

УДК 597.553.2574.91

МИГРАЦИЯ МОЛОДИ МАЛЬМЫ *Salvelinus malma* (Walbaum) ПЕРВОГО ГОДА ЖИЗНИ ИЗ НЕРЕСТОВОГО РУЧЬЯ В БАССЕЙНЕ ОЗЕРА КУРИЛЬСКОЕ (ЮЖНАЯ КАМЧАТКА)

© 2015 г. Д. С. Павлов*, Е. А. Кириллова*, **, П. И. Кириллов*, **

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071 г. Москва, Ленинский проспект, 33

**Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник,
684000 г. Елизово, ул. Рябикова, 48,
e-mail: ekirilova@sevin.ru

Поступила в редакцию 26.12.2013 г.

Исследована покатная миграция мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) первого года жизни из нерестового притока Курильского озера. Показано, что эта миграция — неотъемлемая стадия жизненного цикла данного вида. Мальма, совершающая первую нагульную миграцию, представлена личинками и мальками. В исследованном водотоке эта миграция длится ~1 мес (с начала июня до середины июля) и ее завершение совпадает с началом нереста нерки в ручье. Миграция имеет суточный ритм — происходит только в темное время. Причина массовой миграции мальмы из ручья — дефицит местообитаний и неблагоприятные условия питания.

Ключевые слова: мальма, сеголетки, покатная миграция, Курильское озеро.

DOI: 10.7868/S0320965215010131

ВВЕДЕНИЕ

Миграции — неотъемлемая составляющая жизненного цикла многих видов рыб, относящихся к различным отрядам. Особенно разнообразны миграции у тех рыб, воспроизводство и нагул которых происходят на разобщенных в пространстве территориях. Наиболее изучены в этом отношении рыбы, принадлежащие сем. Лососевых (Salmonidae). На различных этапах жизненного цикла и в зависимости от “выбранной” жизненной стратегии они совершают миграции различного направления и протяженности.

Миграции лососевых рыб (нагульные и нерестовые) долгое время остаются объектом всесторонних исследований. Нагульная миграция молоди лососевых большинством авторов рассматривается исключительно как миграция смолтов из пресной воды в море. Данные о миграциях молоди лососевых в пресноводный период жизни весьма малочисленны [8, 17, 18, 35, 37, 41]. Доказано, что формирование структуры популяции у лососевых рыб происходит уже в первый год жизни и миграции играют в этом значительную роль [12, 17, 19, 31]. Именно в первый год жизни нагульные миграции определяют, в каких условиях будет расти молодь и сможет ли она получить достаточное количество энергии для реализации той или иной жизненной стратегии.

Глубокий анализ и обобщение обширного фактического материала по различным аспектам миграций лососевых рыб Тихого океана представили В.И. Карпенко [4], И.Б. Бирман [1], В.П. Шунтов и О.С. Темных [32], Д.С. Павлов с соавт. [17, 18], Квинн [40] и др. Большая часть сведений в перечисленных выше работах по тихоокеанским лососям рода *Oncorhynchus* обусловлена их высокой промысловой ценностью и хорошей изученностью. Однако в водоемах Дальнего Востока России и, в частности, на Камчатке, не менее широко распространены гольцы рода *Salvelinus*, которые не служат объектом ресурсных исследований, но представляют большой интерес для выяснения многих фундаментальных вопросов из-за их способности быстро адаптироваться к динамично меняющимся условиям среды и образовывать разнообразные жизненные формы.

В водоемах Камчатки широко распространен голец-мальма *Salvelinus malma* (Walbaum). Внутри единых популяций он зачастую представлен разнообразными жизненными формами: проходными, полупроходными эстуарными, жилыми речными, озерными и озерно-речными [23, 25, 26]. Биология мальмы хорошо изучена: получены обширные сведения о внутривидовой структуре, морфобиологических характеристиках, сроках нереста и миграции смолтов в море [3, 10, 25, 27–30 и др.].

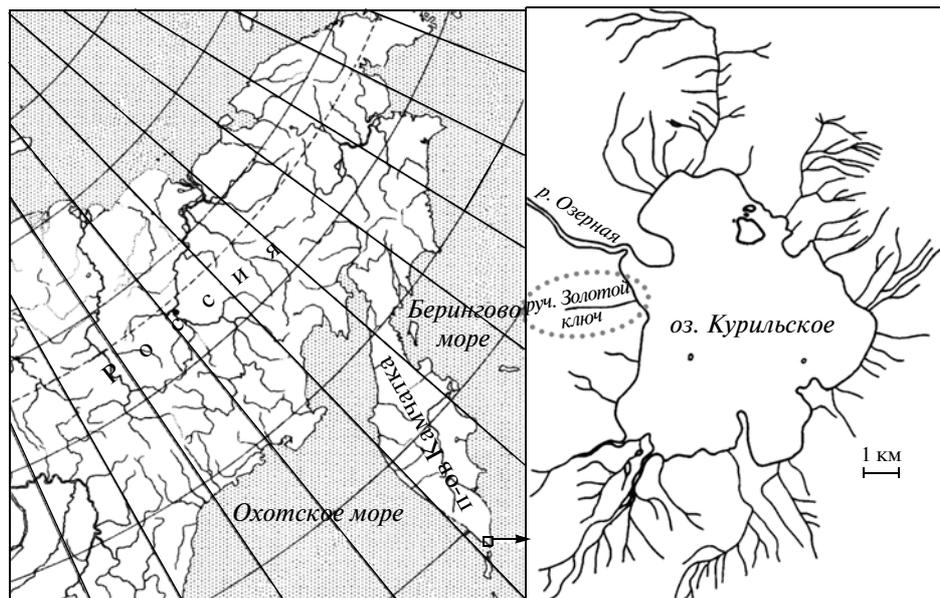


Рис. 1. Место проведения работ.

