

УДК 597-15+597.552.5

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ В ПОЙМЕ НЕРЕСТОВОЙ РЕКИ

*О. А. Госькова, В. Д. Богданов*

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург  
E-mail: goskova@ipae.uran.ru*

На основе данных многолетних исследований определены характеристики покатной миграции личинок и межгодичная динамика численности поколений пяти видов сиговых рыб в уральском притоке нижней Оби. Подтверждена роль течения в расселении молоди. Установлено, что распределение личинок сиговых рыб по местам нагула в родной реке обусловлено совокупным действием ряда абиотических и биотических факторов, неодинаково проявляющимся в разных участках поймы.

**Ключевые слова:** личинки сиговых рыб, численность поколения, покатная миграция, расселение, нагул, экологическая плотность.

### ВВЕДЕНИЕ

Расселение – этап жизненного цикла многих животных, определяющий численность и плотность популяции. Расширение ареала за счет массовых миграций как одной из форм расселения является адаптацией к сезонно меняющимся условиям среды (Одум, 1975). Миграции рыб – важнейший элемент их жизненного цикла, они обычно связаны с системой течений (Мантейфель, 1959; Harden, 1968; Никольский, 1974; Бараникова, 1975; и др.). Пассивная покатная миграция молоди с нерестилищ позволяет без дополнительных затрат энергии достигнуть нагульных водоемов (Шмидт, 1947). Распределение по течению молоди наиболее подробно изучено у карповых, окуневых, сельдевых, осетровых рыб (Кузнецов, 1978; Пушкина, 1980; Павлов и др., 2007). Большинство данных о распределении личинок сиговых рыб на местах нагула касаются озерных популяций, у которых главную роль играют расположение нерестилищ и ветровые течения (Ковалев, 1962; Lindstrom, 1970; Hogman, 1973; Karjalainen et al., 2002; Lahnsteiner, Wanzenböck, 2004). Для сиговых рыб, размножающихся в реках, пассивный скат личинок по течению от нерестилищ способствует расширению их нагульного ареала, поскольку он часто отделен от мест размножения большими расстояниями (Шумилов, 1970; Богданов, 1983; Шестаков, 1998; и др.). Нагул молоди сиговых рыб в рр. Енисей, Печора, не имеющих обширной поймы, протекает преимущественно в дельтовых участках бассейна (Москаленко, 1971). Выявлена видоспецифичность поведения личинок сиговых рыб в период распределения на нагул в пойме

нерестовой реки (Богданов, 1988, 1992б, 1997; Госькова, Гаврилов, 2006).

В бассейне нижней Оби нерестилища сиговых рыб расположены в уральских притоках, места нагула молоди – в залитых весенним паводком мелководьях поймы. Расселение личинок сиговых рыб в ходе весенней покатной миграции с нерестилищ по пойменным водоемам и их выживаемость в разные по гидрологическим условиям годы изучались В. Д. Богдановым (1988, 1992а, 1997). Особенности расселения молоди в пойме р. Обь в зависимости от удаленности мест нереста рассмотрены В. Д. Богдановым с соавторами (2005). Показана связь экологической плотности личинок с типом биотопа и уровнем Оби.

Цель настоящей работы – на основе многолетних данных исследовать распределение личинок сиговых рыб на разных участках поймы нерестовой реки в зависимости от численности генераций, гидрологических явлений (ледоход, заполнение поймы паводковыми водами) и видоспецифичного поведения молоди.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили с 1994 по 2008 г. на р. Сыня, уральском притоке нижней Оби. На постоянном створе у нижней границы нерестилищ сиговых рыб (в 120 км от устья) ежегодно в мае-июне проводили учеты численности покатных личинок. Абсолютную численность личинок определяли при помощи метода учета стока (Покатная..., 1981). Общая погрешность применяемого метода на уральских притоках Оби не превышает 40%, чаще близка к 30% (Богданов, 1987).

