

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
им. А.Н. СЕВЕРЦОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
(ИПЭЭ РАН)

На правах рукописи

ПОНОМАРЕВА
Валентина Юрьевна

**ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ**

03.02.06 – Ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор,
академик РАН
ПАВЛОВ Дмитрий Сергеевич

Москва, 2014

Содержание

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	10
1.1. Общие понятия и определения	10
1.2. Дифференциация на разных этапах жизненного цикла	12
1.2.1. Дифференциация половых продуктов	12
1.2.2. Жизненные стратегии	13
1.3. Причины и механизмы дифференциации.....	18
1.3.1. Причины дифференциации	18
1.3.2. Механизмы дифференциации	20
1.4. Объекты исследования	26
Глава 2. МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ	29
2.1. Районы работ и условия содержания подопытной молодежи	29
2.2. Порядок проведения поведенческих опытов	31
2.3. Методика определения выбранных показателей	35
2.3.1. Показатели реореакции	35
2.3.2. Показатели агрессивного и территориального поведения.....	42
2.4. Методика сбора и обработки проб	43
2.5. Объем материала и статистическая обработка	45
Глава 3. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ В ПЕРИОД ПЕРВИЧНОГО РАССЕЛЕНИЯ	48
3.1. Реореакция в период первичного расселения	48
3.2. Агрессивное поведение в период первичного расселения	55
Глава 4. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ В ПЕРИОД ВТОРИЧНОГО РАССЕЛЕНИЯ	57
4.1. Агрессивное поведение как механизм пространственного разделения молодежи.....	57
4.2. Фенотипические последствия пространственного разделения молодежи.....	67
4.2.1. Размерные и весовые показатели и особенности питания	67
4.2.2. Показатели липидного обмена.....	70
4.2.3. Реореакция	74
4.3. Поведение молодежи в миграционном состоянии.....	78
4.3.1. Влияние разной продолжительности обитания у дна и в толще воды на реореакцию рыб.....	78
4.3.2. Влияние комплекса неблагоприятных условий обитания на реореакцию рыб.....	85
Глава 5. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МОЛОДИ РЫБ В ОНТОГЕНЕЗЕ	89
5.1. Врожденная дифференциации в период первичного расселения молодежи	90

5.2. Внешне обусловленная дифференциация в период вторичного расселения	94
5.2.1. Агрессия как пусковой механизм пространственного разделения	94
5.2.2. Формирование фенотипических группировок.....	97
5.2.3. Формирование жизненной стратегии	102
ВЫВОДЫ	107
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	109
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	110
СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА.....	132
ПРИЛОЖЕНИЕ	136

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования

Внутрипопуляционная дифференциация – один из механизмов формирования биологического разнообразия. Она возникает на основе одного и того же генотипа в ответ на разные условия развития особей (Серебровский, 1973; Шмальгаузен, 1968; Медников, 1987). Ранее вопросы дифференциации лососевых затрагивались исследователями в основном в связи со смолтификацией (Thorpe, 1977, 1986; Rowe et al., 1991; Павлов, Савваитова, 2008 и др). Однако различия как физиолого-биохимические и трофологические, так и поведенческие возникают еще до появления первых визуальных признаков смолтификации (Нечаев и др., 2007; Pavlov et al., 2007; Павлов и др., 2008б) и формирования фенотипических группировок (Thorpe, 1977; Metcalfe et al., 1992; Павлов и др., 2006; Кириллова, 2009; Кириллова, Кириллов, 2010 и др.). Основные исследования посвящены выявлению трофологических и физиолого-биохимических механизмов (причинно-следственных связей) образования различных фенотипических группировок молоди лососевых (атлантического лосося *Salmo salar* L., кумжи *Salmo trutta* L., кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.), нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.), микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.)) как в естественных водоёмах, так и на рыбоводных заводах (Барач, 1954; Thorpe, 1977; Thorpe et al., 1989; Metcalfe et al., 1992; Зорбиди, 1998; Зорбиди, Полынцев 2000; Павлов и др., 2001а; Кириллов и др., 2007; Кириллова, Кириллов, 2007; Кириллова, 2008; Павлов и др., 2008б,в; Pavlov et al., 2008а,б). Роль поведения во внутрипопуляционной дифференциации молоди лососевых рыб, происходящей на разных этапах онтогенеза, изучена в меньшей степени. Есть основание предполагать, что у рыб с длительным периодом территориального образа жизни молоди большую роль может играть агрессия молоди по отношению к другим конспецифичным особям, особенно при недостатке пищи или территории дна (Павлов и др., 2008в), и отношение рыб к течению – реореакция (Павлов и др., 1998, 2007а). При изучении дифференциации, связанной с выбором жизненной

стратегии рыб, важна оценка начальных физиолого-биохимических и поведенческих изменений на ранних этапах развития, т.к. именно в этом возрасте формируется структура популяции, и может начинаться формирование жизненных стратегий рыб.

Объектом настоящего исследования стала черноморская кумжа (черноморский лосось) *Salmo trutta labrax* Pall., а также атлантический лосось *S. salar* L. Для них характерно образование двух экологических форм — проходной и жилой, которым соответствуют анадромная и резидентная жизненные стратегии. Результаты работы могут быть применены к лососевым с длительным периодом территориального образа жизни молоди.

Цель работы: выявить роль поведенческих механизмов во внутривидовой дифференциации молоди лососевых рыб.

Задачи работы:

1. Определить роль реореакции и агрессивного поведения в пространственном разделении молоди лососевых в период первичного расселения (от выхода из нерестовых гнезд до перехода к территориальному образу жизни).
2. Выявить роль агрессивного поведения во внутривидовой дифференциации в период вторичного расселения – у молоди, перешедшей к территориальному образу жизни.
3. Показать наличие фенотипических группировок у пространственно разделенной молоди черноморской кумжи по: размерным и весовым показателям, особенностям питания, биохимическим и поведенческим показателям.
4. Оценить необходимую продолжительность воздействия условий, приводящих к изменению вероятности выбора жизненной стратегии у молоди черноморской кумжи.

Научная новизна работы

Впервые на примере черноморской кумжи и атлантического лосося установлено, что внутривидовая дифференциация на фенотипические группировки происходит неоднократно в процессе онтогенеза молоди лососевых и связана не только со смолтификацией и миграцией в море, но также и с первичным и вторичным расселением в реке. Получены оригинальные данные по особенностям поведения, размерным, весовым и липидным показателям дифференциации молоди черноморской кумжи и атлантического лосося в разные периоды онтогенеза. Описано становление иерархических взаимоотношений, приводящих к пространственному разобщению молоди. Впервые показано, что длительное обитание в условиях недостатка территории дна (даже при достаточном наличии корма) у лососевых с территориальным образом жизни увеличивает вероятность выбора анадромной жизненной стратегии. Оценены сроки воздействия условий среды, приводящих к изменению этой вероятности.

Теоретическая и практическая значимость работы

Предлагаемая работа расширяет представление о механизмах формирования внутривидового разнообразия лососевых рыб, в т. ч.: об особенностях дифференциации молоди, задолго до смолтификации, и о поведенческих механизмах этого процесса. На основании проведенных исследований можно предложить новые подходы к сохранению биоразнообразия и поддержания численности видов, в том числе и находящихся под угрозой исчезновения.

Положения, выносимые на защиту

1. В период первичного расселения основной поведенческий механизм пространственного разделения молоди лососевых связан с реореакцией.
2. В период вторичного расселения лососевых рыб с территориальным образом жизни молоди агрессия по отношению к конспецифичным особям при недостатке территории на дне является основным поведенческим механизмом

пространственного разделения с последующей дифференциацией на фенотипические группировки.

3. Длительное (не менее 3 месяцев) вынужденное обитание молоди лососевых с территориальным образом жизни в неблагоприятных условиях, в том числе при недостатке территории (даже при достаточном обеспечении пищей), увеличивает вероятность реализации анадромной жизненной стратегии.

Апробация результатов

Результаты исследований, изложенные в диссертации, были представлены на: международных научных конференциях (Архангельск, 2011; Москва, 2011); Всероссийских и региональных научных конференциях (Москва, 2010, 2011, 2012, 2014; Борок, 2010; Мурманск, 2012; Саранск, 2012); межлабораторных коллоквиумах ИПЭЭ РАН и коллоквиумах лаб. поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 16 работ, из которых 7 в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка сокращений и условных обозначений, списка цитируемой литературы, списка иллюстративного материала и приложения. Работа изложена на 136 страницах (из них 22 страницы занимает список литературы и 1 страницу – приложение), содержит 23 иллюстрации и 7 таблиц (в т.ч. 1 таблицу в приложении). В первой главе обсуждаются имеющиеся в литературе сведения, связанные с общими понятиями разнокачественности и дифференциации. Представлены современные взгляды на механизмы дифференциации молоди рыб, в том числе лососевых; рассмотрены особенности этого процесса в разные периоды онтогенеза. Во второй главе описаны районы работ, условия содержания подопытной молоди, методика проведения поведенческих исследований, методика сбора и обработки проб,

приведён объем собранного и обработанного материала. В третьей главе изложены основные результаты поведенческих опытов и натурных наблюдений в области изучения дифференциации молоди исследованных видов лососевых в период первичного расселения, в том числе оценивается роль реореакции и агрессивного поведения рыб в этот период. В четвертой главе приведены основные результаты исследования поведенческих механизмов дифференциации молоди черноморской кумжи в период вторичного расселения. Оценивается роль агрессии, свойственной территориальному поведению, которая в условиях недостатка территории дна становится причиной пространственного разделения. Рассматривается процесс дифференциации молоди, начиная от пространственного разделения до возникновения фенотипических группировок. Оценивается миграционное поведение молоди из пространственно разделенных группировок. В пятой главе обобщены и проанализированы полученные результаты по вопросам дифференциации молоди на различных этапах онтогенеза. Доказывается формирование фенотипических группировок молоди в процессе пространственного разделения и оценивается связь наблюдаемых различий с формированием жизненных стратегии. В списке литературы 215 названий (в том числе 102 – на иностранном языке).

Участие автора

Автор принимал участие во всех этапах сбора, обработки и анализа материала и обобщения полученных результатов.

Благодарности

Благодарю сотрудников ФГУП «Племенной форелеводческий завод «Адлер»» и ФГУП «Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства» за предоставленную возможность проведения экспериментальных работ на территории заводов. Особая признательность В.А. Янковской, Я.В. Кондратенко, Е.А. Моисеевой, Ю.А. Папазян. и В.М. Голоду. Благодарю сотрудников Института биологии Карельского Научного Центра РАН Н.Н. Немову и О.Б. Васильеву за предоставленную возможность проводить биохимическую

обработку проб на базе Института и помощь в проведении обработки. Благодарна коллегам из лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН, принимавшим участие в совместных экспедициях, за поддержку и помощь в сборе материалов.

Искреннюю признательность я выражаю своему научному руководителю академику Д.С. Павлову и к.б.н. В.В. Костину за всестороннюю постоянную помощь в работе.

Отдельная благодарность д.б.н., проф. А.О. Касумяну, д.б.н., проф. М. И. Шатуновскому, д.б.н. В.Н. Михееву, д.б.н. А.Д. Мочеку, а также к.б.н. В.В. Халько за ценные замечания при подготовке рукописи диссертации на различных этапах её написания.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В первом разделе обзора литературы будут рассмотрены вопросы, связанные с общими понятиями разнокачественности, дифференциации и миграции. В следующем разделе рассмотрена дифференциация у рыб, в том числе у лососевых, в разные периоды онтогенеза и в процессе формирования жизненных стратегий. В разделе 1.3 приведены основные причины и механизмы дифференциации. Заключительный раздел посвящен объектам исследования – черноморской кумже и атлантическому лососю.

1.1. Общие понятия и определения

Один и тот же генотип в зависимости от условий развития приводит к формированию фенотипов, различающихся по комплексу морфофизиологических признаков – возникает разнокачественность особей в популяции (Яблоков, 1987). Разнокачественность – есть неотъемлемое свойство живых организмов, отражающее совокупность признаков, отличающих отдельные клетки, особи, популяции по генетическим, физиолого-биохимическим, энергетическим, онтогенетическим, экологическим и этологическим критериям (Залепухин, 2001). Понятие «разнокачественность» достаточно широко употребляется в экологии и ихтиологии (Казанский, 1973, Шатуновский, 1980, Жукинский и др., 1981, 1986, Шилов, 1985, 1999, 2000 и др.). У рыб разнокачественность проявляется в виде широкого диапазона морфологических, физиологических, биохимических характеристик половых продуктов, личинок и молоди, ювенильных и половозрелых рыб. Следует сказать и об этологической (поведенческой) разнокачественности, действующей в сообществах и определяющей норму и скорость реакции особей и популяций на воздействие тех или иных факторов.

В рамках данной работы разнокачественность особей в популяции рассматривается как совокупность физиолого-биохимических и поведенческих признаков, отличающих отдельные особи популяции. При этом статистическое распределение по частоте встречаемости в выборке подчиняется нормальному

закону. Под внутрипопуляционной дифференциацией понимается процесс образования такого разнообразия, при котором признаки разнокачественности, имеют бимодальное частотное распределение. То есть это процесс образования фенотипических группировок с определенным набором характеристик – морфологических, поведенческих, биохимических и т.д.

Дифференциация может приводить к полиморфизму расселяющегося потомства, отмеченного многими исследователями (Faure, 1932; Ellis, 1953; Бигон и др., 1989; Kuzmin, 1991; Лабас, 1992). Известен полиморфизм семян у растений, обеспечивающий разные длительность и дистанцию их рассеивания (Бигон и др., 1989). У многих видов живых организмов существует дифференциация потомства на группировки с разными стратегиями «поведения»: одни особи быстро покидают место размножения – «бродяги», а другие задерживаются на некоторое время на этих участках – «домоседы». Причем эта фенотипическая дифференциация, возникает под воздействием условий среды даже у потомства одной пары родителей (Бигон и др., 1989; Павлов и др., 2007а).

Дифференциация тесно связана с миграциями, которые у многих видов рыб могут являться как причиной, так и следствием этого процесса. Рассматривая причинно-следственные связи осуществления миграций молоди, выделяют механизмы трех уровней (порядков). (Павлов, 1979; Pavlov, Nezdolij, 1981; Павлов и др., 1981, 1988, 2000, 2007а). Взаимодействуя между собой, эти отдельные механизмы разных уровней формируют **три типа покатных миграций** (Павлов и др., 2007а). **Первый тип** не связан с возникновением у рыб какого-либо миграционного состояния — *немотивированная покатная миграция* (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981, 2007а; Pavlov, 1994 и многие другие). Влияние дифференциации на этот тип не показано. **Второй тип** — это *мотивированная покатная миграция*, связан с возникновением у рыб миграционного состояния (Павлов и др., 1998, 2007а). Наблюдается дифференциация – разделение молоди на две фенотипические группы – мигранты и резиденты. **Третий тип** — это *внешне обусловленная покатная миграция*. Он связана с ухудшением условий

жизни молоди рыб, приводящим к возникновению миграционного состояния. К ним могут относиться: низкая обеспеченность пищей (Павлов и др., 1988; Кириллов, 1997), массовый заход хищников в реку, внезапные дождевые паводки (Павлов и др., 1981; Попова, Легкий 1984), снижение уровня воды в полонных системах (Павлов, 1979), возможно, воздействие паразитов (Moore, 2002) и др. При этой миграции предполагается возникновение дифференциации.

Наиболее важное значение для понимания проблемы, изучаемой в данной работе, имеет дифференциация особей популяции на различных этапах онтогенеза. При этом на основании имеющейся классификации форм миграции (Pavlov et al., 2005; Павлов, Маслова, 2006; Павлов и др., 2006) у лососёвых можно рассматривать дифференциацию в период *первичного расселения* сеголетков после выхода из нерестового бугра, в период *вторичного расселения* пестряток в пределах речной системы и в период *миграции смолтифицирующейся молоди из реки в море*. Следует отметить, что у лососевых миграции могут быть не только денатантные (покатные), но и контрнатантные (Meek, 1916; Шмидт, 1947; Harden, Jones, 1968; Thorpe, 1982; Павлов и др., 2013).

1.2. Дифференциация на разных этапах жизненного цикла

Разнокачественность свойственна половым клеткам рыб, эмбрионам, личинкам, молоди, ювенильным и половозрелым особям. На различных этапах жизненного цикла роль факторов воздействия меняется – чем дальше во времени от половых клеток до производителей, тем сильнее роль экзогенных факторов и слабее влияние эндогенных. С наступлением половой зрелости формируется индивидуальная генетическая программа взрослого организма, оказывающая влияние на разнокачественность следующего поколения (Залепухин, 2003).

1.2.1. Дифференциация половых продуктов

По Г.В. Никольскому (1974), исходным моментом возникновения разнокачественных особей может служить разнокачественность половых

продуктов – и, прежде всего, по содержанию запасного белка и липидов. Разная обеспеченность икринки запасными энергетическими и питательными веществами определяет разные конечные размеры эмбриона, степень его сформированности и устойчивости к внешним воздействиям (Соин, 1977).

Разнокачественность половых продуктов, и прежде всего икры, создает базу для дальнейшей дифференциации молодежи и возникновению отдельных экологических группировок – т.е. к зарождению элементарных популяций и заполнению различных экологических ниш в природных условиях (Лебедев, 1967). Наряду с разнокачественностью в икре наблюдается и дифференциация (Нечаев и др., 1998). Она отмечается у многих видов рыб с компактной кладкой (Павлов и др., 2007а), детерминирована химическими сигналами от соседних икринок, в значительной мере оказывает влияние на процесс первичного расселения личинок.

Однако на более поздних этапах развития все большее значение приобретает воздействие внешних факторов и, часто, предшествующая дифференциация половых продуктов перестает играть значимую роль (Веселов, Калюжин, 2001; Павлов и др., 2007а,б). Так, наибольший интерес у исследователей вызывает разделение особей популяции по жизненным стратегиям.

1.2.2. Жизненные стратегии

Несмотря на использование разных терминов для обозначения понятия «**жизненная стратегия**» (life history strategy, life history cycle, reproductive strategy, alternative reproductive strategy), большинство исследователей рассматривают жизненную стратегию как стратегию, «целью» которой является успешное воспроизводство и выживаемость потомства. В эволюционной биологии жизненная стратегия определяется как генетически детерминированная жизненная история или программа поведения, которая возникает под влиянием естественного отбора (Gross, 1984, 1987). Каждый организм получает целый пакет генетических программ развития, причем в конкретных условиях реализуется

только одна. Внутривидовое экологическое разнообразие, то есть существование широкого спектра группировок, способных к реализации жизненного цикла в самых разных условиях, характерно для многих видов лососёвых рыб (даже для тех, которые считаются мономорфными). Среда действует как переключатель, определяющий развитие организма по той или иной программе (Шмальгаузен, 1968; Уоддингтон, 1970; Медников, 1987; Павлов и др., 1999; Павлов, Савваитова, 2008), и выступает фактором отбора.

Дифференциация потомства от одной пары производителей широко распространена и у личинок рыб. Даже у такой туводной рыбы, как плотва, отмечено разделение в пределах популяции на группы рыб с разными стратегиями расселения (Павлов и др., 1998; 2007а).

Жизненные стратегии у лососевых рыб

Лососевые рыбы отличаются высоким разнообразием жизненных стратегий. У них помимо двух основных типов стратегий – анадромной и резидентной – иногда выделяют и промежуточную – транзитивную (Павлов и др., 1999, 2001а,б). Каждый из этих типов представляет собой набор отдельных стратегий. Так, например, у камчатской микижи (*Parasalmo mykiss*) выделяют следующие стратегии: анадромные – типично проходная, проходная β со стадией полуфунтовика; транзитивные – эстуарная, речная-эстуарная; резидентные – речная и стратегия карликовых самцов (Павлов и др., 2001б, 2008г; Павлов, Маслова, 2006).

Половозрелые рыбы с анадромной и резидентной стратегиями различаются по основным биологическим показателям. Анадромные рыбы крупнее, чем резидентные, у них выше темп роста и жирность, больше абсолютная плодовитость и диаметр икры, что непосредственно связано с условиями и продолжительностью нагула в море. В то же время они созревают позднее и при больших размерах тела (Hendry, Day, 2003; Klements et al., 2003; Fleming, Reynolds, 2004).

Преимущество анадромной жизненной стратегии заключается в увеличении возможностей для роста в море, а недостатки – в физиологическом стрессе при переходе из пресной воды в соленую (Павлов, Савваитова, 2008) и в том, что при миграциях на большие расстояния возрастает смертность и энергетические затраты (Jonsson et al., 1998; Hendry et al., 2004 и др.). Наличие и соотношение внутри популяции разных жизненных стратегий в конечном итоге определяет репродуктивный успех всей популяции (Wootton, 1998). Оптимальный ответ особей популяции на изменение окружающей среды заключается в минимизации энергетических затрат на реализацию репродуктивного успеха, то есть на то, чтобы выжить и воспроизвести жизнеспособное потомство (Gross, 1991; Stearns, 1992; Wootton, 1998; Дгебуадзе, 2001).

В данной работе мы рассматриваем дифференциацию, связанную с расселением молоди лососевых и разделением ее на группировки с разными стратегиями поведения – анадромной и резидентной. Это альтернативные понятия, для индивидуума они означают необходимость выбора одной из двух взаимоисключающих возможностей дальнейшего развития. В каждый момент времени у особи может иметь место только один из альтернативных типов стратегий. Относительно редко в течение жизни индивидуум может изменить резидентный тип стратегии на анадромный и наоборот (Павлов, Савваитова, 2008).

У лососевых дифференциация по жизненным стратегиям тесно связана с переходом рыб в миграционное состояние, которому предшествуют глубокие физиологические перестройки – процесс смолтификации.

Смолтификация лососевых

Смолтификация, предваряющая смену среды обитания, является сложнейшим интегральным процессом, в ходе которого происходят многочисленные биохимические, физиологические и морфологические перестройки, формируются адаптации рыб к пелагическому образу жизни, изменяется отношение к солености воды, меняется поведение, возникает

импринтинг и т.д. (Павлов, 1979; Thorpe, 1994; Казаков, Веселов, 1998 и многие другие).

Для некоторых лососевых характерно разделение на пестряток и смолтов; первые живут и совершают миграции в пределах речной системы (резиденты), вторые – мигрируют из реки в море (мигранты). По мере смолтификации «пестряточная» окраска последовательно сменяется серебристой окраской смолта вследствие физиологических перестроек организма (Pavlov et al., 2008a). По мере роста и развития пестрятки превращаются в смолтов (проходная форма) или в жилых пресноводных рыб, проводящих всю жизнь в пресной воде.

Рост молоди лососей с длительным пресноводным периодом в реках сложно детерминирован генотипом, с одной стороны, и внешней средой, с другой стороны (Goot, Margolis, 1991; Казаков, Веселов, 1998), рост и развитие отдельных особей может существенно различаться в разных участках одной реки и в разные годы. Это приводит к разновременной смолтификации, и в результате в популяции в зависимости от длительности речного периода формируется сложная возрастная структура (Кузицин и др., 2002). По мнению некоторых авторов, растянутая на ряд лет миграция в море особей каждой генерации представляет собой механизм, обеспечивающий определенную устойчивость популяции к неблагоприятным воздействиям и поддерживающий внутривидовое разнообразие (Thorpe, Morgan, 1978b; Folmar, Dickoff, 1980; Зелинский, 1985; Черницкий, 1993; Казаков, Веселов, 1998).

При смолтификации происходят изменения в метаболических процессах и перестройка осморегуляторной и нейрогуморальной систем (Fontaine, 1954; Гербильский, 1965; Ноар, 1965; Баранникова, 1967; Thorpe, 1987, 1994; Elliot, 1994; Павлов и др., 2007a и др.). Особую роль играют гормоны роста, кортизол и гормоны щитовидной железы (Баранникова, 1975, Dickhoff et al., 1978, Patino et al., 1985, Agustsson et al., 2001 и др.) как гормоны, которые первыми включаются в процессы увеличения толерантности к повышению солености и регуляции обмена ионов натрия и калия, что необходимо при переходе из реки в море

(McCormick, 1995, 1996). Изменение активности нейромедиаторных систем центральной нервной системы контролируется такими внешними факторами, как длина светового дня и повышение температуры воды (Pavlov et al., 2009a; Нечаев и др., 2007). Важное значение в процессах смолтификации играют запасные липиды (Сидоров, 1983).

В приведенных выше работах с использованием морфологических, физиолого-биохимических и поведенческих показателей продемонстрировано различие между пестрятками и смолтами лососевых. Понятно, что столь глубокие и многочисленные различия требуют значительного времени, и перестройка организма начинается до появления видимых признаков смолтификации – серебрения и др.

Дифференциация молоди на потенциальных смолтов и пестрятков

Исследования, проведенные в основном с атлантическим лососем, показали, что задолго до смолтификации происходит разделение генерации пестрятков на две группы - потенциальных смолтов, которые мигрируют в море следующей весной, и пестрятков, которые проживут в реке не менее года (Simpson, Thorpe, 1976; Thorpe, 1977, 1987; Thorpe, Morgan, 1978a, 1980; Bailey et al., 1980; Thorpe et al., 1980, 1982; Villarreal, Thorpe, 1985; Metcalfe et al., 1988, 1990). Бимодальность по длине тела проявляется у сеголетков к концу первого вегетационного периода. Возможно, бимодальность генерации пестрятков начинает проявляться еще ранее и только отсутствие более тонких методов анализа не дает возможности выявить фактическое начало разделения их на две размерные группы (Атлантический лосось, 1998). Распределение молоди одного возраста на 2 группировки по различным физиологическим и морфологическим показателям было показано как минимум за 6-8 месяцев до начала смолтификации (Thorpe, 1977; Павлов и др., 2007б, 2008а,б,в; Pavlov et al., 2007). На молоди камчатской микижи и кижуча показано, что она уже на первом году жизни отличается высокой разнокачественностью по линейным размерам, массе, характеру и интенсивности питания и жиронакопления (Зорбиди, 1998; Зорбиди, Полынцев, 2000; Кириллов и

др., 2007, Pavlov et al., 2007; Кириллова, 2008). Авторы связывают эти различия с формированием различных жизненных стратегий, проявляющихся в последующие этапы жизненного цикла (Кузищин и др., 2002; Павлов и др., 2007в; Кириллов и др., 2007). Поэтому исследование процессов дифференциации, в том числе по жизненным стратегиям, важно проводить именно на ранних этапах онтогенеза. Следует отметить, что работ по изучению поведенческих различий будущих смолтов и пестряток крайне мало (Нечаев и др., 2007; Павлов и др., 2008в).

* * *

На основании приведенного анализа литературы можно заключить следующее. На различных этапах жизненного цикла под воздействием как эндогенных, так и экзогенных факторов происходит дифференциации особей популяции даже от одной пары производителей. Наряду с разнокачественностью, в икре наблюдается дифференциация, которая обуславливает образование фенотипических группировок у личинок. На более поздних этапах все большее значение в процессах дифференциации приобретает воздействие внешних факторов. Основная часть исследований дифференциации молоди лососевых посвящена закономерностям и факторам, влияющим на этот процесс, различиям в физиологии, морфологии и поведении мигрантов (смолтов) и резидентов (пестряток). Процессы, связанные с формированием жизненной стратегии, начинаются задолго до появления визуальных признаков смолтификации. Рассмотрению причин, закономерностей и механизмов дифференциации молоди посвящен следующий раздел.

1.3. Причины и механизмы дифференциации

1.3.1. Причины дифференциации

Обычно при исследовании факторов, влияющих на дифференциацию в период смолтификации рыб, уделяют внимание таким факторам, как длина тела рыбы, температура воды, длина светового дня, уровень воды и др. Эти факторы

вливают на смолтификацию в ее выраженной стадии, а различия между особями начинают появляться гораздо раньше видимых признаков смолтификации. Причиной возникновения такой дифференциации может быть различный режим температуры и освещенности (Thorpe et al., 1989), снижение интенсивности питания у части особей (Metcalf et al., 1992), сложные иерархические взаимоотношения особей и проявление агрессивного территориального поведения (Faush, 1984; Павлов и др., 2008в).

При исследовании сроков и интенсивности миграций лососевых рыб и их дальнейшей дифференциации правильнее говорить о комплексе факторов среды, определяющих эти процессы на отдельных этапах жизненного цикла рыб (Бакштанский, Нестеров, 1976; Бакштанский и др., 1976; Drucker, 1972; Казаков, 1997; Атлантический лосось, 1998 и др.). Лабильностью факторов в разные годы объясняется разновозрастной состав скатывающейся молодежи, разница в сроках начала смолтификации и ската (Drucker, 1972; Чуриков, 1975; Tripp, McCart, 1983; McMahon, Holtby, 1992; Павлов и др., 2007в; Pavlov et al., 2008a). Например, при наиболее оптимальном сочетании условий обитания основная часть популяции останется в качестве резидентов в реке. При ухудшении условий количество мигрантов будет увеличиваться и достигнет максимума при недостатке жизненно необходимых ресурсов.

Среди основных факторов, определяющих различия задолго до смолтификации, выделяют трофический и обеспеченность местами, пригодными для обитания рыб (Павлов, Савваитова, 2008; Pavlov et al., 2008a). У лососевых с длительным речным периодом жизни (атлантический лосось, микижа) показано, что начало смолтификации определяется недостатком именно этих ресурсов (Барач, 1962; Павлов и др., 2001а; Павлов и др., 2008а,в). Например, Г.П. Барач (1960) указывал, что «увеличение численности ведет к ухудшению условий питания и к усилению и ускорению ската, уменьшение – улучшает условия питания и ослабляет скат». О том, что численность через условия питания влияет на скат, свидетельствуют и материалы Е.М. Крохина (1967) по нерке.

Влияние трофического фактора на процессы дифференциации и ската в море показано на многих видах лососевых (Кузищин и др., 2002; Павлов и др., 2007б,в; Pavlov et al., 2008б), в том числе на черноморской кумжи (Панов, 1958; Барач, 1962), камчатской микижи (*Parasalmo mykiss* (Walb.)) (Павлов и др., 2001а; Pavlov et al. 2005), атлантического лосося (Павлов и др., 2008в) и кижуча (*Oncorhynchus kisutch* (Walb., 1792)) (Павлов, Маслова, 2006).