Однако многие аспекты поведения мальмы, в том числе миграционное поведение сеголетков, исследованы слабо. Впервые расселение сеголетков мальмы обнаружено в высокогорных ручьях бассейна р. Утхолок на северо-западе Камчатки [17]. Иные сведения об этом процессе авторами не встречены.

Актуальность изучения туводных миграций молоди лососевых в первый год жизни и очевидные пробелы в изучении миграционного поведения у гольцов рода *Salvelinus* определили цель работы — изучить расселение молоди одного из видов гольца *Salvelinus malma* первого года жизни из нерестового притока в озеро. Исследование выполнено на примере мальмы Курильского озера, в котором этот вид — один из основных по численности представителей ихтиофауны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Курильское озеро — крупное (площадь 77 км², максимальная глубина 316 м) вулканическое олиготрофное озеро на юге Камчатского полуострова (рис. 1), известно как нерестово-нагульный водоем крупнейшего в Азии стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Обитающая здесь мальма имеет сопоставимую с неркой численность и представлена типично анадромной формой и карликовыми самцами [2, 24]. В озеро впадает >100 водотоков, большинство из которых временные, имеющие сток только в период таяния снега. Значительная часть водотоков недоступна для рыбы в силу геоморфологических особенностей (большого уклона русла). Только 10 озерных притоков

используются как нерестово-нагульные. Из озера вытекает р. Озерная, впадающая в Охотское море.

Исследования проводили в ручье Золотой ключ, впадающем в озеро в его западной части (рис. 1). Это небольшой горный водоток длиной ~10 км. В нижнем и среднем течении его слабомандрирующее русло представляет собой канал с крутыми берегами высотой до 1 м. Ширина ручья 0.5–1.2 м, глубина — 0.05–0.3 м. Дно образовано мелким гравием, крупной галькой и единичными валунами. Только в устье ручья присутствуют значительные песчано-илистые наносы. Достоверно известно (по опросным данным и собственным наблюдениям), что нерестилища мальмы расположены в нижнем и среднем течениях ручья. Верхнее течение не исследовано из-за его труднодоступности. Кроме мальмы, в ручье нерестится нерка, молодь которой вскоре после выхода из грунта уходит в озеро.

Миграцию и распределение сеголетков мальмы изучали в июне–июле 2010–2012 гг. в нижнем течении руч. Золотой ключ (на расстоянии 160 м от устья), в его устье и в литоральной зоне Курильского озера рядом с устьем ручья. Единичные обловы проводили в р. Озерная (800 м ниже истока).

Для отлова мигрирующих сеголетков мальмы в потоке применяли ихтиопланктонные конусные сети из капронового сита с размером ячеей 500 мкм с круглым (в 2010 г.) или прямоугольным (в 2011 и 2012 гг.) входным отверстием. Площадь входного отверстия первой сети 0.35 м², ее длина 2 м; у второй сети — 0.12 м² и 1.5 м соответственно. Сеголетки, попавшие в сеть, скапливались в пластиковом стакане, закрепленном в конце сети, что

Таблица 1. Объем материала

Период работ	Количество			
	ночных; суточных съемок	взятых проб	пойманных рыб	проанализированных рыб
16.VI–15.VII 2010 г.	12; 2	51	3004	360
13.VI–12.VIII 2011 г.	15; 0	30	1589	388
12.VI–10.VII 2012 г.	7; 0	19	915	–

исключало их травмирование. Сеть устанавливали на стрежне, в конце прямого участка русла – на одном и том же месте в течение всего периода работ. Экспозиция сети 5–30 мин в зависимости от скорости течения, мутности воды и количества мигрирующей молоди.

Обловы проводили в сумеречно-ночной период (освещенность 0.001–1 лк) и в дневное время (освещенность 1000–100000 лк). При исследовании суточной динамики миграции покатную молодь ловили круглосуточно с периодичностью 0.5–1 ч в сумеречно-ночное время и 3–4 ч в дневное. В дневное время проводили контрольные ловы для подтверждения ночного характера миграции.

Для оценки распределения и плотности немигрирующих сеголетков мальмы в дневные часы молодь учитывали на выделенных участках русла ручья, в районе стандартной станции обловов и в прибрежье озера. Для этого участки отмечали рамкой 0.3 × 0.3 м, затем внутри выделенного периметра последовательно выгоняли рыб из-под всех камней и прицельно вылавливали сачком. Участки для обловов располагались на расстоянии ≥0.5 и ≤2 м друг от друга. Плотность особей на участке (экз./м²) выражали в виде средней по результатам обловов пяти участков. В дневное время визуально наблюдали за поведением молоди мальмы.

Количественным показателем интенсивности покатной миграции была максимальная зарегистрированная в течение суток концентрация покатников в потоке воды. Эти значения использовали при построении графика сезонной динамики миграции.

