с разными возможностями доступа к корму и территории на дне у представителей этих группировок. У придонных особей, имеющих доступ к корму и территории на дне, выше вероятность выбора резидентной жизненной стратегии, а у пелагических рыб, имеющих ограниченный доступ к корму и дну, повышена вероятность выбора анадромной жизненной стратегии (Павлов и др., 2010а, 2012). Указанные изменения поведения наблюдаются у заводских рыб в возрасте 5.5–6.0 мес., т.е. как минимум за 7 мес. до появления визуальных признаков смолтификации. В этом возрасте роль агрессивного поведения во внутриволюционной дифференциации не изучена.

Цель работы – экспериментальное исследование агрессивного поведения как возможного ме-

ханизма пространственной дифференциации молоди черноморской кумжи. Используемая в эксперименте молодь является потомством диких особей в третьем поколении. В процессе разведения на заводе рыбы не претерпели генетических изменений по отношению к диким особям, у них сохранился высокий уровень генетического разнообразия (Холод и др., 2004), поэтому полученные результаты могут быть применены и к естественным популяциям этого подвида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в июле–августе 2009 г. и апреле–мае 2010 г. на Племенном форелеводческом заводе “Адлер”. После вылупления (в конце марта – начале апреля) личинок и мальков черноморской кумжи до октября содержали в бассейнах (7.0 × 0.55 м, глубина воды до 0.5 м) при плотности посадки 80000–90000 экз/м², или 15000–17000 экз/м³. Водоснабжение артезианское, период водообмена 0.5 ч, температура воды в бассейнах варьировала в узком диапазоне – 11–12°C. Мальков в возрасте 2–3 нед. кормили гранулированным кормом вручную 10–15 раз в сут., в возрасте 3 мес. и старше – 7–9 раз в сут. Корм оседал на дно за 15–30 с и оставался там в течение не менее 1 ч после внесения.

Исследовали молодь двух возрастных групп: 2–3 нед. после вылупления (в этом возрасте впервые наблюдается разделение молоди в пространстве) и 5.5–6.0 мес.; их стандартная длина (от начала рыла до конца чешуйного покрова, *SL*) составляла соответственно 26–35 и 32–69 мм.

Для изучения динамики формирования пространственных группировок и роли агрессивного поведения в этом процессе в садки или аквариумы отсаживали группы рыб, состоящие только из особей одной первичной группировки – донной или пелагической. Здесь и далее первичными называем пространственные группировки молоди, сформировавшиеся в бассейнах до начала экспериментов. Рыбы разных группировок помимо положения в пространстве визуально различались по цвету тела (особи донной группировки были светлее из-за светлого дна бассейнов) и поведению при испуге (донные особи менее пугливы). После пересадки рыб в экспериментальные ёмкости у них постепенно устанавливалось новое пространственное разделение (как у первично донных особей, так и у первично пелагических) – возникали вторичные пространственные группировки. Они обозначены аббревиатурами: ВПГ – вторичная пелагическая группировка, к ней отнесены особи, проведенные на дне 0–33.3% от всего времени наблюдения (в пелагиали они проводили соответственно не менее 66.7% времени); ВНГ – вторичная неопределённая группировка, к ней отнесены особи, для которых время, проведённое

на дне, составило 33.3–66.7%; ВДГ – вторичная донная группировка, объединяет особей, которые находились на дне 66.7–100% времени наблюдений.

Опыты проводили одновременно на особях первично донной и первично пелагической группировок. Для этого использовали пары одинаковых аквариумов или садков: в каждой паре в одну ёмкость помещали особей только из первично донной группировки, а в другую – только из первично пелагической группировки. Эксперимент с молодьё в возрасте 2–3 нед. проводили в трёх парах аквариумов (размеры дна 12 × 20, 12 × 20 и 34 × 20 см, высота водяного столба 15 см), в которые сажали по 10, 15 и 40 рыб из каждой первичной группировки кумжи. Плотности посадки составили 417, 625 и 588 экз/м². Эксперимент с молодьё в возрасте 5.5–6.0 мес. проводили в пяти парах садков (размеры дна: 1–2-я пары – 90 × 55 см, 3–5-я пары – 40 × 55 см; глубина воды 50 см), установленных в бассейне. В первые две пары садков сажали по 5 рыб, в остальные три пары по 5, 10 и 40 рыб. Таким образом, было исследовано поведение кумжи при четырёх плотностях посадки: 10, 23, 45 и 182 экз/м², или 20, 45, 91 и 364 экз/м³. Температура воды, скорость течения и режим кормления были такими же, как и при содержании рыб в бассейнах. Всего в экспериментах использовано 130 экз. кумжи в возрасте 2–3 нед. и 130 экз. в возрасте 5.5–6.0 мес.

