

На правах рукописи



Пономарева
Валентина Юрьевна

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

03.02.06 – Ихтиология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

4 ДЕК 2014



005556146

Москва, 2014

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Научный руководитель:

академик РАН, доктор биологических наук, профессор
Павлов Дмитрий Сергеевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор

Герасимов Юрий Викторович

Заведующий лабораторией экологии рыб

Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

кандидат биологических наук, доцент

Леман Всеволод Николаевич

Заведующий лабораторией воспроизводства лососевых рыб

Федерального государственного унитарного предприятия Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук

Защита состоится 28 12 2014 г. в 11:00 на заседании Диссертационного Совета Д 002.213.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу:

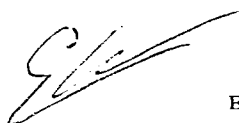
119071, Москва, Ленинский проспект, 33.

Тел.: 8-495-952-35-84, факс: 8-495-952-35-84, <http://www.sevin.ru>, zashita@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, 33

Автореферат разослан 24 11 2014 г.

Ученый секретарь
Диссертационного Совета
Кандидат биологических наук



Е.А. Кацман

Актуальность темы. Внутрипопуляционная дифференциация – одна из форм биологического разнообразия. Она обусловлена наличием нескольких «адаптивных норм», заложенных в гено tipe каждой особи, и возникает при реализации одной из них в ответ на разные условия среды (Шмальгаузен, 1968; Серебровский, 1973; 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 особей как физиолого-биохимические и трофические, так и поведенческие возникают еще до появления первых визуальных признаков смолтификации (Нечасев 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 трофических 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 в этом процессе может играть агрессия по отношению к другим конспецифичным особям, особенно при недостатке пищи или территории дна (Павлов и др., 2008в), а также отношение рыб к течению – реоакция (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 стали 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 некоторых лососевых рыб.

Задачи работы:

1. Определить роль реореакции и агрессивного поведения в пространственном разделении молоди лососевых рыб 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 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 молоди лососевых с территориальным образом жизни увеличивает вероятность выбора анадромной жизненной стратегии. Установлена необходимая продолжительность воздействия условий среды, приводящих к изменению этой вероятности.

Теоретическое и практическое значение. Предлагаемая работа расширяет представление о механизмах формирования внутривидового разнообразия лососевых рыб, в т. ч. о поведенческих механизмах дифференциации молоди задолго до ее смолтификации. На основании проведенных исследований можно предложить новые подходы к сохранению биоразнообразия и поддержанию 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 рыб связан с реореакцией.

2. В период вторичного расселения территориальной молоди лососевых рыб 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, содержит 23 иллюстрации и 7 таблиц. В списке литературы 215 названий (в том числе 102 на иностранных языках).

Благодарности. Я искренне признательна своему научному руководителю академику Д.С. Павлову и к.б.н. В.В. Костину за всестороннюю постоянную помощь в работе. Выражаю благодарность коллегам из лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН, принимавшим участие в совместных экспедициях; сотрудникам предприятий, на которых выполнялись отдельные этапы экспериментальных работ и камеральной обработки полученных материалов; а также всем прочитавшим работу за ценные замечания при подготовке рукописи диссертации на различных этапах её написания.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе обсуждаются имеющиеся в литературе сведения, связанные с общими понятиями разнокачественности, дифференциации и миграций. Уточняется, что в работе рассматривается связь пространственного разделения молоди с дальнейшей дифференциацией на фенотипические группировки, под которой понимается разделение популяции на группировки с определенным набором характеристик – морфологических, поведенческих, биохимических и т.д. Рассмотрены особенности дифференциации у рыб, в том числе у некоторых лососевых, в разные периоды онтогенеза. Приводятся основные причины и механизмы дифференциации. Заключительный раздел обзора посвящен объектам исследования – черноморской кумже и атлантическому лососю.

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 в июле 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 – из побережья порога р. Варзуга (прибрежная группировка) и из притока р. Ареньга (приточная группировка) – в период первичного расселения из нерестовых гнёзд.

Исследования механизмов дифференциации в период первичного и вторичного расселения проводили на ФГУП «Племенной форелеводческий завод "Адлер"» в апреле–сентябре 2008–2012 гг. После выклева (в конце марта – начале апреля) личинок и мальков черноморской кумжи до октября содержали при плотности посадки 5.2–9.1 тыс. экз./м².

Определение влияния неблагоприятных условий на становление жизненной стратегии у молоди черноморской кумжи проведено на ФГУП ФСГЦР «Ропша» в мае–сентябре 2013 г. После рассасывания желточного мешка молодь содержали в бассейне при плотности посадки 1.1 тыс. экз./м².

2.2. Методика поведенческих исследований

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. Оценку показателей реореакции проводили на молоди атлантического лосося (длина тела 24–30 мм) и черноморской кумжи (длина тела 26–69 мм).