Расчет концентрации проводили по формуле

$$C = 100n/(Vk_f),$$

где C – концентрация покатников, экз./100 м³; 100 – коэффициент пересчета на 100 м³; n – число рыб, попавших в ихтиопланктонную сеть, экз.; V – объем воды, профильтрованный через сеть (м³), вычисляли по формуле $V = tv_{out}S$, где S – площадь входного отверстия сети, погруженного в воду, м²; t – экспозиция сети, с; v_{out} – скорость течения на месте постановки сети, м/с; k_f – ко-

эффициент фильтрации ихтиопланктонной сети, равный v_{out}/v_{in} , где v_{in} – скорость течения во входном отверстии ихтиопланктонной сети, м/с.

Скорость течения во входном отверстии сети и в русле ручья на месте постановки сети измеряли с помощью прибора ADV Flow Tracker.

В течение всего периода работ одновременно с обловами измеряли температуру (термодатчиком гидрологического зонда YSI-556), уровень воды (по стационарной мерной рейке с точностью 0.5 см) в ручье и освещенность (люксметром LX1010B, диапазон измерений 0–100000 лк). Количество взятых проб и изъятых для биологического анализа рыб дано в табл. 1.

После подсчета рыб отпускали обратно в водоем ниже места постановки сетей. Часть рыб изымали для биологического анализа, который включал в себя измерение длины тела по Смитту (AC), определение массы тела (Q), визуальную оценку степени резорбции желточного мешка и наличия пищи в желудочно-кишечном тракте. Степень наполнения желудка определяли визуально по шкале Лебедева из работы [12]. Перед фиксацией (4%-ным формалином) рыб анестезировали гвоздичным маслом [43].

Статистическую обработку результатов проводили с помощью программы Statistica 8.0. Достоверность различий выборочных средних значений оценивали по критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Миграция сеголетков мальмы начиналась во второй декаде июня при прогреве воды >3.5–4°С на фоне снижения уровня воды в ручье после весеннего половодья (рис. 2). Концентрация покатников постепенно возрастала и, достигнув пика в начале июля, шла на спад. В 2010 г. максимальная зарегистрированная концентрация покатников составила 700, в 2011 г. – 1741, в 2012 – 746.8 экз./100 м³. Миграция молоди мальмы завершалась к концу июля. В это время в ручье начинался нерест нерки (первые производители нерки в разные годы заходили в ручей Золотой ключ в середине июля – начале августа). К этому времени сеголетков мальмы в ручье почти не оставалось (концентрация покатной молоди ≤10 экз./100 м³).