Питание и пищедобывательное поведение молоди лососевых с территориальным образом жизни тесно связано с абиотическими факторами, в частности, с условиями местообитания. При этом Э.Л. Бакштанский с соавторами (1971, 1976) рассматривают территориальное поведение молоди как некий механизм, который срабатывает раньше, чем нехватка корма окажет влияние на всю популяцию. В природе для молоди обеспеченность пищей и наличие участков, пригодных для обитаний (укрытий), взаимосвязаны (Павлов и др., 2008в) и выступают как единый (комплексный) фактор, оказывающий влияние на процессы дифференциации и ската в море. Для камчатской микижи было показано, что в сложных речных системах, где много пригодных участков местообитания и хорошая обеспеченность пищей, преобладают резидентные формы, а в реках канального типа, где мало пригодных мест обитания и пониженная обеспеченность пищей – преобладают проходные формы (Павлов и др., 2001а, 2008г; Павлов, Савваитова, 2008). При этом остается открытым вопрос о том, являются ли обеспеченность пищей и обеспеченность территорией самостоятельными факторами, оказывающими влияние на процессы дифференциации, или они действуют только в комплексе.

Так же остается неизвестной длительность воздействия причин дифференциации, необходимая для появления ее первых признаков.

1.3.2. Механизмы дифференциации

При исследовании механизмов дифференциации, связанной со смолтификацией и разделением 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; Зорбиди, 1998; Зорбиди, Полынцев 2000; Кириллов и др., 2007; Павлов и др., 2008г; Pavlov et al., 2008a), основное внимание уделяют физиологическим и экологическим механизмам, а роль поведенческих механизмов в процессе дифференциации популяции на группы с различными жизненными стратегиями изучена в меньшей степени.

Как было сказано выше (Бакштанский и др., 1971, 1976), существуют некие эволюционно сложившиеся механизмы, которые срабатывают раньше, чем нехватка корма окажет влияние на всю популяцию. У молоди лососевых таким механизмом является территориальное поведение, непременным атрибутом которого является агрессии по отношению к конспецифичным особям.

Кроме того, дифференциация возникает при обитании молоди в разных условиях, попадание в которые обеспечивается различной протяженностью ее миграций. Основным механизмом миграций является различие в реореакции рыб (Павлов, 1979)

Агрессивное поведение

По определению Р. Хайнда (Hinde, 1992), агрессия – адресованное другой особи поведение, которое может привести к нанесению повреждений, и часто связано с установлением превосходства, получением доступа к определенным объектам или права на какую-то территорию. Сходным образом, Н. Тинберген (1993) трактует агрессию как приближение к противнику и нанесение какого-либо вреда, или, по крайней мере, генерация стимулов, побуждающих противника подчиниться (классическое этологическое определение). Агрессия включает диапазон поведенческих решений проблем, таких как конкуренция за жизненные ресурсы, включая захват и удержание территории, или конкуренция за результат (например, при спаривании), обеспечивающие особи устойчивость ее положения в сообществе (Archer, 1988).

Главная адаптивная ценность высокой агрессивности - лучший доступ к ресурсам, таким как пища, партнер и территория (Huntingford, Turner, 1987). Но

она в свою очередь повышает риск получения травмы во время драки (Jakobsson et al., 1995). Кроме того, агрессивное поведение требует затрат времени и энергии, которые могли быть использованы для поиска пищи или партнера (Li, Brocksen, 1977; Sneddon et al., 1999).

В случае конкуренции за пищу для особи вместо того, чтобы бороться за отдельные куски пищи, энергетически более выгодно защитить место, то есть, территорию, которая содержит пищу (Wilson, 1975). Классическое определение территории относится к неподвижной области, с которой с помощью агрессивных актов вытесняются другие животные (Huntingford, Turner, 1987). В ихтиологии территориальными называют рыб, которые защищают границы участка своего обитания и проявляют повышенную агрессивность к чужакам (Мочек, 1987; Fitzgerald, Kedney, 1987; Keenleyside, Yamamoto, 1962). Территориальность имеет две модификации: защита территории как места обитания рыбы и как индивидуального кормового участка (Хорн, Гибсон, 1988; Reese, 1983; Norman, Jones, 1984). «Закрепление участка» достигается разными способами: 1) охраной границ занимаемого пространства и прямой агрессией по отношению к чужаку; 2) особым ритуальным поведением, демонстрирующим угрозу (Чернова, Былова, 2004).

Территориальное поведение и связанная с ним агрессия весьма типичны для молоди лососевых (Keenleyside, Yamamoto, 1962; Атлантический лосось, 1998; Faush, 1984; Михеев, 2006). Агрессивное поведение, отмеченное у лососевых, является конкурентной агрессией, которая отличается от других двух форм агрессии, родительской и защитной, тем, что ни особи, ни жизни ее потомства непосредственно ничего не угрожает (Archer, 1988). Среди агрессивных актов различают: надзор, преследование, боковая демонстрация, лобовая демонстрация, укус/зажимание (Keenleyside, Yamamoto, 1962), сближение (Symons, 1968) и кружение/движение по кругу (Johnsson, Åkerman, 1998).

У многих видов молодь занимают кормовые территории в реке и живет там в течение 1-3 или больше лет (Groot, Margolis, 1991; Elliot, 1994). Наибольшую

роль агрессивность и конкурентоспособность в жизненном цикле лососевых рыб вероятнее всего играет на ювенильной стадии, поскольку количество территорий или стаций, выгодных для питания, в реке ограничено. У рыб без территории больше вероятность умереть из-за голодания (Elliot, 1994) или хищничества (Brännäs, 1995), чем у территориальной рыбы.

Лососевые рыбы легко формируют иерархию в дикой среде или в лабораторных условиях (Kalleberg, 1958; Noakes, Leatherland, 1977; Bachman, 1984; Nakano, 1995; Adams et al., 1998). Доминантные особи обычно ведут себя более агрессивно (Keenleyside, Yamamoto, 1962) и быстрее растут (Metcalfе, 1991; Ryer, Olla, 1996), чем субдоминантные. У лососевых уровень агрессивности частично определяется генетически (Ferguson, Noakes, 1982), хотя окружающая среда также оказывает большое влияние на агрессивность. Например, на уровень агрессии влияют: изменчивость источников корма (Rosenau, McPhail, 1987; Dunbrack et al., 1996), давление хищничества (Huntingford, 1982; Magurran, Seghers, 1991), скорость потока (Grant, Noakes, 1988) и другие конспецифичные особи (Abbot et al., 1985).

Есть также некоторые данные о том, что у рыб с разным социальным статусом различаются темпы роста, скорость созревания, которые в итоге оказывают влияние на время начала ската (Thorpe, 1977; Metcalfе et al., 1989; Lahti, 2001). Хотя конкуренция за ресурсы может влиять на формирование жизненной стратегии, роль агрессивного поведения во внутривидовой дифференциации, наблюдаемой задолго до начала смолтификации, изучена мало. Только на атлантическом лососе показано, что в первую очередь смолтифицируются особи, вытесненные конкурентами от дна в толщу воды (Павлов и др., 2008в).

Реореакция рыб

В настоящее время под реореакцией понимается отношение рыб к течению (Павлов, 1979; Pavlov et al., 2010а,в) – поведение, индуцированное потоком воды, которое наблюдается у всех видов, носит врожденный характер и направлено на

сохранение рыбами места обитания или выбор направления миграции. Все другие поведенческие реакции в потоке (миграции, питание, размножение, защита от хищников и др.) осуществляются на фоне проявления реореакции (Павлов, 1979).

Основными компонентами реореакции являются ориентация, локомоция и мотивация (Павлов, 1970, 1979; Pavlov et al., 2010a). К показателям реореакции, как правило, относят:

- пороговую скорость течения, отражающую ориентационные возможности особей (Асланова, 1952; Павлов 1979; Павлов, Пахоруков, 1983; Павлов и др., 2007a);
- плавательную способность и критическую скорость течения, отражающие локомоторные возможности (Асланова, 1952; Павлов 1979; Павлов, Пахоруков, 1983);
- реопреферендум, предпочитаемые скорости течения, двигательную активность особей в реоградиенте и тип реореакции, отражающие мотивацию рыб к движению в потоке воды (Натензон, 1978; Павлов, 1979; Павлов и др, 1998; Hensleigh, Hendry, 2003; Павлов и др., 2007a; Pavlov et al., 2010a,в).

У молоди плотвы, уже дифференцированной на фенотипические группировки, реореакция различается по всем компонентам реореакции (Павлов и др., 2007a). Именно от реореакции зависит направление и протяженность миграций (Павлов и др., 2007a, 2013). То есть реореакция может служить одним из показателем фенотипической дифференциации.

Показатели мотивационной компоненты наиболее лабильны среди упомянутых показателей реореакции (Pavlov et al., 2010б). Кроме того, тип реореакции отличался у пространственно разделенной, но не дифференцированной, молоди нерки (Павлов и др., 2013). Это позволило нам предположить, что тип реореакции может различаться в самом начале дифференциации и по нему можно судить о формировании жизненной стратегии.

С помощью типа реореакции оценивают предпочитаемое направление перемещения рыб в потоке. Тип реореакции отражает направление миграции относительно течения в реках, их пространственное разобщение. Выделяются три типа реореакции. *Положительный тип реореакции* (ПТР), при котором особи двигаются против течения относительно неподвижных ориентиров. При этом скорость плавания рыб выше, чем скорость течения. *Статический тип реореакции* (СТР) – сохранение места обитания; скорость плавания примерно равна скорости течения, что обуславливает отсутствие смещения рыб относительно неподвижных ориентиров. *Отрицательный тип реореакции* (ОТР) – движение рыб вниз по течению. ПТР и ОТР являются динамическими типами реореакции, в отличие от СТР. Следует подчеркнуть, что тип реореакции показывает только проявление в поведении рыб мотива, связанного с движением в потоке, но не причину его возникновения, и не силу этого мотива. Показано, что данный показатель в большей степени связан с направлением перемещения рыб в естественных условиях, чем с их видом, этапом онтогенеза, длиной тела молоди, характером места обитания рыб (лотический, лимнический), освещенностью (Pavlov et al., 2010б).

Помимо этого реореакция сама по себе может являться одним из механизмов расселения и пространственного разделения молоди. Наша гипотеза основана на известном факте дифференциации половых продуктов и формирующихся личинок, в том числе по локомоторной и мотивационной компонентам реореакции (Павлов и др., 2007а). В этом случае различия в реореакции молоди могут оказывать существенное влияние на процессы первичного расселения. Поэтому одна из задач работы посвящена исследованию роли реореакции в этом процессе.

* * *

Обобщение работ, посвященных причинам и механизмам дифференциации молоди, показало, что основной причиной дифференциации на смолтов и пестряток является недостаток каких-либо ресурсов, прежде всего, пищи и

участков, пригодных для обитания. Наименее изученным остается вопрос о роли поведенческих механизмов дифференциации на мигрантов и резидентов. Лишь в последние годы появился ряд работ, посвященных поведенческим аспектам, связанным с этой дифференциацией. Основными поведенческими механизмами пространственного разделения молодежи могут являться агрессия и разная реореакция.

1.4. Объекты исследования

Для изучения закономерностей и механизмов внутривидовой дифференциации лососевых рыб с длительным периодом территориального образа жизни молодежи объектами исследования выбраны черноморская кумжа и атлантический лосось, для которых характерно наличие нескольких жизненных форм и экологическая пластичность.

Черноморская кумжа (черноморский лосось) *Salmo trutta labrax* Pall. (1814) – основной объект исследования – является подвидом европейской кумжи *Salmo trutta* L., относится к отряду лососеобразных (*Salmoniformes*) семейства лососевых (*Salmonidae*). Проходная форма подвида находится под угрозой исчезновения, занесена в Красную книгу РФ (2001), Красную книгу Краснодарского края (1994) и в Европейский красный список (IUCN, 1990).

Л.С. Берг в статье «О черноморском лососе (*Salmo salar labrax* Pall.)» (1909) одним из первых обратился к вопросу изучения систематического положения и биологии этого вида рыб. Он пришел к выводу, что в Черном море обитают два вида лососей - *Salmo salar labrax* Pall. и *Salmo trutta* L. Позднее было показано, что эти формы составляют единое лососево-форелевое стадо (Барач, 1952, 1957) и что в потомстве рыб одной формы с высокой частотой появляются особи обеих форм (Панов, 1958). Кариологические исследования показали, что по числу хромосом (80) черноморский лосось является подвидом *Salmo trutta* (76-82), а не атлантического лосося – семги (54-58) (Дорофеева, 1967). В 1960-х гг. вышли две работы, содержащие наиболее полные данные по биологии черноморской кумжи:

Г.П. Барач «Черноморская кумжа» (1962) и А.Н. Световидов «Рыбы Черного моря» (1964).

Для черноморской кумжи характерно образование двух форм — проходной и жилой (Атлас пресноводных рыб, 2003). Границы между формами в популяции относительно и при определённых условиях они могут трансформироваться друг в друга. Нерест проходит с октября по ноябрь. Развитие икры в нерестовых гнездах длится 6-8 недель. В реке молодь проводит обычно 3-4 года (иногда более), ведет территориальный придонный образ жизни. В море кумжа живет 2-3 года, но иногда возвращается через год (Атлас пресноводных рыб, 2003).

Использованная в экспериментах молодь черноморской кумжи является потомством диких особей в третьем поколении. В процессе разведения на заводе кумжа не подвергалась селекции и не претерпела генетических изменений по сравнению с дикими особями — у нее сохранился высокий уровень генетического разнообразия (Холод и др., 2004). Поэтому полученные результаты могут быть применены и к естественным популяциям этого подвида. У заводской молоди черноморской кумжи также, как и у дикой, наблюдается разделение на смолтов и пестряток. Заводская молодь выбрана для исследования и потому, что в естественных условиях отлов диких особей запрещен.

Атлантический лосось (семга) *Salmo salar* Linnaeus (1758) также относится к отряду лососеобразных семейства лососевых. Все подвиды, кроме номинального, резко сократили свою численность и внесены в «Красную книгу Российской Федерации» (2001).

Обычно выделяют проходную и пресноводную (озерную) формы атлантического лосося, причем жилого озерного лосося ранее рассматривали даже как самостоятельные виды (*S. sebago* Girard, 1853 и *S. relictus* Kessler, 1864), сейчас они чаще упоминаются как особые морфы (*Salmo salar morpha sebago*). Известны также карликовые самцы, которые постоянно живут в реке и в море не выходят. Выклев личинок происходит весной. В реке молодь живет обычно 1-5 лет, ведет территориальный придонный образ жизни. Скот в море происходит

весной после ледохода. В море живет 1-4 года, совершает далекие миграции до берегов Гренландии (Атлантический лосось, 1998).

* * *

Результаты, полученные в данной работе, могут быть применены к видам лососёвых рыб, которым свойственна смена среды обитания в онтогенезе (река, море), которые имеют в своём составе разнообразные фенотипические группировки (в том числе жилые и проходные); молодь которых длительное время (не менее года) ведет территориальный образ жизни в реках.

Глава 2. МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ

2.1. Районы работ и условия содержания подопытной молоди

Исследования роли реореакции молоди лососевых рыб в процессе первичного расселения проводили 24–27.07.2008 г. на Кольском полуострове в месте впадения р. Ареньга в р. Варзуга. В опытах использовали молодь атлантического лосося дикой популяции из двух пространственных группировок – прибрежной и притоковой – в период её первичного расселения из нерестовых гнёзд. Рыб отлавливали из прибрежья порога р. Варзуга на расстоянии до 2 м от уреза воды (прибрежная группировка) и в притоке Ареньга – до 15 м вверх от устья (притоковая группировка). Условия в указанных биотопах были описаны ранее (Pavlov et al., 2007, 2008б, 2009б). Плотность мальков в р. Варзуга на участке отлова составила 5–12, а в Ареньге 1–7 экз./м². Отлов проводили с помощью аппарата электролова FA-2. Опыты проводились в непосредственной близости от мест вылова – гидродинамические установки располагались непосредственно в р. Ареньга или на берегу.

Исследования механизмов дифференциации в период первичного и вторичного расселения проводили на ФГУП "Племенной форелеводческий завод "Адлер"", расположенном на берегу р. Мзымта, в апреле-сентябре 2008-2012 гг. После выклева (в конце марта – начале апреля) личинок и мальков черноморской кумжи до октября содержали в защищенных от прямых солнечных лучей бассейнах (7.0 × 0.55 м, глубина воды до 0.5 м) при плотности посадки 5.2-9.1 тыс. экз./м² или 10.4-18.2 тысяч экземпляров в одном кубическом метре воды. Для водоснабжения использовалась артезианская вода. Расход протекающей через бассейн воды составлял 1.5 л/с, что обеспечивало водообмен около 2.8 объемов бассейна в час. При этом средняя скорость течения в бассейнах была около 0.5 см/с. Температура воды не подвержена суточным изменениям и в период проведения работ в апреле мае составляла 11-12 °С, в августе-сентябре – 12-13 °С. Уровень освещенности в дневное время составлял 3-7 тысяч люкс. Кормили рыб кормом ИНИЦИО Плюс (BioMar, Дания) с размерами гранул по 0.4 (в возрасте до

3.0 месяцев) и 1.1 мм (после 3.0 месяцев) 7-9 раз в сутки. Корм подавался с поверхности воды, несъеденные гранулы опускались на дно, где и лежали до утренней уборки бассейна.

Биохимический анализ содержания липидов проведён нами в ноябре 2012 г. в Институте Биологии КНЦ РАН на материале, собранном у молоди черноморской кумжи, выращенной на ФГУП "Племенной форелеводческий завод "Адлер".

Определение влияния неблагоприятных условий на становление жизненной стратегии проведено на ФГУП ФСГЦР «Ропша», в Ленинградской области, п. Ропша, в мае-сентябре 2013 г. на молоди черноморской кумжи, привезенной из ФГУП "Племенной форелеводческий завод "Адлер" в виде икры на стадии глазка. После выклева (в конце марта) личинок содержали в лотке при температуре вода 6 °С, в закрытом помещении. После рассасывания желточного мешка молодь содержали в защищенных от прямых солнечных лучей бассейне размером 0.9x0.6 м, при глубине воды до 25 см и плотностью посадки 1.1 тыс. экз./м² (концентрация рыб 4.5 тыс. экз./м³). Суточные колебания температуры находились в диапазоне 13-18 °С в июне, 16-20 °С в июле, 14-18 °С в августе и 11-15 °С в сентябре. Кормили рыб 2-4 раза в сутки. Для содержания рыб использовалась вода из р. Стрелка. Были превышены или находились на грани предельно допустимых такие показатели воды, как нитраты ($14,1 \pm 1.7$ мг/л при норме 9.0 мг/л), нитриты (0.028 ± 0.01 мг/л при норме 0.02 мг/л), органическое загрязнение БПК₅ (4.2 ± 0.6 мгО₂/л при норме до 2 мгО₂/л), бихроматная окисляемость ХПК (11.3 ± 11.3 при норме до 15), температура воды (до 20 °С при норме 8-15 °С) (таблица 7 прил.).

Отлов молоди черноморской кумжи проводили аквариумным сачком непосредственно со дна бассейнов (донная группировка) и из толщи воды (пелагическая группировка) – с глубины 0.1-0.45 м.

2.2. Порядок проведения поведенческих опытов

Реореакция в период первичного расселения.

Исследование проводили на молоди атлантического лосося в возрасте 0+ из двух группировок – прибрежной и притоковой – в период ее расселения с нерестовых гнезд. После суточной акклимации в садках, установленных в реке, у подопытных рыб определяли показатели реореакции (см. раздел 2.3.1). Опыты по определению типов реореакции у рыб проводили на группах по 15-20 особей, после чего рыб с различным типом реореакции отсаживали в разные садки для дальнейшего исследования. Далее последовательно у каждой особи в индивидуальных опытах определяли реопреферендум рыб и их критическую скорость течения. После экспериментов измеряли стандартную длину тела каждой рыбы (от начала рыла до конца чешуйного покрова, *SL*).

Территориальное поведение в периоды первичного и вторичного расселений

Исследования проводили на молоди черноморской кумжи двух возрастных групп: 2–3 недели (в возрасте первичного расселения молоди в реках) и 5.5–6.0 месяцев (в возрасте, для которого в естественной среде характерны территориальный образ жизни и вторичное расселение). Опыты проводили на особях донной и пелагической группировок, отсаженных отдельно. Наблюдения за поведением и распределением рыб проводили через сутки после пересадки в экспериментальные садки.

В качестве показателей территориального поведения использовали плотность рыб на дне, время, проведенное рыбами на дне, и их агрессивность (см. раздел 2.3.2).

Становление пространственного распределения и иерархических взаимоотношений в период вторичного расселения

Исследование проводили на молоди черноморской кумжи в возрасте 5.5–6.0 месяцев, перешедшей к территориальному образу жизни. Определяли показатели агрессивного и территориального поведения (см. раздел 2.3.2). В опытах в

отдельные садки и аквариумы были отсажены группы рыб, состоящие только из особей одной первичной группировки – донной или пелагической. Здесь и далее первичными называются 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 (обитающие на дне особи менее пугливы). В опытах наблюдали за поведением и распределением рыб первичных группировок в процессе становления нового пространственного распределения – формирования вторичных пространственных группировок. Наблюдения начинали через сутки после пересадки и продолжали в течение 10–13 суток.

По результатам опытов рассчитывали показатели агрессивного и территориального поведения у рыб из первичной пелагической и первичной донной группировок при разных плотностях посадки; анализировали динамику и взаимосвязь этих показателей в процессе становления пространственного распределения и иерархических взаимоотношений.

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

Различали следующие вторичные пространственные группировки: ВДГ – вторичная донная группировка, к ней отнесены особи, проводившие на дне 66.7–100% времени наблюдений (в пелагиали они проводили соответственно не более 33.3% времени); ВНГ – вторичная группировка рыб, не определившихся с выбором постоянного обитания (дно или толща воды), к ней отнесены особи, для которых время, проведённое на дне, составило 33.3–66.7%; ВПГ – вторичная пелагическая группировка объединяет особей, которые находились на дне 0–33.3% от всего времени наблюдения.

Реореакция в период вторичного расселения

Исследовали поведенческие различия пространственно разделенной молодежи. В опытах использована черноморская кумжа в возрасте 5.5-6.0 месяцев из донной и пелагической группировок в немиграционном состоянии.

Рыбами в немиграционном состоянии считали особей, взятых непосредственно из заводского бассейна, где их содержали соблюдением принятой технологии выращивания, в том числе режима кормления. Для рыб с территориальным образом жизни немиграционное состояние характеризуется преобладанием СТР (см. раздел 2.3).

В опытах оценивали следующие показатели реореакции: критическую скорости течения для рыб, тип реореакции и двигательную активность рыб в реоградиенте (см. раздел 2.3.2).

Предварительно на отдельной партии рыб определяли критические скорости течения для рыб из каждой исследуемой группировки. Этих рыб больше в экспериментах не использовали. На другой партии рыб оценивали тип реореакции у каждой из группировок. После опыта рыб с различным типом реореакции отсаживали в разные садки для дальнейшего определения двигательной активности. Садки представляли собой отгороженные сеткой участки бассейна. В плане один садок – это равнобедренный треугольник площадью 0.5 м^2 и объемом 0.24 м^3 . Далее (через 1.5 – 3 часа) у этих рыб определяли двигательную активность рыб в реоградиентных условиях на установке «реоклин» и отсаживали их обратно в садки для дальнейшей оценки миграционного поведения рыб в процессе голодания (см. следующий раздел).

Реореакция молодежи в миграционном состоянии

Исследовали продолжительность воздействия условий, приводящих к изменению вероятности выбора жизненной стратегии у молодежи черноморской кумжи. В частности, оценивалось влияние разной продолжительности обитания у дна и в толще воды и влияние комплекса неблагоприятных факторов. Для этого

проведено две серии опытов. В первой серии опыты проведены на особях, обитающих *в условиях пространственного разделения* в течение 1.0 и 3.5 месяцев (в возрасте 3.0 и 5.5 месяцев). Опыты проведены на молоди черноморской кумжи, выращенной на ФГУП "Племенной форелеводческий завод "Адлер"", где рыба содержалась в стандартных условиях выращивания лососевых рыб.

Во второй серии исследование вероятности выбора жизненной стратегии проведено на особях, *обитающих в неблагоприятных условиях* в течение 0.5 и 3.0 месяцев (в возрасте 3.0 и 5.5 месяцев). Опыты были проведены на молоди черноморской кумжи, выращенной на ФГУП ФСГЦР «Ропша», где рыба с момента перехода на экзогенное питание содержалась в условиях, где были превышены или находились на грани предельно допустимых многие гидрохимические и температурные показатели воды, были снижены нормы кормления рыб (см. раздел 2.1. и таблица 7 прил.).

Вероятность выбора жизненной стратегии оценивали по доле рыб, проявивших в миграционном состоянии тот или иной тип реореакции (более 50 % особей перемещались в крайние отсеки). Рыбами, демонстрирующими поведение, характерное для анадромной жизненной стратегии считали тех, кто в миграционном состоянии проявлял отрицательный тип реореакции; для резидентной жизненной стратегии характерен положительный тип реореакции (см. раздел 2.3.2). Для перевода рыб в миграционное состояние прекращали их кормление. Известно, что отсутствие пищи (голодание) – мощный стимул к изменению места обитания. То есть, лишая рыб пищи, мы их вынуждали отказаться от территориального поведения и перейти к расселению и поиску новых мест обитания. Признаком перехода в миграционное состояние считали преобладание динамических типов реореакции (ПТР и ОТР).

Использованная в опытах молодь содержалась без кормления в течение 10 суток в садках для голодания, отдельно для особей из донной и пелагической группировок. Для этого использовались садки, описанные в предыдущем разделе.

На 2, 5 и 10 сутки голодания рыб у рыб каждой из группировок оценивали тип реореакции и спустя 1.5-3.0 часа у рыб с разным типом реореакции определяли двигательную активность.

2.3. Методика определения выбранных показателей

2.3.1. Показатели реореакции

Локомоторную составляющую реореакции определяли по критической скорости течения. Мотивационную составляющую реореакции определяли по следующим показателям: тип реореакции, реопреферendum и двигательная активность в реоградиенте.

Критическая скорость течения – это минимальная величина скорости течения, которой рыба не может сопротивляться и сносится потоком. Измерение этой скорости проводили индивидуально по стандартной методике (Павлов, 1979) в модифицированной гидродинамической установке для определения критических скоростей течения у рыб (рис. 1). Рабочая камера представляет собой стеклянную трубу, размеры которой зависели от размеров подопытных рыб: длиной 1 м и диаметром 20 мм – для опытов на молоди атлантического лосося (длина тела 24–30 мм), и длиной 1.1 м и диаметром 38 мм – для опытов на молоди черноморской кумжи (длина тела 45–65).

С одной стороны трубы (а) насосом (б) подавали поток воды, регулируемый с помощью крана (в), с другой стороны вода выливалась в бассейн и, для удержания рыб внутри, труба была прикрыта съемной сеткой (г) на резинках (д). Так как труба была прозрачной, то для стандартизации условий ориентации рыб снаружи от трубы располагались зрительные ориентиры (е) в виде черных полос шириной 1 см на расстоянии 5 см друг от друга. Для снижения турбулентности перед рабочей камерой дополнительно установили ламинизирующие поток сетки.

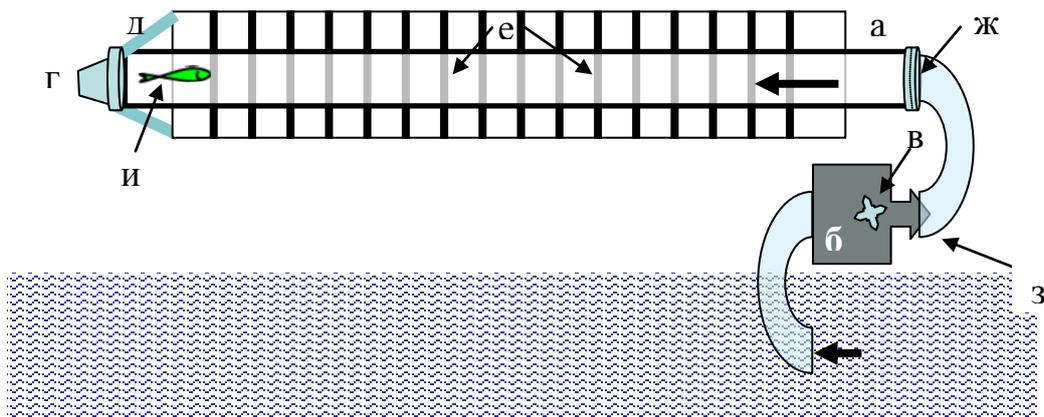


Рис. 1. Схема установки для определения критических скоростей течения типа "гидродинамическая труба":

а – стеклянная труба, б – насос, в – кран, регулирующий поток воды, г – съемная сетка, д – резинки для удержания сетки в рабочем состоянии, е – ориентиры, ж – сетка для удержания рыб внутри трубы, з – направление тока воды через насос в трубу, и – подопытная рыба.

Рыбу помещали в рабочую камеру, предварительно наполненную водой. После 1.5–3.0 мин акклимации к условиям установки, постепенно увеличивая скорость течения в трубе, находили такую, при которой особь не могла сопротивляться потоку и сносилась на рыбоудерживающую сетку. Весь эксперимент длился не более 20-30 секунд. Для определения скорости течения в трубе применяли расходный метод (Павлов и др., 2007а).

Тип реореакции отражает предпочитаемое направление движения рыб относительно вектора течения. Методика определения типа реореакции опубликована (Павлов и др., 2010а; Pavlov et al., 2010б), использовалась в работе с некоторыми модификациями в зависимости от размера подопытных рыб.

Этот показатель определяли в установке «рыбоход», представляющий собой лоток, разделённый неполными поперечными перегородками на однотипные отсеки (рис. 2). Гидравлические условия в установке «рыбоход» моделируют

условия обитания молоди в реке – наличие руслового течения (в проходах между отсеками и в их центрах) и заливов (в углах отсеков). Разнообразие течений в отсеке по скорости и направлению предотвращает проявление простого реотаксиса и предоставляет особи выбор любого из трех вариантов поведения: 1) выйти из отсека против течения; 2) скатиться из него вниз по течению; 3) остаться в отсеке либо работая против потока, либо переместившись в затишные зоны. То есть у рыб есть возможность проявлять все формы движения в потоке, наблюдаемые в реках. Размеры отсека и самой установки зависят от длины подопытных рыб, в работе были использованы: длиной от 140 до 165 см, шириной от 20 до 60 см, ширина проходов между отсеками составляла около 5 см, глубина воды – 7-9 см. Для выравнивания глубины в отсеках по длине установки «рыбоход» устанавливается под наклоном. Угол наклона зависит от скорости течения в проходах и подбирается эмпирически. Количество отсеков в работе варьировало от 11 до 13. Скорость в проходах между отсеками устанавливалась в долях от критической скорости течения для подопытных рыб (обычно $0.5-0.7 V_k$). Размещался «рыбоход» либо непосредственно в водотоке, где течение создавалось путем протекания естественного потока сквозь установку (рис. 2 А). Скорость потока в этом случае регулировалось специальными воронками. Либо установка располагалась независимо от водотоков (рис. 2 Б). Тогда течение создавалось с помощью насосов путем подачи воды через шланг в первый отсек установки; поток ламинизировали заградительными сетками.

