

**ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ
ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*
В ПЕРИОД СКАТА В НЕКОТОРЫХ РЕКАХ
ОСТРОВА САХАЛИН**

Е.А. Кириллова, П.И. Кириллов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект 33,
Москва 119071 Россия. E-mail: ekirillova@sevin.ru*

Наблюдения в естественных условиях, дополненные оригинальными полевыми экспериментами, позволили выявить особенности экологии и поведения молоди горбуши в период её ската в двух реках северо-восточного побережья о-ва Сахалин. Показано, что сезонная и суточная динамика ската горбуши, особенности миграционного и пищеоборонительного поведения на различных этапах перехода от пресноводного периода жизни к морскому, могут иметь принципиальные различия в реках одного района воспроизводства, различающихся геоморфологическими и гидрологическими характеристиками. Полевые эксперименты, поставленные для оценки двигательной активности и отношения к течению в связи со сменой освещенности, позволили уточнить механизм реализации покатной миграции, которая у горбуши имеет, главным образом, пассивный характер. Выявленные особенности экологии, морфологии и поведения молоди горбуши в разных реках представляют собой комплекс адаптаций, направленный на своевременное достижение горбушей участков раннего морского нагула, где и происходит формирование её численности.

**ECOLOGICAL AND BEHAVIORAL PATTERNS
OF PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* JUVENILES
DURING THEIR DOWNSTREAM MIGRATION
FROM THE CERTAIN RIVERS OF SAKHALIN ISLAND**

E.A. Kirillova, P.I. Kirillov

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninskii prospect 33,
Moscow 119071 Russia. E-mail: ekirillova@sevin.ru*

Survey in natural conditions expanded with original field experiments enabled to reveal various traits of ecology and behavior of pink salmon fry during its seaward migration from two rivers at the north-east of Sakhalin Island. It was shown that seasonal and diel patterns of downstream migration of pink salmon, specific traits of migratory, feeding and predator-avoiding behavior on various stages of transfer from freshwater to sea might have fundamental difference in rivers with different geomorphological and hydrological characteristics of even the same reproductive area. Field experiments were conducted to evaluate locomotor activity and relation of fry to the current in connection with changing illumination. Results of these experiments clarified the mechanism of realization of downstream migration which is mainly passive in pink salmon. The revealed patterns of ecology, morphology and behavior of pink salmon fry are a complex of adaptations aimed to attain the area of early marine feeding, where the formation of population abundance occurs, at the opportune time.

Введение

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* – наименее связанный с пресными водами вид среди лососевых рыб: в её жизненном цикле, фактически, отсутствует период пресноводного нагула, а пресные водоёмы используются исключительно для нереста производителей, эмбриогенеза и раннего постэмбрионального развития потомства. Молодь скатывается в море вскоре после выхода из нерестовых бугров.

Закономерности покатной миграции молоди горбуши (сезонная и суточная динамика миграции, распределение в потоке и др. в целом хорошо изучены, так как сведения о числе покатников и сроках миграции являются неотъемлемой составляющей ежегодных прогнозов численности производителей и объёмов возможного вылова. Однако в разных районах воспроизводства горбуши закономерности ската могут иметь существенные различия. В силу географического положения, климатических условий и геоморфологии нерестовых рек, горбуша демонстрирует комплекс адаптаций, уникальных для данного региона или даже определённого водотока. В реках северо-восточного Сахалина, где в настоящее время сосредоточен основной промысел горбуши в регионе, регулярные наблюдения за скатом её молоди были прерваны в 2003 году. На исследованных нами реках подобные наблюдения вовсе не проводились.

Целью настоящего исследования было выявление основных закономерностей ската горбуши и исследование особенностей её миграционного поведения в двух реках северо-восточного побережья о-ва Сахалин, различающихся условиями обитания, а также выявление экологических и этологических адаптаций, определяющих вариабельность механизмов реализации миграции в данном районе воспроизводства вида.