Рыб для экспериментов отлавливали аквариумным сачком из толщи воды (первичная пелагическая группировка) и со дна (первичная донная группировка). Наблюдения за поведением и распределением рыб начинали через сутки после пересадки и продолжали в течение последующих 6 сут. (для рыб в возрасте 2–3 нед.) и в течение 10–13 сут. (для рыб в возрасте 5.5–6.0 мес.). Поведение рыб фиксировали путём однократных ежедневных видеосъёмов по 10–20 мин каждая, которые проводили вблизи полудня, не ранее чем через 1 ч после кормления, при освещённости 3–7 тыс. лк. Видеокамера захватывала полностью весь садок или аквариум, и в каждом кадре были все рыбы. Общая длительность проанализированных видеоматериалов – более 30 ч.

Поведение рыб анализировали индивидуально для каждой особи в садке по видеозаписям: на первом кадре нумеровали всех рыб и при каждом просмотре наблюдали только за одной рыбой, количество просмотров видеозаписи соответствовало числу рыб в данном садке. При просмотре видеозаписи ежесекундно фиксировали положение особи (в толще воды или на дне, т.е. в контакте с дном садка), наличие или отсутствие акта агрессии (атака, толчок, преследование¹) и его направ-

¹ При расчётах преследования длительностью > 1 с учитывали как один акт агрессии.

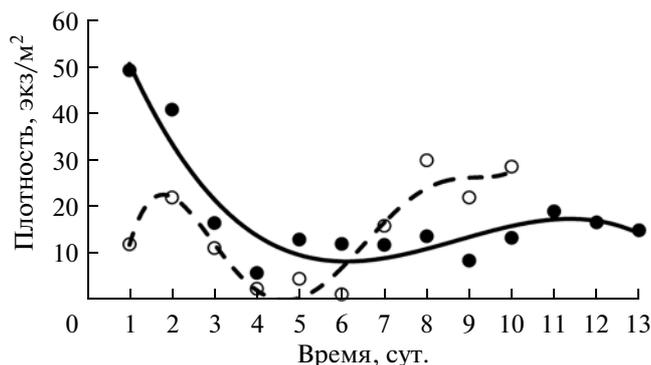


Рис. 1. Динамика плотности на дне молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из первично пелагической (—○—) и первично донной (—●—) группировок при плотности посадки 182 экз/м².

ленность (данная особь атакует или подвергается атаке). По полученным данным рассчитывали: плотность рыб на дне в среднем за наблюдение (10–20 мин), экз/м²; агрессивность (отношение числа всех актов агрессии к числу рыб в садке и времени наблюдения), акт/(экз · мин); время, которое особь проводит на дне в течение наблюдения, % общего времени наблюдения; направленность агрессии (номера атакующей и атакованной особей).

Поскольку агрессивность рыб увеличивалась в течение опыта, для корректного сравнения агрессивности рыб при разных плотностях посадки в целом за весь период эксперимента расчёты выполнены следующим образом:

$$Y_a = \frac{\sum \frac{a_i}{a_i + b_i}}{n}, \quad Y_b = \frac{\sum \frac{b_i}{a_i + b_i}}{n},$$

где Y_a и Y_b — нормированная агрессивность рыб из первичных пелагической и донной группировок соответственно; a_i и b_i — агрессивность особей из первичных пелагической и донной группировок за i -тые сутки, акт/(экз · мин); i — номер суток после пересадки рыб; n — число слагаемых.

Критерием установления иерархии считали стабильность плотности рыб на дне в течение 3 сут. (по критерию Стьюдента для долей).

Статистическую обработку проводили по Лакину (1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности проявления агрессивного поведения у молоди кумжи в разном возрасте

В возрасте 2–3 нед. у молоди кумжи впервые наблюдается подъём части особей в толщу воды. После пересадки в аквариумы лишь 20% рыб, отловленных из толщи, и 60% рыб, отловленных со

дна бассейна, занимали участки на дне аквариума, уровень агрессивности был минимален — 0.026 акт/(экз · мин). Территориальное поведение и агрессивность наблюдались только у отдельных особей.

В возрасте 5.5–6.0 мес. молодь в рыбоводных бассейнах разделяется на пространственные группировки — донную и пелагическую, что обусловлено развитием территориального поведения. Сразу после пересадки в садки рыбы как из первичной донной, так и из первичной пелагической группировок занимают место на дне и проводят там практически всё время (94–100%). Агрессивность рыб достигает 0.45 акт/(экз · мин). Ниже приводятся особенности проявления агрессивного поведения как механизма пространственного распределения у молоди кумжи именно в этом возрасте.