Критическая скорость течения – это минимальная величина скорости течения, которой рыба не может сопротивляться и сносится потоком. Измерение этой скорости проводили по стандартной методике (Павлов, 1979) в модифицированной гидродинамической установке для определения критических скоростей течения у рыб.

Тип реореакции отражает предпочитаемое направление движения рыб относительно вектора течения. Этот показатель определяли в установке «рыбоход», представляющий собой лоток, разделённый неполными поперечными перегородками на однотипные отсеки. Особей, переместившихся в верхние против течения отсеки, относили к 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., 2010а; Pavlov et al., 2010б). Оценивали распределение по отсекам и соотношение числа особей с разным типом реореакции.

Реопреферendum характеризует предпочтение рыбами определенных скоростных зон потока в реоградиентных условиях. Эксперименты проводили в гидродинамическом лотке с двумя одинаковыми каналами, в одном из которых создавали течение (10 см/с), а в другом оно отсутствовало (Павлов и др., 2007а).

Определение двигательной активности рыб в реоградиенте проводили на оригинальной установке «реоклин», в которой создавали продольный градиент скорости течения от критического значения для исследуемых рыб в

головной части лотка до 0.1 этой величины в конце лотка. Показатель двигательной активности в реоградиенте представляет собой среднее число скоростных зон в установке, в которых побывала одна рыба за время наблюдения (размерность показателя – зона).

Вероятность *выбора жизненной стратегии* оценивали по доле рыб, проявляющих в миграционном состоянии (более 50% особей перемещались в крайние отсеки) тот или иной тип реореакции. Рыбами с поведением, характерным для анадромной жизненной стратегии, считали тех, кто в миграционном состоянии проявлял отрицательный тип реореакции; для резидентной жизненной стратегии характерен положительный тип реореакции. Для перевода рыб в миграционное состояние прекращали их кормление (на 10 суток). Известно, что отсутствие пищи (голодание) – мощный стимул к изменению места обитания. Признаком перехода в миграционное состояние считали преобладание динамических типов реореакции (ПТР и ОТР). Рыбами в немиграционном состоянии считали особей, взятых непосредственно из заводского бассейна, где их содержали с соблюдением принятой технологии выращивания, в том числе режима кормления.

Показатели агрессивного и территориального поведения

Оценку агрессивного и территориального поведения проводили в группах рыб в экспериментальных садках и аквариумах. Анализировали поведение методом индивидуального ежесекундного отслеживания по видеоматериалам, полученным в течение 10–13 суток. По полученным данным рассчитывали показатели агрессивного поведения: агрессивность (отношение числа всех актов агрессии к числу рыб в садке и ко 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 процентах от общего времени наблюдения.

В опытах по исследованию *агрессивного поведения как пускового механизма пространственного разделения* наблюдали за поведением рыб

первичных группировок (сформировавшиеся в бассейнах до начала экспериментов) в процессе становления нового пространственного распределения – формирования вторичных пространственных группировок после пересадки в отдельные садки. Оценивали показатели агрессивного и территориального поведения у рыб первичной пелагической и первичной донной группировок при разных плотностях посадки; анализировали динамику и взаимосвязь этих показателей в процессе становления пространственного разделения и иерархических взаимоотношений.

2.3. Методика сбора и обработки проб

Стандартную длину тела (L) 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. В числе размерных и весовых показателей определяли также полную массу тела и порки, длину головы, максимальную высоту тела. Интенсивность питания рыб определяли путем взвешивания содержимого желудков, расчетом индекса наполнения желудка и индекса относительной массы (Методическое пособие ... ,1974; Murphy et al., 1990).

Анализ содержания липидов проведён нами в Институте Биологии КНЦ РАН. Экстрагирование липидов проводили по методу Фолча (Folch et al., 1957). Фракционирование суммарных липидов проводили методом тонкослойной хроматографии. Количественное определение проводили гидроксоматным методом (Сидоров и др., 1972) и по реакции с окрашивающим реагентом (Engelbrecht et al., 1974). Среди общих липидов оценивали триацилглицерины (ТАГ), фосфолипиды (ФЛ), холестерин (ХС) и эфиры холестерина (ЭХС); среди индивидуальных фосфолипидов – фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилэтаноламин (ФЭА), фосфатидилсерин (ФС), фосфатидилинозитол (ФИ), сфингомиелин (СФМ), лизофосфатидилхолин (ЛФХ).

* * *

Объем собранного и проанализированного материала представлен в таблице 1.

Таблица 1. Объем материала и количество опытов по каждому эксперименту

Вопрос исследования	Кол-во опытов или проб	Кол-во рыб, экз.
Поведенческие опыты:		
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

* Общая длительность проанализированных видеоматериалов более 30 ч.