Материалы и методы

Работы проводили в 2014–2016 гг. на реках Малая Хузи и Лангери, впадающих в Охотское море на северо-восточном побережье о-ва Сахалин (рис. 1).

Малая Хузи – горная река длиной 33 км. Русло канального типа, водоёмы придаточной системы отсутствуют. Река Лангери (длина 101 км) также относится к горному типу, но в нижнем течении русло имеет сложную структуру и развитую систему придаточных водоёмов. Следует особо отметить, что в р. Лангери до 2015 г. включительно вода имела низкую прозрачность из-за сброса в реку отходов разработки золотоносных месторождений, расположенных в верхнем течении.

В р. Малая Хузи проводили регулярные учёты покатной молоди в 2014–2016 гг., в р. Лангери – периодические обловы в 2015 г. Учёт покатной молоди осуществляли согласно методике количественного учета покатной молоди горбуши и кеты в малых реках «методом выборочных обловов» (Методическое руководство..., 2011). В водоёмах придаточной системы и в лиманах рек молодь ловили сачками и сетями Киналёва.

Определение размерно-весовых показателей и анализ питания проводили согласно стандартным методикам (Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974). В настоящей работе приведены линейные размеры молоди горбуши, отловленной в 2016 г. (336 экз.), исследовано питание 154 экз.

Для определения изменения двигательной активности молоди горбуши и ее отношения к течению в условиях меняющейся освещенности была поставлена серия полевых экспериментов в 2016 г. Экспериментальная установка представляла собой модификацию стандартной двухсекционной целевой камеры (по Pavlov et al., 1997) и располагалась непосредственно в русле реки. Непроточный отсек, имитирующий побережье, был отделен от проточного перегородкой с отверстием. Скорость течения в проточном отсеке составляла 0,3–0,4 м/с. До начала эксперимента молодь горбуши в течение полутора суток выдерживали в слабопроточном садке. Рыб (20 экз.) перемещали в непроточный отсек