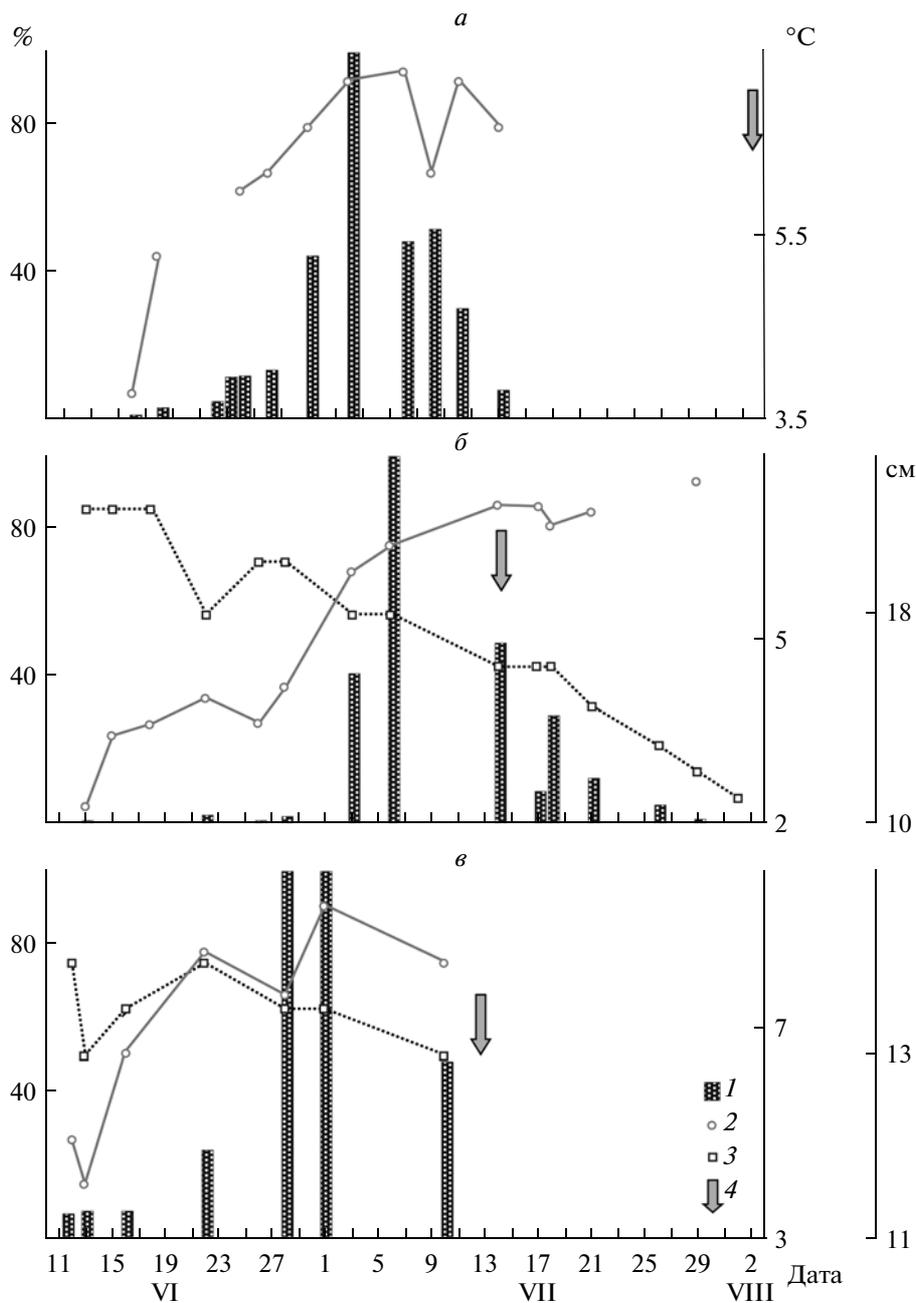


Рис. 2. Сезонная динамика интенсивности миграции (1, %) сеголетков мальмы *Salvelinus malma* из руч. Золотой ключ, динамика температуры (2, °C) и уровня воды (3, см) в водотоке: а – 2010 г., б – 2011 г., в – 2012 г. За 100% принята максимальная зарегистрированная в данный сезон концентрация покатников. Стрелками указано начало нерестового хода производителей нерки.

Миграция имела четкий суточный ритм: началась в вечерние сумерки, достигала максимума при минимальных значениях освещенности и завершилась с рассветом (рис. 3).

Единовременные ловы покатной молоди на стандартной станции в ручье (в 160 м выше устья ручья), и в самом устье непосредственно на выходе в озеро показали, что концентрация покатников

в устье в 1.5 раза ниже (514.2 и 334.9 экз./100 м³ соответственно).

Сеголетки, вышедшие из ручья, распределялись на литорали озера вблизи устья. Как и в ручье, они вели одиночный образ жизни, прячась под камнями. Периодически сеголетки мальмы совершали броски в толщу воды за кормовыми объектами. Дистанция бросков составляла ≤15 см. По-видимому, мелкая молодь (длина тела 18–23 мм) из-

бегала удаляться от укрытий на значительное расстояние. Гораздо чаще можно было наблюдать молодь, питающуюся донными беспозвоночными вблизи камня-укрытия. При приближении крупной молоди мальмы старших возрастных групп (длиной 70–150 мм) сеголетки незамедлительно прятались под камни. Однако стаи сеголетков нерки, нагуливающиеся в озерном прибрежье, не вызывали у сеголетков мальмы испуга. По мере миграции из ручья плотность мальмы на литорали озера возрастала с 1 до 30 экз./м², тогда как в ручье равномерно снижалась с 50 до 1–2 экз./м².

Молодь мальмы в ручье составляла гетерогенную по размерному составу и индивидуальному уровню развития группу (табл. 2 и 3). Среди сеголетков встречались личинки, находящиеся на этапах эндогенного или смешанного питания, и мальки, перешедшие на внешнее питание (по классификации периодов развития Д.А. Павлова [13]). Длина тела мигрирующей молоди варьировала от 16.5 до 23.5 мм (табл. 2). По мере продолжения миграции доля личинок среди покатников снижалась до полного их отсутствия к концу ската. В период миграции средняя длина покатников возрастала с 19.7 до 20.3 мм в 2010 г. и с 20.1 до 21.1 мм в 2011 г. В течение всего периода миграции доля рыб с желточным мешком в 2010 г. была гораздо выше, чем в 2011 г. (табл. 2).

По результатам обловов 18.06.2011 г. сравнение средней длины тела сеголетков, мигрировавших в ночное время и скрывававшихся среди камней в дневное время, не выявило достоверных различий (табл. 2 и 3). Однако сеголетки, пойманные в дневное время в устье ручья (19.06.2011 г.) (табл. 2 и 3), были достоверно крупнее молоди, мигрирующей в ночное время, и молоди, скрывающейся в ручье среди камней в дневное время ($AC_{cp} = 20.3, 19.7$ и 19.6 мм; $t_{ст} = 2.97$ и 2.37 соответственно, $p < 0.05$). Кроме того, среди немигрирующей молоди в устье ручья особей с желточным мешком было на 25% меньше, чем в ручье.

Качественный анализ питания показал, что в ночное время мигрирующие сеголетки мальмы не питались – желудки всех рыб были пусты. В дневное время питалась лишь часть молоди, находившаяся в ручье. Степень наполнения их желудков была невысока: 1–2 балла по шкале Лебедева. В устьевой части ручья, на выходе в озеро и в литорали озера у всех сеголетков мальмы в желудках в значительном количестве присутствовали мелкие личинки комаров-звонцов (*Chironomidae*), степень наполнения желудков достигала 4–5 баллов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Выход молоди мальмы из гнезд растянут во времени вследствие длительного нереста производителей – с сентября по декабрь [24, 26, 33, 34].