Расчет достоверности полученных результатов осуществляли методом дисперсионного анализа и по критериям Стьюдента (параметрическому и для долей), Хи-квадрат и Шапиро-Уилкса. Различия между исследуемыми группировками по липидному статусу оценивали с применением дискриминантного анализа. При расчетах использовали программы Statistica 6.0 и 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. Показано, что сеголетки из притоковой группировки отличаются от таковых из прибрежной повышенной критической скоростью течения для рыб (12.6 ± 4.54 л/с и 9.9 ± 2.39 л/с, соответственно; по критерию Стьюдента, $p < 0.01$). Среди них больше доля особей с положительным типом реореакции (рис. 1). 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 (по критерию Стьюдента для долей, $p = 0.006$ и $p = 0.002$, соответственно).

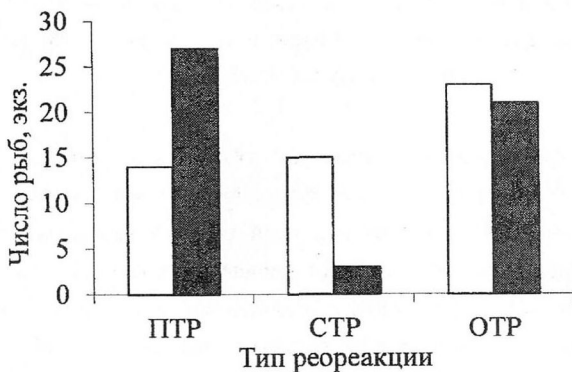


Рис. 1. Тип реореакции у сеголетков атлантического лосося *Salmo salar* L. из прибрежной (□) и притоковой (■) группировок. Обозначения типов реореакции: ПТР – положительный, СТР – статический, ОТР – отрицательный.

В опытах по определению реопреферендума рыб установлено, что особи из притоковой группировки предпочитали течение (60% особей; по критерию

Стьюдента для долей, $p = 0.05$). У сеголетков из прибрежной группировки реопреферендум не выражен: они одинаково (по критерию Стьюдента для долей, $p = 0.83$) выбрали каналы с течением (49%) и без него (51%).

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, 2012; Павлов и др., 2014а). В опытах оценивали плотность рыб на дне и уровень агрессивности.

Показано, что при пересадке в садки лишь 20% рыб из пелагической и 60% из донной группировок занимали участки на дне, у остальных рыб стремления ко дну, свойственного территориальному поведению, не отмечено. 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.

* * *

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 приточковой группировки отличаются повышенной критической скоростью течения (локомоторная составляющая реореакции), выраженным реопреферендумом 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 реопреферендум не выражен – они предпочитают поток основной реки с меньшей скоростью.

Глава 4. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ В ПЕРИОД ВТОРИЧНОГО РАССЕЛЕНИЯ

В главе 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 связь наблюдаемых различий с формированием жизненных стратегий.

4.1. Агрессивное поведение как механизм пространственного разделения молоди

На молоди черноморской кумжи исследовали агрессивное поведение, которое при недостатке территории дна ведет к вытеснению части молоди со дна в толщу. Опыты проведены на заводской молоди в возрасте 5.5–6.0 месяцев (Пономарева, 2011а, 2012; Павлов и др., 2014а).

Установлено, что при наличии свободной территории на дне молодь черноморской кумжи как из первичной донной, так и из первичной пелагической группировок, занимают ее и проводят на ней практически все время наблюдений (94–100%). Агрессивность особей возрастает более чем в 17 раз (до 0.45 акт/(мин·экз.)), по сравнению с агрессивностью в период первичного расселения.

После пересадки особей первичной (сформировавшейся в заводских бассейнах) группировки – пелагической или донной – в экспериментальные садки происходило новое пространственное разделение молоди, то есть возникали вторичные пространственные группировки. В процессе формирования этих группировок основная доля общей агрессивности приходится на особей, которые не определились со своим местоположением – не выбрали для постоянного обитания ту или иную стацию (дно или толщу воды). Минимальная агрессивность отмечена у особей, которые либо всё время находятся в толще и уже не конкурируют за территорию на дне, либо всё время находятся на занятом ими участке дна и в активной борьбе не участвуют (рис. 2).

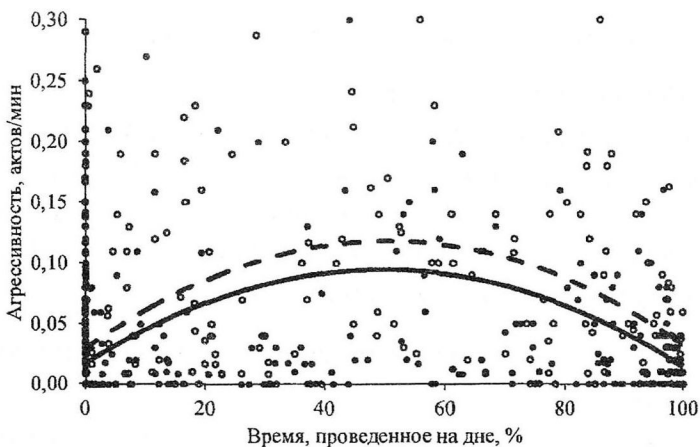


Рис. 2. Зависимость индивидуальной агрессивности от времени, проводимого на дне, у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из первичной пелагической (-○-) и первичной донной (-●-) группировок (в среднем при всех плотностях посадки за весь период опытов)

После формирования вновь образовавшихся (вторичных) пространственных группировок большая часть агрессивных актов (49–95%) происходят между особями, принадлежащими к одной и той же вторичной группировке.