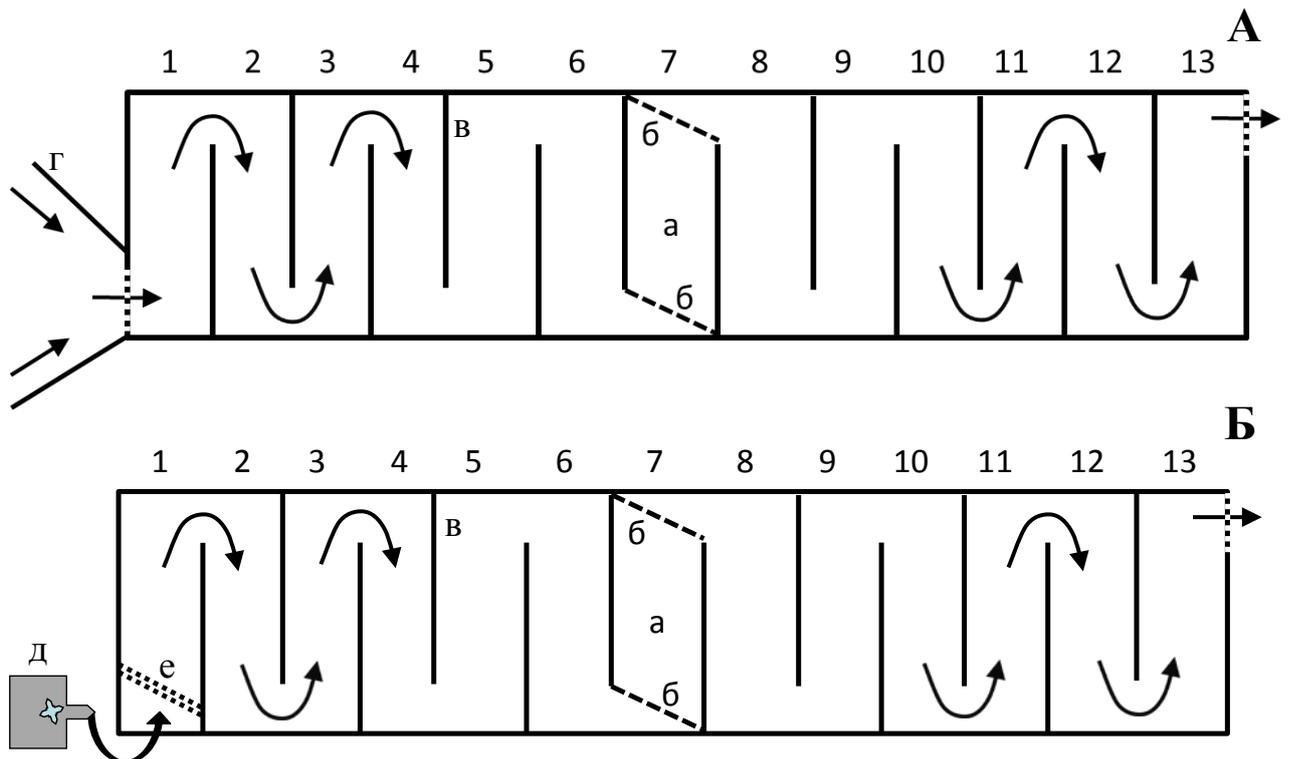


Рис. 2. Схема гидродинамической установки «рыбоход» для определения типа реореакции: А – при размещении непосредственно в водотоке, Б – при расположении независимо от водотока;

а – стартовый отсек, б – заградительные решетки, в – стенка отсека, г – воронка для регулировки скорости потока, д – насос для подачи воды, е – заградительная ламинизирующая сетка. Стрелками обозначено направление течения; 1-13 – номера отсеков «рыбохода».

Эксперименты вели с группами по 10–20 рыб. Перед экспериментом в установке «рыбоход» устанавливали скорость течения, соответствующую исследуемой группировке рыб. Каждую экспериментальную группу помещали в стартовый отсек, расположенный в центре установки, чтобы у рыб были равные возможности двигаться вверх и вниз по течению. Время акклимации рыб к скорости потока и условиям установки составляло 20 минут, после чего открывали решетки и еще через 20 минут визуально фиксировали число особей в каждом отсеке «рыбохода». В некоторых случаях дополнительно фиксировали распределение рыб и на первой минуте опыта после снятия заградительных

решеток. Время опыта определяется в зависимости от подвижности рыб, а именно от времени достижения рыбами верхнего отсека «рыбохода» и начала движения обратно из отсека. Такой расчет необходим для минимизации возврата рыб из крайних отсеков, поскольку в них выбор рыб искусственно ограничен. Тип реореакции представляет собой две групповых характеристики реореакции рыб – распределение по отсекам и соотношение числа особей с разным типом реореакции. Особей, переместившихся в верхние против течения отсеки считали показавшими положительный тип реореакции (ПТР), оставшихся в стартовом отсеке рыб – статический тип реореакции (СТР), а особей, сместившихся в нижние по течению отсеки – отрицательный тип реореакции (ОТР) (Павлов и др., 2010б; Pavlov et al., 2010б). Такой опыт проводили в 5-6 повторностях на разных выборках рыб каждой из исследуемых пространственных группировок в течение одного светового дня. В течение дня чередовали опыты на рыбах из разных группировок, чтобы минимизировать влияние суточных ритмов на тип реореакции. При дальнейших расчетах суммировали число рыб изучаемой группировки в данном отсеке установки по всем опытам.

Реопреферендум характеризует предпочтение рыбами определенных скоростных зон потока в реоградиентных условиях. Эксперименты по выбору таких зон потока проводили индивидуально в гидродинамическом лотке размерами 75×20 см с двумя одинаковыми каналами (рис. 3). Скорость течения в одном из каналов (20×10 см) составляла 10 см/с, в другом (аналогичном) канале оно отсутствовало (Павлов и др., 2007а). В нижней по течению части установки располагалась стартовая камера, занимавшая всю ширину лотка. Длина рабочей части лотка (от стартовой камеры до каналов) составляла 40 см.

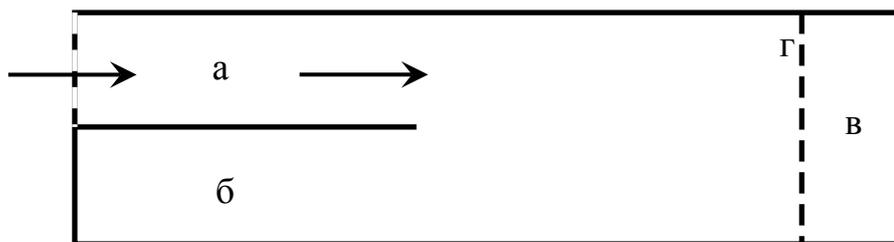


Рис. 3. Схема гидродинамической установки для определения реопреферендума рыб:

а – канал с течением, б – канал без течения, в – стартовая камера, г – заградительная решетка; стрелками обозначено направление течения.

Малька помещали в стартовую камеру установки, отгороженную заградительной решёткой. В течение 3 мин его акклимировали к условиям эксперимента, после чего снимали заградительную решётку. Эксперимент продолжали до первого захода рыбы в один из каналов или не более 5 мин от момента подъёма заградительной решётки. Фиксировали один из возможных результатов опыта: выбор мальком канала с течением, без течения или отказ от выбора (за время опыта рыба не зашла ни в один из каналов). Величину реопреферендума группировки рыб рассчитывали как долю особей в подопытной группировки, выбравших канал с течением.

Определение **двигательной активности рыб в реоградиенте** проводили на оригинальной установке "реоклин", в которой создавался продольный градиент скорости течения от критического значения для исследуемых рыб в головной части лотка до 0.1 от этой величины в конце лотка (рис. 4). 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 были установлены сетки для удержания рыбы в установке. Для стандартизации условий зрительной ориентации рыб вдоль лотка

на его внутренней светлой поверхности были нанесены визуальные ориентиры – черные полосы шириной 5 мм на расстоянии 10 см друг от друга.

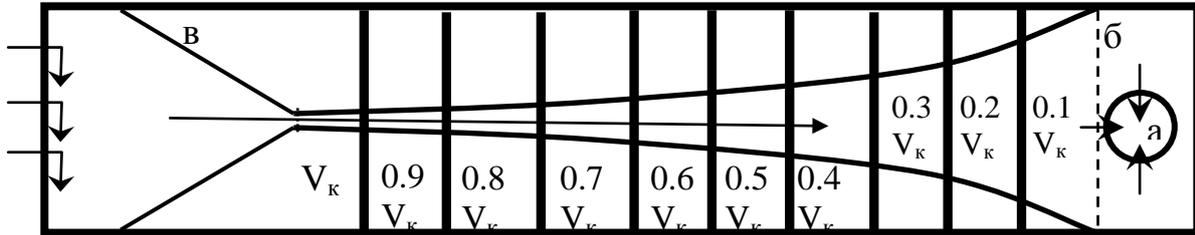


Рис. 4. Схема гидродинамической установки с продольным реоградиентом - «реоклин»:

а – отверстие для стока воды, б – заградительная решетка, в – концентратор потока; стрелками обозначено направление течения; $0.1-0.9 V_k$ – скорость в данной зоне в долях от критической скорости течения для исследуемых рыб.

В установку «реоклин», в зону с минимальной скоростью, помещали группу из 6 рыб с одинаковым типом реореакции. Опыт длился один час. На 0-3-ей, 15-25-ой и 50-60-ой минутах опыта с интервалом в 20 секунд проводили визуальные мгновенные замеры распределения рыб по скоростным зонам установки – фиксировали количество 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 – двигательная активность в реоградиенте, число зон, пройденных одной особью за время наблюдений в одном опыте, зон;

n_i – количество рыб в i -м секторе установки в данном замере, экз.;

n'_i – количество рыб в i -м секторе установки в предыдущем замере, экз.;

i – номер сектора установки;

73 – число замеров в одном опыте.

2.3.2. Показатели агрессивного и территориального поведения

Оценку агрессивного и территориального поведения проводили по результатам наблюдения за групповым поведением рыб в экспериментальных емкостях. Для этого использовали пары одинаковых аквариумов или садков: в каждой паре в одну емкость помещали особей только из первичной донной группировки, а в другую – только из первичной пелагической группировки. Эксперимент с молодь в возрасте 2–3 недель проводили в 3 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 молодь в возрасте 5.5–6.0 месяцев проводили в 5 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 3 пары по 5, 10 и 40 рыб. Таким образом, было исследовано поведение кумжи при 4 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.

Поведение рыб фиксировали путём однократных ежедневных видеосъёмов по 10–20 мин каждая, которые проводили в течение 10-13 суток 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 видны все рыбы.

Поведение рыб анализировали методом индивидуального ежесекундного отслеживания особей 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 направленность (данная особь атакует или подвергается атаке). Причем среди актов агрессии фиксировали только активные атаки (удар, укус, сближение, преследование), а такие как надзор, демонстрация (боковая или лобовая) не учитывались в данной работе. По полученным данным рассчитывали показатели агрессивного поведения: **агрессивность** (отношение числа всех актов агрессии к числу рыб в садке и времени наблюдения), акт/(мин·экз.), **направленность агрессии** (номера атакующей и атакованной особей); и показатели территориального поведения: **плотность рыб на дне** в среднем за наблюдение (10–20 мин), экз./м², **время, которое особь проводит на дне** в течение наблюдения, в % от общего времени наблюдения.

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:

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

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

2.4. Методика сбора и обработки проб

Размерные и весовые показатели

Длину тела рыб измеряли каждые 2-5 дней у двух возрастных групп рыб – в возрасте 1.5-2.0 месяцев в течение 15 дней и в возрасте 5.5-6.0 месяцев в течение 11 дней. Всего было измерено 212 и 429 особей (по 30-100 в день) для младшей и старшей возрастных групп, соответственно. Для исключения влияния роста рыб на частотное распределение длины тела, каждое значение длины нормировали

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

(делили) на ее среднюю величину, вычисленную по всем измеренным за данные сутки рыбам из обеих группировок. Длина тела (здесь и в других опытах) измеряли от начала рыла до конца чешуйного покрова, SL.

У рыб старшей возрастной группы (5.5-6.0 месяцев) была проведена оценка размерных и весовых показателей молоди (длина тела, масса тела и порки, длина головы, максимальная высота тела) в выборках по 88 и 92 особей из донной и пелагической группировок, соответственно.

Интенсивность питания

В возрасте 5.5-6.0 месяцев у 30 особей из каждой пространственной группировки молоди черноморской кумжи (донной и пелагической) были оценены показатели питания – масса пищевого комка, индекс наполнения желудков и индекс относительной массы. Последний рассчитывали как $W_r = (W/W_s) \times 100$, где W - массы рыбы, W_s - 75% перцентиль массы, предсказанной на основе уравнения регрессии длина-масса для данной группировки рыб (Методическое пособие ..., 1974; Murphy et. al, 1990). Отлов рыб из бассейна проводился через одинаковое время после кормления (30 мин).

Показатели липидного обмена

Для биохимического анализа липидного состава отобраны белые мышцы у 34 особей черноморской кумжи возраста 6.0-6.5 месяцев из двух пространственно разделенных группировок – донной и пелагической. Индивидуальные пробы молоди фиксировали в 96%-ном этаноле. В лаборатории взвешенные образцы тщательно измельчали, добавляли смесь хлороформ–метанол (2 : 1) и хранили до анализа на холоде (до +4°C). Липиды экстрагировали по методу Фолча (Folch et al., 1957). Выделенные общие липиды (ОЛ) сушили до постоянной массы в эксикаторе над фосфорным ангидридом (P_2O_5) в холодильной камере (до +4°C). Обезжиренный остаток (ОО), включающий белки, углеводы, нуклеиновые кислоты, аминокислоты и микроэлементы, сушили до постоянной массы при комнатной температуре. Среди общих липидов оценивали следующие параметры:

триацилглицерины (ТАГ), фосфолипиды (ФЛ), холестерин (ХС) и эфиры холестерина (ЭХС). Липидные фракции разделяли на тонкослойных хроматографических пластинках “Silufol” (“Kavalier”, Чехия) в системе растворителей: петролейный эфир–серный эфир–уксусная кислота (90 : 10 : 1). Количественное определение ФЛ и ТАГ проводили гидроксоматным методом (Сидоров и др., 1972), ХС и ЭХС – по реакции с окрашивающим реагентом (Engelbrecht et al., 1974), и выражали в процентах от сухой массы пробы (ОЛ + ОО). Состав индивидуальных фосфолипидов – фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилэтаноламин (ФЭА), фосфатидилсерин (ФС), фосфатидилинозитол (ФИ), сфингомиелин (СФМ), лизофосфатидилхолин (ЛФХ) – анализировали методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) (Arduini et al., 1996) на стальной колонке Nucleosil 1007 (“Элсико”, Москва), используя элюент ацетонитрил–гексан–метанол–ортофосфорная кислота (918 : 30 : 30 : 17.5). Скорость потока элюента – 1.0 мл/мин. Детектирование проводили на УФ-спектрофотометре при длине волны 206 нм. Обработка хроматограмм проводилась с помощью компьютерной программы «Мультихром-Аналитик, v. 1.5». Для идентификации отдельных фракций фосфолипидов использовались стандарты: смесь фосфолипидов для ВЭЖХ («Supelko»), стандартные растворы ФС, ФХ, ФИ («Sigma»). Соотношение между компонентами оценивали по величинам площадей пиков на хроматограмме.

У каждой особи предварительно измерены: длина (SL) и масса тела, масса тела без внутренностей (Правдин, 1966).

2.5. Объем материала и статистическая обработка

Объем собранного и проанализированного материала представлен в таблица 1. Оценку показателей реореакции проводили на молоди атлантического лосося (длина тела 24–30 мм) и черноморской кумжи (длина тела 26–69 мм). Общая длительность проанализированных видеоматериалов по исследованию агрессивного и территориального поведения – более 30 ч.

Таблица 1. Объем материала и количество опытов по каждому эксперименту.

Вопрос исследования	Кол-во опытов/ проб	Кол-во рыб
<u>Поведенческие опыты:</u>		
Реореакция в период первичного расселения	167	103
Реореакция у пространственно разделенных группировок в период вторичного расселения	258	335
Территориальное поведение в период первичного расселения	6	130
Территориальное поведение и становление пространственного разделения и иерархических взаимоотношений в период вторичного расселения	10	130
Миграционное поведение при разной продолжительности обитания у дна и в толще	127	335
Миграционное поведение при влиянии неблагоприятных условий обитания	120	240
Всего	621	1058
Динамика роста	641	641
Размерные и весовые показатели	180	180
Питание	60	60
Состав липидов	34	34
Всего	855	855

Для оценки реореакции в период первичного расселения проведено 167 опытов с использованием 103 мальков атлантического лосося. Из них 60 опытов на 60 особях по измерению критических скоростей течения; 6 опытов на 103 особях по определению типа реореакции и 101 индивидуальный опыт для исследования реопреферендума рыб.

При исследовании реореакции в период вторичного расселения всего было проведено 258 опытов и использована 335 рыба (длина тела от 45 до 65 мм). Из них 120 опытов по измерению критических скоростей течения; 67 опытов по определению типа реореакции и 71 опыт – по двигательной активности в реоградиенте. Количество рыб в опытах по определению типов реореакции и двигательной активности в реоградиенте сокращалось в процессе голодания в

связи с тем, что в ходе эксперимента некоторые рыбы выпрыгивали из установки и становились непригодными для дальнейшего исследования.

При исследовании миграционного поведения молоди при разной продолжительности обитания у дна и в толще в воды было проведено по 30 опытов на 60 рыбах каждой из исследованных группировок в разных периодах голодания (2,5,7,10 суток) на молоди в возрасте 3.0 месяцев.

При исследовании миграционного поведения молоди, обитающей в неблагоприятных условиях, было проведено по 30 опытов на 60 рыбах каждой из исследованных группировок в разные периоды голодания (0,2,5,7,10 суток) на молоди в возрасте 13 недель и столько же на молоди в возрасте 23 недель.

В экспериментах по оценке агрессивного и территориального поведения использовано по 65 экз. кумжи каждой из группировок в возрасте 2–3 недель (длина тела 26–35 мм). В опытах по исследованию агрессивного поведения как механизма пространственного разделения и становления иерархических взаимоотношений (агрессия и время, проведенное на дне) в период вторичного расселения использовано по 65 экз. кумжи каждой из группировок в возрасте 5.5–6.0 месяцев (длина тела 32–69 мм).

Расчет достоверности полученных результатов осуществляли по критериям Стьюдента (параметрическому и для долей), критерию Хи-квадрат и методами однофакторного или неортогонального двухфакторного дисперсионного анализа. Различия между исследуемыми группировками по липидному статусу оценивали с применением дискриминантного анализа. При расчетах использовали программу Statistica 6.0 и пакет анализа данных, интегрированный в программе Microsoft Excel.

Глава 3. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ В ПЕРИОД ПЕРВИЧНОГО РАССЕЛЕНИЯ

В главе оценивается роль реореакции и агрессивного поведения молоди лососевых рыб (на примере атлантического лосося и черноморской кумжи) в период первичного расселения.

3.1. Реореакция в период первичного расселения

Нами проведено экспериментальное исследование реореакции как поведенческого механизма пространственного разделения в период первичного расселения сеголетков атлантического лосося (Павлов и др., 2010в). Исследовали молодь в возрасте 0+ из прибрежной и притоковой группировок в период её первичного расселения из нерестовых гнёзд, расположенных в русле реки (рис. 5). Микробиотопы, по которым происходило расселение, отличались, прежде всего, гидрологическими характеристиками: средняя поверхностная скорость течения в притоке Аренга была достоверно выше за счет большего уклона русла, чем в прибрежье Варзуги (рис. 5). Участок обитания в притоке за счет более крупных фракций грунта и повышенных скоростей течения обеспечен более разнообразными микростациями для молоди лосося (Pavlov et al., 2007).



Рис. 5. Места отлова молоди атлантического лосося *Salmo salar* L., расселяющейся из нерестовых гнезд, в районе слияния рек Варзуга и Аренга.

Среди показателей реореакции оценивали критическую скорость течения для рыб (локомоторная составляющая реореакции), их тип реореакции и реопреферендум (мотивационная составляющая реореакции) (см. раздел 2.2.1).

Абсолютная **критическая скорость течения** оказалась больше у мальков из притоковой 34.3 ± 12.2 см/с, чем из прибрежной группировки 26.2 ± 6.4 см/с (рис. 6А). При этом и длина тела рыб из притока (27.3 ± 0.12 мм) была больше, чем у особей из прибрежья основной реки (26.5 ± 0.09 мм). Относительная критическая скорость течения (рис. 6Б) для рыб из притоковой группировки (12.6 ± 4.54 SL/с) также оказалась выше, чем у особей из прибрежной группировки (9.9 ± 2.39 SL/с). Различия по критическим скоростям течения и длине тела рыб между группировками достоверны (критерий Стьюдента, $p < 0.01$).

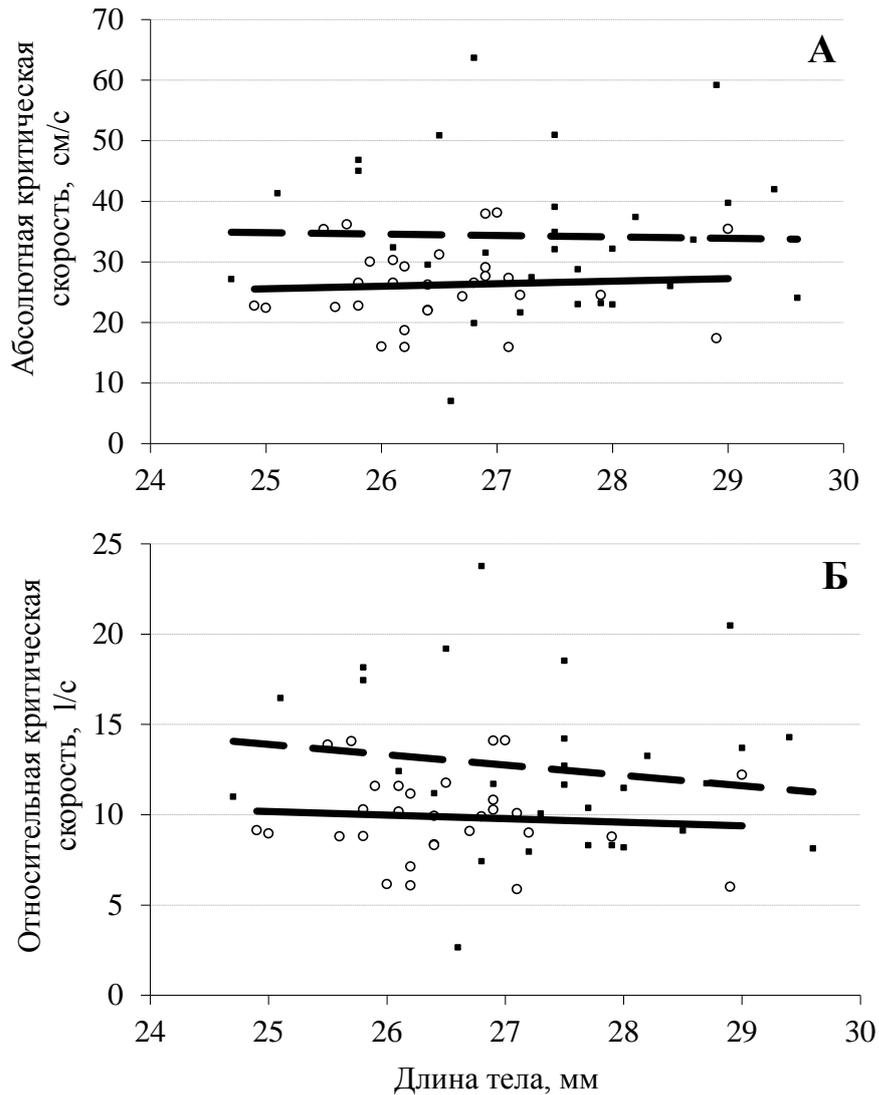


Рис. 6. Абсолютные (А) и относительные (Б) критические скорости течения у сеголетков атлантического лосося *Salmo salar* L. из прибрежной (○ —) и притоковой (● — —) группировок.

Тип реореакции. В опытах по исследованию типа реореакции сеголетки начинали движение в установке с 1-й мин опыта как в верхние, так и в нижние по течению отсеки. В нижние по течению отсеки молодь перемещалась как в пассивной, так и в активной форме. Мальки из притока характеризовались повышенной активностью, и их движения были более резкими по сравнению с сеголетками из прибрежья. Через 3–5 мин после начала опыта некоторые рыбы

изменяли направление движения – возвращались в отсеки, в которых они уже были раньше.

На первой минуте эксперимента 56% рыб из прибрежной группировки оставались в стартовом отсеке, 65% особей притоковой группировки покидали его (рис. 7А). Сеголетки из притоков чаще и дальше перемещались против течения, чем молодь из прибрежья – в 1–5-й отсеки поднялись соответственно 42 и 30% рыб. К 20 минуте опыта большинство сеголетков покинули стартовый отсек. Рыбы из притока двигались преимущественно против течения, а из прибрежья – вниз по течению (рис. 7Б). Различия в распределении рыб из исследованных группировок по отсекам «рыбохода» достоверны как на 1-й, так и на 20-й мин эксперимента (критерий χ^2 , $p < 0.001$ и $p = 0.05$, соответственно).

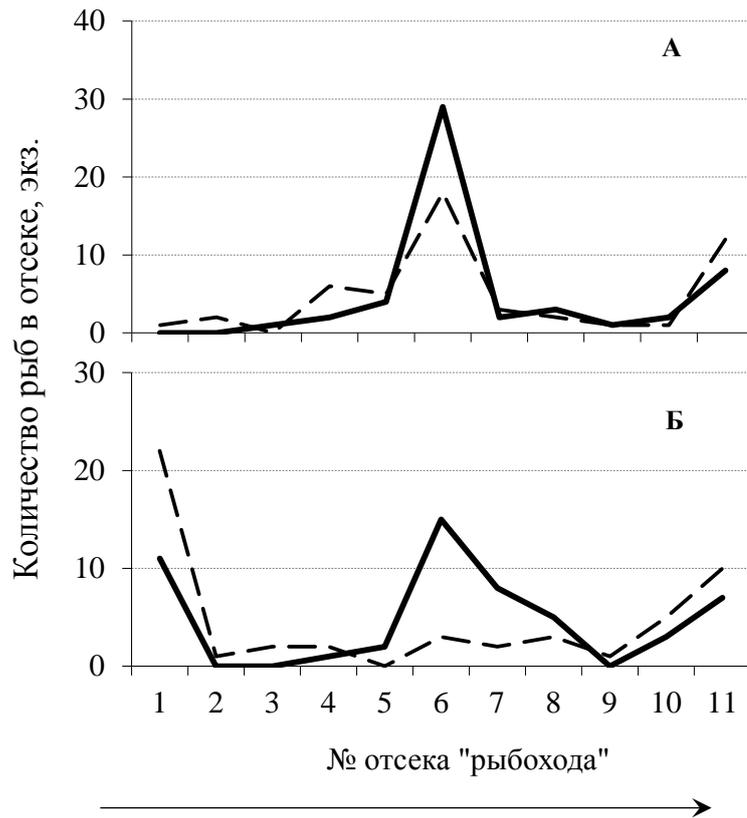


Рис. 7. Распределение сеголетков атлантического лосося *Salmo salar* L. из прибрежной (—) и притоковой (- - -) группировок по отсекам установки на 1-й (А) и на 20-й (Б) минутах эксперимента. Стрелкой обозначено направление течения.

Тип реореакции у рыб из исследуемых группировок различается (рис. 8). Большинство особей из притока проявили ПТР, а доля мальков с СТР была минимальной и достоверно отличалась от долей рыб как с ПТР, так и с ОТР (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.001$). У рыб из прибрежья максимальным было число особей с ОТР, а минимальным – с ПТР. У мальков лосося из притоковой группировки по сравнению с прибрежной оказалось почти в 2 раза больше особей с ПТР и в 5 раз меньше с СТР (критерий Стьюдента для долей, $p = 0.006$ и $p = 0.002$, соответственно).

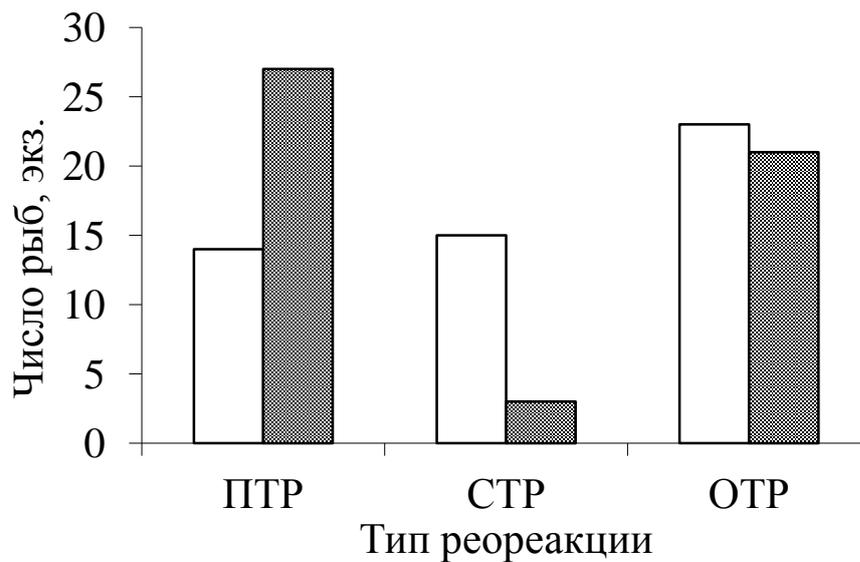


Рис. 8. Тип реореакции у сеголетков атлантического лосося *Salmo salar* L. из прибрежной (□) и притоковой (■) группировок. Обозначения типов реореакции: ПТР – положительный, СТР – статический, ОТР – отрицательный.