Формирование распределения в пространстве.

По динамике плотности рыб на дне выявлено два этапа формирования ВДГ нестабильной (изменяющейся) и стабильной плотности. На первом этапе плотность рыб на дне достоверно различается в разные сутки опыта; при этом у особей из первичной донной группировки она выше, чем из первично пелагической. На втором этапе (стабильной плотности) число рыб на дне не различается в разные сутки и оно одинаково у представителей разных первичных группировок. Длительность этапов зависит от плотности посадки рыб.

При малых и средних плотностях посадки (10, 23 и 45 экз/м²) этап нестабильной плотности длится 1–2 сут.: плотность рыб на дне в это время у первично донных особей составляла соответственно 6, 4 и 9 экз/м², у первично пелагических — 3, 2 и 2 экз/м². Начиная с 2–3-х сут. наступает этап стабильной плотности рыб на дне. В этот период зависимость плотности рыб на дне (y) от длительности эксперимента (x , сут.) аппроксимируется следующими уравнениями: для рыб из первичной пелагической группировки при плотности посадки 10, 23 и 45 экз/м² соответственно — $y = -0.19x + 5.26$, $y = 0.49x + 15.0$ и $y = -0.68x + 9.49$; аналогично для рыб из первичной донной группировки — $y = -0.24x + 7.41$, $y = -0.17x + 12.4$ и $y = 0.99x + 4.70$. Как видно по величине коэффициентов регрессии, плотность рыб на дне мало изменяется в течение эксперимента.

При наиболее высокой плотности посадки (182 экз/м²) у рыб обеих первичных группировок число особей на дне изменяется в течение 4–6 сут., и только на 5–7-е сут. эта величина стабилизируется и начинается второй (стабильный) этап формирования ВДГ (рис. 1).

Агрессивность рыб. Агрессивность первично пелагических рыб в среднем выше, чем у первично донных (табл. 1). Регрессионный анализ показал, что агрессивность представителей исследо-

Таблица 1. Изменение агрессивности молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из первичных пелагической и донной группировок при разных плотностях посадки в течение опыта, акт/(экз · мин)

Плотность посадки, экз/м ²	Время, сут.												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
10	$\frac{0.17}{0.06}$	$\frac{0.13}{0.00}$	$\frac{0.39}{0.20}$	$\frac{0.21}{0.01}$	$\frac{0.72}{0.09}$	$\frac{0.13}{0.10}$	$\frac{0.44}{0.15}$	$\frac{0.06}{0.12}$	$\frac{0.25}{0.03}$	$\frac{0.72}{0.00}$	$\frac{0.24}{0.62}$	$\frac{0.93}{0.24}$	$\frac{0.35}{0.08}$
23	$\frac{-}{0.05}$	$\frac{0.12}{0.03}$	$\frac{0.14}{0.15}$	$\frac{0.19}{0.1}$	$\frac{0.25}{0.02}$	$\frac{0.19}{0.01}$	$\frac{0.08}{0.52}$	$\frac{0.04}{0.06}$	$\frac{0.21}{0.22}$	$\frac{0.08}{0.16}$	$\frac{0.16}{0.74}$	$\frac{0.39}{0.15}$	$\frac{0.09}{0.75}$
45	$\frac{0.01}{0.02}$	$\frac{0.23}{0.49}$	$\frac{0.23}{0.49}$	$\frac{1.04}{0.29}$	$\frac{0.7}{0.03}$	$\frac{0.91}{0.16}$	$\frac{0.08}{0}$	$\frac{0.08}{0.54}$	$\frac{0.2}{0.48}$	$\frac{0.07}{0.25}$	$\frac{0.03}{-}$	$\frac{0.79}{-}$	$\frac{4.8}{-}$
182	$\frac{0.03}{0.06}$	$\frac{0.25}{0.00}$	$\frac{0.21}{0.03}$	$\frac{0.22}{0.35}$	$\frac{0.16}{0.15}$	$\frac{0.26}{0.50}$	$\frac{0.07}{0.06}$	$\frac{0.23}{0.13}$	$\frac{0.26}{0.17}$	$\frac{0.57}{0.07}$	$\frac{-}{0.16}$	$\frac{-}{0.38}$	$\frac{-}{0.12}$

Примечание. Над чертой – первичная пелагическая группировка, под чертой – первичная донная группировка; “–” – нет данных.