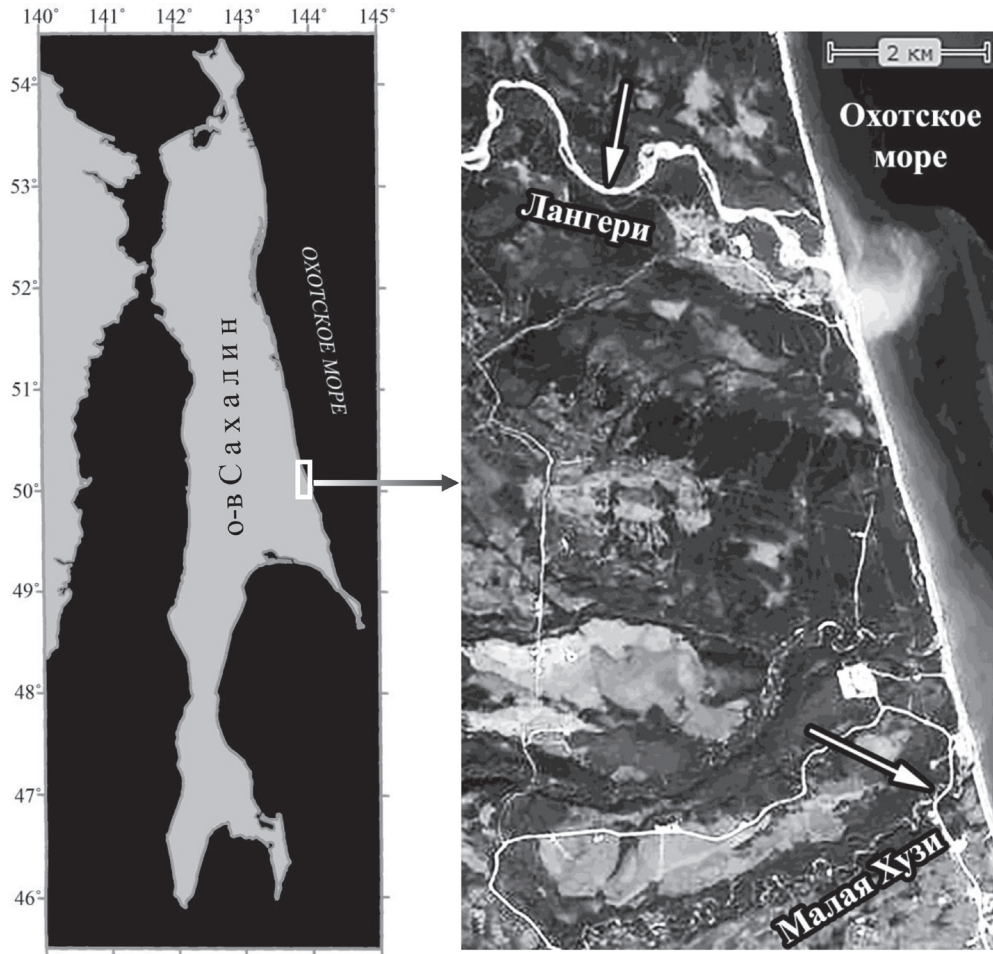


Рис. 1. Карта-схема района работ. Стрелками указано расположение учетных створов.

установки (при закрытом выходе в проточный) при освещенности более 100 лк за 20 мин до открытия отверстия в перегородке. Всего проведено 12 экспериментов с 240 рыбами.

Результаты и обсуждение

В реках северо-востока Сахалина скат горбуши, как правило, начинается в середине мая и продолжается до первой декады июля. За три года наблюдений в р. Малой Хузи нам не удалось застать начала миграции, но данные о метеорологических условиях и температуре воды в период наших исследований указывают, что в данном водотоке скат начинается не позднее второй декады мая, сразу после освобождения реки ото льда, которое на северо-восточном побережье острова, как правило, происходит в первой-второй декаде мая. Основная часть молоди горбуши скатывалась во время весеннего половодья и на фоне последующего снижения уровня воды (рис. 2).

Принято считать, что покатная миграция горбуши имеет пассивный характер, т.е. перемещение молоди происходит за счёт транспортной силы потока. В этом случае, приуроченность ската к периоду наибольших скоростей потока имеет определённое адаптивное значение: молодь попадает к местам нагула, в морское побережье, в кратчайшие сроки и с минимальными энергетическими затратами. Это обстоятельство имеет определяющее значение в формировании численности поколения горбуши, которая практически не имеет

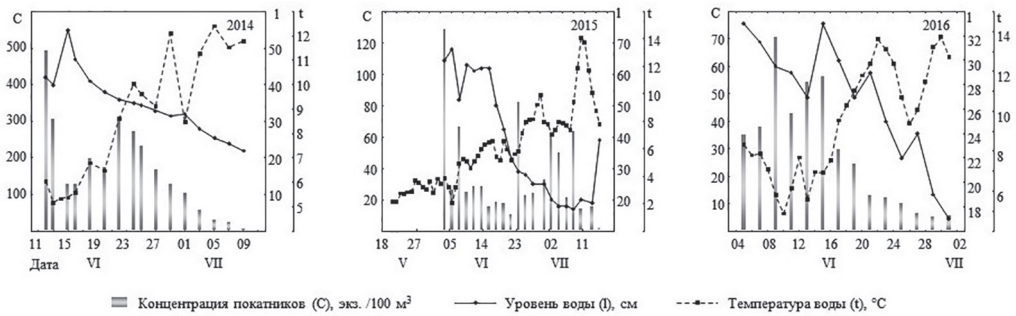


Рис. 2. Сезонная динамика покатной миграции молоди горбуши и изменения температуры и уровня воды в р. Малая Хузи в 2014–2016 гг.

трофической связи с нерестовым водоёмом, поскольку молодь практически не питается в реке, и, следовательно, её выживаемость находится в прямой зависимости от кормовых условий в ранний морской период жизни (Карпенко и др., 2013).