Таким образом, во время вторичного расселения при недостатке территории на дне разделение заводской молоди на пространственные группировки – донную и пелагическую – обусловлена агрессивным поведением, характерным для территориальных рыб.

4.2. Фенотипические последствия пространственного разделения молоди

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

0.9–1.3 мм. Однако эти различия невелики – частотное распределение объединенной выборки особей из пелагической и донной группировок подчиняется нормальному закону (по критерию Шапиро-Уилкса, рис. 3 А). 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 достоверно отличается от нормального (рис. 3 Б). Наличие двух группировок подтверждается также данными по частотному распределению по массе тела и массе порки, максимальной высоте тела и длине головы. Особи из донной группировки превосходят особей из пелагической по показателям питания – весу содержимого желудков (34.0 и 16.6 мг, соответственно), индексу наполнения желудков (273.0 и 111.5 ‰, соответственно), индексу относительной массы (1.01 и 0.99, соответственно), в то время как обитающие в толще рыбы быстрее растут – у них, помимо длины тела, больше масса тела (1.7 и 1.6 г, соответственно) и порки (1.4 и 1.3 г, соответственно). Различия достоверны по всем показателям (по критерию Стьюдента, $p < 0.05$), кроме индекса относительной массы ($p = 0.36$).

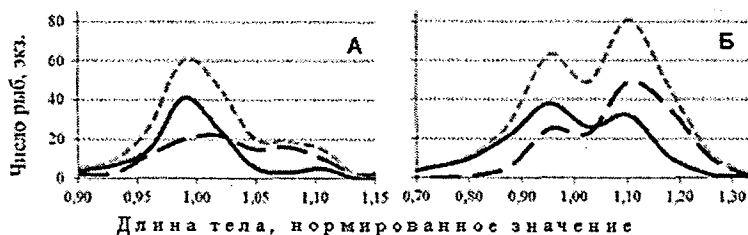


Рис. 3. Распределение по длине тела молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. из донной и пелагической группировок: А – возраст полтора – два месяца, Б – возраст пять с половиной – шесть месяцев;

(—) – донная группировка; (— —) – пелагическая группировка; (- - - -) – обе группировки совместно

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

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 (Пономарева, Ганжа, 2012). 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.

Среднее содержание общих липидов в мышцах молоди черноморской кумжи из пелагической и донной группировок не различается (по критерию Стьюдента, $p = 0.61$) и составляет 11.45 и 10.91% сухой массы, соответственно. Однако рыбы из исследуемых группировок различаются по количественному содержанию отдельных фракций липидов. Дискриминантный анализ показал различие выборок по ЛФХ, ХС/ФЛ, ФЭА, ФХ, ФЛ (по значениям относительного содержания) по ЛФХ, ФЭА, ФХ, ФЛ, ХС, ЭХС (в % от сухой массы). Относительное содержание ФЛ, ФХ у рыб из пелагической группировки выше, чем из донной, содержание ХС/ФЛ (коэффициент Дьерди), ХС, ЛФХ, ФС и СФМ – ниже.

Реореакция

Опыты проведены на молоди черноморской кумжи в немиграционном состоянии двух возрастных групп – 3.0 и 5.5 месяцев, что соответствует 1.0 и 3.5 месяцам разделения молоди на донную и пелагическую группировки (Павлов и др., 2010а; Пономарева, 2010, 2011в).

Через 1.0 месяц обитания в условиях пространственного разделения у молоди как из пелагической, так и из донной группировок, тип реореакции был сходным (рис. 4; по критерию Хи-квадрат, $p > 0.05$). Подопытные рыбы в основном проявляют статический тип реореакции – 70–90 % рыб оставалось в стартовом отсеке. Через 3.5 месяца пространственного разделения особи из донной и пелагической группировок различаются по их реореакции. Среди молоди черноморской кумжи, ведущей территориальный придонный образ жизни, преобладают особи со статическим типом реореакции. У пелагической группировки явно преобладают особи с динамическими типами реореакции (рис. 4). Для рыб донной группировки по сравнению с рыбами пелагической группировки характерны более высокие критические скорости течения (58.9 см/с (или 12.4 l/c) и 52.3 см/с (или 9.2 l/c), соответственно; по критерию

Стьюдента, $p < 0.05$) и пониженная двигательная активность в реоградиснте (1.16 и 1.72 зон, соответственно; по критерию Стьюдента, $p < 0.05$).