ванных группировок зависит от плотности посадки рыб, среднего времени, проводимого рыбами на дне, и продолжительности обитания в новых условиях. Уравнения регрессии имеют следующий вид: для всех исследованных рыб – $Y = -0.000023t^2 + 0.002t + 0.0002b^2 - 0.0004c - 0.01m + 0.09$; для рыб из первичной пелагической группировки – $Y = -0.000022t^2 + 0.002t + 0.0002b + 0.0007c^2 - 0.0021c + 0.13$; для рыб из первичной донной группировки – $Y = -0.000022t^2 + 0.002t + 0.003b - 0.0002c^2 + 0.05$, где Y – агрессивность исследуемой группы рыб, акт/(экз · мин); t – среднее время, проводимое особью на дне, %; b – число суток после пересадки рыб в новые условия; c – плотность посадки, экз/м²; m – принадлежность к первичной группировке: 1 – пелагическая, 2 – донная. Все коэффициенты уравнений достоверны ($p < 0.001$).

Несмотря на установившееся разделение в пространстве, агрессивность особей из обеих первичных группировок растёт во время эксперимента (рис. 2). Судя по коэффициенту регрессии, у первично донных рыб она увеличивается несколько быстрее, чем у пелагических.

Агрессивность рыб обеих первичных группировок достоверно зависит и от плотности посадки, но характер зависимости у этих группировок различается (рис. 3). У пелагических рыб при низкой и максимальной плотности посадки агрессивность выше, чем при средних плотностях. У донных рыб наблюдается противоположная картина: максимум агрессивности при средних плотностях и меньше – при малой и максимальной плотностях. При средних плотностях посадки степень агрессивности рыб из двух рассматриваемых группировок статистически не различается.

Взаимосвязь агрессивности рыб и длительности пребывания на дне. Разные особи проявляют в эксперименте неодинаковую агрессивность. Наиболее агрессивны рыбы, которые после пересадки в новые условия затрачивают примерно равное время на пребывание на дне и в толще воды (рис. 4). Минимальная агрессивность отмечена у особей, которые либо всё время находятся в толще и уже не конкурируют за дно, либо всё время находятся на занятом ими участке дна и в активной борьбе не участвуют. Эта зависимость агрессивности особей от их выбора места в пространстве прослеживается как у первично пелагических, так и у первично донных особей при всех вариантах плотности посадки рыб.

Направленность агрессии. После пересадки в экспериментальные садки независимо от первичной принадлежности рыб (донные или пелагические) заново устанавливается пространственное разделение рыб и формируются вторичные группировки. При этом у представителей разных вторичных группировок прослеживается определённая закономерность выбора объекта агрессии (табл. 2). При рассмотрении направленности агрессии, т.е. кто и кого атакует, в целом во всех вариантах эксперимента (табл. 2, все плотности посадки) видно, что большинство агрессивных актов происходит между особями, входящими в одну вторичную группировку, за исключением ВНГ, сформировавшейся из первично пелагических рыб. Анализ по отдельным плотностям посадки показал, что особи из ВПГ также преимущественно атакуют обитателей пелагиали: в шести случаях из восьми максимальная доля атак направлена на рыб из ВПГ, в одном случае – на рыб из ВНГ (при плотности посадки 10 экз/м², исходно первичная пелагическая группировка), а в одном случае мальки из ВПГ вообще никого не