После окончания покатной миграции ежегодно отбирали пробы для изучения видового состава и плотности нагульных скоплений личинок на постоянных станциях в пойме Сыни. Первая станция отбора проб, сор Лесмиеганлор, расположена ближе других к нерестилищам (60 км от устья Сыни). Сор находится в устьевой зоне правобережного притока, отделен от русла реки неширокой сенокосной гривой, заполняется при весеннем разливе рек. С запаздыванием разлива Оби по отношению к паводку на р. Сыня сор может частично обсыхать, затем заполняется вновь с подпором обских вод. Вторая станция, урочище Святой Мыс – участок руслового сора, находится в 40 км от устья реки. Третья станция, урочище Сохынпол (северо-западный берег прируслового сора) – в 20 км от устья. Соры заполняются при разливе рр. Сыня и Обь.

Для лова личинок применяли бредень длиной 4 или 6 м, изготовленный из мельничного газа № 20. Пробы отбирали в прибрежной зоне с замедленным течением или без него, на мелководьях с затопленным кустарником и прошлогодней травой. Отбор проб приурочивали к определенному времени суток, учитывали ветровой режим. На одной станции проводили несколько заметов бреднем с учетом их площади, а пойманную молодь объединяли в одну пробу.

Видовую принадлежность личинок устанавливали по описаниям В. Д. Богданова (1998). На местах нагула определена экологическая плотность молоди (экз./10 м<sup>2</sup> мелководья).

Всего за годы исследований были собраны и определены личинки пяти видов сиговых рыб: на учетном створе у нижней границы нерестилищ – 38 тыс. экз., на местах нагула в пойме родной реки – 17 тыс. экз. Учитывали продолжительность покатной миграции личинок и сроки ледохода на р. Сыня. Сроки ледохода на Оби и затопления низкой поймы приведены по данным гидропоста пос. Мужы (20 км от устья Сыни). К низкой пойме относятся все соровые понижения, которые заполняются паводковыми водами и являются основными местами нагула личинок сиговых рыб (Богданов, Агафонов, 2001).

Для выявления корреляционных связей использовали непараметрическую статистику Кендалла тау (Песенко, 1982). Для определения зависимости между колебаниями экологической плотности личинок на разных станциях по годам и численностью поколений были исключены данные за 1995, 1998 и 1999 г. из-за их нерепрезентативности.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе наших многолетних исследований выявлено, что в настоящее время сиговые рыбы в р. Сыня используют те же нерестилища, что и в начале XX в. (Юданов, 1932). Среди покатных

личинок обычно преобладают пелядь и пыжьян, в отдельные годы доминируют пелядь и чир. Наиболее редко встречаются личинки ряпушки, иногда их численность может быть высокой (Госькова, Гаврилов, 2006). Воспроизводство сиговых рыб в Сыне отличается нестабильностью вследствие локальных (в 1993/94, 1999/2000 г.) или обширных (в 1999/2000 г.) заморозов. Заморы и колебания численности производителей разных видов сиговых рыб обуславливают 500-кратные межгодовые колебания общей численности их поколений, родившихся в р. Сыня (Госькова, Гаврилов, 2001).

Продолжительность покатной миграции личинок сиговых рыб с нерестилищ может варьировать от 7 сут в теплую весну до 29 сут в затяжную весну с возвратами холодов. Обычно миграция начинается подо льдом с началом освежения воды, достигает пика, когда за 3 сут скатывается от 57 до 91% родившихся в данном году личинок. В затяжную весну с возвратами холодов наблюдаются 2 или 3 пика миграции (см. таблицу).

Для изучения связи миграции личинок и гидрологических явлений в нерестовой реке мы сопоставили даты пика ската молоди, начала ледохода и максимума весеннего паводка (максимальный расход воды) в р. Сыня. За нулевую точку отсчета была принята дата пика ската. В итоге в равной степени наблюдалось совпадение массовой миграции личинок с ледоходом или запаздывание по отношению к нему на 1–9 сут. Пик миграции чаще отмечался одновременно с резким увеличением расхода воды в реке или задерживался на 1–3 сут в случае его постепенного повышения (рис. 1, 2).