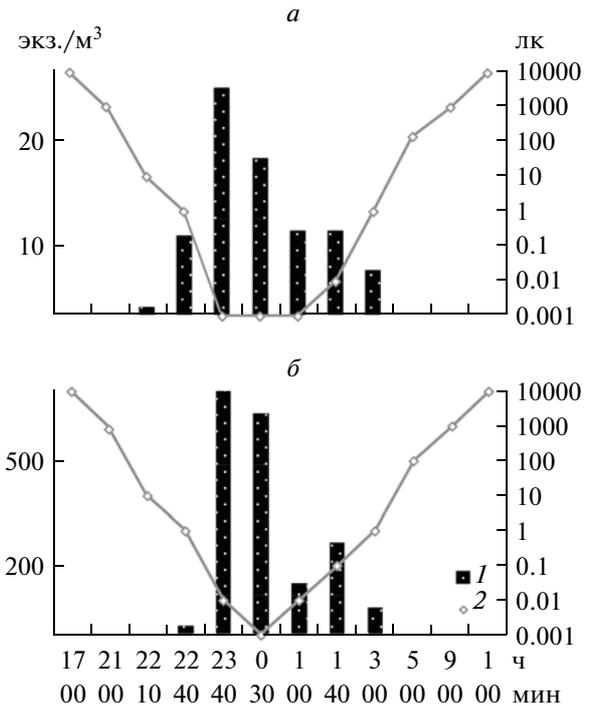


Рис. 3. Динамика покатной миграции сеголетков мальмы в руч. Золотой ключ в сумеречно-ночной период 18 и 19.VI (а), 2 и 3.VII (б) 2010 г.: 1 – интенсивность миграции, экз./100 м³, 2 – освещенность, лк.

В разных частях ареала выход из грунта начинается весной – в начале лета, когда нерестовые притоки освобождаются от снега, и длится до середины июля. Первое время после выхода из грунта сеголетки держатся вблизи нерестилищ [3, 17]. В некоторых водотоках они могут оставаться вблизи нерестилищ до поздней осени и даже на зиму [3, 33].

В исследованном притоке Курильского озера молодь мальмы покидает гнезда в конце мая – начале июня, вскоре после выхода из грунта мигрирует в озеро [7, 8]. Миграцию совершают как личинки с эндогенным или смешанным питанием, так и мальки, перешедшие на экзогенное питание. Соотношение особей, находящихся на разных периодах развития, меняется от начала к окончанию миграции – снижается доля личинок и возрастает доля мальков.

Сигнальным фактором для начала покатной миграции, очевидно, служит летний прогрев воды (до 3.5–4°C). Повышение температуры вызывает ускоренное расходование энергетических ресурсов, которые трудно компенсировать в условиях нерестового ручья. Температурный порог начала миграции был сходным во все годы исследований. Ранее значение температуры воды как сигнального фактора к началу миграции установлено для молоди лососевых различных видов:

Таблица 2. Длина по Смитту (*АС*) и масса (*Q*) сеголетков мальмы *Salvelinus malma*, мигрирующих из руч. Золотой ключ в ночное время

Дата	Количество сеголетков, экз.	<i>АС</i> , мм	<i>Q</i> , г	Рыбы с желточным мешком, %
2010 г.				
16.VI	57	$\frac{19.7 \pm 1.16}{17.0-22.5}$	$\frac{0.0785 \pm 0.0153}{0.0511-0.1140}$	22.8
19.VI	37	$\frac{19.7 \pm 1.07}{17.5-22.5}$	$\frac{0.0740 \pm 0.0146}{0.0524-0.1081}$	21.6
1.VII	168	$\frac{19.8 \pm 1.03}{16.5-23.5}$	$\frac{0.0721 \pm 0.0143}{0.0435-0.1629}$	5.4
15.VII	98	$\frac{20.3 \pm 1.12}{18.0-23.0}$	$\frac{0.0802 \pm 0.0161}{0.0472-0.1363}$	0
2011 г.				
13.VI	24	$\frac{20.1 \pm 1.23}{17.0-22.5}$	—	62.5
18.VI	54	$\frac{19.7 \pm 0.84}{17.5-22.5}$	—	87
23.VI	40	$\frac{20.0 \pm 0.88}{18.0-22.5}$	—	72.5
3.VII	68	$\frac{20.1 \pm 0.78}{18.0-21.0}$	—	97.1
17.VII	74	$\frac{20.8 \pm 0.95}{18.5-23.0}$	—	54.0
29.VII	15	$\frac{21.1 \pm 1.11}{19.5-23.0}$	—	20.0

Примечание. Здесь и в табл. 3: над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, под чертой – минимальное и максимальное значения.

Таблица 3. Длина по Смитту (*АС*) немигрирующих сеголетков мальмы *Salvelinus malma* в руч. Золотой ключ и сеголетков, находящихся в устьевой зоне ручья

Дата, июнь 2011 г.	Количество сеголетков, экз.	<i>АС</i> , мм	Рыбы с желточным мешком, %
160 м выше устья			
18	28	$\frac{19.6 \pm 1.04}{18.0-22.0}$	96.4
28	27	$\frac{20.1 \pm 0.94}{18.0-22.0}$	100
Устье			
19	21	$\frac{20.3 \pm 1.01}{18.5-22.5}$	71.4

горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *O. keta* (Walbaum) и камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) [4, 32, 39]. При этом скат кеты в море начинается при сходных с мальмой значениях температуры воды – 4°C [11, 32]. Завершение миграции молоди мальмы приходилось на период, когда температура воды в ручье была близка к сезонному максимуму – 9–11°C.

Вместе с прогревом воды снижается уровень воды в нерестовых ручьях, сокращается число доступных укрытий и мест для питания. Условия обитания в ручье становятся неблагоприятными для растущих и нуждающихся во все большее количество пищи сеголетков мальмы. К тому же со снижением уровня воды возрастает плотность молоди мальмы, в том числе старших возрастных групп – потенциальных хищников для более мелких особей.

Исследования закономерностей покатной миграции, миграционного поведения и питания у сеголетков других видов лососевых с длительным пресноводным периодом жизни доказали, что ключевое значение для реализации миграции имеют условия питания, включающие в себя наличие как доступных кормовых объектов, так и нагульных территорий. У молоди кижуча и микижи интенсивность первичного расселения напрямую зависит от водности реки и, следовательно, наличия свободных нагульных территорий [5, 17, 35–37, 41].