Интенсивность ската молоди горбуши определяется термическим режимом и водностью рек (Бирман, 1985; Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002). При выхолаживании воды ниже порогового значения 5°C интенсивность миграции снижается, что, очевидно, обусловлено зависимостью метаболических процессов и двигательной активности от температуры окружающей среды. Однако резкий подъём уровня воды даже при её низкой температуре приводит к кратковременному возрастанию интенсивности миграции. При подъёме уровня воды комплекс таких факторов как возрастание скорости течения и турбулентности потока, а также мутности воды, приводят к дезориентации молоди горбуши и вовлечению её в поток (Бирман 1985, Павлов и др., 2010).

Несмотря на пассивный характер покатной миграции, ей предшествует активный выход в поток, который реализуется за счёт комплекса врождённых поведенческих реакций, проявляемых в определённых условиях. Таким условием в реках бореальных широт принято считать смену освещенности. Поэтому, как правило, молодь горбуши скатывается ночью (Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002), а в дневное время находится в укрытиях – среди камней (Двинин, 1959).

Подтверждением пассивности ската выступает неравномерное распределение покатников в поперечном сечении русла реки: наибольшее число покатников сосредоточено в стрежневой части потока, тогда как в прибрежье, в зоне замедленного стока, покатники встречаются единично (рис. 3). На подобный характер распределения ранее указывали и другие авторы (Гриценко, 2002; Каев, Игнатъев, 2015; Павлов и др., 2015).

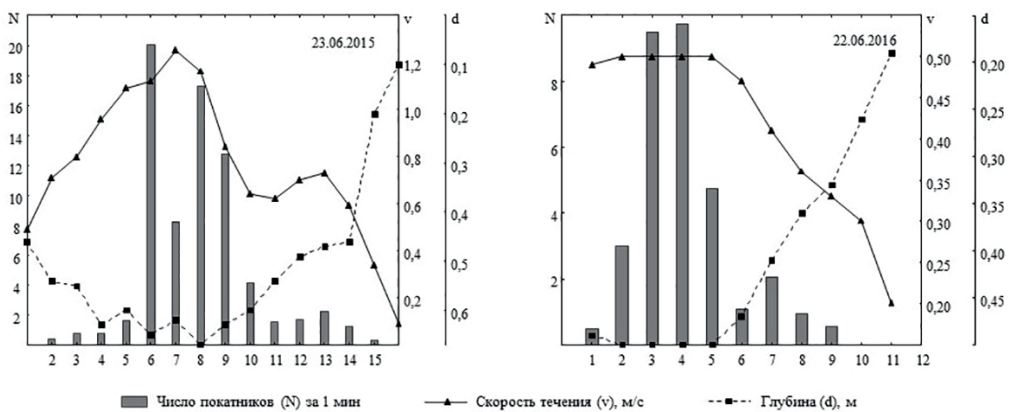


Рис. 3. Распределение покатной молоди горбуши в потоке в связи со скоростью течения и структурой русла в р. Малая Хузи в 2015 г. и 2016 г. Ось абсцисс – расстояние от левого берега, м.

Поведение молоди горбуши в реке: избегание света, покидание укрытий при снижении освещенности показывает, что механизм реализации миграции более сложен и заключается не только в нейтрализации оптомоторной реакции при потере зрительной ориентации (Павлов и др., 2007).

Наблюдения за изменением поведения молоди горбуши при смене освещенности в условиях полевого эксперимента позволили показать наличие активного локомоторного компонента в реализации покатной миграции. До открытия выхода в проточный отсек экспериментальной установки молодь равномерно распределена в непроточном отсеке, держится в толще воды, объединяясь в плотную стаю при испуге (рис. 4).