Скорость течения р. Сыня в низовьях (60–90 км от устья) снижается до 0,03–0,15 м/с из-за подпора обских вод, что способствует выходу личинок из зоны течения и их распределению в сорах. Личинки концентрируются на мелководьях, где температура воды выше, чем в реке, на 3–5°C (Богданов и др., 2005), а численность и биомасса зоопланктона больше (Богданова, 1983).

Экологическая плотность личинок сиговых рыб в пойменных водоемах Сыни год от года колеблется в широких пределах. На станции 1 (сор Лесмиеганлор) она изменялась от 1 до 156 экз./10 м<sup>2</sup>, в русловых сорах – на станции 2 (урочище Святой Мыс) – от 1,1 до 646,7 экз./10 м<sup>2</sup>, на станции 3 (урочище Сохынпол) – от 0,17 до 669 экз./10 м<sup>2</sup> (рис. 3).

Минимальная плотность нагульных скоплений наблюдалась после обширных заморозов на нерестилищах. В 1985 г. она составила от 0,05 до 4,2 экз./10 м<sup>2</sup> (Богданов, 1988), в 1998 г. – от 0,17 до 1,1 экз./10 м<sup>2</sup>, что в сотни раз меньше, чем на тех же станциях в нормальные годы.

На распределение личинок сиговых рыб в пойме влияет их поведение.

### Характеристики весенней покатной миграции личинок сиговых рыб и численность генераций, родившихся в р. Сыня

#### The characteristics of a downstream migration of coregonid larvae in spring and the numbers of fish generations emerged in the Sinya River

Год	Продолжительность миграции, сут	Общая численность поколения, млн экз.	Доля личинок, скатившихся в пик миграции, %	Дата пиков миграции
1994	7	189,8	57	2–3 июня
1995	–	–	–	20 апреля
1996	29	1179,8	69	11–12, 28–30 мая
1997	–	682,0	60	4 мая
1998	–	5,0*	–	–
1999	18	2335,7	66	6–7 июня
2000	25	203,2	59	30 апреля, 6–8, 13–16 мая
2001	16	415,0	78	5–7 мая
2002	20	151,6	90	4 мая
2003	19	243,4	81	12–13 мая
2004	16	136,1	91	27 мая
2005	7	152,0	60	16 мая
2006	11	79,6	75	18–19, 21, 23 мая
2007	20	441,1	70	16, 22–23 мая
2008	28	731,3	87	26, 28, 30 мая

\* Учет проведен с большой погрешностью (100%).