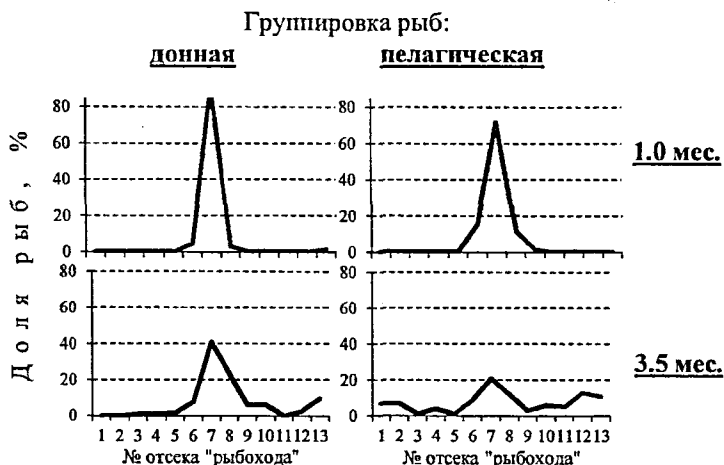


Рис. 4. Распределение по отсекам установки «рыбоход» молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. в немиграционном состоянии, обитавшей в условиях пространственного разделения в течение 1.0 и 3.5 месяцев

Таким образом, обитание молоди в условиях пространственного разделения в течение 3.5 месяцев приводит к возникновению различий в реореакции. В тоже время 1.0 месяца для формирования подобных различий не достаточно.

4.3. Поведение молоди в миграционном состоянии

Для выявления связи наблюдаемых различий с формированием жизненной стратегии оценивали тип реореакции особей из различных пространственных группировок в миграционном состоянии (Павлов и др., 2010а; Пономарева, 2014).

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

У молоди, обитавшей в течение 1.0 месяца (возраст 3.0 месяца) в условиях пространственного разделения, миграционное поведение было

сходным; изменения типа реореакции при переходе в миграционное состояние происходили одинаково у всех подопытных рыб (по критерию Хи-квадрат, $p > 0.05$) (рис. 5).

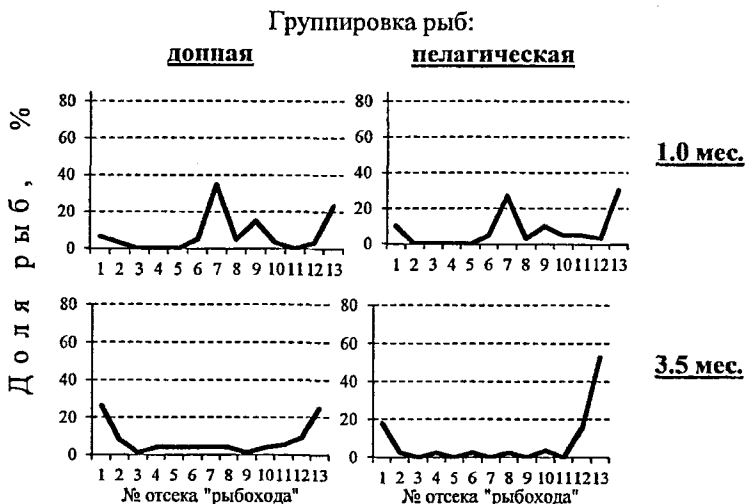


Рис. 5. Распределение по отсекам установки «рыбоход» молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. в миграционном состоянии (10-е сутки голодания), обитавшей в условиях пространственного разделения в течение 1.0 и 3.5 месяцев

Установлено, что через 3.5 месяца пространственного разделения реореакция особей из донной и пелагической группировок в миграционном состоянии существенно различалась (по критерию Хи-квадрат, $p < 0.001$). 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 соотношении 1:1 (количество рыб с положительным и отрицательным типами реореакции было статистически одинаково) (рис. 5).

Влияние комплекса неблагоприятных условий обитания на реореакцию рыб

Опыты по определению типа реореакции проведены на молоди черноморской кумжи, обитавшей в неблагоприятных условиях в течение 0.5 и 3.0 месяцев (возраст 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 (химическое потребление кислорода)), а также нарушен режим кормления и температурный режим.

Установлено, что у пространственно разделенных рыб после 0.5 месяца обитания в неблагоприятных условиях нет различий в миграционном поведении (по критерию Хи-квадрат, $p > 0.05$). У обеих группировок особи разделялись в равном соотношении на движущихся вверх против течения и вниз по течению (рис. 6). Поведение рыб разных группировок не различалось в течение всего периода голодания (по критерию Хи-квадрат, $p > 0.05$).