В сумерках (2,5–5 лк) рыбы распределялись вдоль стенок установки, избегая области вблизи выхода из непроточного отсека в проточный (рис. 4). Отдельные особи подходили к выходу, но быстро, бросковым движением, возвращались; при последующем снижении освещенности до 0,5 лк частота подходов возрастала. С наступлением темноты (< 0,1 лк) почти вся молодь покидала непроточный отсек. При временном увеличении ночной освещенности (например, с восходом луны) часть рыб (10–30 %) возвращались в непроточный отсек. В это время, как правило, отмечали снижение интенсивности ската.

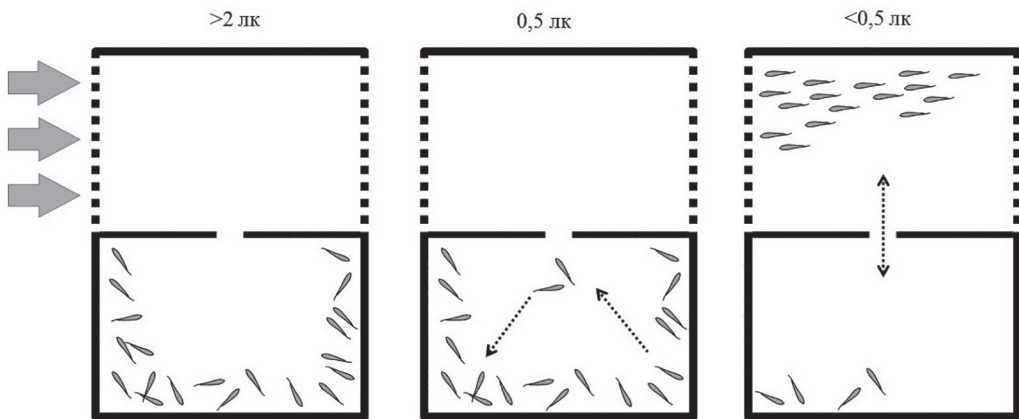


Рис. 4. Распределение молоди горбуши в экспериментальной установке при различной освещенности. Большими серыми стрелками указано направление течения, маленькими пунктирными стрелками – направление перемещений рыб в установке.

Молодь горбуши, вышедшая в проточный отсек (на поток) проявляла устойчивый положительный тип реореакции и располагалась преимущественно вблизи входа потока воды в установку. Оставшиеся в непроточном отсеке особи держались вдали от выхода в проточный. С рассветом рыбы не возвращались в непроточный отсек и сохраняли положение в пространстве как в темный период – головой против течения. Но при помещении в отсек камня – «укрытия», забивались под него.

Поведение и распределение молоди в экспериментальных установках в условиях низкой освещенности показали, что пассивной покатной миграции предшествует активный выход в поток. При снижении освещенности до пороговой величины 0,5 лк, отрицательная фотореакция у молоди горбуши сменяется на нейтральную, возрастает двигательная активность. Рыбы покидают укрытия, в которых находятся в светлое время суток, и активно перемещаются к участкам с большей скоростью течения. Перемещение в реоградиенте происходит до тех пор, пока скорость течения не превысит значение критической скорости, и молодь не будет вовлечена в поток. Потеря зрительной ориентации, сопутствующая повышению двигательную активности в условиях низкой освещенности, способствует вовлечению молоди в транзитный поток.

Поведение и распределение молоди в экспериментальных установках в условиях низкой освещенности показали, что пассивной покатной миграции предшествует активный выход в поток. При снижении освещенности до пороговой величины 0,5 лк, отрицательная фотореакция у молоди горбуши сменяется на нейтральную, возрастает двигательная активность. Рыбы покидают укрытия, в которых находятся в светлое время суток, и активно перемещаются к участкам с большей скоростью течения. Перемещение в реоградиенте происходит до тех пор, пока скорость течения не превысит значение критической скорости, и молодь не будет вовлечена в поток. Потеря зрительной ориентации, сопутствующая повышению двигательную активности в условиях низкой освещенности, способствует вовлечению молоди в транзитный поток.