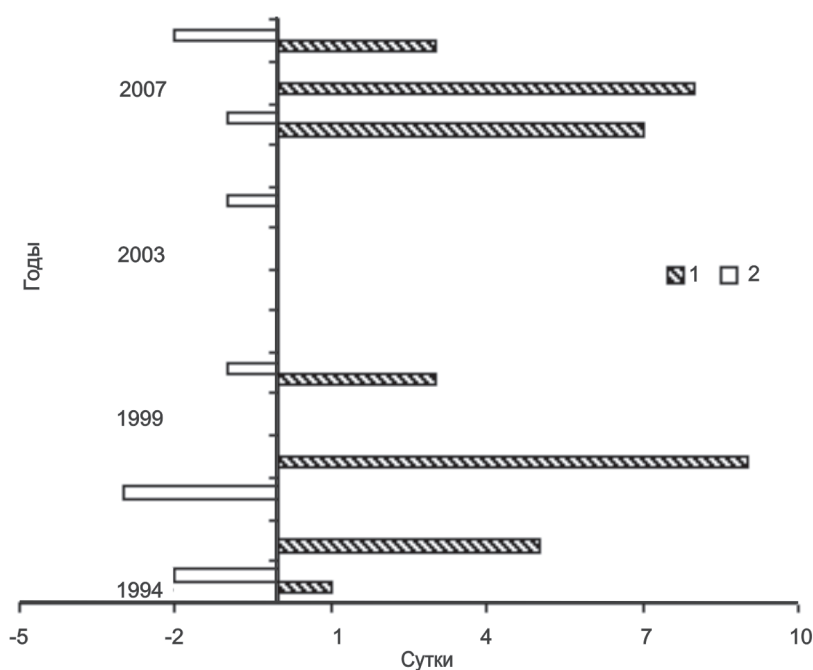


Рис. 1. Соотношение сроков ледохода (1) и максимума весеннего паводка (2) с пиком миграции покатных личинок сиговых рыб в р. Сыня в разные годы (1 и 2 приравнены к нулю при их совпадении с пиком миграции личинок)

Fig. 1. The ice break-up season (1) and the spring flood maximum (2) versus the downstream migration peak of coregonid larvae in the Sinya River in different years (the 1 and 2 values equal zero if corresponding to the migration peak of coregonid larvae)

В годы с более ранним весенним паводком на Сыне по сравнению с Обью пелядь в пойме реки немногочисленна – от 14,3% (2003 г.) до 35,9% (1997 г.). В годы с опережающим паводком на Оби личинки пеляди преобладают в нагульных скоп-

лениях (от 60% в 2002 г. до 97,5% в 2004 г.). В условиях подпора обских вод личинки пеляди уходят в пойму Оби постепенно и задержка в Сыне преобладающего по численности вида приводит к повышению экологической плотности молоди сиговых рыб в русловых сорах (станция 2 и 3). Личинки пыжьяна и тугуна всегда более многочисленны на верхних участках поймы нерестовой реки (Богданов, 1992б; Госькова, Гаврилов, 2006).

Расселение личинок в пойме зависит от сочетания разных факторов. Так, небольшая плотность молоди отмечалась в 2002 г. на всех станциях (см. рис. 3), когда совпали сравнительно низкая общая численность поколения в Сыне (см. таблицу) и крайне неблагоприятные гидрологические условия для нагула личинок. После кратковременного бурного потепления в конце апреля, вызвавшего раннее начало ската личинок и подвижки льда на Сыне (см. таблицу), наступило длительное похолодание. Вследствие этого подавляющее большинство личинок было вынесено течением из Сыни в еще покрытое льдом русло Оби.

Повышенная концентрация молоди на наиболее удаленном от нерестилищ участке реки про-

исходит при высокой численности генерации, растянутом периоде покатной миграции (см. таблицу) и падении уровня воды Оби сразу после ледохода. Так, в 2008 г. подпор Оби в низовьях Сыни резко снизился после ската и личинки большей частью были вынесены течением в приустьевую зону, где наблюдалась их высокая плотность на станции 3 (см. рис. 3).

Для изучения корреляции между плотностью нагульных скоплений личинок на разных станциях и гидрологическими явлениями ряды анализируемых данных были представлены 13-летним периодом.

Нулевой точкой отсчета времени был принят момент резкого снижения интенсивности миграции личинок. Опережение гидрологических явлений по отношению к нулевой точке оценивалось количеством суток со знаком (+), а отставание в сроках – со знаком (-) (рис. 4).

Корреляции между экологической плотностью личинок и сроками ледохода на рр. Сыня и Обь не выявлено ни на одной из трех станций. Положительная достоверная корреляция экологической плотности личинок и сроков затопления низкой поймы отмечена на станции 1 ( $\phi = 0,46, p < 0,05$ ). На станции 2 корреляция между ними положительная, но более слабая и достоверна при  $p < 0,1$  ( $\phi = 0,39$ ). На станции 3 корреляции между сроками заполнения паводковыми водами низкой поймы и экологической плотностью личинок не обнаружено.