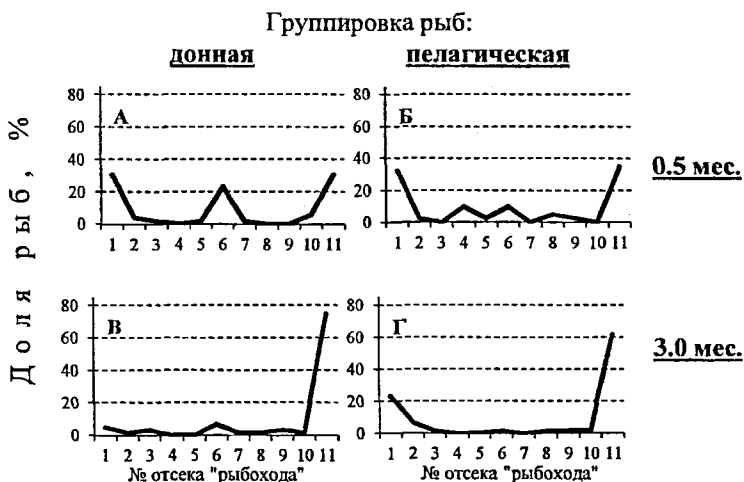


Рис. 6. Распределение по отсекам установки «рыбоход» голодавшей (в течение 10 суток) молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall., обитавшей в неблагоприятных условиях и в условиях пространственного разделения в течение 0.5 и 3.0 месяцев

Через 3.0 месяца пространственного разделения и обитания в неблагоприятных условиях у рыб как донной, так и пелагической группировок

в миграционном состоянии высока доля ОТР, то есть большинство рыб скатывалось вниз по течению (рис. 6).

Таким образом, показано, что не только вынужденное обитание территориальных рыб в толще воды, но и другие неблагоприятные условия содержания влияют на миграционное поведение рыб. Причем влияние целого комплекса неблагоприятных условий обитания «перекрывает» даже 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 молоди черноморской кумжи в период вторичного расселения можно заключить, что агрессивное поведение, связанное с территориальным образом жизни, при недостатке территории является механизмом разделения молоди на пространственные группировки. Обитание в разных условиях, вызванное пространственным разделением, обуславливает дифференциацию на группировки, различающиеся по ряду признаков: размерным и весовым показателям, особенностям питания, поведению и по соотношению отдельных фракций индивидуальных фосфолипидов. 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, в миграционном состоянии скатывающихся вниз по течению.

Глава 5. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МОЛОДИ РЫБ В ОНТОГЕНЕЗЕ

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

Дифференциация тесно связана с миграциями, рассмотренными в работе Д.С. Павлова с соавторами (2007а). Различные типы миграции, с помощью

которых происходит расселение, могут быть как механизмом, так и следствием дифференциации. Ведущее значение среди условий, вызывающих как миграции, так и дифференциацию, имеет ухудшение кормовой базы. При этом у рыб имеются 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 агрессивное поведение (см. раздел 5.2), которое проявляется у рыб с длительным периодом территориального образа жизни молоди.

5.1. Врожденная дифференциация в период первичного расселения молоди

Дифференциация икры (Нечаев др., 1998; Павлов и др., 2007а) отмечается у многих видов рыб (в том числе и лососевых) с компактной кладкой (Павлов и др., 2007а), детерминирована метаболитами от соседних икринок. На примере плотвы показано, что на этапе открепления хвоста возникают различия по биохимическим показателям (концентрации катехоламинов и кортикостероидов). К периоду ранних личинок различия усиливаются – группировки различаются по уровню энергетического обмена, размерам тела и поведению (по критическим скоростям течения, реопреферентуму 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). Дифференциация в икре сказывается на интенсивности роста и развитии ранней молоди, влияет на ее поведение (Snyder, 1990) и на результаты первичного расселения сеголетков лососевых из нерестовых гнезд (Веселов, Калюжин, 2001).

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 показателям реореакции. 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». 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. Таким образом, дифференциация молоди атлантического лосося, которая обеспечивает первичное расселение, возникла еще в икре, то есть обусловлена врожденными механизмами, а не условиями обитания молоди.

Для анализа роли реореакции в процессе пространственного разделения мальков атлантического лосося в естественных условиях рассмотрим схему их первичного расселения, составленную по результатам нашей работы (рис. 7). 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, реопреферендума и типа реореакции, то есть в зависимости от принадлежности к фенотипической группировке, выбирают потоки, различающиеся скоростным режимом (Pavlov et al., 2009б) и попадают в условия с разной кормовой базой (Барышев, 2004).