Поведение молоди горбуши претерпевает значительные изменения с выходом из основного русла в лиманы: она переходит от одиночного придонного к стайному пелагическому образу жизни. Стаи горбуши держатся преимущественно вблизи берега, где глубина

не превышает 0,2 м, в толще либо у поверхности воды при условии прозрачной воды. При испуге отходят от берега, но вскоре возвращаются. Объединение в стаи и предпочтение молодью прибрежных участков обусловлены особенностями оборонительного поведения. На участках с большей глубиной держится крупная молодь гольцов рода *Salvelinus*, кунджи *S. leucomaenis* и мальмы *S. malma*. В прозрачной воде молодь менее доступна для хищников, находясь в прибрежье, т.к. небольшая глубина ограничивает возможность нападения – бросковых движений для захвата жертв.

Доступность для хищников – крупной молоди лососевых определяются прозрачностью (мутностью) воды. В р. Лангери вода имеет высокую мутность вследствие сброса в реку отходов с разработки золотоносного месторождения, расположенного в её верхнем течении, тогда как в Малой Хузи – вода прозрачна за исключением времени паводков. При высокой мутности воды в р. Лангери, как это было в 2014 г., молодь была менее уязвима для хищников что, по-видимому, позволяло ей задержаться в лимане для физиологической адаптации перед переходом в морскую среду. В 2016 г., после ограничения сброса стоков с разработок золотоносных месторождений, вода в р. Лангери стала значительно чище, длительность задержки покатной молоди горбуши в лимане реке сократилось до нескольких часов.

Молодь горбуши, как правило, не задерживается в низовьях рек, а выходит в море в течение дня, последующего скату из основного русла реки. В небольших реках, со слабо обособленным лиманом, в условиях высокой прозрачности воды (р. Малая Хузи) молодь активно перемещается в направлении устья и уже в утренние часы выходит в море. В реках, имеющих обширные лиманы и воду низкой прозрачности (р. Лангери), молодь горбуши может задерживаться на более длительный срок и в течение светового дня после выхода из основного русла совершает кочёвки в пределах лимана, придерживаясь неглубоких участков вблизи берега, а с наступлением сумерек перемещается в направлении устья.

Низкая интенсивность питания молоди горбуши в лиманах обеих рек показала, что условия питания и особенности пищедобывательного поведения (зрительный механизм ориентации при добыче жертв) не являются ведущей причиной более длительной задержки в лимане р. Лангери. Большинство рыб в лиманах рр. Лангери и Малой Хузи не питались. Доля рыб с пустыми желудками составила соответственно 74 и 79 % (в 2016 г.). Масса пищевого комка, состоящего, в основном, из мелких личинок хирономид Chironomidae, настолько мал, что расчёт индексов наполнения не представляется возможным. Среднее число жертв на 1 желудок скатившейся молоди, питавшейся в лиманах Малой Хузи и Лангери составляло 2 и 1 экз., соответственно. Однако у большинства рыб в лиманах рек, в число которых входили особи с пустыми желудками, остатки кормовых объектов обнаружены в дистальных отделах пищеварительных трактов: доля таких рыб в р. Лангери составила 60 %, в р. Малая Хузи – 36 %. По-видимому, молодь начинает питаться непосредственно перед выходом из основного русла в лиманы рек. У покатной молоди до выхода в лиманы в течение всего периода ската пищеварительные тракты были пустыми.

Отсутствие интенсивного питания у молоди горбуши подтверждает, что реки о-ва Сахалин используются горбушей главным образом как нерестовые водоёмы, а нагул молоди начинается в море (Двинин, 1959; Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002). Однако при определенных условиях эта закономерность может нарушаться. В 2015 г., в водоёмах придаточной системы нижнего течения р. Лангери, были обнаружены массовые скопления сеголетков горбуши. Молодь находилась в протоках, утративших связь с основным руслом вследствие снижения уровня воды. Линейные размеры молоди в протоках значительно превосходили размеры покатной молоди из основного русла (рис. 5). В отличие от покатников, она была активна в дневное время, проявляя типичное стайное поведение, и интенсивно питалась. Все особи имели заполненные пищеварительные тракты, а ИН составляли 29,6–276,4 ‰. Основным компонентом пищевого комка были личинки и куколки хирономид (рис. 6).