Распределение личинок по местам нагула в ходе покатной миграции приурочено к пику паводка на р. Сыня. Полученные результаты согласуются с литературными сведениями по миграции молоди сиговых рыб на других реках. Совпадение пика весеннего паводка и массового ската личинок отмечено В. Д. Богдановым на р. Северная Сосьва (1987) и А. В. Шестаковым на р. Анадырь (1998).

В предыдущих исследованиях В. Д. Богдановым (1988, 1992б, 1997; Покатная..., 1981) выявлена положительная связь изменения плотности

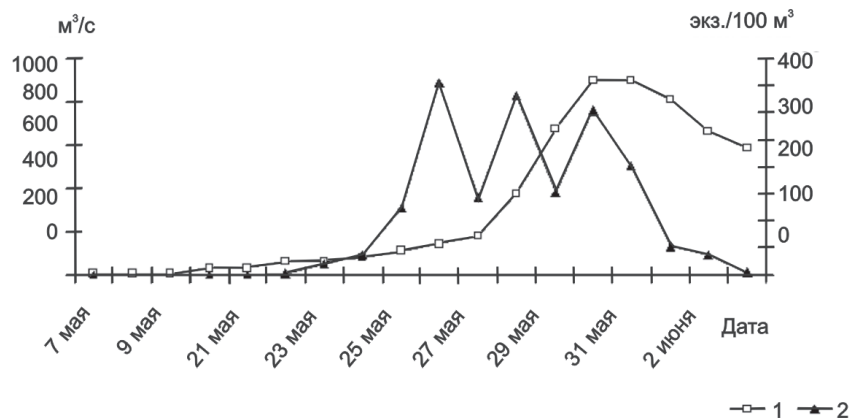


Рис. 2. Динамика расходов воды (1) и покатной миграции личинок (2) в р. Сыня (май-июнь 2008 г.)

Fig. 2. The dynamics of water discharge (1) and downstream migration of coregonid larvae (2) in the Sinya R., in May and June, 2008

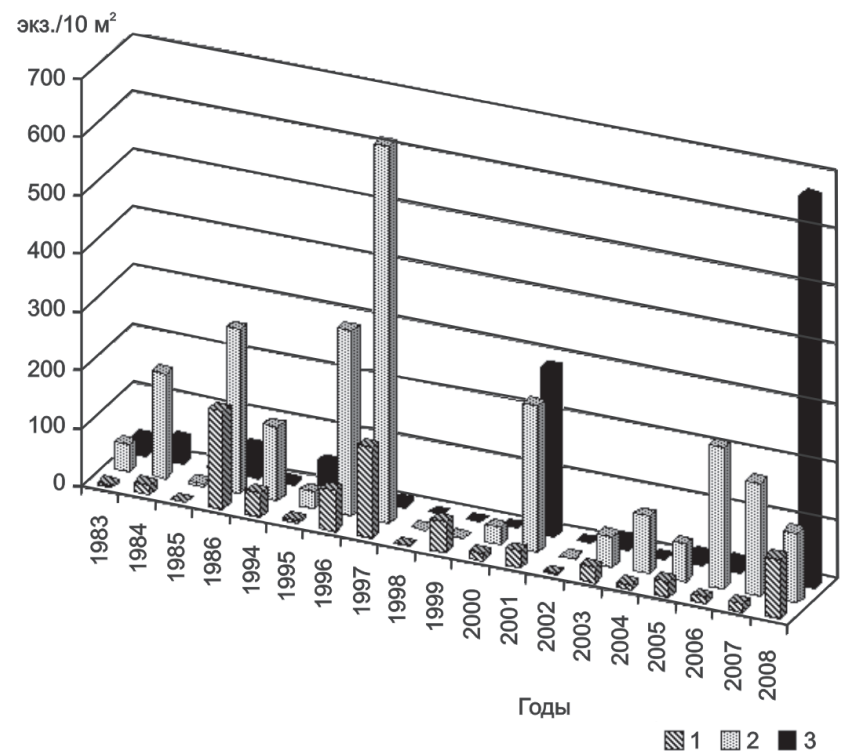


Рис. 3. Экологическая плотность личинок сиговых рыб на участках поймы р. Сыня в разные годы: 1 – сор Лесмиеганлор, 2 – урочище Святой Мыс, 3 – урочище Сохынпол