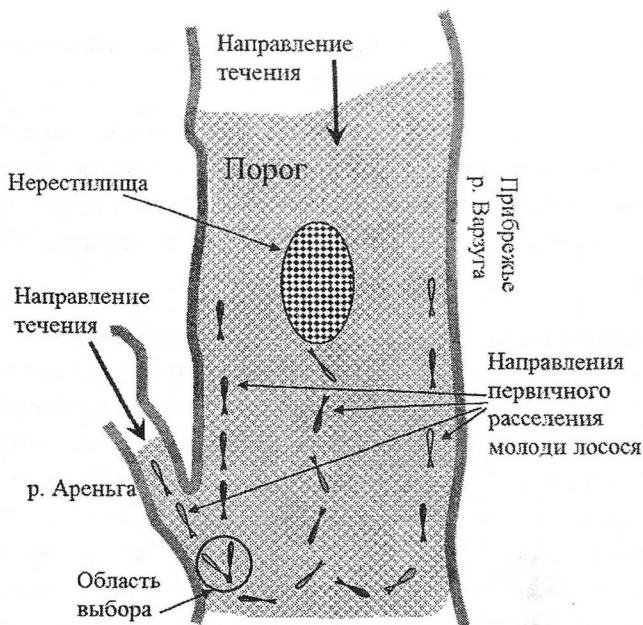


Рис. 7. Схема первичного расселения и образования пространственных группировок у молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в районе слияния рек Варзуга и Ареньга

В опытах по исследованию агрессивного поведения черноморской кумжи в возрасте 2–3 недели показано, что у большинства особей территориальное поведение ещё не проявляется; агрессия выражена крайне слабо и не играет значимой роли в процессе расселения. Отсутствие агрессивных взаимодействий у молоди в период расселения из нерестовых гнезд отмечено также и у атлантического лосося (Beall et al., 1989). Временный подъем в пелагиаль характерен для всех личинок, независимо от условий обитания; но, в связи с разнокачественностью икры, происходит не у всех особей одновременно.

Основной результат первого периода дифференциации и первичного расселения – расселение молоди по значительной площади, что обеспечивает более эффективное освоение трофической части ареала.

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).

Агрессия как пусковой механизм пространственного разделения

По завершении первичного расселения молодь некоторых лососевых рыб переходит к территориальному образу жизни с соответствующим возрастанием агрессивности (Thogre, 1977; Faush, 1984; Metcalfe et al., 1992). Агрессивное поведение, связанное с территориальным образом жизни, при недостатке свободных площадей дна в условиях заводского разведения, становится механизмом вытеснения части особей в толщу воды. В процессе формирования пространственного разделения более агрессивны те особи, которые ещё не выбрали для постоянного обитания ту или иную стацию (дно или толщу воды). В дальнейшем изменяется направленность актов агрессии – уменьшается число столкновений между представителями образовавшихся пространственных группировок.

В реке такое поведение приведет к тому, что сильные особи захватят наиболее благоприятные участки дна, а более слабые, которые не смогли занять и защитить участок на дне, будут скатываться вниз по течению в поисках свободного участка. В результате происходит вторичное расселение и расширяется ареал обитания данной генерации.

Таким образом, к известным ранее причинам (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981, 1988; Попова, Легкий, 1984; Кириллов, 1997; Мооге, 2002), вызывающим внешне обусловленную миграцию (III тип) (Павлов и др., 2007а), и связанную с ней дифференциацию, по результатам данной работы можно добавить внутривидовую конкуренцию территориальных рыб.

Формирование фенотипических группировок

В результате первичного расселения и агрессивного поведения, свойственного 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. Обитание в водотоках с разными условиями (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).

Также на примере черноморской кумжи по результатам данной работы показано, что обитание рыб в возрасте 0+ в условиях пространственного разделения ведет к дифференциации молоди на фенотипические группировки, различающиеся по размерным, весовым, липидным и поведенческим показателям. Показано, что особи из донной группировки превосходят особей из пелагической по показателям питания, в то время как последние быстрее растут. Наиболее вероятно, что это противоречие может быть объяснено стимулирующим воздействием на рост организмов умеренной двигательной активности (Чекунова, 1974; Белокопытин, 1993; Озернюк, 2000) при вынужденном обитании в толще воды; в заводских условиях особи у дна двигаются существенно меньше обитающих в толще.

Изучаемые пространственные группировки молоди черноморской кумжи хотя и сходны по количественному содержанию общих липидов, но различаются по содержанию отдельных фосфолипидных фракций. 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 группы с разным липидным статусом, как это было показано на атлантическом лососе, микиже и кижуче (Павлов и др., 2007б,в, 2008б, 2010б). Из литературы известно также о различии 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 рыб на обитающих в толще воды и на дне, сопровождается различиями по содержанию катехоламинов и кортикостероидов (Нечаев и др., 2007).

В работе представлены данные и о поведенческих различиях. В результате пространственного разделения большое число рыб, не имея возможности покинуть бассейн, вынуждены приспосабливаться к обитанию в

толще, неестественному для молодежи кумжи в этом возрасте, поэтому возникают различия в поведении рыб из разных группировок. Через 3.5 месяца обитания в толще у рыб пелагической группировки отмечены пониженная критическая скорость течения, повышенные двигательная активность, и доля особей с динамическим типом реореакции в сравнении с рыбами, продолжающими обитать на дне. Соотношение рассмотренных показателей реореакции у представителей этих группировок соответствует их образу жизни.

Таким образом, на основании результатов настоящей работы и данных литературы можно сделать вывод, что пространственное разделение территориальной молодежи, приводящее к обитанию в разных условиях, ведет к формированию фенотипических группировок, различающихся по целому ряду морфологических, биохимических и поведенческих признаков.