Переход горбуши на смешанное и внешнее питание в реках различных регионов отмечен рядом исследователей. Исчерпывающий обзор работ по питанию молоди горбуши

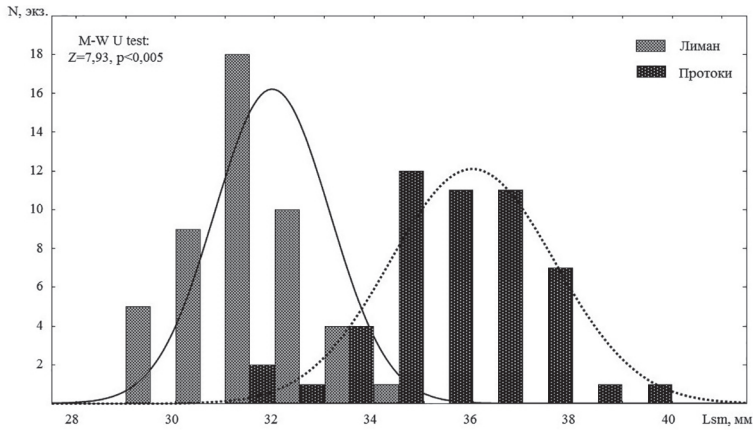


Рис. 5. Размерный состав молоди горбуши – покатной и изолированной в водоёмах придаточной системы в р. Лангери.

в реках представлен А.Н. Канзепаровой с соавторами (2015). Авторы связывают переход на внешнее питание с гидрологическими условиями рек. Согласно этим исследованиям, молодь начинает интенсивно питаться при снижении водности и скорости течения, при этом наблюдается задержка ската (Антонов, Ким, 2011; Волобуев, Марченко, 2011; Канзепарова, 2015).

Следует отметить, что снижение уровня воды в реках после весенне-летнего половодья, когда скатывается основная масса молоди горбуши, как правило, проходит на фоне её прогрева. Повышение температуры воды интенсифицирует обменные процессы рыб и выступает стимулирующим фактором к переходу на внешнее питание. Очевидно, интенсивное питание и рост молоди горбуши, изолированной в придаточной системе р. Лангери обусловлены температурными условиями: вода в протоках была на 5–10°C выше, чем в основном русле. Очевидно, что при дальнейшем снижении уровня воды и пересыхании проток эта молодь обречена на гибель, что зачастую и происходит с молодь, остающейся во временных водоёмах после паводков. Но в случае повышения уровня воды и появления возможности выхода в основное русло, горбуша могла бы продолжить скат. При более крупных размерах и интенсивном питании, такая молодь более жизнеспособна. Появление таких рыб в популяции создаёт предпосылки к внутривидовой этологической и морфологической дифференциации и увеличению внутривидового разнообразия.

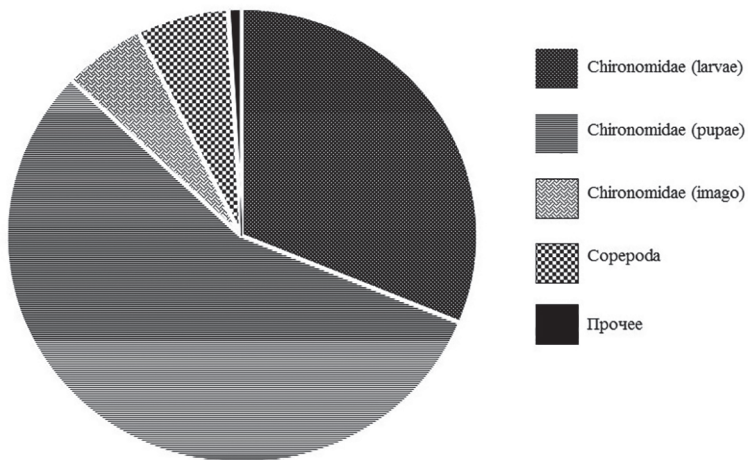


Рис. 6. Спектр питания (% от массы пищевого комка) молоди горбуши в водоёмах придаточной системы р. Лангери.