Fig. 3. The abundance of coregonid larvae in the Sinya River, over its floodplain area, in different years: 1 – Lesmieganlor, 2 – Svyatoi Mys, and 3 – Sokhynpol area

личинок сиговых рыб на местах нагула в низовьях р. Северная Сосьва с динамикой численности генераций пеляди ( $r = 0,49, p < 0,05$ ). Отмечено, что из-за зимнего дефицита кислорода в воде массовая гибель икры сиговых рыб на нерестилищах в уральских притоках Сыня, Сось, Харбей, Лонготъеган приводит к падению численности личинок на местах нагула весной. В отсутствие многолетних данных о динамике численности генераций сиговых рыб в реке, подвергающей-

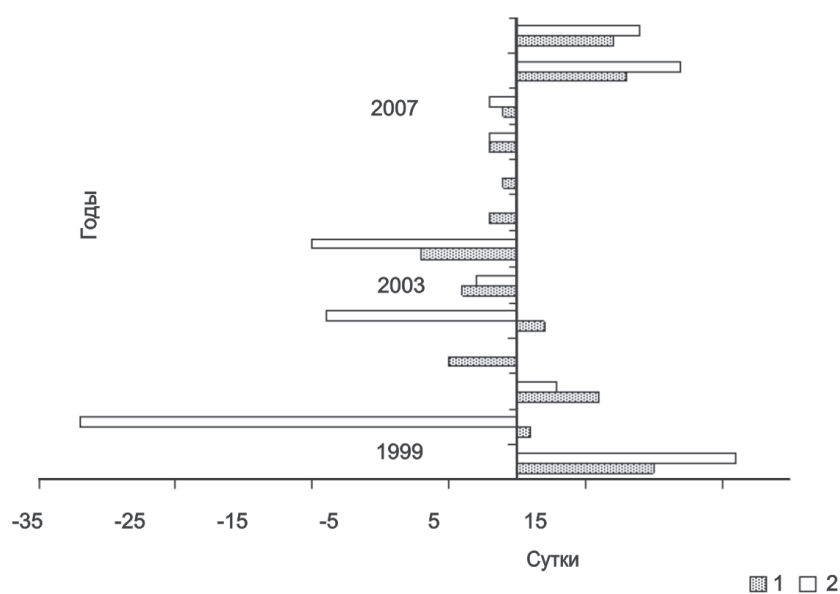


Рис. 4. Соотношение сроков ледохода на р. Обь (1) и заполнения низкой поймы (2) с пиком миграции покатных личинок сиговых рыб в р. Сыня в разные годы (1 и 2 приравнены к нулю при их совпадении с пиком миграции личинок)

Fig. 4. The ice break-up season on the Ob R. (1) and flooding its lower flood-plain (2) versus the downstream migration peak of coregonid larvae in the Sinya R., in different years (the 1 and 2 values equal zero if corresponding to the migration peak of coregonid larvae)

ся в той или иной степени периодическим заморам, корреляция между численностью генераций и плотностью нагульных скоплений личинок не была установлена статистически. Результаты наших исследований показали, что она достоверна только на приближенной к нерестилищам станции.

При изучении распределения личинок сиговых рыб в пойме рр. Северная Сосьва и Сыня выявлено влияние уровня воды и степени подпора обских вод на задержку личинок в пойме родной реки (Богданов, 1988). Наши данные за ряд лет свидетельствуют, что на местах нагула, наиболее приближенных к нерестилищам, концентрация личинок обусловлена не только численностью генерации, но и сроками заполнения поймы весенним разливом рек.