Миграция молоди мальмы из ручья в озеро проходит в форме пассивной покатной миграции. Как и покатная миграция молоди многих других видов рыб, включая лососевых, в водотоках с прозрачной водой (прозрачность >30 см по диску Секки) [14, 15, 18, 19] у мальмы она происходит в темное время суток. Миграция при низкой освещенности – универсальная адаптация для защиты от хищников (например, более крупной молоди гольцов), а использование течения минимизирует энергетические затраты на передвижение. Последнее особенно важно для молоди первого года жизни, собственные запасы энергии которой невелики.

Экспериментальными исследованиями молоди рыб различных систематических групп [9, 15, 16, 38] показано, что механизмом реализации пассивной покатной миграции служит выход в транзитный поток и прекращение зрительной ориентации при снижении освещенности ниже пороговой для оптомоторной реакции. Тактильная ориентация, особенно характерная для таких придонных рыб как мальма, нейтрализуется при прекращении контакта с дном и подъеме в толщу воды.

К концу июля в ручье почти не остается сеголетков мальмы. Завершение миграции из данного притока к этому времени имеет большое адаптивное значение и повышает выживаемость сеголет-

ков мальмы. В середине июля–начале августа начинается нерестовый ход и нерест нерки в ручье. Особенность поведения мальмы всех возрастных групп, наблюдавшаяся в различных водотоках [17], – забиваться под камни в случае опасности, а не уходить вниз или вверх по течению, как молодь других лососевых, что приводит к высокой смертности мальмы в притоках во время нереста нерки. В период нереста нерки в ихтиопланктонные сети ночью и днем попадало большое количество (до 10 экз. за 20 мин экспозиции) погибшей, механически поврежденной молоди мальмы различных возрастных групп (длиной 25–80 мм). Перекапывание грунта производителями нерки и перемещение по руслу привлеченных неркой медведей приводит к повышенной смертности молоди и способствует миграции из притока оставшихся сеголетков мальмы.

Таким образом, условия обитания в ручье в указанный период становятся неблагоприятными для сеголетков мальмы не только из-за сокращения площади местообитаний, укрытий и, следовательно, ухудшения условий питания, но и из-за прямой угрозы гибели от механических повреждений. Миграция из нерестовых притоков к началу нереста производителей свойственна и другим представителям отр. Salmoniformes. Так, молодь европейского хариуса *Thymallus thymallus* (L.), проведя первую зиму в нерестовом притоке, мигрирует в основное русло реки ранней весной, зачастую еще до вскрытия рек ото льда и начала нерестового хода производителей [20]. Сеголетки горбуши и кеты также скатываются в море до начала массового нереста производителей [4, 32].

Наличие среди покатников особей разных периодов развития (личинок и мальков), отсутствие различий по размерным показателям между ночными покатниками и особями мальмы, находящимися в дневное время в нерестовом ручье среди камней, указывают на отсутствие пространственно-временных группировок, обнаруженных у сеголетков других лососевых рыб – микижи, кижуча, нерки [5, 6, 17, 21, 22]. В ручье сеголетки мальмы, за небольшим исключением, представляют собой единую по морфобиологическим и поведенческим показателям группировку.

Более крупные размеры сеголетков мальмы в устье ручья, на выходе в озеро, где образуется застойная зона, указывают на то, что они начинают интенсивно питаться и расти. Качественный анализ питания молоди в ручье и озере подтверждает это предположение. Условия питания в литоральной зоне озера для них благоприятнее, чем в ручье: достаточно укрытий, обилие корм и выше температура воды. Основная причина быстрой и массовой миграции в озеро – дефицит нагульных территорий и укрытий для подрастающей молоди. Кроме того, молодь мальмы старших возраст-

ных групп, которая постоянно присутствует в водотоке, выступает не только конкурентом за местообитания, но и представляет угрозу как потенциальный хищник.

Миграционное поведение мальмы в малых и крупных водотоках различно. В ручьях, имеющих простую геоморфологическую структуру (короткое русло канального типа с малочисленными укрытиями), молодь не задерживается и покидает их вскоре после выхода из грунта. Вблизи нерестилищ миграция носит массовый характер, но, по мере удаления от нерестилищ и уменьшения плотности молоди, интенсивность миграции снижается. Выходя из притоков в крупные реки или озера, мальма распределяется на плесах рек или в литоральной зоне озер [8].

В небольших реках с более сложной структурой русла, где нерестилища расположены в верховьях, молодь мальмы по мере перемещения вниз по течению в первую очередь осваивает участки, расположенные ближе к нерестилищам [17]. Расселяясь вниз по течению и занимая нагульные участки от верховьев к низовьям, молодь прекращает миграцию.

В крупных многоводных водотоках со сложной структурой русла, обширными нагульными территориями и благоприятными условиями питания массовая пассивная покатная миграция отсутствует. Такие водотоки, как и озера, используются мальмой только как нагульные, так как нерест происходит в притоках (ручьях и небольших реках). Молодь активно перемещается в дневное время, постепенно осваивая нижние участки. Последнее предположение подтверждает, что в среднем и нижнем течении крупных рек (р. Утхолк) сеголетки мальмы в массе появились в середине лета [17], при этом их покатная миграция фактически отсутствовала.