Реопреферendum. В опытах по исследованию реопреферендума рыб после снятия заградительной решётки некоторые особи сразу заплывали в один из каналов установки, практически без рывков двигаясь против течения. Другие особи некоторое время находились у нижней по течению сетки, не реагируя на подъём заградительной решётки, и лишь к середине или даже к концу опыта перемещались в один из каналов. Как и в «рыбоходе», рыбы из притоковой группировки отличались более резкими и быстрыми движениями, чем особи из прибрежной группировки. Немногие из протестированных рыб в течение 5 мин (длительность опыта) оставались в стартовой камере. Они удерживались в потоке вблизи центра стартовой камеры или опирались хвостом на заградительную сетку, либо были прижаты к ней потоком.

В целом реопреферendum у рыб из исследуемых группировок оказался различным (рис. 9). Рыбы из притоковой группировки предпочитали течение (60% особей; критерий Стьюдента для долей, $p=0.05$). У сеголетков из прибрежной группировки реопреферendum не выражен: они одинаково выбирали

каналы с течением (49%) и без него (51%) (критерий Стьюдента для долей, $p=0.83$).

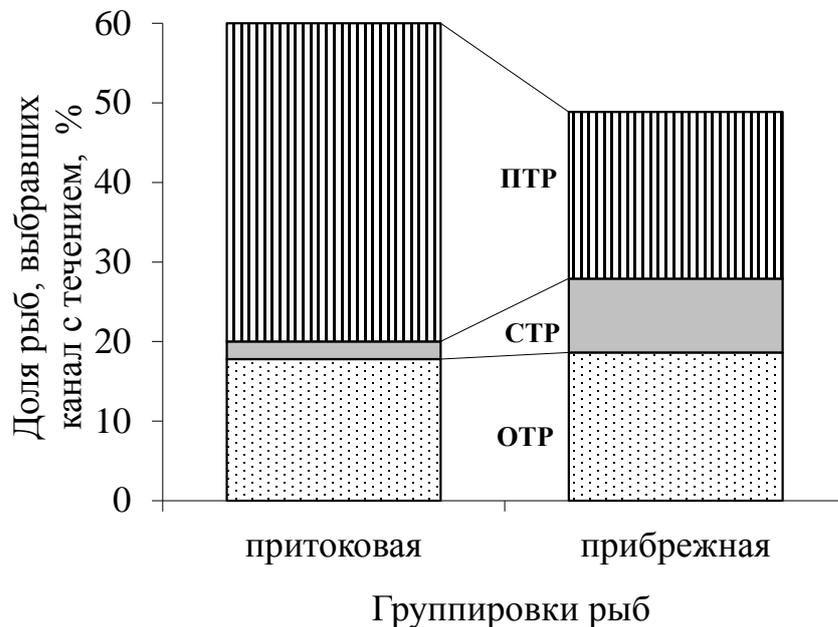


Рис. 9. Реопреферendum сеголетков атлантического лосося *Salmo salar* L. из прибрежной и притоковой группировок и соотношение типов реореакции у рыб, выбравших канал с течением. Обозначения типов реореакции как на рис. 8.

Одновременно выявлена связь типа реореакции рыб с их реопреферendumом, причём эта связь отличается у рыб из прибрежья и из притока (двухфакторный дисперсионный анализ, $p < 0.001$). Среди рыб притоковой группировки, выбравших в опытах канал с течением, достоверно больше особей с PTR, чем с другими типами реореакции (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.005$).

Таким образом, сеголетки из притоковой группировки отличаются от прибрежных рыб повышенной критической скоростью течения, среди них больше доля особей с положительным типом реореакции, они чаще предпочитают течение.

3.2. Агрессивное поведение в период первичного расселения

В заводских условиях разведения основная часть мальков черноморской кумжи после перехода на экзогенное питание, в возрасте 2-3 недели, находилась в толще воды (пелагическая группировка). Существенно меньшая часть (1-2%) мальков кумжи придерживалась дна бассейнов (донная группировка).

На молоди черноморской кумжи в возрасте 2-3 недель проведена оценка наличия территориального и агрессивного поведения как возможных механизмов подъема рыб в толщу воды (Пономарева, 2011а; Пономарева и др., 2012; Павлов и др., 2014а). В опытах оценивали плотность рыб на дне и уровень агрессивности (см. раздел 2.2.2).

Показано, что после пересадки в пустые экспериментальные садки при наличии свободного дна только 20% рыб из пелагической группировки занимали его – проводили на дне 85% - 95% от времени наблюдений. Остальные опускались на дно периодически и проводили там 5-55% времени (при моде 5%). Из рыб, отловленных со дна бассейна, в опытах 60 % особей провели на дне 95% времени, а 40% практически не опускались на дно. То есть у большинства рыб в этом возрасте не отмечено стремление ко дну, свойственное территориальному поведению.

Уровень агрессивности был низким – 0.026 акт/(мин·экз.). При этом в 2/3 всех актов агрессии участвовали рыбы, находившиеся у дна. Вероятно, что у рыб, проявлявших территориальное поведение и связанную с ним агрессивность, уже закончился период первичного расселения. То есть территориальное поведение и агрессивность наблюдаются только у отдельных особей – не играют значимой роли в процессах пространственного разделения и дальнейшей дифференциации молоди.

* * *

Таким образом, можно заключить, что после перехода на экзогенное питание, до перехода к территориальному образу жизни (в период первичного расселения), агрессия не играет значимой роли. Молодь, расселяющаяся в приток

и прибрежье, различается по ее отношению к течению – по реореакции. Особи притоковой группировки отличаются повышенной критической скоростью течения (локомоторная составляющая реореакции), выраженным реопреферendumом и преобладанием положительного типа реореакции (мотивационная составляющая реореакции) – предпочитают более скоростной поток притока. А прибрежная группировка состоит из особей, проявляющих в большей степени статический и отрицательный типы реореакции, у которых реопреферendum не выражен – предпочитают поток основной реки с меньшей скоростью.

Глава 4. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ В ПЕРИОД ВТОРИЧНОГО РАССЕЛЕНИЯ

По завершению первичного расселения молодь переходит к территориальному образу жизни. В естественных условиях обитания сильные особи занимают наиболее благоприятные участки дна, а более слабые, которые не смогли занять или защитить участок на дне, скатываются вниз по течению в поисках свободного участка (Elliott 1986, 1994). В условиях заводских бассейнов мы наблюдали борьбу за территорию, сопровождавшуюся агрессией по отношению к конспецифичным особям. При этом более слабые особи, вытесненные в пелагиаль, собирались в группу и держались в толще воды, хотя такой образ жизни не характерен для молоди черноморской кумжи, обитающей в реке.

В главе оценивается роль агрессии, свойственной территориальному поведению, которая в условиях недостатка территории становится причиной вновь возникающего пространственного разделения молоди – вторичного пространственного разделения. А также рассматривается процесс дифференциации молоди, начиная от пространственного разделения до возникновения фенотипически различающихся группировок. Оценивается связь наблюдаемых различий с формированием жизненных стратегий.

4.1. Агрессивное поведение как механизм пространственного разделения молоди

Как было показано в предыдущей главе, у молоди в возрасте 2-3 недель агрессивное и территориальное поведение отмечены лишь у отдельных особей. Для оценки наличия территориального поведения и уровня агрессивности у рыб после завершения первичного расселения, были проведены аналогичные опыты на заводской молоди в возрасте 5.5–6.0 месяцев из донной и пелагической группировок. Установлено (Пономарева, 2011а; Пономарева и др., 2012; Павлов и др., 2014а), что при наличии свободной территории на дне молодь черноморской

кумжи как из первичной донной, так и из первичной пелагической группировок занимают место на дне и проводят там практически всё время (94–100%). Агрессивность возрастает более, чем в 17 раз (до 0.45 акт/(мин·экз.), по сравнению с агрессивностью в период первичного расселения. То есть после завершения периода первичного расселения разделение заводской молоди на пространственные группировки – донную и пелагическую – обусловлено агрессивным поведением, характерным для территориальных рыб.

Рассмотрим подробнее особенности проявления агрессивного поведения в процессе **становления вторичного пространственного разделения и иерархических взаимоотношений** у молоди черноморской кумжи.

После пересадки особей первичной (сформировавшейся в заводских бассейнах) группировки – пелагической или донной – в экспериментальные садки происходило новое пространственное разделение молоди, то есть формировались вторичные группировки. Поскольку в опытах площади дна садка не хватало для размещения всех пересаженных рыб, то часть особей распределялась по дну садка примерно с той же плотностью, что и в бассейне, остальные – вытесненные – находились в пелагиали. Это наблюдалось у рыб как из пелагической, так и из донной группировок. То есть особи, обитающие в толще, занимали участки на дне (территорию), как только им предоставлялась такая возможность, а часть особей из донной группировки переходили к пелагическому образу жизни, когда им не хватало места на дне. При этом у рыб изменялась окраска тела: тёмные рыбы из толщи воды, занявшие дно, изменяли окраску на серую, а серые особи со дна, вытесненные в толщу, – на тёмную.

В первые дни после пересадки рыб в новые условия плотность рыб на дне достоверно различна в разные сутки опыта; при этом у особей из первичной донной группировки она выше, чем из первичной пелагической. Распределение в пространстве не постоянно. В последующие дни число рыб на дне не различается в разные сутки, и оно одинаково у представителей разных первичных группировок. На основании такой динамики становления пространственного

разделения (по показателю плотности рыб на дне) в рамках эксперимента выявлено 2 этапа: нестабильной (изменяющейся) и стабильной плотности. Длительность этапов зависит от плотности посадки рыб. При малых и средних плотностях посадки (10, 23 и 45 экз./м²) этап неустойчивой плотности длится 1–2 сут.: плотность рыб на дне в это время у особей первичной донной группировки составляла соответственно 6, 4 и 9 экз./м², у первичной пелагической – 3, 2 и 2 экз./м². Начиная со 2–3-х сут., наступает этап стабильной плотности рыб на дне. В этот период зависимость плотности рыб на дне (ρ) от длительности эксперимента (τ , сут.) аппроксимируется следующими уравнениями: для рыб из первичной пелагической группировки при плотности посадки 10, 23 и 45 экз./м² соответственно – $\rho = -0.19 \tau + 5.26$, $\rho = 0.49 \tau + 15.0$ и $\rho = -0.68 \tau + 9.49$; аналогично для рыб из первичной донной группировки – $\rho = -0.24 \tau + 7.41$, $\rho = -0.17 \tau + 12.4$ и $\rho = 0.99 \tau + 4.70$. 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 вторичных группировок (рис. 10).

Таким образом, 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 во 2-е сут. пространственное разделение рыб можно считать установившимся. При высокой плотности посадки (182 экз./м²) требуется больше времени: число рыб на дне становится постоянным только к 7-м сут. Вероятно, разная длительность процесса становления при разных плотностях посадки связана с численностью конкурентов за территорию дна.

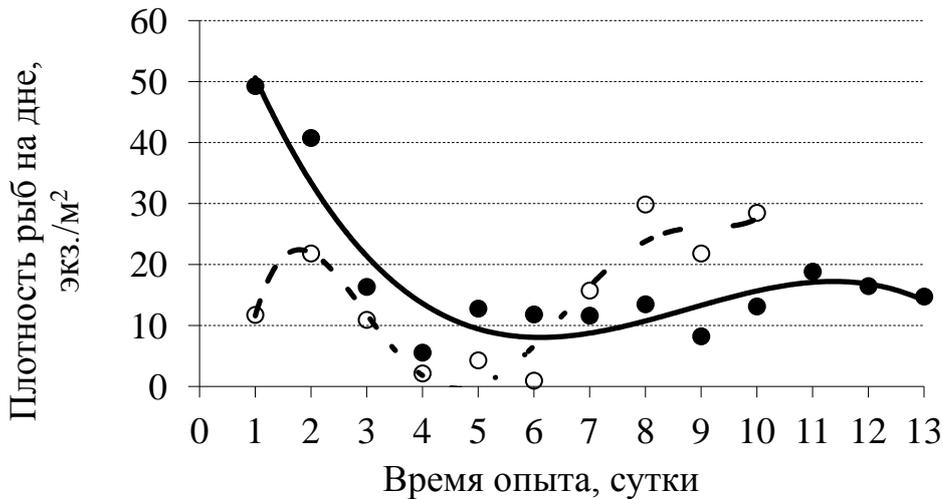


Рис. 10. Динамика плотности на дне молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из первичной пелагической (-○-) и первичной донной (-●-) группировок при плотности посадки 182 экз./м².

В процессе становления пространственного разделения **агрессивность** рыб первичной пелагической группировки в среднем выше, чем у первичной донной (таблица 2). Регрессионный анализ показал, что агрессивность представителей исследованных группировок зависит от плотности посадки рыб, среднего времени, проводимого рыбами на дне, и продолжительности обитания в новых условиях. Уравнения регрессии имеют следующий вид:

$Y = - 0.000023t^2 + 0.002t + 0.0002b^2 - 0.0004c - 0.01m + 0.09$, для всех исследованных рыб;

$Y = - 0.000022t^2 + 0.002t + 0.0002b + 0.0007c^2 - 0.0021c + 0.13$, для рыб из первичной пелагической группировки;

$Y = - 0.000022t^2 + 0.002t + 0.003b - 0.0002c^2 + 0.05$, для рыб из первичной донной группировки;

где Y – агрессивность исследуемой группировки рыб, акт/(мин·экз.);

t – среднее время, проводимое особью на дне, %;

b – число суток после пересадки рыб в новые условия, сут.;

c – плотность посадки, экз./м²;

m – принадлежность к первичной группировке: 1 – пелагическая, 2 – донная.

Все коэффициенты уравнений достоверны ($p < 0.001$).

Таблица 2. Изменение агрессивности (акт/(мин·экз.) молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из первичных пелагической и донной группировок при разных плотностях посадки в течение опыта.

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

Примечание: над чертой – первичная пелагическая группировка, под чертой – первичная донная группировка; « - » – нет данных.

При этом, несмотря на установившееся разделение в пространстве, агрессивность особей из обеих первичных группировок растёт в процессе формирования пространственных группировок (рис. 11). Судя по коэффициенту регрессии, у рыб первичной донной группировки она увеличивается несколько быстрее, чем у рыб первичной пелагической.

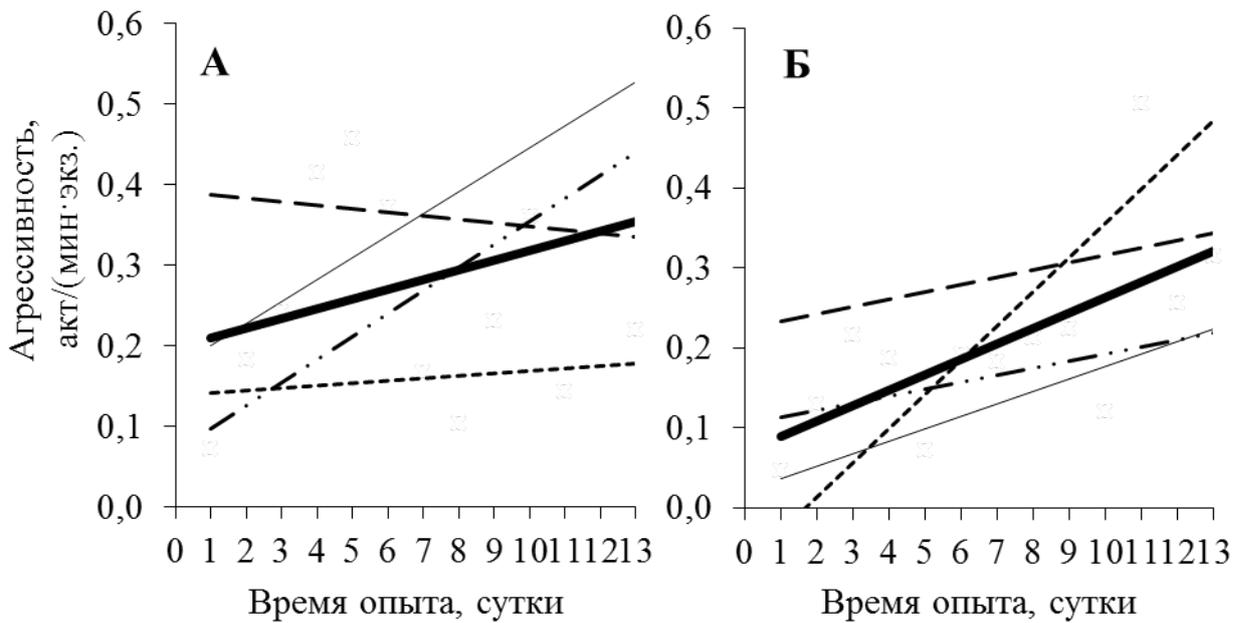


Рис. 11. Динамика агрессивности молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из разных группировок при разной плотности посадки: А – первичная пелагическая (в среднем – $y = 0.0121x + 0.1972$, $R^2 = 0.0729$); Б – первичная донная (в среднем – $y = 0.0193x + 0.0696$, $R^2 = 0.4182$); (—) – 10, (.....) – 23, (- - -) – 45, (— . —) – 182 экз./м², (———) – в среднем все плотности.

Агрессивность рыб обеих первичных группировок достоверно зависит и от плотности посадки, но характер зависимости у этих группировок различается (рис. 12). У рыб из пелагической группировки при низкой и максимальной плотности посадки агрессивность выше, чем при средних плотностях. У рыб донной группировки 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.

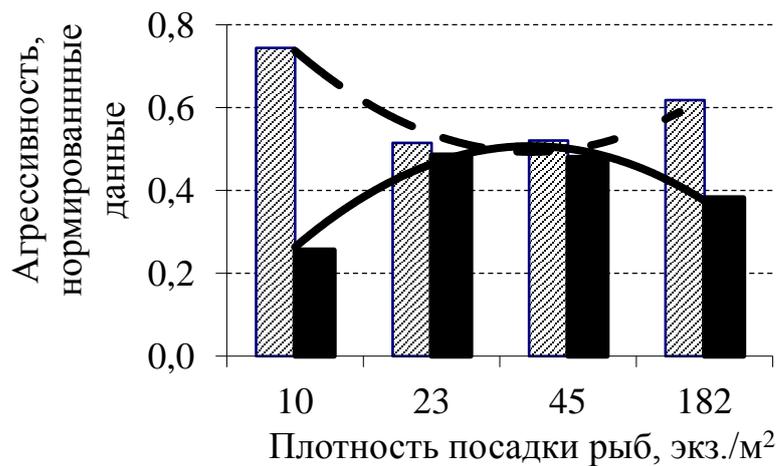


Рис. 12. Зависимость нормированной агрессивности молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. от плотности посадки у рыб первичной пелагической (▨ — —) и первичной донной (■ —) группировок.

В процессе становления пространственного разделения разные особи проявляют в эксперименте неодинаковую агрессивность. При индивидуальной оценке **взаимосвязи агрессивности рыб и длительности пребывания на дне** в течение опыта установлено, что наиболее агрессивны рыбы, неопределившиеся с выбором положения в пространстве, то есть те, которые после пересадки в новые условия затрачивают примерно равное время на пребывание на дне и в толще воды (рис. 13). 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 (см. раздел 2.3.2) не участвуют. То есть наиболее агрессивны особи из вторичной неопределённой группировки (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, им для охраны своего участка достаточно демонстраций (которые не учитывались в данном исследовании), и поэтому число прямых актов агрессии снижается. Эта зависимость агрессивности особей от их положения в пространстве

прослеживается у рыб как первичной пелагической группировки, так и первичной донной, при всех вариантах плотности посадки рыб.

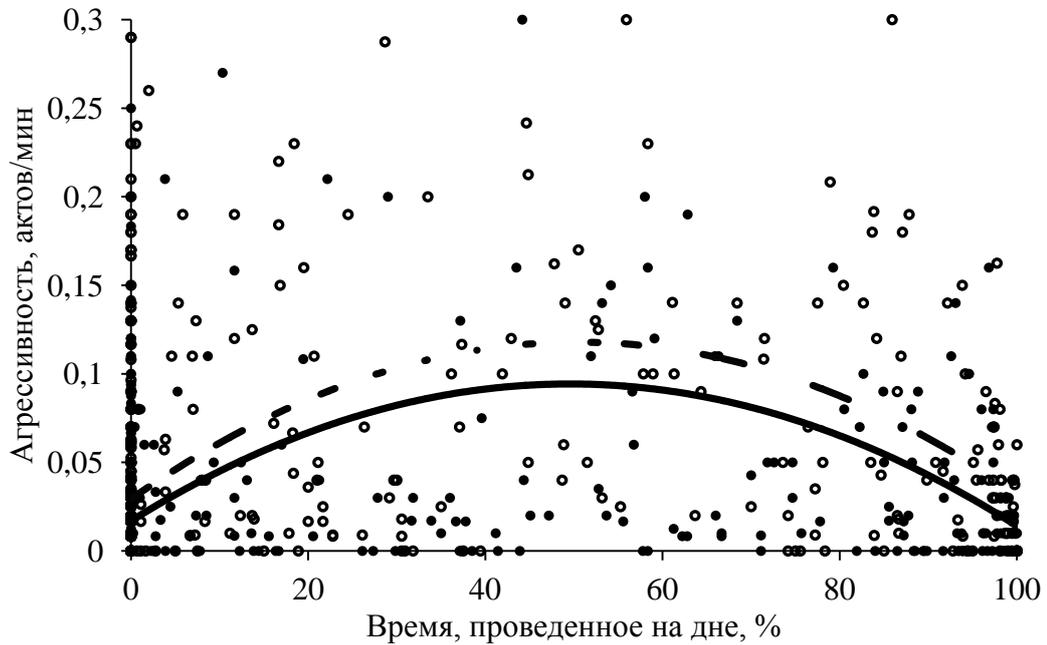


Рис. 13. Зависимость индивидуальной агрессивности от времени, проводимого на дне, у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из первичной пелагической и первичной донной группировок (в среднем при всех плотностях посадки за весь период опытов); обозначения см. на рис. 10.

Таким образом, после пересадки в экспериментальные садки, независимо от первичной принадлежности рыб (донная или пелагическая группировка), заново устанавливается пространственное разделение и формируются вторичные пространственные группировки. При этом важно отметить, что у представителей разных вторичных группировок прослеживается определённая закономерность выбора объекта агрессии (таблица 3). После формирования вторичных пространственных группировок большая часть агрессивных актов происходят между особями, принадлежащими к одной и той же группировке.

Таблица 3. Направленность агрессии (%) у молоди кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из первичных пелагической и донной группировок при разных плотностях посадки.

Атакующие особи	Первичная пелагическая группировка				Первичная донная группировка			
	Y_{100} , $\frac{\text{акт}}{\text{мин} \cdot \text{экз.}}$	атакованные особи			Y_{100} , $\frac{\text{акт}}{\text{мин} \cdot \text{экз.}}$	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%; вторичные группировки: ВДГ (донная), ВНГ (не определившихся с выбором) и ВПГ (пелагическая).

При подробном рассмотрении направленности агрессии, т. е. кто и кого атакует, в целом во всех вариантах эксперимента (таблица 3: все плотности посадки), видно, что большинство агрессивных актов происходят между особями,

входящими в одну вторичную группировку, сформировавшуюся из рыб первичной пелагической группировки (за исключением ВНГ). Анализ по отдельным плотностям посадки показал, что особи из ВПГ также преимущественно атакуют обитателей пелагиали: в 6 случаях из 8 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), и в одном случае мальки из ВПГ вообще никого не атаковали (23 экз./м², первичная 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 3 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.

* * *

Таким образом, в период вторичного расселения при недостатке территории на дне разделение заводской молоди на пространственные группировки – донную и пелагическую – обусловлена агрессивным поведением, характерным для территориального образа жизни рыб. В процессе становления вторичного пространственного разделения можно выделить два этапа: этап нестабильной плотности, когда поведение рыб в основном направлено на поиск и захват места на дне садка; и этап стабильной плотности, когда распределение можно считать установившимся, и плотность на дне в среднем одинакова у рыб обеих первичных группировок. В процессе формирования пространственного разделения более агрессивны особи, которые ещё не выбрали для постоянного обитания ту или иную стацию (дно или толщу воды); снижается агрессивность у рыб, определившихся с положением в пространстве. 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.

4.2. Фенотипические последствия пространственного разделения молоди

4.2.1. Размерные и весовые показатели и особенности питания

У молоди черноморской кумжи из пелагической и донной группировок исследовали размерные и весовые показатели, а также особенности питания; оценивали время возникновения таких различий на примере длины тела рыб. Опыты проведены на молоди двух возрастных групп: спустя 0.5–1.0 и 3.5–4.0 месяца после пространственного разделения молоди.

Установлено (Пономарева, 2011б; Павлов и др., 2012; Пономарева, Кучерявый, 2012), что обитание в разных условиях в течение 0.5-1.0 месяца (у рыб в возрасте 1.5-2.0 месяцев) уже сказывается на длине тела рыб – особи пелагической группировки достоверно ($p < 0.05$) длиннее особей донной в среднем на 0.9-1.3 мм (рис. 14).

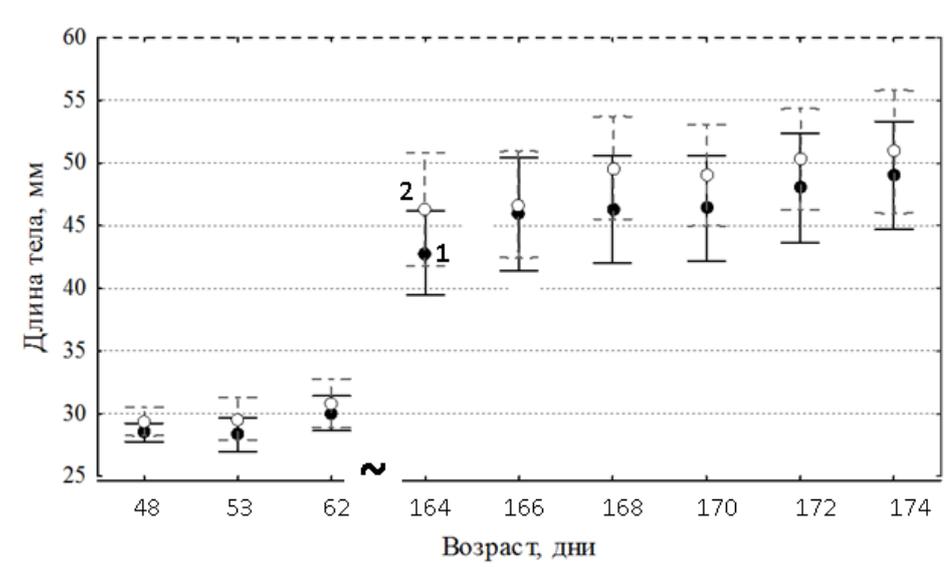


Рис. 14. Динамика средней длины тела и разброса ($\pm\sigma$) у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из донной (●) и пелагической (○) группировок.

Однако, эти различия невелики – частотное распределение объединенной выборки особей из пелагической и донной группировок подчиняется нормальному закону (критерий Шапиро-Уилкса, рис. 15А). С течением времени различия возрастают – через 3.5-4.0 месяцев разница в длине тела достигает 1.9-3.5 мм и формируются две группировки по длине тела – частотное распределение перестаёт подчиняться нормальному закону (рис. 15Б).

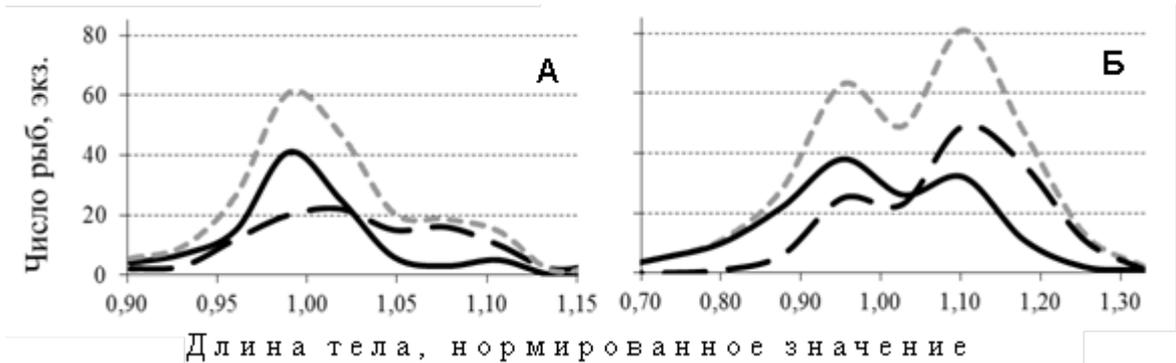


Рис. 15. Распределение по длине тела молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из донной и пелагической группировок: А - возраст 1.5–2.0 месяца, Б – возраст 5.5–6.0 месяцев; (—) – донная группировка; (- -) – пелагическая группировка; (- - .) – обе группировки совместно.

Кроме длины тела, особи пелагической группировки достоверно превосходят особей донной по массе тела и массе порки, максимальной высоте тела и длине головы (таблица 4). Наличие двух группировок подтверждается также данными по частотному распределению этих показателей (таблица 4).

Таблица 4. Размерные и весовые показатели и показатели питания у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из донной и пелагической группировок в возрасте 5.5–6.0 месяцев.

Исследуемые показатели	Донная группировка		Пелагическая группировка		Уровни значимости	
	Число рыб	Средняя длина тела $\pm \sigma$, мм	Число рыб	Средняя длина тела $\pm \sigma$, мм	p_1	p_2
Длина тела по Смитту, мм	88	51.5 \pm 5.5	92	53.7 \pm 5.0	0.01	0.010
Масса тела, гр	88	1.6 \pm 0.5	92	1.7 \pm 0.5	0.02	0.020
Длина головы, мм	88	11.3 \pm 1.4	92	11.7 \pm 1.5	0.03	<0.001
Макс высота тела, мм	88	9.6 \pm 1.3	92	10.0 \pm 1.2	0.05	<0.001
Масса порки, гр	88	1.3 \pm 0.4	92	1.4 \pm 0.4	0.02	0.008
Индекс относительной массы	88	1.01 \pm 0.07	92	0.99 \pm 0.07	0.36	0.005
Масса пищевого комка, мг	29	34.0 \pm 22.7	30	16.6 \pm 16.5	<0.01	<0.001
Индекс наполненности желудков, ‰	29	273.0 \pm 123.6	30	111.5 \pm 101.4	<0.01	0.006
Примечание: σ – среднее квадратическое отклонение; p_1 - уровень значимости различий средних между особями из донной и пелагической группировок, критерий Стьюдента; p_2 - уровень значимости различия выборочного распределения показателей единой выборки, состоящей из особей обеих группировок, от нормального распределения, критерий Шапиро-Уилкса.						