Заключение

Особенности ската молоди горбуши (сезонная и суточная динамика), миграционного и пищеборонительного поведения, выявленные в основном русле и лиманах двух водотоках северо-востока Сахалина типичны для данного района воспроизводства вида. Однако даже в двух близко расположенных реках, отличающихся геоморфологической структурой и гидрологическим режимом, горбуша демонстрирует ряд специфических экологических, морфологических и этологических адаптаций, направленных на своевременное достижение участков раннего морского нагула. Многообразие этих адаптаций является отражением экологической пластичности вида, в различной степени свойственной всем тихоокеанским лососям, и создаёт предпосылки для внутривидовой дифференциации и увеличению внутривидового разнообразия даже у такого узкоспециализированного вида как горбуша.

Несмотря на вариабельность особенностей ската в связи с условиями среды в каждом отдельном водотоке, он происходит, главным образом, в форме пассивной покатной миграции. Миграция в этой форме реализуется за счёт комплекса врождённых поведенческих реакций, определяющих отношение молоди горбуши к освещенности и течению. Пассивному перемещению в потоке предшествует активный выход из укрытий, обусловленный повышением двигательной активности при снижении освещенности и перемещением в реоградиенте в направлении участков с большими скоростями течения.

Благодарности

Финансирование полевых исследований обеспечено Ассоциацией рыбопромышленников Смирныховского района (АРСР). Авторы выражают особую благодарность В.В. Смирнову, председателю АРСР и директору рыбодобывающей компании ООО «Плавник», за всестороннюю поддержку при проведении полевых работ. Камеральная обработка, анализ материала и подготовка публикации проведены за счёт гранта РНФ № 14-14-01171 «Взаимосвязь миграций и формообразования у молоди рыб и миног»

Литература

- Антонов А.А., Ким Х.Ю. 2011. Питание и пищевые взаимоотношения молоди лососей рода *Oncorhynchus* в реке Кура залива Анива (о. Сахалин) // Тр. СахНИРО. Т. 12. С. 3–15.
- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат. 208 с.
- Волубуев В.В., Марченко С.Л. 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 303 с.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: ВНИРО. 248 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат. 166 с.
- Двинин А.П. 1959. Некоторые особенности молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbusha* Walbaum) при скате из сахалинских рек в море // Зоологический журнал. Т. 38, вып. 8. С. 1268–1270.
- Каев А.М., Игнатьев Ю.И. 2015. О распределении покатной молоди горбуши в потоке небольшой сахалинской реки // Известия ТИНРО. Т. 180. С. 93–98.
- Канзепарова А.Н., Золотухин С.Ф., Балушкин В.А. 2015. Молодь горбуши и кеты р. Иска (Сахалинский залив, Охотское море) в пресноводный период // Изв. ТИНРО. Т. 182. С. 55–68.
- Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. 2013. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 304 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Методическое руководство по количественному учету покатной молоди горбуши и кеты в малых реках методом выборочных обловов. 2011. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 15 с.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Черешкевич Ф.Г. 2015. Покатная миграция молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) в реке Малая Хузи (Северо-Восток острова Сахалин) // Биология Внутренних Вод. № 4. С. 64–75.

- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2010.** Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Известия ТИНРО. Т. 163. С. 3–44.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007.** Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука. 213 с.
- Правдин И.Ф. 1966.** Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 376 с.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Lupandin A.I. 1997.** Development of downstream migration in roach larvae (*Rutilus rutilus* L.): The role of locomotor activity // *Rus. J. of Aquat. Ecol.* V. 7. N 1. P. 75–84.