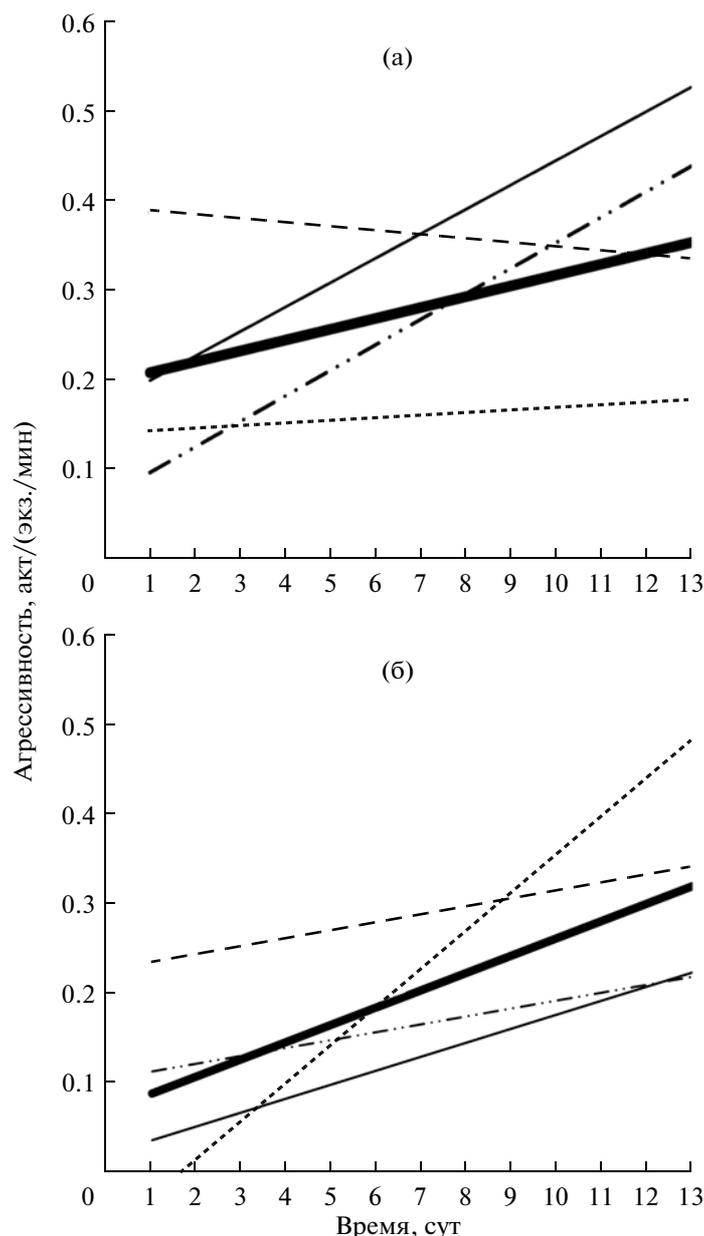


Рис. 2. Динамика агрессивности молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из разных группировок при разной плотности посадки: а – первично пелагическая (в среднем $-y = 0.0121x + 0.1972$, $R^2 = 0.0729$); б – первично донная (в среднем $-y = 0.0193x + 0.0696$, $R^2 = 0.4182$); (—) – 10, (----) – 23, (---) – 45, (— · —) – 182 экз/м², (■) – в среднем все плотности.

атаковали (23 экз/м², первично пелагическая группировка). Особи из ВНГ, т. е. не определившиеся в выборе места обитания, в половине случаев (4 из 8) атакуют особей из этой же группировки, в трёх случаях – рыб из ВДГ и в одном – из ВПГ. Особи ВДГ при плотностях посадки 10–45 экз/м² преимущественно атакуют себе подобных, а при плотности посадки 182 экз/м² их агрессия направлена исключительно на конкурентов из ВПГ или ВНГ.

ОБСУЖДЕНИЕ

В первые полгода жизни черноморской кумжи пространственное разделение её молоди наблюдалось дважды. Впервые разделение происходит в возрасте 2–3 нед., при этом большинство особей (80% первично пелагических и 40% первично донных рыб) даже при наличии свободных участков на дне не занимают их, т.е. территориальное поведение в этом возрасте ещё не проявляется. В естественных условиях молодь лососёвых в этом

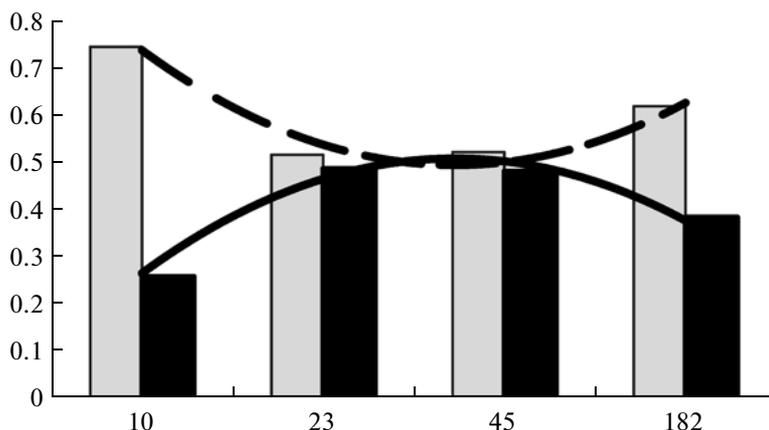


Рис. 3. Зависимость нормированной агрессивности (по оси ординат) молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* от плотности посадки (по оси абсцисс, экз/м²) у рыб первично пелагической (□) и первично донной (■) группировок.