Формирование жизненной стратегии

Основной причиной формирования анадромной жизненной стратегии является недостаток жизненно необходимых ресурсов, прежде всего, пищи (Павлов, Савванитова, 2008; Павлов и др., 2008в; Pavlov et al., 2009б). На микиже и кижуче было показано, что условия нагула особей в год, предшествующий смолтификации, определяют формирование жизненной стратегии (Павлов и др., 2007в, 2010б). В данном разделе будут рассмотрены причины, оказывающие влияние на данный процесс, и длительность их воздействия.

В наших экспериментах на черноморской кумже было показано, что не только недостаток корма, но и 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 обнаружены ранее скрытые различия в реореакции, которые могут указывать на вероятность проявления в дальнейшем разных жизненных стратегий. У рыб, обитавших на дне, велика вероятность проявления резидентной, а у обитавших в толще рыб – анадромной стратегии.

Однако не только недостаток жизненно важных ресурсов – пищи и территории, но и другие неблагоприятных условия содержания рыб оказывают влияние на формирование жизненной стратегии. Причем, как было показано на примере черноморской кумжи, особи из донной группировки, которые в хороших условиях предпочитали резидентную жизненную стратегию через 3.0 месяца обитания в неблагоприятных условиях стали предпочитать анадромную.

То есть влияние целого комплекса неблагоприятных условий обитания «перекрывает» даже влияние недостатка территории.

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 тем, что у рыб одного вида выбор анадромной жизненной стратегии (смолтификация) может происходить в разном возрасте (Павлов и др., 2001а; Павлов, Саввантова, 2008).

В результате опытов показано, что воздействие недостатка территории дна в течение 1.0 месяца и комплекса неблагоприятных условий обитания в течение 0.5 месяца не вызывает у рыб предпочтения анадромной жизненной стратегии. В целом можно сделать вывод, что необходимая для появления этого 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 молоди черноморской кумжи может наблюдаться многократно в онтогенезе. При изменении условий обитания, вызывающих дифференциацию, со временем различия нивелируются и исчезают фенотипические группировки, как это было показано на примере атлантического лосося (Павлов и др., 2007б). Даже у особей с глубокой дифференциацией – у смолтов – при изменении условий, вызывающих смолтификацию, происходит обратный процесс – ресмолтификация, особенно часто наблюдаемая в заводских условиях разведения. В новых условиях может происходить новая дифференциация (Веселов, Калюжин, 2001).

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 и более высокой способностью сопротивляться потоку воды в основном выбирают более скоростной поток и оказываются в притоке. А особи с пониженной мотивацией к миграции против течения, 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 молоди, ведущей территориальный, придонный образ жизни, преобладают особи со статическим типом реореакции; 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 реореакции.

4. Время появления первых поведенческих признаков формирования жизненной стратегии в процессе дифференциации молоди 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 работ по теме диссертации

1. Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // *Вопр. Ихтиологии*, 2010. Т. 50. № 2. С. 251–261. [*J. Ichthyol.* 50 (3), 270–280 (2010)].
2. 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.
3. Павлов Д.С., В.Ю. Пономарева, А.Е. Веселов, В.В. Костин. Реореакция как один из механизмов формирования фенотипических группировок сеголеток атлантического лосося (*Salmo salar*) // *Вопр. ихтиологии*, 2010. Т.50. № 4. С. 548–553. [*J. Ichthyol.* 50 (6), 483–488 (2010)].
4. 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*, 2010. Vol. 50. N. 11. P. 977–984.
5. Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Поведенческие механизмы пространственного разделения и выбора жизненной стратегии у заводской молоди черноморской кумжи // *Поведение рыб. Материалы докладов IV Всероссийской конференции с международным участием. 19–21 октября 2010 г. Борок. Россия. М: АКВАРОС. Борок. 2010. С. 335–339.*
6. 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, 2011. С. 195–197.
7. 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»*, 2011. С. 137.
8. 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, 2011. С. 98–101.

9. 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. [Doklady Biological Sciences. 445, 1–3 (2012)]

10. 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.

11. 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.

12. 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.

13. 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, 2014. Т.54. № 2. С. 216–224. [J. Ichthyol. 54 (2), 186–194 (2014)]

14. 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, 2014. Т. 54. № 4. С. 470–478.

15. 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

16. Пономарева В.Ю. Выбор жизненной стратегии у молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* при разной продолжительности обитания у дна и в толще воды // Материалы VI конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН "Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых ". М: Т-во научных изданий КМК, 2014. С. 169–170.

Подписано в печать: 24.10.2014

Заказ № 10331 Тираж - 100 экз.

Печать трафаретная.

Типография «11-й ФОРМАТ»

ИНН 7726330900

115230, Москва, Варшавское ш., 36

(499) 788-78-56

www.autoreferat.ru