Особь из донной группировки превосходят особей из пелагической по показателям питания – весу содержимого желудков, индексу наполнения желудков, индексу относительной массы пищевого комка; в то время как пелагические рыбы быстрее растут – у них, помимо длины тела, больше масса тела и порки (таблица 4). Наибольшие различия (в 2.4 раза) отмечены в индексе наполненности желудков, наименьшие – в индексе относительной массы. То есть

наблюдается противоречие между лучшим питанием донных рыб и их более медленным ростом, по сравнению с пелагическими. Возможные причины наблюдаемого противоречия рассмотрены в главе 5.

Таким образом, длительное обитание рыб в условиях пространственного разделения приводит к дифференциации молоди на две группировки, различающиеся по размерным и весовым показателям и по интенсивности питания.

4.2.2. Показатели липидного обмена

Проведен анализ содержания общих липидов в мышечной ткани черноморской кумжи из двух группировок – донной и пелагической, обитавших в условиях пространственного разделения в течение 3.5–4.0 месяцев. Анализу были подвергнуты рыбы, длина которых составила 6.9 и 6.2 см, а масса 3.7 и 3.0 г для рыб пелагической и донной группировок, соответственно.

По результатам биохимического анализа нами (Пономарева, Ганжа, 2012) установлено, что среднее содержание общих липидов в мышцах молоди черноморской кумжи из пелагической и донной группировок не различается (таблица 5, $p=0.61$) – 11.45 и 10.91% сухой массы, соответственно.

Таблица 5. Длина (АС), масса (Q), содержание общих липидов и отдельных фракций липидов (% от суммы общих липидов) у сеголетков черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall.

Показатель	Пелагическая n=16	Донная n=18	p
Масса рыбы, г (АС)	$\frac{3.7 \pm 1.4}{1.9-7}$ (37.9)	$\frac{3.0 \pm 0.8}{2.0-4.4}$ (26.7)	0.10
Масса порки, г	$\frac{3.3 \pm 1.2}{1.7-6.3}$ (36.8)	$\frac{2.7 \pm 0.7}{1.7-3.9}$ (26.2)	0.09
Длина тела по Смиуту, см (Q)	$\frac{6.9 \pm 0.8}{5.7-8.8}$ (12.2)	$\frac{6.2 \pm 0.6}{5.1-7.3}$ (9.7)	0.007
ОЛ	$\frac{11.45 \pm 2.33}{7.56-16.88}$ (20.4)	$\frac{10.91 \pm 2.90}{2.81-13.97}$ (26.6)	0.61
% от суммы общих липидов			
ФЛ	$\frac{48.3 \pm 5.7}{39.3-62}$ (11.7)	$\frac{45.3 \pm 4.0}{39.5-52.6}$ (8.9)	0.11
ТАГ	$\frac{38.2 \pm 7.04}{23.59-47.71}$ (18.4)	$\frac{38.84 \pm 4.83}{30.04-45.27}$ (12.4)	0.75
ЭХС	$\frac{7.98 \pm 1.89}{4.39-13.24}$ (23.6)	$\frac{9.14 \pm 2.62}{6.58-17.09}$ (28.6)	0.16
ХС	$\frac{5.54 \pm 2.23}{3.01-10.59}$ (40.2)	$\frac{6.75 \pm 1.7}{4.02-10.57}$ (25.3)	0.12
ХС/ФЛ	$\frac{0.114 \pm 0.041}{0.065-0.228}$ (36)	$\frac{0.149 \pm 0.033}{0.091-0.201}$ (22.3)	0.02
% от суммы инд. ФЛ			
ФИ	$\frac{1.83 \pm 0.72}{0.06-2.96}$ (39.2)	$\frac{1.87 \pm 0.92}{0.08-3.63}$ (48.9)	0.88
ФС	$\frac{1.98 \pm 0.89}{0.16-4.22}$ (45.1)	$\frac{2.58 \pm 1.08}{0.24-4.11}$ (42)	0.08
ФЭА	$\frac{21.84 \pm 6.15}{2.93-30.22}$ (28.2)	$\frac{24.86 \pm 7.35}{5.24-40.02}$ (29.6)	0.20
ФХ	$\frac{71.95 \pm 8.02}{62.25-96.67}$ (11.1)	$\frac{65.98 \pm 8.53}{52.91-87.79}$ (12.9)	0.04
ЛФХ	$\frac{2.14 \pm 1.42}{0.00-4.40}$ (66.3)	$\frac{4.33 \pm 3.19}{0.00-11.41}$ (73.8)	0.01
СФМ	$\frac{0.08 \pm 0.09}{0.00-0.29}$ (120)	$\frac{0.38 \pm 0.66}{0.00-2.66}$ (174)	0.07
НФЛ	$\frac{0.19 \pm 0.75}{0.00-3}$ (397.2)	$\frac{0.01 \pm 0.03}{0.00-0.11}$ (475.1)	0.34
Примечание. Над чертой – среднее арифметическое значение и среднеквадратическое отклонение, под чертой – пределы варьирования показателя, в скобках – коэффициент вариации показателя, %. Обозначения показателей приведены в разделе Материал и методика. p - уровень значимости различий (критерий Стьюдента)			

Отмечена тенденция к различиям в структурном составе общих липидов в мышечной ткани рыб из пространственно разделенных группировок. Дискриминантный анализ показал различия липидных статусов этих группировок

– отмечена дискриминация выборок по ЛФХ, ХС/ФЛ, ФЭА, ФХ, ФЛ (по значениям относительного содержания) по ЛФХ, ФЭА, ФХ, ФЛ, ХС, ЭХС (в % от сухой массы). Причем некоторые различия у исследуемых в этой работе группировок аналогичны таковым у фенотипических группировок кижуча, рассмотренных в работе Павлова с соавторами (Павлов и др., 2010б). Например, относительное содержание ФЛ у пелагической группировки выше (таблица 5), также как и у рыб «потоковой» (мигрирующей вниз по течению) группировки сеголетков кижуча в период первичного расселения. А содержание ХС/ФЛ (коэффициент Дьерди), характеризующий проницаемость, вязкость мембран, и ХС, который также отвечает за прочность мембран и за перестройку обмена веществ при стрессе, выше у рыб донной группировки ($p=0.02$ и $p=0.12$, соответственно) также, как и у сеголетков кижуча, остающихся в прибрежье (Павлов и др., 2010б). Различия в величине коэффициента Дьерди, свидетельствующие о том, что у рыб, обитающих на дне, вязкость биомембран выше, а их проницаемость – ниже. Это позволяет предположить, что интенсивность пассивного транспорта питательных веществ через мембраны мышечных клеток, а соответственно, и интенсивность общего метаболизма у рыб из пелагической группировки будет выше, чем у рыб из донной группировки. У последних, по-видимому, выше интенсивность активного транспорта, на осуществление которого обычно затрачивается больше энергии ассимилированной пищи, чем на пассивный транспорт. Отсюда и интенсивность общего метаболизма у донных особей, по-видимому, будет меньше, чем у пелагических рыб. Эти результаты подтверждают вывод, сделанный выше, о том, что пелагическая группировка состоит из быстрорастущих особей. Различия по содержанию ФЛ, которые отвечают за интенсивность клеточных митозов, также свидетельствуют в пользу ускоренного роста особей пелагической группировки. То есть указанные различия подтверждают дифференциацию молоди на группировки, различающиеся скоростями роста, в процессе обитания рыб в условиях пространственного разделения.

Сниженное содержание ХС и ЭХС у рыб пелагической группировки может являться следствием адаптации к неестественному обитанию в толще воды. Поскольку известно, что при стрессе ХС расходуется на интенсивный синтез кортикостероидов, которые участвуют в адаптационной регуляции метаболических процессов (Юдаев и др., 1976). Кроме того, уровень свободного ХС связан с его запасной формой ЭХС и подвергается в организме сложной регуляции (Саутин, 1989).

Отмечена тенденция к различиям в соотношении некоторых групп липидов у исследованных группировок молоди: содержание структурных липидов (ФЛ+ХС) у рыб, обитающих в толще, составляет 1.17 от запасных (ТАГ+ЭХС), а у рыб, обитающих у дна, – 1.08 ($p=0.36$). При этом содержание структурных липидов у особей пелагической группировки несколько выше, чем у особей донной (53.8 и 52.0, соответственно; $p=0.41$), а запасных – ниже (46.2 и 48.0, соответственно; $p=0.41$).

По отдельным фракциям индивидуальных фосфолипидов наблюдаются достоверные различия между исследованными пространственными группировками. Содержание ФХ у обитающих в толще рыб выше ($p=0.04$), а ЛФХ ($p=0.01$) ниже, чем у обитающих у дна. Это может указывать на то, что особи у дна испытывают некий стресс, возможно токсического характера, так как предшественником ЛФХ является ФХ, который в подобных ситуациях образует лизосоединения, токсичные для организма. Относительное содержание ФС и СФМ выше у рыб донной группировки в сравнении с рыбами пелагической ($p=0.08$ и 0.07 , соответственно). Эти различия в относительном содержании индивидуальных фосфолипидов могут указывать на участие этих мембранных липидов в адаптивных реакциях рыб, вызванных разными условиями обитания.

Таким образом, сеголетки черноморской кумжи из двух пространственных группировок сходны по количественному содержанию общих липидов, но отличаются по содержанию отдельных фракций фосфолипидов.

4.2.3. Реореакция

У рыб, обитавших в условиях разной обеспеченности территорией, изучали поведенческие различия, оценивали продолжительность их возникновения. Оценивали общее поведение рыб в заводских бассейнах, общее поведение рыб в установке, а также в опытах определяли их показатели реореакции – тип реореакции, двигательную активность в реоградиенте и критическую скорость течения для рыб. Опыты проведены на пространственно разделенной молоди черноморской кумжи в немиграционном состоянии (см. разделы 2.2 и 2.3.1) двух возрастных групп – 3.0 и 5.5 месяцев, что соответствует 1.0 и 3.5 месяцам деления молоди на донную и пелагическую группировки.

При оценке общего поведения рыб из пространственных группировок в заводских бассейнах, нами (Павлов и др., 2010а; Пономарева, 2010, 2011в) отмечено, что особи пелагической группировки держатся в толще воды, обычно в одной группе. При испуге (приближении человека) они перемещаются в дальний конец бассейна. Донная 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.

В одном бассейне содержалось 20–30 тыс. сеголетков. По визуальной оценке, численность рыб из донной, территориальной, группировки в каждом бассейне она составляла 800–900 экз., а остальные рыбы принадлежали к пелагической группировке.

В опытах установлено, что у рыб, обитавших в условиях пространственного деления **в течение 1.0 месяца**, тип реореакции был сходным (рис. 16, А, Б; $p > 0.05$, по критерию Хи-квадрат). Подопытные рыбы в основном проявляют

статический тип реореакции – 70-90 % особей осталось в стартовом отсеке. Намечается тенденция к увеличению динамических (положительного и отрицательного) типов реореакции у рыб из пелагической группировки, по сравнению с рыбами из донной.

Группировка рыб:

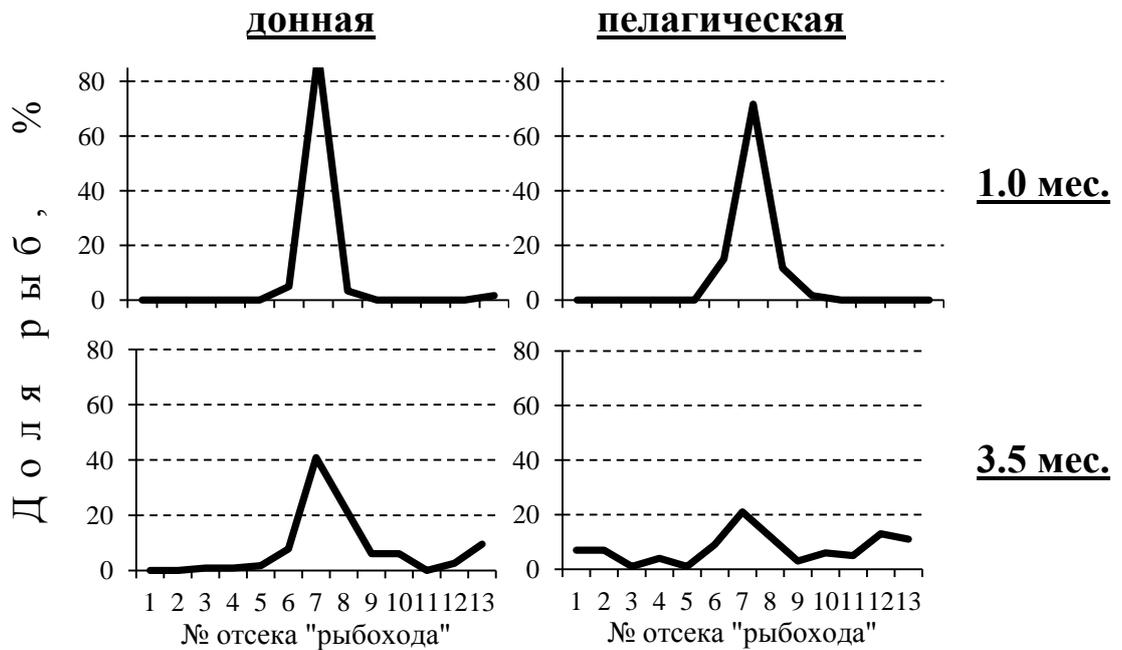


Рис. 16. Распределение по отсекам установки «рыбоход» молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. в немиграционном состоянии, обитавшей в условиях пространственного разделения в течение 1.0 и 3.5 месяцев.

Через 3.5 месяца пространственного разделения у особей из донной и пелагической группировок возникают различия в их реореакции, в том числе по *типу реореакции*. Особи донной группировки 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, причём в 2 верхних по течению отсека не ушло ни одной рыбы (рис. 16 В). У особей пелагической группировки в стартовом отсеке осталось гораздо меньше особей (22%), в соседние (6 и 8) отсеки ушло по 10%. У них преобладал ОТР – 50% особей (рис. 16 Г). Распределение по отсекам «рыбохода»

достоверно отличается у рыб этих группировок по критерию Хи-квадрат ($p < 0.001$).

Критические скорости течения оказались разными для рыб из донной и пелагической группировок (рис. 17). Для рыб донной группировки их среднее значение – 58.9 см/с, или 12.4 *SL*/с (при среднем квадратическом отклонении 18.5 см/с и 3.8 *SL*/с) – было больше, чем для рыб пелагической – 52.3 см/с, или 9.2 *SL*/с (14.3 см/с и 2.5 *SL*/с). Рассматриваемые группировки достоверно отличались как по абсолютным, так и по относительным критическим скоростям течения (критерий Стьюдента, $p = 0.03$ и $p < 0.001$, соответственно).

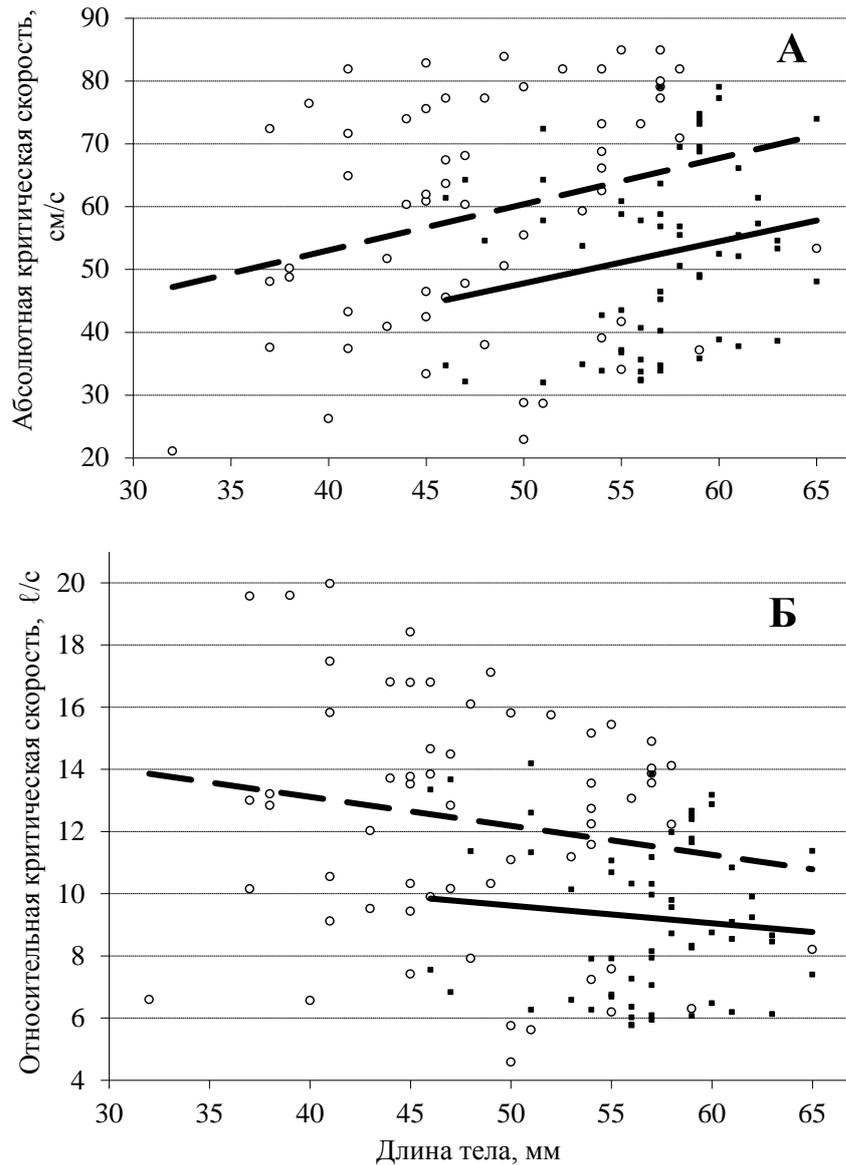


Рис. 17. Абсолютные (А) и относительные (Б) критические скорости течения у сеголетков черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из донной (○ — — —) и пелагической (● —) группировок. Линиями показаны графики линейной аппроксимации (тренды).

При определении *двигательной активности рыб в реоградиенте* представители как пелагической, так и донной 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 донной группировки, выбрав одну из скоростных зон, находились в ней довольно долго, обычно в углах дна и стенки установки.

У рыб из пелагической группировки двигательная активность в реоградиенте в среднем составляла 1.72 зон и была больше, чем у рыб из донной группировки, – 1.16 зон. То есть особи из донной группировки в 1.5 раза меньше перемещались между скоростными зонами потока. Указанные различия достоверны по критерию Стьюдента ($p < 0.001$).

Таким образом, обитание молоди в условиях пространственного разделения в течение 3.5 месяцев приводит к возникновению различий в ее реореакции. Среди молоди черноморской кумжи, ведущей придонный образ жизни, преобладают особи со статическим типом реореакции, для них характерны более высокие критические скорости течения и пониженная двигательная активность. У рыб, привыкших плавать в пелагиали, преобладают особи с динамическими типами реореакции. В тоже время 1.0 месяца для формирования подобных различий недостаточно.

4.3. Поведение молоди в миграционном состоянии

Для выявления связи наблюдаемых различий с формированием жизненной стратегии оценивали реореакцию особей из различных пространственных группировок в миграционном состоянии (в процессе голодания, см. раздел 2.2).

4.3.1. Влияние разной продолжительности обитания у дна и в толще воды на реореакцию рыб

Опыты проводили на молоди черноморской кумжи, обитавшей в условиях пространственного разделения в течение 1.0 и 3.5 месяцев (в возрасте 3.0 и 5.5 месяцев, соответственно). Среди показателей реореакции оценивали тип реореакции и двигательную активность в реоградиенте.

По визуальным наблюдениям за поведением голодающих рыб в экспериментальной установке, в сравнении с поведением накормленных рыб (см.

раздел 4.2.3), отмечено, что после голодания в течение 2 сут. многие рыбы «лежали» на сетке, закрывающей слив воды из лотка, в нижнем по течению отсеке. С увеличением периода 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.

По результатам опытов нами (Павлов и др., 2010а; Пономарева, 2014) установлено, что у молоди, обитавшей в течение **1.0 месяца** в условиях пространственного разделения, миграционное поведение было сходным (рис. 18). При переходе в миграционное состояние (больше двух суток голодания) в обеих группировках возрастает число особей, проявляющих динамические типы реореакции, то есть снижается число рыб в стартовом отсеке установки. Эти изменения происходят одновременно и сходным образом у особей из донной и пелагической группировок, различий не отмечено в течение всех 10 суток голодания (критерий Хи-квадрат, $p > 0.05$).

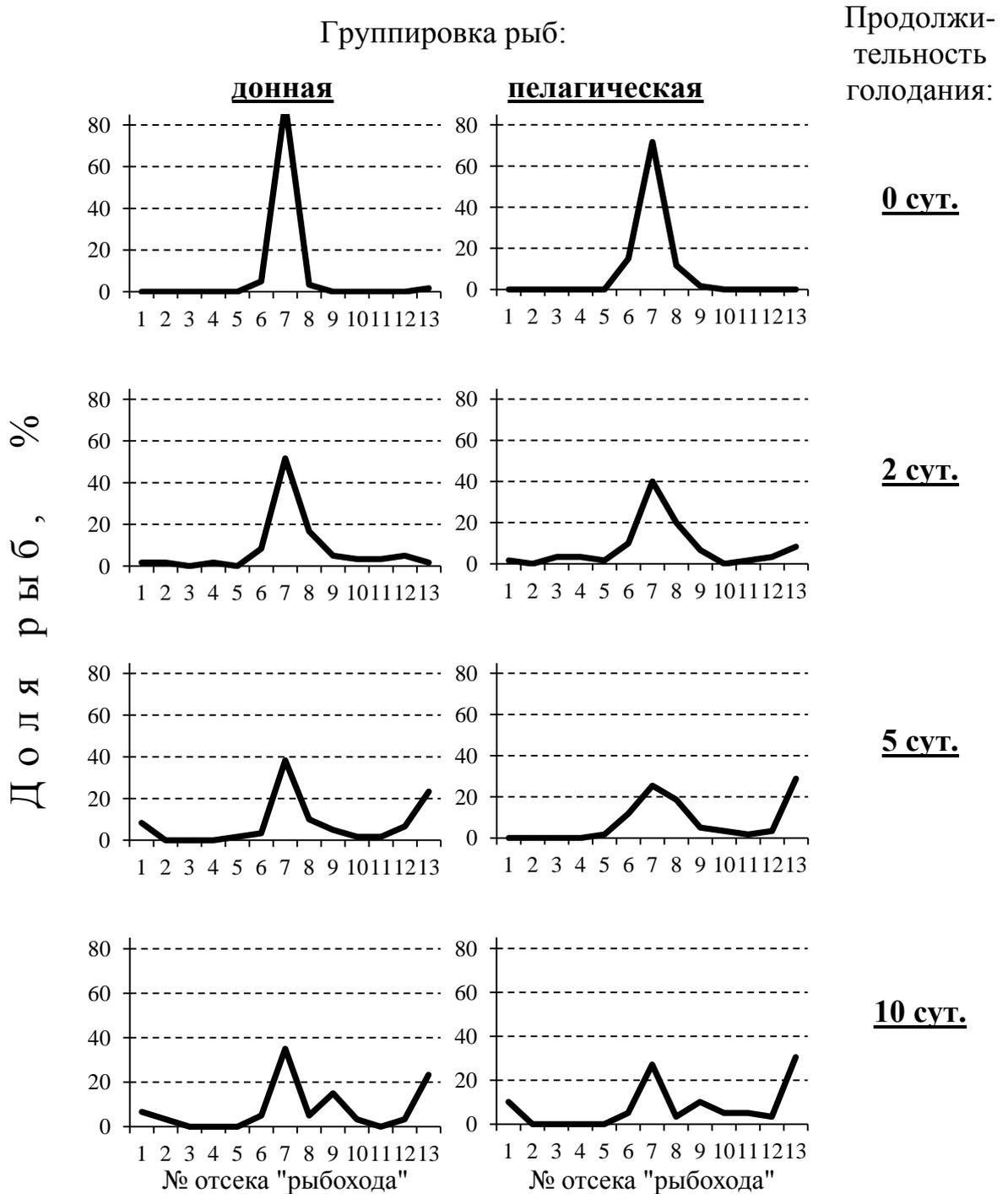


Рис. 18. Распределение по отсекам установки «рыбоход» молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall., обитавшей в условиях пространственного разделения в течение 1.0 месяца, в процессе голодания.

Через 3.5 месяца пространственного разделения поведение особей из донной и пелагической группировок в миграционном состоянии существенно различалось (рис. 19).

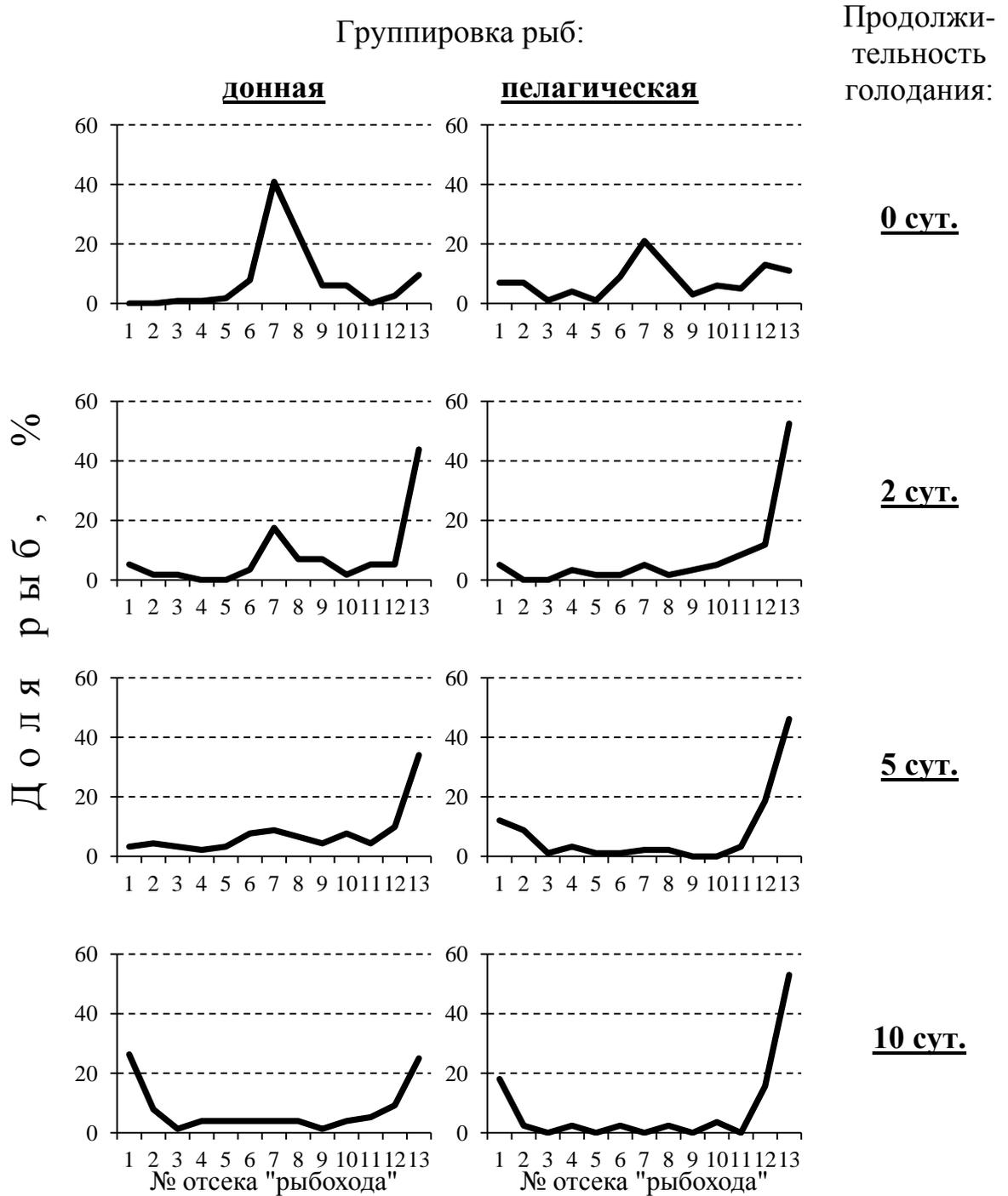


Рис. 19. Распределение по отсекам установки «рыбоход» молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall., обитавшей в условиях пространственного разделения в течение 3.5 месяца, в процессе голодания.

Рассмотрим подробнее динамику изменения показателей реореакции в процессе перехода рыб в миграционное состояние.

Установлено, что в процессе голодания тип реореакции изменялся у молоди черноморской кумжи как из донной, так и из пелагической группировок, причём 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.

На 2-е сут. голодания наблюдалось смещение сеголетков в самый нижний отсек «рыбохода», куда уходили 44% рыб донной и 52% рыб из пелагической группировок (рис. 19 Б, Е). При этом в обеих группировках снизилось число особей с СТР, а доля рыб с ПТР выросла у обитающих у дна рыб и несколько снизилась у обитающих в толще. Только в этот период голодания распределение рыб из донной и пелагической группировок по отсекам «рыбохода» не различается по критерию Хи-квадрат. Такое поведение направлено на экономию энергетических затрат при плавании.

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. 19 В, Ж). То есть появилась тенденция к изменению направления движения рыб. В целом это поведение можно охарактеризовать как начало процесса изменения места обитания.

На 10-е сут. голодания рыбы перестали проявлять СТР. Основная часть особей оказались в самом нижнем и самом верхнем по течению отсеках (рис. 19 Г, З). Среди рыб донной группировки доли особей с ПТР и ОТР оказались одинаковыми – по 48%, а среди рыб пелагической 75% особей проявляли ОТР и только 25% – ПТР.

На 5-е и 10-е сут. голодания различия в распределении рыб по «рыбоходу» 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).