В р. Озерная в ночное время мальма встречалась в потоке единично, тогда как в речном прибрежье, на плесах, ее сеголетки в массе появились в первой – второй декаде июля. По-видимому, мальма первого года жизни из р. Озерная поднимается на нагул в озеро. Миграция носит активный характер: по наблюдениям авторов, сеголетки мальмы поднимаются вверх вдоль берега, где скорость течения минимальна.

Осенью подростки сеголетки мальмы распределяются по озеру, либо возвращаются в нерестовые притоки, в том числе в руч. Золотой ключ. В пресноводный период жизни до смолтификации они совершают многочисленные кочевки и периодические миграции.

Для мальмы, как и многих других видов рыб, покатная миграция из нерестового притока в нагульный водоем в первый год жизни – неотъемлемая стадия жизненного цикла. Интенсивность и продолжительность миграции в каждом водотоке

определяются особенностями среды обитания: температурным режимом, геоморфологической структурой, условиями питания. С этими особенностями связаны также межгодовые вариации сроков миграции в конкретных водотоках.

В нерестовых ручьях со слабо структурированным руслом миграция мальмы начинается вскоре после ее выхода из грунта. Дефицит местообитаний и неблагоприятные условия питания в нерестовом ручье способствуют быстрому освоению нагульных территорий.

По-видимому, термин “миграционное окно” [42], под которым подразумевается период, когда условия для прохождения покатной миграции оптимальны, в равной степени применим не только к смолтам, но и к молоди первого года жизни, расселяющейся в пределах озерно-речной системы. Мальма начинает миграцию из ручья по достижении температуры воды $\geq 3.5-4^{\circ}\text{C}$, а завершает – к началу нереста нерки. Четкий суточный ритм миграции и приуроченность ее к темному времени суток, присущие не только молоди мальмы, но и многим другим видам рыб, – универсальный механизм защиты от выедания хищниками.

Миграции молоди рыб в значительной степени определяют выбор ими жизненной стратегии и структуру популяций. Очевидно, изучение миграций в пресноводный период жизни у видов, способных образовывать различные жизненные формы, к которым относится и мальма, позволит выявить новые механизмы формирования структуры популяций. До недавнего времени эта сторона ее биологии оставалась без должного внимания. Дальнейшие исследования миграций мальмы позволят не только выявить малоизвестные особенности биологии вида, но и дополнить ответы на такие фундаментальные вопросы как механизмы внутривидовой дифференциации, формообразование и структура популяций у лососевых рыб.

Выводы. Покатная миграция мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) первого года жизни из нерестового притока Курильского озера – неотъемлемая стадия жизненного цикла данного вида. Мальма, совершающая первую нагульную миграцию, представлена личинками и мальками. Длительность покатной миграции мальмы в исследованном водотоке 1 мес и завершается во время начала нереста нерки. Миграция имеет суточный ритм – происходит только в темное время. Причина массовой миграции мальмы из ручья – дефицит местообитаний и неблагоприятные условия питания.

Авторы выражают глубокую благодарность О.М. Лапшину и Е.А. Шевлякову за оказание содействия в работе, А.О. Звездину за помощь во время полевых работ, В.В. Костину и М.Ю. Пичугину за ценные советы на всех этапах работы – от обработки материала до подготовки рукописи,

А.О. Касумяну за важные замечания при прочтении рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (11-04-00686-а), Программ Президента РФ “Господдержка молодых российских ученых” (МК-6298.2013.4) и Ведущие научные школы (НШ-719.2012.4), Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Живая природа”, Федерального агентства по науке и инновациям в рамках ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009–2013 годы (Госконтракт 16.740.11.0617).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Национальные рыбные ресурсы, 2004. 172 с.
2. Бугаев В.Ф., Маслов А.В., Дубынин В.А. Озерновская нерка (биология, численность, промысел). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. 156 с.
3. Есин Е.В., Чебанова В.В., Леман В.Н. Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). М.: КМК, 2009. 176 с.
4. Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО, 1998. 165 с.
5. Кириллова Е.А. Покатная миграция молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (закономерности и механизмы): Дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 237 с.
6. Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С. Морфоэкологические показатели и питание ранней молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в период покатной миграции // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 5. С. 572–576.
7. Кириллова Е.А., Лепская Е.В., Кириллов П.И. Первичное расселение ранней молоди мальмы *Salvelinus malma* и нерки *Oncorhynchus nerka* в ручье “Золотой ключ” (бассейн оз. Курильское) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2010. Вып. 11. С. 266–269.
8. Кириллова Е.А., Павлов Д.С. Миграции молоди нерки *Oncorhynchus nerka* и мальмы *Salvelinus malma* первого года жизни в водотоках бассейна Курильского озера // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2011. Вып. 5. С. 209–217.
9. Костин В.В., Павлов Д.С. Стереотипы миграционного поведения молоди рыб в реках // V Всерос. конф. по поведению животных: Сб. тез. М., 2012. С. 99.
10. Леман В.Н., Седова М.А., Есин Е.В. Изолированная популяция мальмы *Salvelinus malma* в бассейне р. Ича // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2006. Вып. 7. С. 90–93.
11. Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П. Азиатская кета. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009. 356 с.
12. Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1974. 366 с.
13. Павлов Д.А. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: Изд-во МГУ, 1989. 214 с.
14. Павлов Д.С. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука, 1970. 148 с.
15. Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.
16. Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. Тип реакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в р. Озерная и озере Курильское // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53. № 1. С. 87–95.
17. Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 1: Покатная миграция молоди первого года жизни // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 163. С. 3–44.
18. Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 2: Покатная миграция молоди второго и последующих лет жизни // Изв. ТИНРО. 2011. Т. 164. С. 27–73.
19. Павлов Д.С., Лунандин А.И., Костин В.В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 2007. 213 с.
20. Павлов Д.С., Нездолый В.К., Островский М.П., Фомин В.К. Продолжительность обитания, распределение и миграция молоди европейского хариуса *Thymallus thymallus* в нерестовом притоке // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. № 4. С. 492–497.
21. Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллова Е.А. и др. Содержание липидов у сеголетков нерки *Oncorhynchus nerka* в период нагульной миграции (р. Озерная, западная Камчатка) // Докл. РАН. 2012. Т. 445. № 1. С. 114–117.
22. Павлов Д.С., Немова Н.Н., Нефёдова З.А. и др. Липидный статус сеголетков микижи *Parasalmo mykiss* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 1. С. 120–129.
23. Павлов Д.С., Савваитова К.А. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 6. С. 810–824.
24. Пичугин М.Ю. Морфобиологические особенности и структура популяций проходного гольца рода *Salvelinus* Курильского озера (Южная Камчатка) // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 112–123.
25. Пичугин М.Ю., Пустовит О.П., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. Особенности структуры популяций и жизненного цикла гольцов рода *Salvelinus* горно-тундровой реки Утхолок // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2006. Вып. 7. С. 135–139.