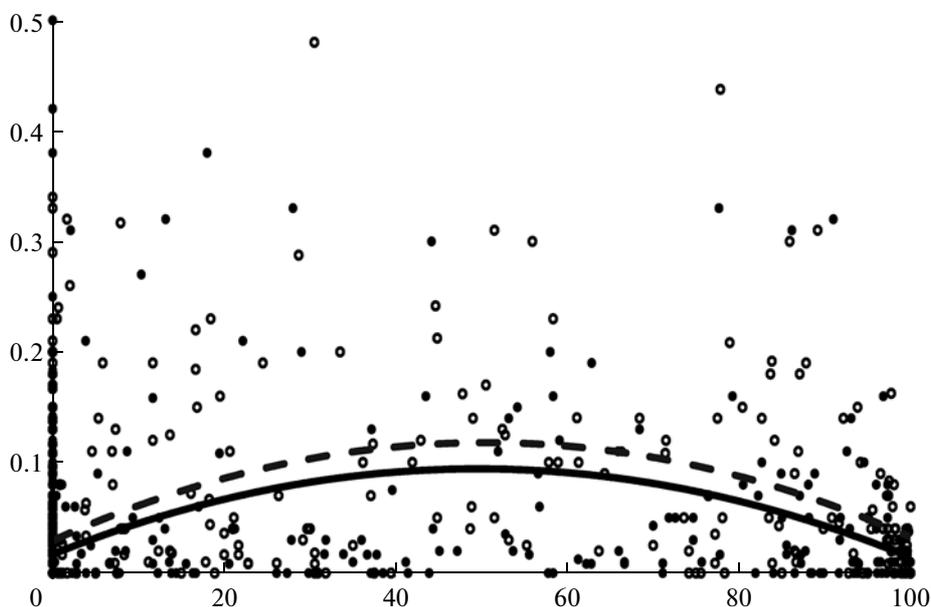


Рис. 4. Зависимость индивидуальной агрессивности (по оси ординат, акт/мин) от времени, проводимого на дне (по оси абсцисс, %), молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из первично пелагической и первично донной группировок (в среднем при всех плотностях посадки за весь период опытов); обозначения см. на рис. 1.

возрасте выходит из грунта, заполняет воздухом плавательный пузырь; её первичное расселение связано с подъёмом в пелагиаль (Павлов и др., 2010б). Временное обитание в пелагиали характерно для всех личинок на определённом этапе онтогенеза, но у разных особей этот этап проходит в разное время. В заводских условиях временный подъём рыб в толщу воды также наблюдается, но он не ведёт к расселению и не обуславливает дальнейшую внутривидовую дифференциацию.

В естественных условиях по завершении первичного расселения молодь переходит к территориальному образу жизни с соответствующим возрастом агрессивности (Thorpe, 1977; Faush,

1984; Metcalfe et al., 1992). Сильные особи захватывают наиболее благоприятные участки дна, а более слабые, которые не смогли занять и защитить участок на дне, скатываются вниз по течению в поисках свободного участка. В результате происходит вторичное расселение и расширяется ареал обитания данной генерации. В заводских условиях, при дефиците свободных площадей дна в бассейне, агрессивное поведение становится механизмом вытеснения части особей в толщу воды. В результате к возрасту 5.5–6.0 мес. в бассейнах большое число рыб распределяется в толще воды. Не имея возможности покинуть бассейн, эти рыбы вынуждены приспосабливаться к оби-

Таблица 2. Направленность агрессии у молоди кумжи *Salmo trutta labrax* из первичных пелагической и донной группировок при разных плотностях посадки, %

Атакующие особи	Первичная пелагическая группировка				Первичная донная группировка			
	Y_{100} , акт/(экз · мин)	атакованные особи			Y_{100} , акт/(экз · мин)	атакованные особи		
		ВДГ	ВНГ	ВПГ		ВДГ	ВНГ	ВПГ
Все плотности посадки								
ВДГ	0.0320	67	25	8	0.027	49	15	36
ВНГ	0.0610	49	38	14	0.092	16	62	22
ВПГ	0.1100	16	25	59	0.075	19	11	70
Плотность посадки 10 экз/м ²								
ВДГ	0.0060	44	41	15	0.009	49	14	37
ВНГ	0.0150	41	45	14	0.021	22	49	29
ВПГ	0.0280	28	40	32	0.008	36	6	57
Плотность посадки 23 экз/м ²								
ВДГ	0.0120	89	10	2	0.006	66	4	30
ВНГ	0.0100	20	80	0	0.009	38	0	62
ВПГ	0	0	0	0	0.018	30	19	51
Плотность посадки 45 экз/м ²								
ВДГ	0.0080	70	26	4	0.001	39	28	33
ВНГ	0.0060	52	16	32	0.038	4	90	6
ВПГ	0.0330	3	14	83	0.029	10	13	77
Плотность посадки 182 экз/м ²								
ВДГ	0.0003	0	0	100	0.002	0	61	39
ВНГ	0.0130	86	0	14	0.002	0	89	11
ВПГ	0.0210	4	4	92	0.013	3	2	95

Примечание. Y_{100} – агрессивность соответствующей вторичной группировки, принятая за 100%; ВДГ, ВНГ и ВПГ – вторичные группировки: соответственно донная, неопределённая и пелагическая.