В процессе перехода в миграционное состояние изменялась и *двигательная активность рыб в реоградиенте* (рис. 20), причём изменялась по-разному у особей 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 донной группировки показатель двигательной активности практически не изменялся (таблица 6). У рыб из пелагической группировки происходило снижение показателя почти на 1/3 – с 1.72 до 1.21 (рис. 20). На 5-е сут. голодания у рыб обеих группировок отмечен рост этого показателя, причём у рыб донной группировки более быстрый. В установке рыбы перемещались больше не только, чем голодавшие 2 сут. особи, но и чем не голодавшие 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 донной группировки двигательная активность в накормленном состоянии была ниже, чем у рыб из пелагической, а в процессе голодания стала выше, что совпадает с повышением ПТР у рыб, обитающих у дна, в этот период голодания.

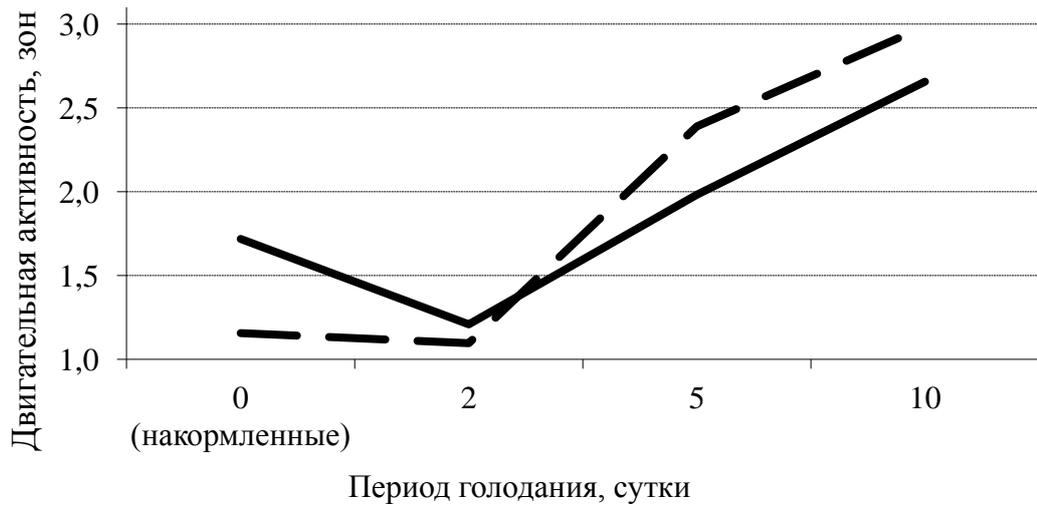


Рис. 20. Динамика двигательной активности в реоградиенте в течение голодания у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из донной (- - -) и пелагической (—) группировок.

Таблица 6. Уровни значимости различий (p , по критерию Стьюдента) средних значений двигательной активности в реоградиенте в течение голодания у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из пелагической и донной группировок.

Группировка рыб	Пелагическая				
	Период голодания, сут.	0	2	5	10
Донная	0	<0.001	0.006	<0.001	<0.001
	2	0.66	0.54	<0.001	<0.001
	5	<0.001	<0.001	0.07	0.003
	10	<0.001	<0.001	0.01	0.17

Таким образом, в период вторичного расселения поведение молоди, обитавшей в условиях пространственного разделения в течение 3.5 месяцев, после перехода в миграционное состояние существенно различалось. Большинство особей из пелагической группировки скатывались вниз по течению (преобладал отрицательный тип реореакции). А особи донной группировки двигались как вниз

по течению, так и вверх против него, в равном соотношении (одинаковое соотношение положительного и отрицательного типов реореакции). Одного месяца обитания в условиях пространственного разделения не достаточно для появления таких различий между группировками.

4.3.2. Влияние комплекса неблагоприятных условий обитания на реореакцию рыб

Оценивали тип реореакции молоди черноморской кумжи из пространственно разделенных группировок в миграционном состоянии при влиянии комплекса факторов. Опыты проведены на молоди, обитавшей в заведомо неблагоприятных условиях в течение 0.5 и 3.0 месяцев (в возрасте 3.0 и 5.5 месяцев, соответственно). Во время содержания рыб были превышены или находились на грани предельно допустимых (по нормам содержания лососевых рыб) многие гидрохимические показатели воды (содержания нитратов и нитритов, органическое загрязнение (БПК₅ – биохимическое потребление кислорода, за 5 суток), ХПК (химическая потребность в кислороде), а также нарушен режим кормления и температурный режим (таблица 7 прил.).

Спустя **0.5 месяца** после перехода к территориальному образу жизни еще нет достоверных различий по длине тела рыб из разных группировок.

В опытах показано, что у рыб даже в накормленном состоянии не проявляется СТР (рис. 21, А, Б) — то есть они уже находятся в миграционном состоянии из-за содержания в неблагоприятных условиях. Но содержались они в таких условиях лишь 0.5 месяца. У рыб и донной, и пелагической группировок в экспериментальном миграционном состоянии (на 10-е сутки голодания) нет различий в их реореакции (критерий Хи-квадрат, $p > 0.05$) (рис. 21 В, Г). У обеих группировок особи разделялись в равном соотношении на движущихся вверх против течения и вниз по течению. Поведение рыб разных группировок не различалось в течение всего периода голодания (критерий Хи-квадрат, $p > 0.05$).

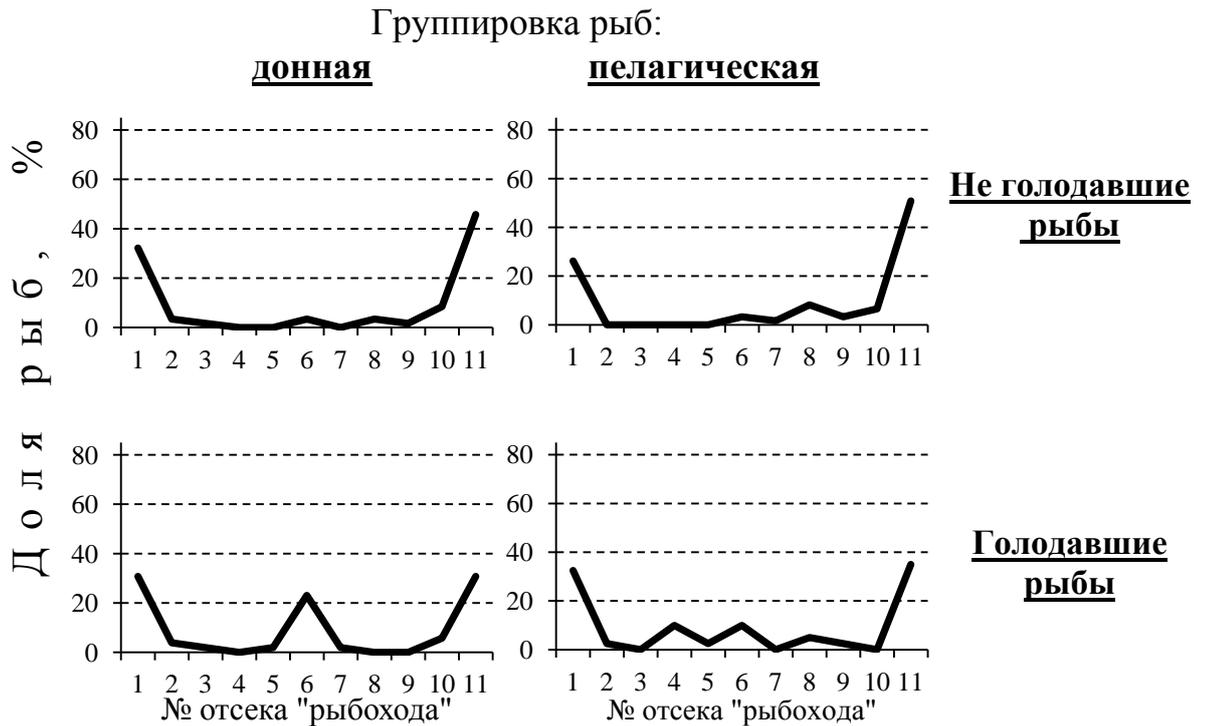


Рис. 21. Распределение по отсекам установки «рыбоход» не голодавшей и голодавшей (в течение 10 суток) молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall., обитавшей в неблагоприятных условиях и в условиях пространственного разделения в течение 0.5 месяца.

Через 3.0 месяца пространственного разделения и обитания в неблагоприятных условиях рыбы также даже без прекращения кормления находятся в миграционном состоянии (рис. 22 А, Б). Экспериментальное голодание приводит к усилению миграционного состояния. У рыб как донной, так и пелагической группировок в таком состоянии существенно увеличилась доля ОТР, то есть большинство рыб скатывалось вниз по течению (рис. 22, В, Г).

Группировка рыб:

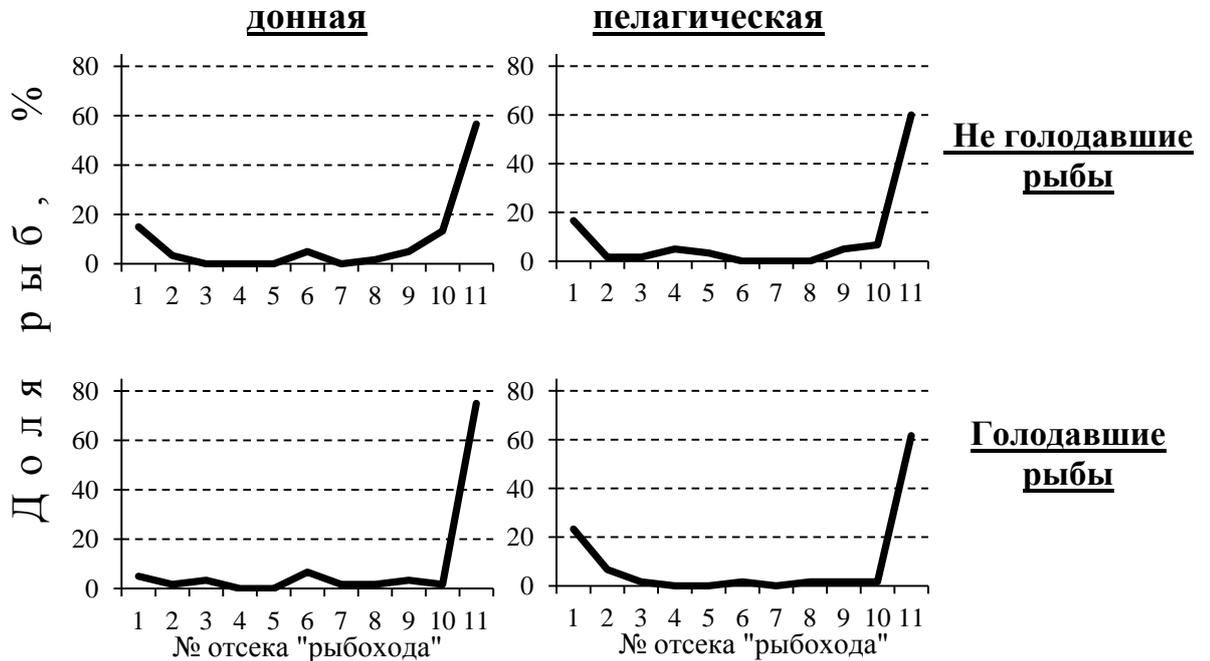


Рис. 22. Распределение по отсекам установки «рыбоход» не голодавшей и голодавшей (в течение 10 суток) молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall., обитавшей в неблагоприятных условиях и в условиях пространственного разделения в течение 3.0 месяцев.

Таким образом, показано, что не только вынужденное обитание территориальных рыб в толще воды, но и другие неблагоприятные условия влияют на формирование жизненной стратегии. Причем влияние целого комплекса неблагоприятных условий обитания «перекрывает» влияние недостатка территории. То есть и у рыб, вытесненных со дна, и у рыб, обитающих на дне, в неблагоприятных условиях существенно увеличивается доля скатывающихся особей. Изменения реореакции происходят в период от 0.5 до 3.0 месяцев обитания в таких условиях.

* * *

В результате исследования дифференциации в период вторичного расселения можно заключить следующее. Агрессивное поведение черноморской кумжи, связанное с территориальным образом жизни, при недостатке территории является механизмом разделения молоди на пространственные группировки. Пространственное разделение, характеризующееся обитанием в разных условиях, обуславливает дифференциацию на группировки, различающиеся по комплексу признаков: возникают различия в размерных и весовых показателях, особенностях питания, поведении и соотношении отдельных фракций индивидуальных фосфолипидов у молоди из разных группировок. Длительное (в течение 3.0–3.5 месяцев) вынужденное обитание в толще воды или в других неблагоприятных условиях ведет к изменению миграционного поведения рыб – повышается доля рыб, скатывающихся в миграционном состоянии вниз по течению.

Глава 5. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МОЛОДИ РЫБ В ОНТОГЕНЕЗЕ

В главе обсуждаются полученные результаты по вопросам дифференциации молоди на различных этапах онтогенеза, рассматриваются некоторые поведенческие механизмы пространственного разделения молоди, доказывающиеся формирование фенотипических группировок в процессе пространственного разделения и оценивается связь наблюдаемой дифференциации с формированием жизненной стратегии.

У лососевых дифференциация, связанная с расселением молоди и разделением ее на фенотипические группировки, проявляется по широкому диапазону морфологических, физиологических, биохимических, поведенческих характеристик. При постоянстве условий окружающей среды, вызывающих дифференциацию, она может оказывать влияние на формирование жизненных стратегий рыб.

Дифференциации следует рассматривать в тесной связи с миграциями, рассмотренными в работе Д.С. Павлова с соавторами (2007а). Различные типы миграции, с помощью которых происходит расселение, могут быть как механизмом, так следствием дифференциации. Они наблюдаются на различных этапах жизненного цикла и позволяют эффективно реагировать на изменения условий среды (Павлов и др., 2007а). Первичные условия, которые включают всю цепь механизмов расселения и дифференциации, могут быть различными: ухудшение газового и температурного режимов, резкое снижение уровня воды, территориальное поведение других рыб, влияние хищников и др. Ведущее значение среди условий, вызывающих как миграции, так и дифференциацию, имеет ухудшение кормовой базы. При этом стимулом к расселению и последующей дифференциации является, возможно, и не реакция на количество корма, а эволюционно сложившиеся механизмы, которые срабатывают раньше, чем нехватка корма окажет влияние на всю популяцию (Бакштанский и др., 1971, 1976). У лососевых такими механизмами являются первичное расселение (см. раздел 5.1) и территориальное поведение (см. раздел 5.2), которое проявляется у

рыб с длительным периодом территориального образа жизни молоди. При этом первичное расселение носит довольно стабильный характер, а проявление территориального поведения во много зависит от внешних условий обитания рыб.

5.1. Врожденная дифференциации в период первичного расселения молоди

Как было показано в обзоре литературы, по размерам, массе и объёму запасённых веществ икринки лососевых, и в частности атлантического лосося, отличаются друг от друга (Казаков, 1982). Такая разнокачественность икры (Павлов и др., 2007а) в последующем сказывается на интенсивности роста и развитии ранней молоди, а также влияет на ее поведение (Snyder, 1990) и на результаты первичного расселения сеголетков лососевых из нерестовых гнёзд (Веселов, Калюжин, 2001). Наряду с указанной разнокачественностью в икре наблюдается и дифференциация (Нечаев и др., 1998). Она отмечается у многих видов рыб (в том числе и лососевых) с компактной кладкой (Павлов и др., 2007а), детерминирована химическими сигналами от соседних икринок, не связана с особенностями обитания молоди. На примере плотвы показано, что возникают различия по биохимическим показателям – у «мигрантов» концентрация катехоламинов и кортикостероидов выше, чем у «резидентов». К периоду ранних личинок различия усиливаются – группировки различаются по уровню энергетического обмена, размерам тела и поведению (по критическим скоростям течения, реопреферендуму и двигательной активности рыб). В дальнейшем эти различия уменьшаются и исчезают и на мальковых этапах, когда заканчивается покатная миграция (первичное расселение) молоди (Павлов и др., 1998, 2007а; Нечаев и др., 2000).

Под первичным расселением в работе понимается расселение личинок из нерестовых бугров (гнезд) с момента перехода на смешанное питание до перехода к территориальному образу жизни. Этот процесс длится от 1 до 2 недель (Веселов, Калюжин, 2001).

В опытах на атлантическом лососе показаны различия особей притоковой и прибрежной группировок по ряду поведенческих показателей. Особи притоковой группировки, отличающиеся повышенной критической скоростью течения, положительным типом реореакции и выраженным реопреферендумом, соответствуют фенотипической группировке «мигранты», рассмотренной в работе Д.С. Павлова с соавторами (2007а); а особи прибрежной группировки со статическим и отрицательным динамическим типами реореакции, у которых реопреферендум не выражен, - «резидентам». Это указывает на то, что наблюдаемая нами дифференциация молоди на фенотипические группировки возникла еще в икре. Кроме того, наши исследования проводились в первые дни появления мальков лосося в притоке, а до этого времени все особи находились в сходных гидравлических условиях главного русла Варзуги. Поэтому влияние тренировки на величину выбранных показателей реореакции рыб незначительно. Следовательно, разное отношение к течению и исходно разные локомоторные возможности связаны не с внешними условиями существования мальков. То есть дифференциация молоди атлантического лосося, которая обеспечивает первичное расселение, обусловлена не внешними условиями, а врожденными механизмами.

Для понимания роли указанной дифференциации в процессе пространственного разделения мальков атлантического лосося в естественных условиях рассмотрим схему их первичного расселения, составленную по результатам нашей работы – в месте впадения притока Ареньга в основное русло реки Варзуга (рис. 23).

После кратковременного ската большинства личинок из русловых нерестилищ к нижней границе порога молодь начинает активно перемещаться вдоль границы порога к прибрежью реки. В месте слияния вод Ареньги и Варзуги, обозначенном на схеме как область выбора, мальки попадают в реоградиентные условия. Здесь они, в зависимости от своих локомоторных возможностей и отношения к течению, то есть в зависимости от принадлежности к фенотипической группировке, выбирают потоки, различающиеся скоростным

режимом. В притоке Ареньга скорости течения выше – 0.98 (0.82–1.28) м/с, чем в Варзуге – 0.74 (0.70–0.95) м/с (Pavlov et al., 2009б). Особи одной группировки более сильные (с повышенной критической скоростью течения), у которых в опытах выше вероятность проявления положительного типа реореакции, чаще выбирают сильное течение и оказываются в притоке. Особи другой группировки, более слабые, со статическим и отрицательным типами реореакции, у которых реопреферendum не выражен, предпочитают прибрежье основного русла Варзуги. Так мальки попадают в водотоки, различающиеся биотическими и абиотическими условиями. В частности, биотоп притока Ареньга отличается от прибрежного биотопа Варзуги более богатой кормовой базой для лососей в возрасте 0+ (Шустов, 1983; Барышев, 2004).

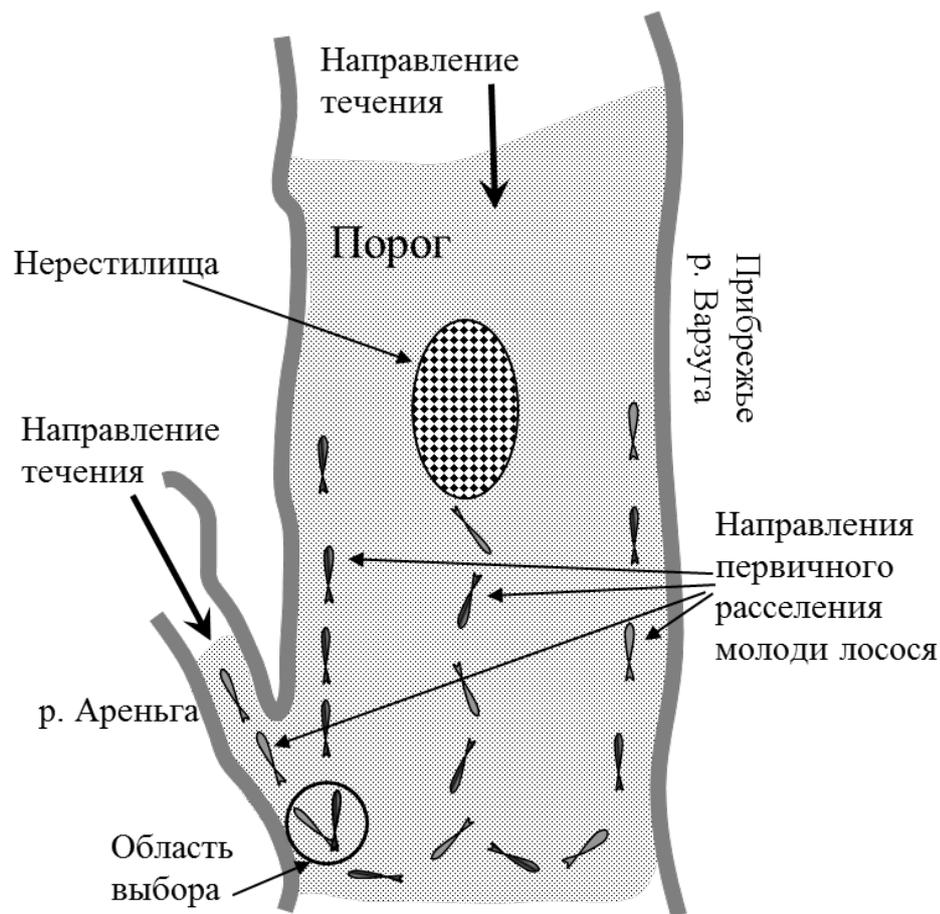


Рис. 23. Схема первичного расселения и образования пространственных группировок у молоди атлантического лосося *Salmo salar* в районе слияния рек Варзуга и Ареньга (по Павлов и др., 2007б).

В заводских условиях разведения, благодаря разновременному созреванию икры, происходит пространственное разделение молоди: ранее выклюнувшиеся личинки переходят к пелагическому образу жизни и составляют пелагическую группировку рыб, остальные особи, выклюнувшиеся позднее, в данный период составляют донную группировку. В опытах у большинства особей черноморской кумжи в возрасте 2-3 недель территориальное поведение ещё не проявляется – они даже при наличии свободной территории на дне не занимают ее. Агрессия, свойственная территориальному образу жизни, выражена крайне слабо и не играет значимой роли в процессе расселения. Агрессивные акты отмечены лишь у отдельных особей, у которых уже, вероятно, закончился период первичного расселения. Отсутствие агрессивных взаимодействий у молоди в период расселения из нерестовых гнезд отмечалось также в других работах (Beall et al., 1989). В естественных условиях молодь лососевых в этом возрасте выходит из грунта; её первичное расселение связано с подъёмом в пелагиаль для заполнения воздухом плавательного пузыря (Павлов и др., 2010а). Временный подъем в пелагиаль характерен для всех личинок, независимо от условий обитания; но, в связи с разнокачественностью икры, наблюдается не у всех особей одновременно. Такой подъем относится к неспецифическим врожденным поведенческим реакциям, которые проявляются независимо от условий обитания личинок и является предпосылкой покатной миграции первого типа (Павлов и др., 2007а). В заводских условиях временный подъем рыб в толщу воды также наблюдается, но из-за замкнутости заводских бассейнов, он не ведёт к расселению и не обуславливает дальнейшую внутрипопуляционную дифференциацию.

Таким образом, поведенческим механизмом расселения и пространственного разделения молоди лососевых рыб в период первичного расселения является их разное отношение к течению (реореакция), обусловленное дифференциацией, возникшей еще в икре. Этот механизм заключается в том, что при попадании молоди в реоградиентные условия (в месте впадения притока в основное русло реки) особи разных фенотипических группировок выбирают

потоки с разными скоростями течения. Сильные особи (с повышенной критической скоростью течения) с выраженной мотивацией к движению против течения (с положительным типом реореакции и выраженным реопреферendumом) в основном двигаются против более скоростного потока и оказываются в притоке. А особи со статическим и отрицательным типами реореакции, у которых реопреферendum не выражен, предпочитают поток с меньшей скоростью и оказываются в прибрежье основной реки. Агрессивное поведение не играет значимой роли в этот период. Успешная реализация описанного механизма ведет к расселению личинок и мальков и расширению ареала обитания; при попадании в разные условия обитания в будущем может вести к новой дифференциации на фенотипические группировки.

5.2. Внешне обусловленная дифференциация в период вторичного расселения

Непосредственные условия возникновения внешне обусловленной дифференциации носят более лабильный характер, в сравнение с врожденной дифференциацией. Определяющими факторами среды в этом аспекте являются: плотность населения, обеспеченность пищей и местами обитания (территорией).

5.2.1. Агрессия как пусковой механизм пространственного разделения

По завершению первичного расселения молодь переходит к территориальному образу жизни с соответствующим возрастанием агрессивности (Thorpe, 1977; Faush, 1984; Metcalfe et al., 1992). В заводских условиях, при недостатке свободных площадей дна в бассейне, агрессивное поведение, связанное с территориальным образом жизни, становится механизмом вытеснения части особей в толщу воды. В результате к возрасту 5.5–6.0 месяцев в бассейнах большое число рыб распределяются в толще воды. Не имея возможности покинуть бассейн, эти рыбы вынуждены приспосабливаться к обитанию в толще.

Для понимания механизмов дифференциации в период вторичного расселения рассмотрим процесс становления пространственного разделения и иерархических взаимоотношений территориальной молоди черноморской кумжи в модельных условиях. А именно, на примере молоди из группировок, сформировавшихся в заводских бассейнах до начала опытов (первичные группировки), отсаженных отдельно в разные садки. Длительное содержание молоди в условиях недостатка дна не изменило территориального поведения, характерного для молоди черноморской кумжи в естественной среде обитания, и в новых садках происходило новое разделение рыб на донную и пелагическую группировки.

В первые дни становления пространственного разделения поведение рыб в основном направлено на поиск и захват места на дне садка. Распределение в пространстве не постоянно. На данном этапе, наряду с врождённой программой (стереотипом) территориального поведения, сказывается предшествующий опыт: в течение первых суток у рыб из донной группировки в новом садке на дне оказывается в среднем большее число особей, чем у рыб из пелагической. В дальнейшем распределение становится постоянным: плотность на дне в среднем одинакова у особей обеих первичных группировок. Длительность этого этапа зависит от плотности посадки: 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.

В процессе формирования пространственного разделения более агрессивны те особи, которые ещё не выбрали для постоянного обитания ту или иную стацию (дно или толщу воды). У рыб, определившихся со своим положением в пространстве, агрессия снижается. При этом изменяется направленность актов агрессии: уменьшается число столкновений между представителями вновь образовавшихся (вторичных) пространственных группировок, и увеличивается доля взаимодействий рыб, принадлежащих к одной вторичной группировке.

Рассмотрим возможные причины преобладания агрессии между особями одной пространственной группировки. Можно предположить, что рыбы из рассмотренных группировок не связаны одной иерархической структурой. Это подтверждают выводы, полученные ранее (Fenderson et al., 1968; Moyle, 1969; Noakes, Leatherland, 1977; Metcalfe et al., 1989), где показано возникновение отдельной (собственной) иерархической структуры у заводских лососевых, вынужденных обитать в пелагиали. Возможно, прекращение агрессивных взаимодействий между обитающими у дна и обитающими в толще связано с формированием у них разных (анадромная или резидентная) жизненных стратегий. Это предположение основано на факте снижения агрессивных взаимодействий между особями в момент начала смолтификации у рыб, обитающих в толще воды, т. е. при выборе ими анадромной жизненной стратегии (Нечаев и др., 2007; Павлов и др., 2008г).

Еще одним механизмом существенного сокращения агрессивных взаимодействий особей из разных вторичных группировок могут быть различия в их пространственном распределении. Агрессивное поведение у рыб как из донной, так и из пелагической группировок 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.

В реке такое поведение приведет к тому, что сильные особи (доминантные) захватят наиболее благоприятные участки дна (территорию), а более слабые (субдоминантные), которые не смогли занять и защитить территорию, будут скатываться вниз по течению в поисках свободного участка. В результате происходит вторичное расселение и расширяется ареал обитания данной генерации. Следует отметить, что агрессивное поведение, свойственное территориальному образу жизни, как механизм пространственного разобщения проявляется в условиях недостатка участков местообитания. Если же в период

первичного расселения особи расселились на достаточном расстоянии друг от друга (с достаточным количеством корма), то агрессия может не проявляться.

Таким образом, к известным ранее причинам (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981, 1988; Попова, Легкий, 1984; Кириллов, 1997; Moore, 2002), вызывающим внешне обусловленную миграцию (III тип) (Павлов и др., 2007а) и связанную с ней дифференциацию, по результатам данной работы, можно добавить внутривидовую конкуренцию рыб за жизненно необходимый ресурс, который находится в недостатке. Пусковым механизмом в случае конкуренции является агрессия, свойственная территориальному образу жизни.

5.2.2. Формирование фенотипических группировок

В результате пусковых механизмов, таких как первичное расселение и агрессивное поведение, свойственное территориальному образу жизни, возникает пространственное разделение – молодь попадает в разные условия обитания. Продолжительное обитание в разных условиях усиливает различия, имеющиеся у рыб, что приводит к формированию фенотипических группировок, то есть к внешне обусловленной дифференциации.

Исследованная нами молодь атлантического лосося в возрасте 0+ расселяется в приток и побережье Варзуги (см. главу 3 и раздел 5.1). Обитание в водотоках с разными условиями (Шустов, 1983; Барышев, 2004; Pavlov et al., 2009б) приводит к формированию двух фенотипических группировок, различающихся по размеру и массе тела, по уровням энергетического и липидного обменов (Павлов и др., 2007б, 2008б, 2009).

На примере черноморской кумжи по результатам данной работы также показано, что обитание рыб в возрасте 0+ в условиях пространственного разделения ведет к дифференциации молоди на фенотипические группировки, различающиеся по размерным и весовым (см. раздел 5.2.2.1), липидным (см. раздел 5.2.2.2) и поведенческим (см. раздел 5.2.2.3) показателям.

Размерные и весовые показатели и особенности питания

Результаты данной работы показывают, что обитание в условиях недостатка территории в течение 0.5–1.0 месяца уже сказывается на длине тела рыб – возникают достоверные различия. Но дифференциация молоди на группировки, различающиеся по длине тела, статистическим показателем которой является бимодальное распределение выборки, происходит спустя 3.5–4.0 месяца пространственного разделения молоди.