В ряде работ отражено влияние видоспецифичного поведения покатных личинок сиговых рыб на их расселение в пойме рек. В. Д. Богданов (1988, 1992б) отмечал, что большинство личинок тугуна остается в родной реке, а в устьях уральских притоков Оби преобладают личинки доминирующего по численности вида. А. В. Шестаков (1998) наблюдал преобладание молоди ряпушки в низовьях р. Анадырь, а личинок валька – в верхнем и среднем участках поймы. Наши данные показали, что в р. Сыня для молоди сига-пыжьяна в большей степени характерна резидентная стратегия поведения, а для пеляди – миграционная, согласно определению Д. С. Павлова с соавторами (2007).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние исследования и литературные данные свидетельствуют, что распределение личинок сиговых рыб по местам нагула в ходе покатной миграции приурочено к пику паводка.

Выявлена достоверная положительная корреляция экологической плотности молоди сигов на местах нагула, приближенных к нерестилищам, с численностью генерации данного года рождения и сроками заполнения поймы паводковыми водами.

Падение численности поколения вследствие заморов и вынос течением личинок в Обь при низком уровне весеннего разлива приводит к снижению плотности нагульных скоплений в пойме родной реки.

Общая экологическая плотность личинок в пойме нерестовой реки зависит от видового состава нагульных скоплений и поведения молоди сиговых рыб.

Таким образом, расселение личинок сиговых рыб по местам нагула обусловлено совокупным действием ряда абиотических и биотических факторов, неодинаково проявляющимся на верхних и нижних участках поймы нерестовой реки.

## ЛИТЕРАТУРА

- Баранникова И. А. Функциональные основы миграции рыб. – Л. : Наука, 1975. – 210 с.
- Богданов В. Д. Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков Нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. – Свердловск : УНЦ АН СССР, 1983. – С. 55–79.
- Богданов В. Д. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы : препринт. – Свердловск : УНЦ АН СССР, 1987. – 60 с.
- Богданов В. Д. Пространственное распределение личинок сиговых рыб по акватории Нижней Оби // Биология сиговых рыб. – М. : Наука, 1988. – С. 178–191.
- Богданов В. Д. Пространственная структура и выживаемость личинок сиговых рыб в пойменном водоеме // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. – Свердловск, 1992а. – С. 27–46.
- Богданов В. Д. Особенности пространственного распределения личинок тугуна *Coregonus tugin* бассейна реки Обь // Вопр. ихтиологии. – 1992б. – Т. 32, № 1. – С. 64–69.
- Богданов В. Д. Экология молоди и воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби : автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 1997. – 38 с.
- Богданов В. Д. Морфологические особенности развития и определитель личинок сиговых рыб р. Оби /

отв. ред. Т. В. Силина. – Екатеринбург : УрО РАН, 1998. – 55 с.

Богданов В. Д., Агафонов Л. И. Влияние гидрологических условий поймы Нижней Оби на воспроизводство сиговых рыб // Экология. – 2001. – № 1. – С. 50–56.

Богданов В. Д., Копориков А. Р., Гаврилов А. Л. Пространственно-биотопическое распределение личинок сиговых рыб в пойме нижней Оби // Поведение рыб : материалы докл. междунар. конф., 1–4 ноября 2005 г. – Борок; М.: АКВАРОС, 2005. – С. 53–57.

Богданова Е. Н. Зоопланктон Северной Сосьвы // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. – Свердловск : УНЦ АН СССР, 1983. – С. 18–31.

Госькова О. А., Гаврилов А. Л. Вклад реки Сыни в формирование численности сиговых рыб нижней Оби // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб : материалы науч.-производств. совещ., 19–21 дек. 2001 г. – Тюмень, 2001. – С. 41–43.