танию в толще. Пелагический образ жизни неестественен для молоди кумжи в этом возрасте, что отражается на скорости их роста и питании (Павлов и др., 2012), а также на поведении. Показано (Павлов и др., 2010а), что при переходе в миграционное состояние поведение пелагических рыб сходно с таковым смолтов (анадромная жизненная стратегия), а поведение донных – с поведением особей жилой формы (резидентная жизненная стратегия).

После пересадки в садок в первые сутки плотность рыб на дне у первичной донной молоди выше, чем у первичной пелагической. Это, возможно, свидетельствует о том, что накопленный в процессе онтогенеза опыт наряду с врождённой программой (стереотипом) территориального поведения влияет на пространственное распределение молоди. После стабилизации числа рыб на дне различия между первично донными и первично пелагическими рыбами нивелируются, т. е. с этого времени приобретённый опыт уже не ска-

зывается и число рыб на дне определяется врождённым поведением особей. При анализе динамики плотности рыб на дне в течение 10–13 сут. установлено, что при малых и средних плотностях посадки (10, 23 и 45 экз/м²) уже на 2-е сут. пространственное разделение рыб можно считать установившимся. При высокой плотности посадки (182 экз/м²) требуется больше времени: число вторично донных рыб становится постоянным только к 7-м сут. Вероятно, это связано с увеличением численности конкурентов за территорию дна.

Поскольку распределение рыб устанавливается довольно быстро, можно было бы предположить, что и агрессивность должна стабилизироваться примерно в эти же сроки. Но это не так, она растёт у всех исследованных рыб в течение всего эксперимента (10–13 сут.). При этом агрессивность неодинакова у особей из разных вторичных группировок. Наиболее агрессивны особи из ВНГ, в то время как постоянно находящиеся в толще рыбы (ВПГ) уже не конкурируют за дно, а

рыбы, занявшие дно (ВДГ), “доказали своё превосходство” и в активной борьбе также не участвуют. Возможно, последним для охраны своего участка достаточно демонстраций (которые не учитывались в данном исследовании), и поэтому число прямых актов агрессии снижается. Эта зависимость проявляется у рыб как из первично донной, так и из первично пелагической группировок.

Таким образом, в рамках нашего эксперимента в процессе формирования пространственной дифференциации в новых условиях можно выделить два этапа.

Этап 1. Поведение рыб в основном направлено на поиск и захват места на дне садка. Распределение в пространстве не постоянно. На данном этапе сказывается предшествующий опыт: в течение первых суток у рыб из донной группировки в новом садке на дне оказывается в среднем большее число особей, чем из пелагической. Одни особи вытесняют других со дна. Длительность этого этапа зависит от плотности посадки: при низких плотностях достаточно 1–2 сут., при повышенных требуется больше времени.

Этап 2. Предшествующий опыт уже не играет значимой роли в пространственном распределении: плотность на дне в среднем одинакова у рыб обеих первичных группировок. Распределение становится постоянным. Агрессивность в среднем растёт. При этом изменяется направленность актов агрессии: уменьшается число столкновений между представителями разных вторичных пространственных группировок и увеличивается доля взаимодействий рыб, принадлежащих к одной вторичной группировке.

Рассмотрим возможные причины преобладания агрессии между особями одной пространственной группировки. При высокой плотности рыб в садке (182 экз/м²), когда более 90% всех актов агрессии у вторично пелагических рыб отмечается внутри этой группы, можно считать, что донные и пелагические рыбы не связаны одной иерархической структурой. Возникновение отдельной (собственной) иерархической структуры у заводских лососёвых, вынужденных обитать в пелагиали, показано в ряде работ (Fenderson et al., 1968; Moyle, 1969; Noakes, Leatherland, 1977; Metcalfe et al., 1989). Формирование двух иерархически не связанных группировок ранее было отмечено на примере атлантического лосося (Павлов и др., 2008). Прекращение агрессивных взаимодействий между донными и пелагическими особями происходило в момент начала смолтификации у пелагических рыб, т.е. при выборе ими анадромной жизненной стратегии. На черноморской кумже показано (Павлов и др., 2010а), что у особей из пелагической группировки в возрасте 5.5–6.0 мес. повышена вероятность выбора анадром-

ной жизненной стратегии. То есть как у черноморской кумжи, так и у атлантического лосося значительно сокращаются агрессивные взаимодействия между особями, выбравшими разные (анадромную или резидентную) жизненные стратегии. Механизм существенного сокращения агрессивных взаимодействий особей из разных вторичных группировок может быть обусловлен различиями в их пространственном распределении. Агрессивное поведение как у донных, так и у пелагических рыб проявляется при появлении особи в пределах “дистанции агрессии”. Поскольку особи на дне передвигаются преимущественно у дна, то и сближаются они чаще с такими же донными рыбами, а плавающие в толще воды – с такими же пелагическими особями.