Показано, что к этому времени у пространственно разделенной молоди возникают различия не только в размерных, но и в весовых показателях и показателях питания. Особи донной группировки превосходят особей пелагической по показателям питания (весу содержимого желудков, индексу наполнения желудков, индексу относительной массы), в то время как особи пелагической группировки быстрее растут – у них больше длина тела, масса тела и порки. Причины ускоренного роста рыб, обитающих в толще, можно объяснить многими причинами, например:

- стимулирующим воздействием на рост организмов умеренной двигательной активности при вынужденном обитании в толще воды (Чекунова, 1974; Белокопытин, 1993; Озернюк, 2000); в наших условиях особи у дна двигаются существенно меньше особей в толще;

- известным фактом ускорения роста субдоминантов при невозможности монополизации корма доминантами (Martin-Smith, Armstrong, 2002; Abbott, Dill, 1989); в наших условиях при подаче корма с поверхности первыми его поедают «пелагические» рыбы;

- более ранним созреванием рыб у дна, связанным с формированием разных (Павлов и др., 2010а) жизненных стратегий (в возрасте 1+ гонады рыб жилой формы имеют более поздние стадии зрелости, чем у рыб проходной формы (Pavlov et al, 2010а));

- лучшими кормовыми условиями у рыб, обитающих в толще, из-за частичного вымывания питательных веществ из кормовых гранул при оседании на дно.

Верификация гипотез требует проведения специальных исследований. Наиболее вероятной на данном этапе исследования представляется первая из приведенных.

Показатели липидного обмена

Сеголетки черноморской кумжи из двух пространственных группировок, различающихся поведением (см. раздел 4.2.3), сходны по количественному содержанию общих липидов. Однако у рыб из исследуемых группировок отмечены различия по фракционному составу фосфолипидов. Выявленные различия свидетельствуют о начале липидной перестройки в связи с переходом молоди кумжи к пелагическому образу жизни и могут являться основой для формирования в дальнейшем устойчивой дифференциации рыб на группировки с разным липидным статусом, как это было показано на атлантическом лососе, микиже и кижуче. (Павлов и др., 2007б, в, 2008б, 2010б).

Помимо данных, полученных в рамках исследования, имеются данные литературы, которые подтверждают формирование фенотипических группировок в результате пространственного разделения молоди. В частности, показаны различия между рыбами из донной и пелагической группировок по уровню тиреоидных и половых стероидных гормонов в крови (Павлов и др., 2014б). На атлантическом лососе также было показано, что пространственное разделение на рыб, обитающих в толще воды и на дне, сопровождается различиями в гормональном статусе – по содержанию катехоламинов и кортикостероидов (Нечаев и др., 2007).

На примере атлантического лосося, расселяющегося по биотопам рек Ареньги и Варзуги в возрасте 0+, было показано, что в разных условиях обитания (в притоке и прибрежье Варзуги) усиливаются различия между рыбами, что

приводит к формированию двух фенотипических группировок атлантического лосося, которые различаются по размеру и массе тела, по уровням энергетического и липидного обменов (Pavlov et al., 2007; Павлов и др., 2008б). Дифференциация на группировки с различным липидным статусом (Павлов и др., 2007б) может быть одной из компонент, определяющих становление внутривидового разнообразия и, соответственно, оказывать влияние на формирование жизненной стратегии рыб, определять сроки их будущей смолтификации и возврата на нерест (Павлов и др., 2010а).

Реореакция

В результате пространственного разделения большая часть заводских сеголетков черноморской кумжи, не имея возможности покинуть бассейн, оказывается в толще воды, где ведет групповой образ жизни, а меньшая часть – у дна, проявляет территориальное поведение, что характерно для этого подвида в естественных условиях обитания в этот период развития. Пелагический образ жизни неестественен для молоди кумжи в этом возрасте, что сказывается на поведении рыб.

При этом при оценке изменений, возникающих у рыб пелагической группировки при переходе к обитанию в толще, следует ожидать преобладание динамических типов реореакции. Кроме того, у особей, большую часть времени плавающих в пелагиали, логично ожидать и большую, чем у рыб, находящихся у дна, двигательную активность. Для рыб с территориальным поведением характерно длительное обитание в одном месте (Казаков, 1982), поэтому у них должен преобладать статический тип реореакции.

Установлено, что 1.0 месяца обитания в условиях пространственного разделения не достаточно для появления ожидаемых различий – реореакция у рыб из донной и пелагической группировок была сходной. Все подопытные рыбы в основном проявляют статический тип реореакции. Намечается тенденция к

увеличению динамических типов реореакции у рыб из пелагической группировки, по сравнению с рыбами из донной.

Спустя 3.5 месяца пространственного разделения возникают различия в реореакции рыб исследуемых группировок. Среди молодежи 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 рыб донной группировки 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, при повышенной двигательной активности, явно преобладали особи с динамическими типами реореакции (78% особей).

Если соотношение рассмотренных показателей реореакции (типа реореакции и двигательной активности в реоградиенте), 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, это 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 сеголетков 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 донной группировки обусловлены их доминантным положением. Известно, что доминанты являются, как правило,

физически более сильными особями. Поэтому закономерно, что они обладают большей сопротивляемостью течению.

Таким образом, у рыб из пространственно разделённых группировок (донной и пелагической) наблюдается дифференциация по отношению к течению по всем проанализированным показателям реореакции.

В целом, при рассмотрении различий, возникающих в процессе пространственного разделения, на основании данных настоящей работы и данных литературы можно заключить следующее. Пространственное разделение территориальной молодежи, приводящее к обитанию в разных условиях, ведет к формированию фенотипических группировок, различающихся по целому ряду морфологических, биохимических и поведенческих признаков.

5.2.3. Формирование жизненной стратегии

Как было показано в обзоре литературы, характер питания, интенсивность обмена, темп роста и липидный статус во многом определяют потенциально возможную дифференциацию на мигрантов и резидентов. Основной причиной формирования анадромной жизненной стратегии является недостаток жизненно необходимых ресурсов, прежде всего пищи (Павлов, Савваитова, 2008; Павлов и др., 2008в; Pavlov et al., 2009б). На микиже и кижуче было показано, что формирование жизненной стратегии в значительной степени детерминировано предыдущим периодом жизни рыб, в частности, трофическими условиями нагула в год, предшествующий миграции в море (Павлов и др., 2007в, 2010б). В данном разделе будут рассмотрены причины, оказывающие влияние на данный процесс, и длительность их воздействия.

Эксперименты, проведённые на голодающих рыбах, позволили частично ответить на вопрос, есть ли у молодежи черноморской кумжи в этом возрасте признаки будущего разделения на мигрантов и резидентов. Поведение рыб в миграционном состоянии, а именно, направление расселения, демонстрирует потенциальную склонность рыб к выбору жизненной стратегии. То есть

кратковременное отсутствие пищи (экспериментальное голодание) прекращает проявление стереотипа территориального поведения, а проявление стереотипа миграции в море или стереотипа расселения по реке определяется условиями жизни в предыдущий период. При этом можно предполагать, что будущие резиденты будут искать место для обитания как выше по течению, так и ниже, то есть статический тип реореакции у них должен смениться на динамический (как положительный, так и отрицательный); а будущие мигранты – ниже по течению, то есть у них должен преобладать отрицательный тип. Естественно при этом следует ожидать также и увеличение двигательной активности и для мигрантов, и для резидентов.

Влияние разной продолжительности обитания у дна и в толще воды на формирование жизненной стратегии

В наших экспериментах, на черноморской кумже, было показано, что не только недостаток корма, но недостаток территории при достаточном обеспечении кормом, оказывает влияние на формирование жизненной стратегии.

У особей, обитавших в условиях пространственного разделения в течение 3.5 месяцев, в миграционном состоянии обнаружилось ранее скрытое различие в реореакции, которые могут указывать на вероятность проявления в дальнейшем разных жизненных стратегий. У всех подопытных рыб существенно выросла двигательная активность, практически исчезли особи со статическим типом реореакции и ярко проявились различия в направлениях перемещения у рыб из донной и пелагической группировок. Рыбы из пелагической группировки длительное время жили в условиях недостатка ресурса (территории). Возможно, именно поэтому у них в опытах резко преобладают особи, перемещающиеся вниз по течению (73% с ОТР против 27% с ПТР). То есть у пелагической группировки большинство рыб уходят из непригодного для обитания места вниз по течению, что в естественных условиях существенно увеличивает вероятность их миграции в море. Следовательно, в поведении рыб из пелагической группировки проявляются черты, характерные для поведения мигрантов. У рыб из донной

группировки отмечено движение как по течению, так и против течения, которое проявляется примерно с равной вероятностью (48% с ОТР против 48% с ПТР). Те особи донной группировки, которые ищут новое место для обитания, двигаясь против течения, удаляются от устья реки. Такое поведение приведёт к тому, что, как минимум, половина рыб этой группировки останется в реке. При этом у них уменьшается вероятность ската в море – в поведении рыб из донной группировки проявляются черты, характерные для поведения резидентов. То есть у рыб с территориальным поведением велика вероятность проявления резидентной жизненной стратегии при достижении возраста смолтификации, а у рыб, обитающих в толще воды, – анадромной.

Следует остановиться на поведении рыб в процессе перехода в миграционное состояние (на 2-е сутки голодания), которое существенно отличается от поведения рыб в миграционном и немиграционном состояниях. Когда подопытные рыбы были лишены пищи то первым ответом (2-е сутки голодания) на изменение условий было снижение активности в потоке. Это можно интерпретировать и как переживание неблагоприятных условий, и как начало процесса перехода в миграционное состояние. Вероятно, потребность в пище (мотивация) должна достигнуть некоторого уровня, чтобы произошло "отключение" территориального поведения и переход к процессу расселения. На 10-е сут. голодания процесс перехода в миграционное состояние можно считать завершившимся – рыбы перешли к расселению.

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. Особи из пелагической группировки, находившиеся в условиях недостатка такого ресурса, как территория, в большей степени проявляют поведение, характерное для будущих мигрантов (движение вниз по течению). То есть у них велика вероятность проявления анадромной жизненной стратегии. А особи из донной группировки, обеспеченные необходимыми ресурсами (пищей и территорией

дна), в большей степени, чем особи из пелагической, проявляют поведение, характерное для будущих резидентов (движение против течения) – у них велика вероятность проявления резидентной жизненной стратегии. Различия между группировками закладываются в период от 1.0 до 3.5 месяцев обитания в условиях пространственного разделения.

Влияние комплекса неблагоприятных условий обитания на формирование жизненной стратегии

Как правило, при рассмотрении причин, влияющих на формирование жизненной стратегии, выделяют недостаток жизненно важных ресурсов – пищи и территории. Однако и другие неблагоприятные условия содержания рыб оказывают влияние на этот процесс. Причем влияние целого комплекса неблагоприятных условий обитания может «перекрывать» даже влияние недостатка территории. И у рыб, вытесненных со дна, и у рыб, обитающих на дне (которые в благоприятных условиях предпочитали резидентную жизненную стратегию), через 3.0 месяца обитания в неблагоприятных условиях увеличивается вероятность выбора анадромной жизненной стратегии. Факторы, влияющие на формирование жизненной стратегии, могут иметь различную природу. При этом решающую роль, скорее всего, играет сила и длительность воздействия неблагоприятных факторов.

Время появления первых поведенческих признаков дифференциации

При рассмотрении влияния внешних условий на формирование жизненной стратегии уместно говорить не о возрасте рыб, а именно о длительности воздействия этих условий на рыб. Это доказывается фактом того, что у рыб одного вида выбор анадромной жизненной стратегии (смолтификация) может происходить в разном возрасте (Павлов и др., 2001а; Павлов, Савваитова, 2008).

В результате опытов показано, что воздействие недостатка территории в течение 1.0 месяца и неблагоприятных условий обитания в течение 0.5 месяца не

вызывает у рыб с территориальным образом жизни предпочтения анадромной жизненной стратегии. В целом можно сделать вывод, что необходимая для появления предпочтения длительность воздействия причин должна лежать в диапазоне: от 1.0 до 3.5 месяца в первом рассмотренном случае или от 0.5 до 3.0 месяцев – во втором.

Следует отметить, что внешне обусловленная дифференциация в период вторичного расселения может наблюдаться многократно в онтогенезе, с момента перехода к территориальному образу жизни. При изменении условий обитания, вызывающих дифференциацию, со временем различия нивелируются, исчезают фенотипические группировки, как это было показано на примере атлантического лосося (Павлов и др., 2007б), и может происходить новая дифференциация (Веселов, Калюжин, 2001). Даже у особей с глубокой дифференциацией – у смолтов – при изменении условий, вызывающих смолтификацию, происходит обратный процесс – ресмолтификация, часто наблюдаемая в заводских условиях разведения. Этот вывод подтверждается не только материалами литературы, но и результатами данной работы по пересадке рыб сформировавшихся пространственных группировок в новые условия (см. раздел 4.1 и 5.2.1), где через некоторое время накопленный опыт уже не проявляется и возникает новое разделение.

Таким образом, внешне обусловленная дифференциация возникает в процессе адаптации особей к конкретным условиям среды, обеспечивая тем самым полное освоение доступных ресурсов. Начальным этапом дифференциации является пространственное разделение, механизмами которого являются первичное расселение и агрессивное поведение, проявляющееся в условиях недостатка участков местообитания. Обитание пространственно разделенной территориальной молодежи в разных условиях ведет к дифференциации на фенотипические группировки, различающихся по целому ряду морфологических, биохимических и поведенческих признаков, и может оказывать влияние на формирование жизненной стратегии. Обитание в неблагоприятных условиях

обитания, в том числе при недостатке участков местообитания (даже при достаточном обеспечении пищей), увеличивает вероятность реализации анадромной жизненной стратегии. При сохранении причин дифференциации она углубляется, образуются проходная и жилая формы и происходит миграция в море.

ВЫВОДЫ

1. Поведенческим механизмом пространственного разделения молоди атлантического лосося в период первичного расселения являются различия в ее реореакции. В реоградиентных условиях особи с повышенной мотивацией к миграции против течения (с положительным типом реореакции и выраженным реопреферendumом) и более высокой способностью сопротивляться потоку воды (с большей критической скоростью течения) в основном выбирают более скоростной поток и оказываются в притоке. А особи со статическим и отрицательным динамическим типами реореакции, у которых реопреферendum не выражен, предпочитают поток с меньшей скоростью и оказываются в прибрежье основной реки.

2. Установлено, что механизмом пространственного разделения молоди лососевых с территориальным образом жизни в период вторичного расселения является агрессия, свойственная территориальному образу жизни. Показано, что в процессе вторичного пространственного разделения более агрессивны особи, которые ещё не выбрали для постоянного обитания ту или иную стацию (дно или толщу воды). Минимальная агрессивность отмечена у особей, которые либо постоянно находятся в толще и уже не конкурируют за территорию на дне, либо всё время находятся на занятом ими участке дна и в активной борьбе за территорию не участвуют.

3. Доказано, что длительное нахождение в условиях пространственного разделения (при достаточном наличии корма) приводит к внешне обусловленной дифференциации территориальной молоди лососевых рыб на две фенотипические

группировки, различающиеся по поведенческим, размерным, весовым и биохимическим показателям, а также интенсивности питания. Среди молодежи ведущей территориальной, придонный образ жизни, преобладают особи со статическим типом реакции; для них характерны более высокие критические скорости течения и пониженная двигательная активность; они превосходят особей пелагической группировки по интенсивности питания. Среди рыб, вынужденных обитать в толще воды, преобладают быстрорастущие особи с динамическими типами реакции.

4. Время появления первых поведенческих признаков формирования жизненной стратегии в процессе дифференциации молодежи на фенотипические группировки зависит от продолжительности воздействия условий, ее вызывающих. Обитание в течение 3.5 месяцев в толще увеличивает вероятность выбора анадромной жизненной стратегии, а особи, обитающие на дне, в большей степени, чем обитающие в толще, проявляют поведение, характерное для будущих резидентов. Различия между группировками закладываются в период от 1 до 3.5 месяцев обитания в условиях пространственного разделения. Воздействие комплекса неблагоприятных условий, длительностью более 0.5, но менее 3.0 месяцев, увеличивает вероятность выбора анадромной жизненной стратегии.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

- V_k – критическая скорость течения для рыб;
- ПТР – положительный тип реореакции;
- СТР – статический тип реореакции;
- ОТР – отрицательный тип реореакции;
- ВДГ – вторичная донная группировка рыб;
- ВНГ – вторичная группировка рыб, не определившихся с выбором постоянного обитания (дно или толща воды);
- ВПГ – вторичная пелагическая группировка рыб;
- ОЛ – общие липиды;
- ОО – обезжиренный остаток;
- ТАГ – триацилглицерины;
- ФЛ – фосфолипиды;
- ХС – холестерин;
- ЭХС – эфиры холестерина;
- ФХ – фосфатидилхолин;
- ФЭА – фосфатидилэтаноламин;
- ФС – фосфатидилсерин;
- ФИ – фосфатидилинозитол;
- СФМ – сфингомиелин;
- ЛФХ – лизофосфатидилхолин;
- НФЛ – неопределенные фосфолипиды;
- БПК₅ – биологическая потребность в кислороде за 5 суток, мг O₂/л;
- ХПК – химическая потребность в кислороде, мг O₂/л.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Асланова Н.Е.* Экспериментальное изучение поведения рыб в потоке. // Докл. ВНИРО, 1952. Вып. 1. С. 13-18.
2. Атлантический лосось. / Под ред. Р.В.Казакова. СПб: Наука, 1998. 575 с.
3. Атлас пресноводных рыб России. В 2-х т. Т. 1./ Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с.
4. *Бакитанский Э.Л., Бобырина И.А., Нестеров В.Д.* Условия среды и динамика ската молоди атлантического лосося. // Тр. ВНИИ морск. рыб. хоз-ва и океаногр., 1976. Т. 113. С. 24–32.
5. *Бакитанский Э.Л., Нестеров В.Д.* Поведение молоди атлантического лосося в период ската в зависимости от условий среды. // В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд. Ин-та зоол. АН СССР, 1976. С. 8–9.
6. *Бакитанский Э.Л., Римш Е.Я., Кязимов И.Б.* Эффективность лососёвых рыбоводных заводов в бассейне Куры, а также экологические особенности форели и кумжи // Тр. ВНИРО, 1971. Т. 81. С. 38–76.
7. *Баранникова И.Л.* О нейрогуморальной регуляции миграций проходных рыб в связи с их поведением в условиях гидростроительства // Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений. Л.: Наука, 1967. С. 99-106.
8. *Баранникова И.Л.* Функциональные основы миграции рыб. // Л.: Наука, 1975. 210 с.
9. *Барач Г.П.* Значение ручьевой форели в воспроизводстве запасов черноморского лосося (кумжи) // Зоологический журнал, 1952. Т.31. Вып. 6. С. 906-915.
10. *Барач Г.П.* Биология и воспроизводство запасов черноморского лосося // Тез. докл. совещания по рыбоводству. М, 1954. С. 67-68.
11. *Барач Г.П.* Биология и воспроизводство запасов черноморской кумжи (лосося-форели) // Труды совещания по рыбоводству. М., 1957. С. 235-242.

12. *Барач Г.П.* Динамика ската лососевой молоди и единый фонд воспроизводства лососево-форелевых стад Черноморского бассейна // Тр. научно-исслед. рыбхоз. ст. Грузии, 1960. Т. 5. С. 54–64
13. *Барач Г.П.* Черноморская кумжа (лосось–форель). // Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 1962. 11 с.
14. *Барышев И.А.* Амфибиотические насекомые выростных участков молоди атлантического лосося в бассейне реки Варзуга // Мат-лы II Всеросс. симп. по амфибиотич. и водным насекомым. Воронеж, 2004. С. 7–13.
15. *Белокопытин Ю.С.* Энергетический обмен и двигательная активность морских рыб: автореферат дис. ... доктора биологических наук : 03.00.18 Севастополь, 1993. 56 с.
16. *Берг Л.С.* О черноморском лососе (*Salmo salar labrax* Pall.) // Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, 1909. Т.13 (1908). С. 255-266.
17. *Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. В двух томах. Том 1. М.: Мир, 1989. 546 с.
18. *Веселов А.Е., Калюжин С.М.* Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. // Петрозаводск: Изд-во Карелия, 2001. 160 с.
19. *Гербильский Н.Л.* Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб // Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. М.; Л.: Наука, 1965. С. 23–31.
20. *Дгебуадзе Ю.Ю.* Экологические закономерности изменчивости роста рыб. // М.: Наука, 2001. 276 с.
21. *Дорофеева Е.А.* Кариологические основы систематического положения каспийского и черноморского лососей // Вопр. ихтиол., 1967. Т 5, № 1. С. 38-45.
22. *Жукинский В.Н.* Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. М.: Агропромиздат, 1986. 245 с.

23. Жукинский В.Н. Субпорционность созревания, перезревания и выметывания икры у рыб в связи с исследованием ее разнокачественности // Разнокачественность онтогенеза у рыб. Киев: Наукова думка, 1981. С. 7—36.
24. Залепухин В.В. О соотношении терминов «биоразнообразии» и «разнокачественности» в экологии // Поволжский экологический вестник. Волгоград, 2001. Вып. 8. С. 100—106.
25. Залепухин В.В. Теоретические аспекты биоразнообразия: учебное пособие. // Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2003. 192с.
26. Зелинский Ю.П. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. // Л.: Наука, 1985. с.128.
27. Зорбиди Ж.Х. Морфобиологическая разнокачественность и выживаемость кижуча *O. kisutch* (Walb.) (Salmonidae) в период раннего онтогенеза на примере поздней расы // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Сб. науч. тр. КамчатНИРО, 1998. Вып. 4. С. 131—139.
28. Зорбиди Ж.Х., Польшцев Я.В. Биологическая и морфометрическая характеристика молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. тр. КамчатНИРО, 2000. Вып. 5. С. 80—93.
29. Казаков Р.В. Биологические основы разведения атлантического лосося. // М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. 144 с.
30. Казаков Р.В. Атлантический лосось. // СПб.: Наука, 1997. 575 с.
31. Казаков Р.В., Веселов А.Е. Закономерности смолтификации атлантического лосося // Атлантический лосось (ред. Казаков Р.В.). СПб.: Наука, 1998. С. 195—241.
32. Казанский Б.Н. Внутривидовая биологическая разнокачественность и ее значение для воспроизводства осетровых при гидростроительстве // Тезисы научной сессии ЦНИОРХа. Астрахань, 1973. С. 21-24.

33. Кириллов П.И. Суточная динамика питания личинок плотвы в период их покатной миграции в реке Б. Коша // Вопросы морфологии и экологии животных. Сборник научных трудов ТвГУ. Тверь, 1997. С. 34–39.
34. Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С. 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, 2007. С. 51–55.
35. Кириллова Е.А. 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. Владивосток, 2008. С. 292–301.
36. Кириллова Е.А. Покатная миграция молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (законо-мерности и механизмы): автореферат дисс... канд. биол. наук. М., 2009. 22 с.
37. Кириллова Е.А., Кириллов П.И. Морфоэкологические показатели и питание ранней молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в период покатной миграции [р. Коль, Камчатка] // VIII Международная конференция по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных (Светлогорск, Калинингр. обл., 19-23 апр. 2010 г.) : тез. докл. Калининград, 2010. С. 49-50.
38. Кириллова Е.А., Кириллов П.И. Питание молоди кижуча и микижи в период их покатной миграции. // Тез. IV Всерос. конф. по поведению животных. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 268–269.
39. Красная книга Российской Федерации (животные). М.: АСТ, Астрель, 2001. 750с.
40. Красная книга Краснодарского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. — Краснодар: Книжное издательство, 1994. 285 с.

41. *Крохин Е.М.* Материалы к познанию карликовой красной в дальнем озере (Камчатка) // *Вопр. Ихтиол.* Т. 7. Вып. 3, 1967. С. 433–445.
42. *Кузицин К.В., Пустовит О.П., Павлов Д.С., Савваитова К.А.* Морфобиологические особенности покатной молоди микижи *Parasalmo mykiss* из некоторых рек западной Камчатки в связи со смолтификацией // *Вопр. ихтиологии*, 2002. Т. 42. № 6. С. 751–762.
43. *Лабас Ю.А.* Сенсорно-этологические основы пищевой избирательности у рыб – эврифагов // *Распределение и поведение рыб* М.:ИЭМЭЖ АН СССР, 1992. С. 165-216.
44. *Лебедев Н.В.* Элементарные популяции рыб. М.: Пищевая промышленность, 1967. 211 с.
45. *Медников Б.М.* Проблема видообразования и адаптивные нормы // *Журн. общ. биол.*, 1987. Т. 48. № 1. С. 15–26.
46. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
47. *Михеев В.Н.* Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. отв. ред. Д.С. Павлов. Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцов. М., 2006. 191 с.
48. *Мочек А.Д.* Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука, 1987. 270 с.
49. *Натензон М.М.* Исследование поведения ранней молоди кеты и радужной форели в потоке воды и у сетчатых заграждений. // *Биологические основы применения рыбозащитных и рыбопропускных сооружений.* М., 1978. С. 138-147.
50. *Нечаев И.В., Павлов Д.С., Глухова Е.В.* Эффект взаимодействия эмбрионов плотвы в кладке и постэмбриональные последствия этих взаимодействий. *ДАН*, 2000. Т. 374, № 6. С. 839-842.

51. Нечаев И.В., Павлов Д.С., Никандров В.Я. Развитие этолого-физиологической дифференциации между пестрятками и серебрянками атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии, 2007. Т. 47. № 6. С. 799–818.
52. Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 3е изд., перераб, 1974. 366 с.
53. Озернюк Н.Д. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 2000. С. 264.
54. Павлов Д.С. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука, 1970. 148 с.
55. Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.
56. Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в реке Озерная и озере Курильское // Вопросы ихтиологии, 2013. Т. 53. № 1. С. 87–95.
57. Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кузицин К.И. и др. Покатная миграция сеголетков лососевых рыб в реке Коль (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы IX международной научной конференции, посвященной 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского. Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс», 2008а. С. 95-98.
58. Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. и др. Покатная миграция молоди лососёвых рыб и круглоротых в бассейне реки Утхолок // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII международной научной конференции, посвященной 25-летию организации Камчатского отдела Института биологии моря. Изд-во Камчатпресс, Петропавловск-Камчатский, 2006. С. 112–115.
59. Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Агрессивное поведение как механизм пространственной дифференциации молоди лососевых рыб (на примере черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*) // Вопросы ихтиологии, 2014а. Т.54. № 2. С. 216–224. [J. Ichthyol. 54 (2), 186–194 (2014)]

60. Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопросы ихтиологии, 2010а. Т. 50. № 2. С. 251–261.
61. Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Различия размерных и весовых показателей и особенностей питания заводской молоди черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* pall.) из двух пространственных группировок. // Доклады академии наук, 2012. Т. 445. № 4. С. 479–481.
62. Павлов Д.С., Лунандин А.И., Костин В.В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 2007а. 213 с.
63. Павлов Д.С., Маслова Е.А. Покатная миграция и питание молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в северной части ареала на Камчатке // Известия РАН. Серия биологическая, 2006. № 3. С. 314–326. [Biology Bulletin. 33 (3), 248–259 (2006)].
64. Павлов Д.С., Мещерякова О.В., Веселов А.Е., Немова Н.Н., Лунандин А.И. Показатели энергетического обмена у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.), обитающей в главном русле и притоке реки Варзуга (Кольский полуостров) // Вопросы ихтиологии, 2007б. Т. 47. №6. С. 819–826.
65. Павлов Д.С., Михеев В.Н., Василев М.В., Пехливанов Л.З. Питание, распределение и миграция молоди рыб из водохранилища «Александр Стамболийски» (НРБ) // М.: Наука, 1988. 120 с.
66. Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
67. Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Нефедова З.А., Васильева О.Б. Липидный статус и характер питания молоди лососевых в год, предшествующий миграции в море, как факторы, определяющие их будущую смолтификацию // Вопросы ихтиологии, 2007в. Т. 47. № 2. С. 247–252. [J. Ichthyol. 47 (3), 241–245 (2007)].

68. Павлов Д.С., Немова Н.Н., Нефедова З.А. Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. Липидный статус сеголеток микижи *Parasalmo Mykiss* и кижуча *Oncorhynchus Kisutch*. Вопросы ихтиологии, 2010б. Т.50. № 1. С.130-139.
69. Павлов Д.С., Нефедова З.А., А.Е. Веселов, О.Б. Васильева, Т.Р. Руоколайнен, П.О. Рипатти, Н.Н. Немова. Сравнение липидных спектров сеголеток атлантического лосося *Salmo Salar* L. из двух биотопов притока Ареньга (р. Варзуга, Кольский п-ов) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы XXVIII Международной конференции 5–8 октября 2009 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 404-407.
70. Павлов Д.С., Нефедова З.А., Веселов А.Е. и др. Липидный статус сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* из разных микробиотопов реки Варзуга // Вопр. ихтиологии, 2008б. Т. 48. № 5. С. 679–685.
71. Павлов Д.С., Нечаев И.В., Костин В.В., Шиндавина Н.И. Влияние укрытий и пищевых ресурсов на смолтификацию молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии, 2008в. Т. 48. № 5. С. 634–638.
72. Павлов Д.С., Нечаев И.В., Лунандин А.И. и др. Гормональные механизмы покатной миграции личинок плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии, 1998. Т. 38. № 2. С. 257–266.
73. Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у двух фенотипических форм молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Вопросы ихтиологии, 2014б. Т. 54. № 4. С. 470-478.
74. Павлов Д.С., Пахоруков А.М. Биологические основы защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения. // М.: Пищ. пром-сть, 1973. 208 с.
75. Павлов Д.С., Пономарева В.Ю., Веселов А.Е., Костин В.В. Реореакция как механизм формирования фенотипических групп у ранней молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопросы ихтиологии, 2010в. Т. 50. № 4. С. 548–553.

76. 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.
77. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги – камчатской микижи *Parasalmo mykiss* // *Докл. РАН. Общ. биол.*, 1999. Т. 367. № 5. С. 709-713.
78. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. О карликовых самцах и репродуктивной тактике у камчатской микижи *Parasalmo mykiss* Walb. // *Докл. РАН. Общ. биол.*, 2000. Т. 373. № 1. С. 135-138.
79. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. Теоретические аспекты проблемы распространения и формирования жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* Valb. // *Докл. Академии Наук, общая биология*, 2001а. Т.379. № 1. С. 141-146.
80. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Мальцев А.Ю., Стенформ Д.А. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в экосистемах малых лососёвых рек разного типа // *Вопр. ихтиологии*, 2008г. Т. 48. № 1. С. 42–49.
81. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. Груздева М. А., Павлов С.Д., Медников Б.М., Максимов С.В. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 2001б. 199 с.
82. Панов Д.А. О единстве стад черноморского лосося и ручьевого форели // *Науч. докл. высш. шк. Биол науки*, 1958. № 1. С. 46–48.
83. Пономарева В.Ю. Агрессивность как механизм пространственной дифференциации молоди черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* L.) // *IV Международная молодежная научная конференция «Экология – 2011»* (6-11 июня 2011 года): материалы докладов. Архангельск, 2011а. С. 195-197.