Госькова О. А., Гаврилов А. Л. Видовой состав нагульных скоплений личинок сиговых рыб в пойме р. Сыни (нижняя Обь) // Науч. вестник ЯНАО. – Вып. № 6 (1) (43). Экология растений и животных Севера Западной Сибири. – Салехард, 2006. – С. 76–79.

Ковалев П. М. Постэмбриональное развитие чудского сига в природных условиях // Вопр. ихтиологии. – 1962. – Т. 2. – Вып. 4. – С. 664–676.

Кузнецов В. А. Особенности воспроизводства рыб в условиях зарегулирования стока реки. – Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 1978. – 160 с.

Мантейфель Б. П. Адаптивное значение периодических миграций подводных организмов // Вопр. ихтиологии. – 1959. – Вып. 13. – С. 3–15.

Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Сибири. – М. : Пищ. пром-сть, 1971. – 182 с.

Никольский Г. В. Экология рыб. – М. : Высш. шк., 1974. – 366 с.

Одум Ю. Основы экологии. – М. : Мир, 1975. – 740 с.

Павлов Д. С., Лупандин А. И., Костин В. В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. – М.: Наука, 2007. – 213 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М. : Наука, 1982. – 287 с.

Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или / Д. С. Павлов, В. К. Нездолий, Р. П. Ходоревская и др. – М. : Наука, 1981. – 320 с.

Пушкина Н. П. Особенности распределения рыб в бассейне Камы // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. – Пермь, 1980. – С. 111–119.

Шестаков А. В. Биология молоди сиговых рыб бассейна реки Анадырь. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – 113 с.

Шмидт П. Ю. Миграции рыб. – М. : Изд-во АН СССР, 1947. – 361 с.

Шумилов И. П. Динамика ската личинок омуля с нерестилищ реки Верхней Ангары // Биология озер. – Вильнюс, 1970. – С. 290–298.

Юданов И. Г. Река Сыня и ее значение для рыболовства Обского Севера. – Тобольск, 1932. – 92 с. – (Работы Обь-Иртышской науч. рыбохозяйств. станции. Т. 1; вып. 1).

Harden J. F. R. Fish migrations. – London : Arnold, 1968. – 325 p.

Hogman W. G. The hatching, distribution, abundance, growth and food of the larval lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchell) of Central Green Bay. Lake Michigan // Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. – 1973. – No. 53. – P. 1–20.

Karjalainen J., Helminen H., Huusko A. et al. Littoral-pelagic distribution of newly hatched vendace and European whitefish larvae in Finnish lakes // Arch. Hydrobiol. Special Issues Advanc. Limnol. – 2002. – Vol. 57. – P. 367–382.

Lahnsteiner B., Wanzenböck J. Variability in spatio-temporal distribution of larval European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in two Austrian lakes // Annales zoologici fennici. – 2004. – Vol. 41, No. 1. – P. 75–84.

Lindstrom T. Habitats of whitefish in some north Swedish lakes at different stages of life history // Biology of coregonid fishes. – Winnipeg: University of Manitoba Press, 1970. – P. 461–480.

Поступила в редакцию 11.01.2009 г.

## SPATIAL DISTRIBUTION OF COREGONID LARVAE IN A SPAWNING RIVER OVER ITS FLOODPLAIN AREA

*O. A. Goskova, V. D. Bogdanov*

The results of long-term studies served as a basis for the authors to describe a downstream migration of coregonid fish larvae and determine the yearly number dynamics of their five species in a tributary to the Ob R., in its lower run area in the Ural Mountains. Water currents are shown to be important for larvae settling in the river. Coregonid larvae are distributed over their feeding areas in the river due to a combined action of some abiotic and biotic factors, which manifest themselves differently over the floodplain area.

**Key words:** coregonid larvae, the generation number, downstream migration, settling, feeding, abundance.