26. *Савваитова К.А.* Арктические гольцы (Структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 1989. 224 с.
27. *Савваитова К.А., Кохменко Л.В.* Некоторые особенности симпатрических гольцов (*Salvelinus alpinus* L.) из бассейна оз. Азабачьего // Вестн. Москов. гос. ун-та. Биология, почвоведение. 1971. № 3. С. 37–42.
28. *Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др.* Род *Salvelinus* – гольцы // Рыбы Курильских островов. М.: ВНИРО, 2012. С. 184–350.
29. *Савваитова К.А., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Максимов В.А.* К проблеме формообразования у пресноводных гольцов рода *Salvelinus* из бассейна р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. № 6. С. 33–40.
30. *Тиллер И.В.* Материалы по биологии молоди проходной мальмы р. Хайлюля (Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 2. С. 469–477.
31. *Шмидт П.Ю.* Миграции рыб. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 361 с.
32. *Шунтов В.П., Темных О.С.* Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. Т. 1. 481 с.
33. *Armstrong R.H., Morrow J.E.* The Dolly Varden Charr, *Salvelinus malma* // Charrs: Salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Hague: Dr. W. Junk Publ., 1980. P. 99–140.
34. *Blackett R.F.* Spawning behavior, fecundity and early life history of anadromous Dolly Varden *Salvelinus malma* (Walbaum) in Southeastern Alaska // Alaska Department of Fish and Game Res., Report 6. Alaska, 1968. P. 1–85.
35. *Chapman D.W.* Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration // J. Fish. Res. Board Can. 1962. V. 19. P. 1047–1080.
36. *Mason J.C., Chapman D.W.* Significance of early emergence, environmental rearing capacity, and behavioral ecology of juvenile coho salmon in stream channels. // J. Fish. Res. Board. Can. 1965. V. 22. P. 173–190.
37. *Pavlov D.S., Kirillova E.A., Kirillov P.I.* Patterns and Some Mechanisms of Downstream Migration of Juvenile Salmonids (with Reference to the Utkholok and Kalkaveyem Rivers in Northwestern Kamchatka) // J. Ichthyol. 2008. V. 48. № 11. P. 937–980.
38. *Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu.* On methods of determination of the rheoreaction type in fish // J. Ichthyol. 2010. V. 50. № 11. P. 977–984.
39. *Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I. et al.* Downstream migration of juveniles of kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // J. Ichthyol. 2005. V. 45. Suppl. 2. P. 185–198.
40. *Quinn T.P.* The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout. Seattle: Univ. Washington Press, 2005. 378 p.
41. *Sandercock F.K.* Life history of coho salmon // Pacific Salmon Life Histories. Vancouver: Department of Fisheries and Oceans, 1991. P. 394–445.
42. *Saunders R.L., Bailey J.K.* The role of genetics in Atlantic salmon management // Atlantic salmon: its future. Surrey: Proc. 2nd Int. Atlantic Salmon Symp. L., 1980. P. 182–200.
43. *Wagner G.N., Singer T.D., McKinley R.S.* The ability of clove oil and MS-222 to minimize handling stress in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum) // Aquaculture Res. 2003. V. 34. P. 1139–1146.

Migration of Young of the Year Dolly Varden Char *Salvelinus malma* (Walbaum) from the Spawning Tributary in the Basin of Lake Kurilskoye (Southern Kamchatka)

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

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, 119071 Moscow, Leninskiy pr., 33, Russia

**Kronotskiy State Biospheric Preserve, 684000 Elizovo, ul. Ryabikova, 48, Russia

Downstream migration of young of the year Dolly Varden char *Salvelinus malma* from the spawning tributary of Lake Kurilskoye was studied. It is demonstrated that this migration is an essential stage of the life cycle of this species. Both alevins and fry of Dolly Varden char performed the first feeding migration. It lasted for about one month in the examined creek – from early June to mid July. The migration came to the end by the beginning of sockeye salmon spawn in the creek. Clear diurnal dynamics was inherent for the migration – it occurred only in the dark time of the day. The mass migration from the creek was caused by the deficiencies of habitats and unfavorable feeding conditions.

Keywords: Dolly Varden char, young of the year, downstream migration, Kurilskoye Lake