84. Пономарева В.Ю. Выбор жизненной стратегии у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* при разной продолжительности обитания у дна и в толще воды // Поволжский экологический журнал, 2014. В печати
85. Пономарева В.Ю. Морфологические различия и особенности питания молоди черноморской кумжи из двух пространственно разделенных группировок – пелагической и донной // II Всероссийская научно-практическая конференция молодых ученых ФГУП «ВНИРО»: Материалы. М.: Изд-во ВНИРО, 2011б. С. 98-101.
86. Пономарева В.Ю. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* L.) и ее связь с жизненными стратегиями. // Сборник тезисов XVIII международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «ЛОМОНОСОВ 2011», 2011в. С. 137.
87. Пономарева В.Ю. Реореакция сеголеток черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* L.) и ее связь с жизненными стратегиями // Материалы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН "Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых". М: Т-во научных изданий КМК, 2010. С. 256-261.
88. Пономарева В.Ю., Ганжа Е.В. Сравнительный анализ общих липидов мышечной ткани черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* Pall.) из пространственно-разделенных группировок. // Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием «Животные: экология, биология и охрана». Саранск: Изд-во Мордовского ун-та, 2012. С. 283–285.
89. Пономарева В.Ю., Кучерявый А.В. Различия размерных и весовых показателей и особенностей питания заводской молоди черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* pall.) из двух пространственных группировок. // Материалы Всероссийской конференции молодых ученых и специалистов, посвященная 90-летию со дня постройки первого научно-исследовательского судна ПИНРО «Персей». Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2012. С. 223-227.

90. Пономарева В.Ю., Павлов Д.С., Костин В.В. Роль агрессии в пространственной дифференциации молоди черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* L.) // V Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М: Т-во научных изданий КМК, 2012. С. 156.
91. Попова И.К., Легкий Б.П. Дифференциация молоди плотвы *Rutilus rutilus* и гольяна *Phoxinus phoxinus* на прибрежные и русловые группировки // Вопросы ихтиологии, 1993. Т. 33. № 3. С. 437-441.
92. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
93. Саутин Ю.Ю. Проблема регуляции адаптационных изменений липогенеза, липолиза и транспорта липидов у рыб // Успехи современной биологии, 1989. Т. 107. Вып.1. С. 131—147.
94. Световидов А.Н. Рыбы Черного моря. Л., 1964. 552 с.
95. Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 168 с.
96. Сидоров В.С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 1983. 240 с.
97. Соин С.Г. О некоторых особенностях развития карпа *Cyprinus carpio* L. в связи с инкубацией его икры в заводских условиях. // Вопросы ихтиологии, 1977. Т. 17. Вып. 5. С. 900—911.
98. Тинберген Н. Социальное поведение животных. Перевод с англ. Ю.Л. Амченкова. Под редакцией акад. РАН П.В. Симонова. М. Мир, 1993г. 149 с.
99. Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970. С. 11-38.
100. Холод О.Н., Махров А.А., Кулян С.А. и др. Генетические особенности маточных стад черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax*) рыбоводных хозяйств Российской Федерации // Цитология, 2004. Т. 46. № 10. С. 875–876.
101. Хорн М.Х., Гибсон Р.Н. Литоральные рыбы // В мире науки, 1988. № 3 с.42-49.

102. Чекунова В.И. Скорость и уровень обмена у рыб разных экологических групп. // *Вопр. ихтиологии*, 1974. Т. 14. № 2. С.312-319.
103. Черницкий А.Г. Миграция и переход в морскую среду молоди лососей рода *Salmo* при естественном и искусственном воспроизводстве. Автореф. дисс. докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 1993. 33 с.
104. Чуриков А.А. Особенности ската молоди рода *Oncorhynchus* из рек северо-восточного побережья о-ва Сахалин // *Вопр. ихтиологии*, 1975. Т. 15. Вып. 6. С. 1078–1085.
105. Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 280 с.
106. Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. 328 с.
107. Шилов И.А. Экология в России на пороге XXI века. Предисловие. М.: Научный мир, 1999. С. 7-8.
108. Шилов И.А. Экология. // М: Высшая школа, 2000. 512 с.
109. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 410 с.
110. Шмидт П.Ю. Миграции рыб. Изд-во АН СССР, 1947. 361 с.
111. Шустов Ю.А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Изд-во Карелия, 1983. 152 с.
112. Юдаев Н.А., Афиногенова С.А., Булатова А.А. Биохимия гормонов и гормональной регуляции. М.: Наука, 1976. 380с.
113. Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.
114. Abbot J.C., Dunbrack R.L., Orr C.D. The interaction of size and experience in dominance relationships of juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Behaviour*, 1985. 92, 241-253.
115. Abbott J. C., Dill L. The relative growth of dominant and subordinate juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*) fed equal rations. // *M. Behaviour*, 1989. Vol. 108. P. 104–113.

116. *Adam C. E., F. A. Huntingford J. F. Turnbull and C. Beattie.* Alternative competitive strategies and the cost of food acquisition in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). // *Aquaculture*, 1998. 167:17-26.
117. *Ágústsson T., Sundell K., Sakamoto T., Johansson V., Ando M. and Björnsson BTh.* Growth hormone endocrinology of Atlantic salmon: Pituitary gene expression, hormone storage, secretion, and plasma levels during parr-smolt transformation. // *Journal of Endocrinology*, 2001.170: 227-234
118. *Archer J.* The behavioural biology of aggression. Cambridge University Press, Cambridge, 1988. 257 pp.
119. *Arduini A., Pescechera A., S. Dottori.* High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // *J. Lipid Res.*, 1996. V. 37. № 2. P. 684-689.
120. *Bachman R.A.* Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. // *Trans. Am. Fish. Soc*, 1984. 113:1-32.
121. *Bailey L., Ball B.V., Carpenter J.M., Woods R.D.* Small virus-like particles in honey bees associated with chronic paralysis virus and with a previously undescribed disease. // *Journal of General Virology*, 1980. 46, 149-155.
122. *Beall E., M. Heland and C. Marty.* Interspecific relationships between emerging Atlantic salmon, *Salmo salar*, and coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, juveniles. // *J. Fish Biol* 35:Supplement A, 1989. 285–293.
123. *Brännäs E.* First access to territorial space and exposure to strong predation pressure: a conflict in early emerging Atlantic salmon (*Salmo salar*, L) fry. // *Evolutionary Ecology*, 1995. 9, 411-420.
124. *Dickhoff W.W., Folmar L.C. and Gorbman A.* Changes in plasma thyroxine during smoltification of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. // *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1978. 36: 229-232.
125. *Drucker B.* Some life history characteristics of coho salmon of Karluk River system, Kodiak Island, Alaska // *Fish. Bull.*, 1972. V. 70. P. 79–94.

126. *Dunbrack R.L., Clarke L., Bassler C.* Population level differences in aggressiveness and their relationship to food density in a stream salmonid (*Salvelinus fontinalis*). // *Journal of Fish Biology*, 1996. 48, 615-622.
127. *Elliott J.M.* Spatial distribution and behavioural movements of migratory trout, *Salmo trutta*, in a Lake District stream. // *Journal of Animal Ecology*, 1986. 55, 907-922.
128. *Elliott J.M.* Quantitative ecology and the brown trout. // Oxford University Press, 1994. Pp. 286.
129. *Ellis P.E.* Social aggregation and gregarious behaviour in hoppers of *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.). // *Behaviour*, 1953. 5, 225—60.
130. *Engelbrecht F.M., Mori F., Anderson I.T.* Cholesterol determination in serum/A rapid direct method // *S. A. Med. J.*, 1974. Vol. 48. – P. 250-256.
131. *Faure J.C.* The phases of locusts in South Africa. // *Bull. Entomol. Res.*, 1932. 23: 293-424.
132. *Faush K.D.* Profitable stream positions for salmonids; relating specific growth rate to net energy gain // *Can. J. Zool.*, 1984. V. 62. P. 441-451.
133. *Fenderson O.C., Everhart W.H., Muth K.M.* Comparative agonistic and feeding behavior of hatchery-reared and wild salmon in aquaria // *J. Fish. Res. Board Can.*, 1968. V. 25. P. 1-14.
134. *Ferguson M.M., Noakes D.L.G.* Genetics of social behaviour in charrs (*Salvelinus* species). // *Animal Behaviour*, 1982. 30, 128-134.
135. *Fitzgerald G.J., Kedney G.I.* Agression, fighting and territoriality in sticklebacks: three different phenomena? // *Biol. Behave.*, 1987. V. 12. № 4. P. 186-195.
136. *Fleming I.A., Reynolds J.D.* Salmonid breeding systems. In: *Evolution Illuminated: Salmon and Their Relatives*. (eds. A.P. Hendry & S.C. Stearns), Oxford University Press, Oxford, 2004. P. 264-294.
137. *Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H.* A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain liver and muscle) // *J.Biol.Chem.*, 1957. V. 226. N1. P. 497-509.

138. *Folmar L.C. and Dickhoff W.W.* The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmon. // *Aquaculture*, 1980. 21, 1-37.
139. *Fontaine M.* Du déterminisme physiologique des migrations. // *Biol. Rev.*, 1954, 29: 390-418.
140. *Grant J.W.A., Noakes D.L.G.* Aggressiveness and foraging mode of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Pisces, Salmonidae). // *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 1988. 22, 435-445.
141. *Groot C., Margolis L.* (eds.). Pacific salmon life histories. // UBC Press, Vancouver, 1991. 564 p.
142. *Groot C., Margolis L.* Pacific Salmon Life Histories. // Vancouver: UBC Press, 1991. 564 p.
143. *Gross M.R.* Sunfish, salmon and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes // G. Potts, R. Wootton (eds.). *Fish reproduction strategies and tactics*. London: Acad. Press., 1984. P. 55-75.
144. *Gross M.R.* Evolution of diadromy in fishes // *Amer. Fish. Soc. Symp.*, 1987. V.1. P. 14-25.
145. *Gross M.R.* Evolution of alternative reproductive strategies frequency-dependent sexual selection in male bluegill sunfish. // *Phil. Trans. R. Soc. London B. N.*, 1991. 332. P. 59-66.
146. *Harden Jones F.R.* Fish migrations. London: Arnold, 1968. 325 p.
147. *Hendry A.P., Morbey Y.E., Berg O.K., Wenburg J.K.* Adaptive variation in senescence: reproductive lifespan in a wild salmon population. // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 2004. 271, 259–266.
148. *Hendry A.P. and T. Day.* Revisiting the positive correlation between female size and egg size. // *Evolutionary Ecology Research*, 2003. 5:421-429.
149. *Hensleigh J.E., Hendry A.P.* Rheotactic response of fry from beach-spawning populations of sockeye salmon: evolution after selection is relaxed // *Can. J. Zool.*, 1998. № 76. P. 2186–2193.

150. *Hinde R.A.* Aggression and the institution of war. In *The Institution of War*, edited by Robert A. Hinde. New York: St. Martin's Press, 1992. P. 1-8.
151. *Hoar W.S.* The endocrine system as a chemical link between the organism and its environment. // *Trans. Roy. Soc. Canada*, 1965, 3. No4. P. 175—200.
152. *Huntingford F.A.* Do inter- and intra-specific aggression vary in relation to predation pressure in sticklebacks? // *Animal Behaviour*, 1982. 30, 909-916.
153. *Huntingford F.A., Turner A.K.* *Animal conflict*. Chapman and Hall Animal Behaviour Series. London, 1987. 448 pp.
154. IUCN. *Red List of Threatened Animals*. Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 1990. 218 pp.
155. *Jacobsson S., Brick O., Kullberg C.* Escalated fighting behaviour incurs increased predation risk. // *Animal Behaviour*, 1995. 49, 235-238.
156. *Johnsson J.I., Åkerman A.* Watch and learn: preview of the fighting ability of opponents alters contest behaviour in rainbow trout. // *Animal Behaviour*, 1998. 56, 771-776.
157. *Jonsson N., Jonsson B., Hansen L.P.* Long-term study of the ecology of wild Atlantic salmon smolts in a small Norwegian river. // *Journal of Fish Biology*. 1998. 52:638–650.
158. *Kalleberg H.* Observations in stream tank territoriality and competition in juvenile salmon and trout, *Salmo salar* L. and *Salmo trutta*. // *Reports of Institute of Freshwater Research, Drottningholm*, 1958. 39, 55-98.
159. *Keenleyside M.H.A., Yamamoto F.T.* Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmonidae*) // *Behaviour*, 1962. V. 19. P. 139-169.
160. *Klements A., Amundsen P.A., Dempson J.B. et al.* Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // *Ecol. Fresh. Fish*, 2003. V. 12. P. 1–59.
161. *Kuzmin S.L.* The Ecology and Evolution of amphibian cannibalism // *J. of Bengal Natural History Society*, 1991. Vol. 10. № 2. P.11-27.

162. *Lahti K.* Integrated analysis of aggression in salmonids. PhD Thesis, University of Helsinki, Finland, 2001.
163. *Li H.W., Brocksen R.W.* Approaches to the analysis of energetic costs of intraspecific competition for space by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). // *Journal of Fish Biology*, 1977. 11, 329-341.
164. *Magurran A.E., Seghers B.H.* Variation in schooling and aggression amongst guppy (*Poecilia reticulata*) populations in Trinidad. // *Behaviour*, 1991. 118, 214-234.
165. *Martin-Smith K.M., Armstrong J.D.* Growth rates of wild, stream-dwelling Atlantic salmon correlate with activity and sex but not dominance // *Journal of Animal Ecology*, 2002. 71. P. 413-423.
166. *McCormick S.D.* Effects of Growth Hormone and Insulin-like Growth Factor I on Salinity Tolerance and Gill Na^+ , K^+ -ATPase in Atlantic Salmon (*Salmo salar*): Interaction with Cortisol. // *General and Comparative Endocrinology*, 1996. 101, 3–11.
167. *McCormick SD.* Hormonal control of gill Na^+ , K^+ -ATPase and chloride cell function. In: Wood CM, Shuttleworth TJ (eds). *Cellular and Molecular Approaches to Fish Ionic Regulation*. Academic Press, San Diego, 1995. P. 285–315.
168. *McMahon T.E., L.B. Holtby.* Behavior, habitat use, and movements of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) smolts during seaward migration. // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1992. 49: 1478-1485.
169. *Meek A.* The migration of fishes. L., 1916. 427 p.
170. *Metcalfe N.B.* Competitive ability influences seaward migration age in Atlantic salmon. // *Canadian Journal of Zoology*, 1991. 69, 815-817.
171. *Metcalfe N.B., Huntingford F.A. et al.* Feeding intensity, growth rates and the establishment of life-history patterns of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. // *J. Anim. Ecol.*, 1988. Vol. 57, N. 2, p. 463-474.
172. *Metcalfe N.B., Huntingford F.A. et al.* The effects of social on life-history variation in juvenile salmon // *Canad. Zool.*, 1990. Vol. 68 N 2 p. 2630-2636.

173. *Metcalf N.B., Huntingford F.A., Graham W.D., Thorpe J.E.* Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmo // Proc. Roy. Soc. London. B., 1989. V. 236. P. 7–19.
174. *Metcalf N.B., Huntingford F.A., Thorpe J.E.* Social effects on appetite and development in Atlantic salmon // World Aquaculture Workshops, 1992. № 2. P. 29–40.
175. *Moore J.* Parasites and the behaviour of animals. // Oxford Univ, Press, Oxford, 2002. 295 p.
176. *Moyle P.B.* Comparative behavior of young brook trout of domestic and wild origin // Progr. Fish-Cult., 1969. V. 31. P. 51–56.
177. *Murphy B. R., M. L. Brown and T. A. Springer.* Evaluation of the relative weight (Wr) index, with new applications to walleye. // North American Journal of Fisheries Management, 1990. 10. P. 85-97.
178. *Nakano S.* Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial red-spotted masu salmon in a natural habitat. // J. Anim. Ecol, 1995. 64:75-84.
179. *Noakes D.L.G., Leatherland J.F.* Social dominance and interrenal cell activity in rainbow trout, *Salmo gairdneri* (Pisces, Salmonidae) // Environ. Biol. Fish., 1977. V. 2. P. 131–136.
180. *Norman M.D., Jones G.P.* Determinants of territory size in the pomacentrid reef fish, *Parma victoriae* // Oecologia, 1984. V. 61, N. 1. P. 60-69.
181. *Patino R., Schreck C.B. and Redding J.M.* Clearance of plasma corticosteroids during smoltification of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. Comp. Biochem. Physiol., 1985. 82A, 531-535.
182. *Pavlov D.S.* The downstream migration of young fishes in river (mechanisms and distribution) // Folia zool., 1994. Vol. 43. № 3. P. 193–208.
183. *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. Ichthyology, 2008a. V. 48. № 11. P. 937–980.
184. Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V., Shindavina N.I., Nikandrov V.Y. Etho biochemical mechanisms of early differentiation in juveniles of the Atlantic salmon *Salmo salar* // Journal of Ichthyology, 2009a. Vol. 49, No. 11, pp. 1081-1091.
185. Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V.†, Yankovskaya V.A., Shindavina N.N., Nikandrov V.Ya., Moiseeva E.V., Kondratenko Ya.V. Hormonal status in different phenotypic forms of Black Sea trout *Salmo trutta labrax*. // Journal of Ichthyology, 2010a. Vol. 50. No. 11. P. 985–996.
186. Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O. and Ponomareva V.Yu. On Methods of Determination of the Rheoreaction Type in Fish // Journal of Ichthyology, 2010b. Vol. 50. N. 11. P. 977–984.
187. Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I., Gruzdeva M.A., Maslova E.A., Mal'tsev A.Yu., Stanford D.A., Savvaitova K.A., Ellis B. Downstream migration of juveniles of kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // Journal of Ichthyology, 2005. Vol. 45. Suppl. 2. P. S185–S198.
188. Pavlov D.S., Meshcheryakova O.V., Veselov A.E. et al. Parameters of Energy Metabolism in Juveniles of Atlantic Salmon *Salmo salar* Living in the Main stream and in the Tributary of the Varzuga River (the Kola Peninsula). // Vopr. Ikhtiol., 2007. No. 6, 819–826 [J. Ichthyol., No. 9, 774–781].
189. Pavlov D.S., Nefedova Z.A., Veselov A.E. et al. Lipid Status of Fingerlings of the Atlantic Salmon *Salmo salar* L. from different microbiotopes of the Varzuga River // Vopr. Ikhtiol., 2008b. No. 5. P. 48 [J. Ichthyol., No. 8, 648–654 (2008)].
190. Pavlov D.S., Nefedova Z.A., Veselov A.E. et al. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the Varzuga River // J. Ichthyology, 2009b. V. 49. № 11. P. 1037–1080.
191. Pavlov D.S., Nezdolij V.K. Downstream migrations of young fishes // Topical problems of ichthyology. Brno, 1981. P. 89–94.

192. *Reese E.* Social behavior and community structure of a coral reef fishes // *Contr. Brisbare*, 29 aug – 6 sept. – s.l., s.a., 1983. P. 239.
193. *Rosenau M.L., McPhail J.D.* Inherited differences in agonistic behavior between two populations of coho salmon. // *Trans Am Fish Soc*, 1987. 116: 646-654.
194. *Rowe D.K., Thorpe J.E., Shanks A.M.* The role of fat stores in the maturation of male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1991. V. 48. P. 405–413.
195. *Ryer C.H., Olla B.L.* Growth depensation and aggression in laboratory reared coho salmon: the effect of food distribution and ration size. // *Journal of Fish Biology*, 1996. 48, 686-694.
196. *Simpson T.H., Thorpe J.E.* Growth bimodality in the Atlantic salmon. // *ICES. C.M.*, 1976. M:22. 7p.
197. *Sneddon L.U., Taylor A.C, Huntingford F.A.* Metabolic consequences of agonistic behaviour: crab fights in declining oxygen tension. // *Animal Behaviour*, 1999. 67, 353-363.
198. *Snyder D.E.* 1990. Fish larvae – ecologically distinct organisms. Pages 20-23 in M. B. Bain, ed. *Ecology and assessment of warmwater streams: workshop synopsis*. US Fish and Wildlife Service Biological Report 90(5), Washington, DC.
199. *Stearns S.C.* The evolution of life histories. // Oxford: Oxford University Press, 1992. 249 pp.
200. *Symons P.E.K.* Increase in aggression and in strength of the social hierarchy among juvenile Atlantic salmon deprived food. // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1968. 25, 2387-2401.
201. *Thorpe J.E.* Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon under artificial rearing conditions // *J. Fish Biol.*, 1977. V. 11. P. 175–184.
202. *Thorpe J.E.* Downstream movements of juvenile salmonids: a forward speculative view. // *Mechanisms of Migration in Fishes*. N.Y. and London: Plenum Press, 1982. P. 387–395.

203. *Thorpe J.E.* 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., 1986. № 89. P. 7–14.
204. *Thorpe J.E.* Environmental regulation of some growth patterns in juvenile Atlantic salmon // Age and growth in fishes. R.C. Summerfelt, G.E. Hall eds. Iowa Univ press. Ames., 1987. P. 463-474.
205. *Thorpe J.E.* An alternative view of smolting in salmonids. // Aquaculture, 1994. 121 105–113.
206. *Thorpe J.E., Adams C.E., Miles M.S., Keay D.S.* Some photoperiod and temperature influences on growth opportunity in juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Aquaculture, 1989. V. 82. P. 119–126.
207. *Thorpe J.E., Morgan R.I.L.* Parental, influence on growth rate, smolting rate and survival in hatchery reared juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // Journal of Fish Biology, 1978a. V. 13 (5). P. 549-556.
208. *Thorpe J.E., Morgan R.I.L.* Periodicity in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. Smolt migration // J. Fish. Biol., 1978b. V. 12. № 6. P. 541–548.
209. *Thorpe J.E., Morgan R.I.L.* Growth rate and smolting-rate of progeny of male Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. // Journal of Fish Biology, 1980. V. 17(4). P. 451-460.
210. *Thorpe J.E., Morgan R.I.L.; Ottaway E.M.; Miles M.S.* Time of divergence of growth groups between potential 1+ and 2+ smolts among sibling Atlantic salmon. // Journal of Fish Biology, 1980. 17: 13-21.
211. *Thorpe J.E., Talbot C., Villarreal C.* Bimodality of growth and smolting in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // Aquaculture, 1982. V.28. P.123 132.
212. *Tripp D., McCart P.* Effects of different coho stocking strategies on coho and cutthroat production in isolated headwater streams // Can. Tec. Rep. Fish Aquat. Sci., 1983. № 1212. 176 p.
213. *Villarreal C.A., Thorpe J.E.* Gonadal growth and bimodality of length frequency distribution in juvenile Atlantic salmon // Aquaculture, 1985. V. 45.P. 265-288.

214. *Wilson E.O.* Sociobiology: The New Synthesis. // Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press, 1975. 697p.
215. *Wootton R.J.* Ecology of teleost fishes. // 2-nd ed. London: Kluwer, 1998. 386 p.

СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА

Рис. 1. Схема установки для определения критических скоростей течения типа "гидродинамическая труба":

а – стеклянная труба, б – насос, в – кран, регулирующий поток воды, г – съемная сетка, д – резинки для удержания сетки в рабочем состоянии, е – ориентиры, ж – сетка для удержания рыб внутри трубы, з – направление тока воды через насос в трубу, и – подопытная рыба.

36

Рис. 2. Схема гидродинамической установки «рыбоход» для определения типа реореакции: А – при размещении непосредственно в водотоке, Б – при расположении независимо от водотока;

а – стартовый отсек, б – заградительные решетки, в – стенка отсека, г – воронка для регулировки скорости потока, д – насос для подачи воды, е – заградительная ламинизирующая сетка. Стрелками обозначено направление течения; 1-13 – номера отсеков «рыбохода».

38

Рис. 3. Схема гидродинамической установки для определения реопреферендума рыб:

а – канал с течением, б – канал без течения, в – стартовая камера, г – заградительная решетка; стрелками обозначено направление течения.

40

Рис. 4. Схема гидродинамической установки с продольным реогradientом - «реоклин»:

а – отверстие для стока воды, б – заградительная решетка, в – концентратор потока; стрелками обозначено направление течения; $0.1-0.9 V_k$ – скорость в данной зоне в долях от критической скорости течения для исследуемых рыб.

41

Рис. 5. Места отлова молоди атлантического лосося *Salmo salar* L., расселяющейся из нерестовых гнезд, в районе слияния рек Варзуга и Ареньга. .. 48

Рис. 6. Абсолютные (А) и относительные (Б) критические скорости течения у сеголетков атлантического лосося *Salmo salar* L. из прибрежной ( ) и притоковой ( ) группировок. 50

Рис. 7. Распределение сеголетков атлантического лосося *Salmo salar* L. из прибрежной () и притоковой () группировок по отсекам установки на 1-й (А) и на 20-й (Б) минутах эксперимента. Стрелкой обозначено направление течения..... 52

Рис. 8. Тип реореакции у сеголетков атлантического лосося *Salmo salar* L. из прибрежной () и притоковой () группировок. Обозначения типов реореакции: ПТР – положительный, СТР – статический, ОТР – отрицательный.. 53

Рис. 9. Реопреферendum сеголетков атлантического лосося *Salmo salar* L. из прибрежной и притоковой группировок и соотношение типов реореакции у рыб, выбравших канал с течением. Обозначения типов реореакции как на рис. 8. 54

Рис. 10. Динамика плотности на дне молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из первично пелагической (-  -) и первично донной (-  -) группировок при плотности посадки 182 экз./м²..... 60

Рис. 11. Динамика агрессивности молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. 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..... 62

Рис. 12. Зависимость нормированной агрессивности молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. от плотности посадки у рыб первичной пелагической ( ) и первичной донной ( ) группировок..... 63

Рис. 13. Зависимость индивидуальной агрессивности от времени, проводимого на дне, у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из первичной пелагической и первичной донной группировок (в среднем при всех плотностях посадки за весь период опытов); обозначения см. на рис. 10. 64

Рис. 14. Динамика средней длины тела и разброса ($\pm\sigma$) молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из донной () и пелагической () группировок. 67

Рис. 15. Распределение по длине тела молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из донной и пелагической группировок: А - возраст 1.5–2.0 месяца, Б – возраст 5.5–6.0 месяцев;
() – донная группировка; () – пелагическая группировка; () – обе группировки совместно.

68

Рис. 16. Распределение по отсекам установки «рыбоход» молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. в немиграционном состоянии, обитавшей в условиях пространственного разделения в течение 1.0 (А, Б) и 3.5 (В, Г) месяцев..... 75

Рис. 17. Абсолютные (А) и относительные (Б) критические скорости течения у сеголетков черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из донной () и пелагической () группировок. Линиями показаны графики линейной аппроксимации (тренды)..... 77

Рис. 18. Распределение по отсекам установки «рыбоход» молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall., обитавшей в условиях пространственного разделения в течение 1.0 месяца, в процессе голодания..... 80

Рис. 19. Распределение по отсекам установки «рыбоход» молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall., обитавшей в условиях пространственного разделения в течение 3.5 месяца, в процессе голодания..... 81

Рис. 20. Динамика двигательной активности в реоградиенте в течение голодания у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из донной () и пелагической () группировок..... 84

Рис. 21. Распределение по отсекам установки «рыбоход» не голодавшей и голодавшей (в течение 10 суток) молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*

Pall., обитавшей в неблагоприятных условиях и в условиях пространственного разделения в течение 0.5 месяца..... 86

Рис. 22. Распределение по отсекам установки «рыбоход» не голодавшей и голодавшей (в течение 10 суток) молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall., обитавшей в неблагоприятных условиях и в условиях пространственного разделения в течение 3.0 месяцев..... 87

Рис. 23. Схема первичного расселения и образования пространственных группировок у молоди атлантического лосося *Salmo salar* в районе слияния рек Варзуга и Ареньга (по Павлов и др., 2007б)..... 92

Таблица 1. Объем материала и количество опытов по каждому эксперименту. 46

Таблица 2. Изменение агрессивности (акт/(мин·экз.) молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из первичных пелагической и донной группировок при разных плотностях посадки в течение опыта. 61

Таблица 3. Направленность агрессии (%) у молоди кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из первичных пелагической и донной группировок при разных плотностях посадки..... 65

Таблица 4. Размерные и весовые показатели и показатели питания у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из донной и пелагической группировок в возрасте 5.5–6.0 месяцев..... 69

Таблица 5. Длина (АС), масса (Q), содержание общих липидов и отдельных фракций липидов (% суммы общих липидов) у сеголетков черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. 71

Таблица 6. Уровни значимости различий (p , по критерию Стьюдента) средних значений двигательной активности в реоградиенте в течение голодания у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. рыб из пелагической и донной группировок..... 84

Таблица 7. Показатели водной среды при выращивании молоди черноморской кумжи на ФГУП ФСГЦР «Ропша». 136

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 7. Показатели водной среды при выращивании молоди черноморской кумжи на ФГУП ФСГЦР «Ропша».

Показатель	Норма содержания	22 октября 2012	12 апреля 2013
Аммонийный азот, мг/л	< <u>0.09</u>	менее 0.05	0.05 ± 0.01
Нитраты NO ₃ , мг/л	< <u>9.0</u>	14.1 ± 1.7	14.0 ± 1.7
Нитриты NO ₂ , мг/л	< <u>0.02</u>	менее 0.02	0.028 ± 0.01
Органическое загрязнение допустимые БПК ₅ (биологическая потребность в кислороде за 5 суток), мг O ₂ /л	<u>2</u>	5.1 ± 0.7	4.2 ± 0.6
Бихроматная окисляемость ХПК (химическая потребность в кислороде), мг O ₂ /л	< 15	15.1 ± 4.5	11.3 ± 3.39
Взвешенные вещ-ва, мг/л	<u>10</u>	4.0 ± 1.2	менее 3
Кислород растворенный, мг/л	<u>7-8</u>	9.6 ± 3.84	
Колебания температуры воды, °С	<u>8-15</u>	15-20	