ВЫВОДЫ

1. Агрессивное поведение кумжи, связанное с территориальным образом жизни, при недостатке территории является механизмом дифференциации молоди на пространственные группировки.

2. Длительность формирования такой дифференциации зависит от плотности посадки рыб: при низких плотностях (10–45 экз/м²) пространственное разделение устанавливается к началу 2-х сут. после пересадки, а при высокой (182 экз/м²) – примерно к 7-м сут.

3. В процессе формирования пространственного разделения более агрессивны особи, которые ещё не выбрали для постоянного обитания ту или иную стацию (дно или толщу воды).

4. После формирования вновь образовавшихся (вторичных) пространственных группировок основная доля агрессивных актов происходит между особями, принадлежащими к одной и той же группировке. Кроме того, при большой плотности посадки резко снижаются агрессивные взаимодействия между особями из разных пространственных группировок.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (11-04-00686-а, 12-04-31103-мол_а), Федерального агентства по науке и инновациям (госконтракты 02.740.11.0280, 14.740.11.0165, 16.740.11.0174), а также Программ Президиума РАН “Живая природа” и Президента РФ “Ведущие научные школы” НШ 719.2012.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зорбиди Ж.Х. 1998. Морфобиологическая разнокачественность и выживаемость кижуча *O. kisutch* (Walb.) (Salmonidae) в период раннего онтогенеза на примере поздней расы // Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 4. Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. С. 131–139.

Зорбиди Ж.Х., Польшцев Я.В. 2000. Биологическая и морфометрическая характеристика молоди кижуча

- Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Камчатки // Там же. Вып. 5. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. С. 80–93.
- Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С. 2007. Некоторые особенности биологии ранней молоди микижи *Parasalmo mykiss* в р. Утхолок (северо-западная Камчатка) // Матер. VIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 51–55.
- Кириллова Е.А. 2008. Некоторые особенности биологии молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* первого года жизни в реках Утхолок и Калкавеем (северо-западная Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 4. С. 292–301.
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2007. Питание молоди кижуча и микижи в период их покатной миграции. // Тез. IV Всерос. конф. по поведению животных. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 268–269.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 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., Костин В.В., Шиндавина Н.И. 2008. Влияние укрытий и пищевых ресурсов на смолтификацию молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Там же. Т. 48. № 5. С. 634–638.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010а. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Там же. Т. 50. № 2. С. 251–261.
- Павлов Д.С., Пономарева В.Ю., Веселов А.Е., Костин В.В. 2010б. Реореакция как механизм формирования фенотипических групп у ранней молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Там же. Т. 50. № 4. С. 548–553.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2012. Различия размерных и весовых показателей и особенностей питания заводской молоди черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* Pall.) из двух пространственных группировок // ДАН. Т. 445. № 4. С. 479–481.
- Холод О.Н., Махров А.А., Кулян С.А. и др. 2004. Генетические особенности маточных стад черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax*) рыбоводных хозяйств Российской Федерации // Цитология. Т. 46. № 10. С. 875–876.
- 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.
- Fenderson O.C., Everhart W.H., Muth K.M. 1968. Comparative agonistic and feeding behavior of hatchery-reared and wild salmon in aquaria // J. Fish. Res. Board Can. V. 25. P. 1–14.
- Metcalfe, N.B., Huntingford F.A., Graham W.D., Thorpe J.E. 1989. Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmon // Proc. Roy. Soc. London. B. V. 236. P. 7–19.
- 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.
- Moyle P.B. 1969. Comparative behavior of young brook trout of domestic and wild origin // Progr. Fish-Cult. V. 31. P. 51–56.
- Noakes D.L.G., Leatherland J.F. 1977. Social dominance and interrenal cell activity in rainbow trout, *Salmo gairdneri* (Pisces, Salmonidae) // Environ. Biol. Fish. V. 2. P. 131–136.
- 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. Ichthyol. V. 48. № 11. P. 937–980.
- 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 juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Aquaculture. V. 82. P. 119–126.