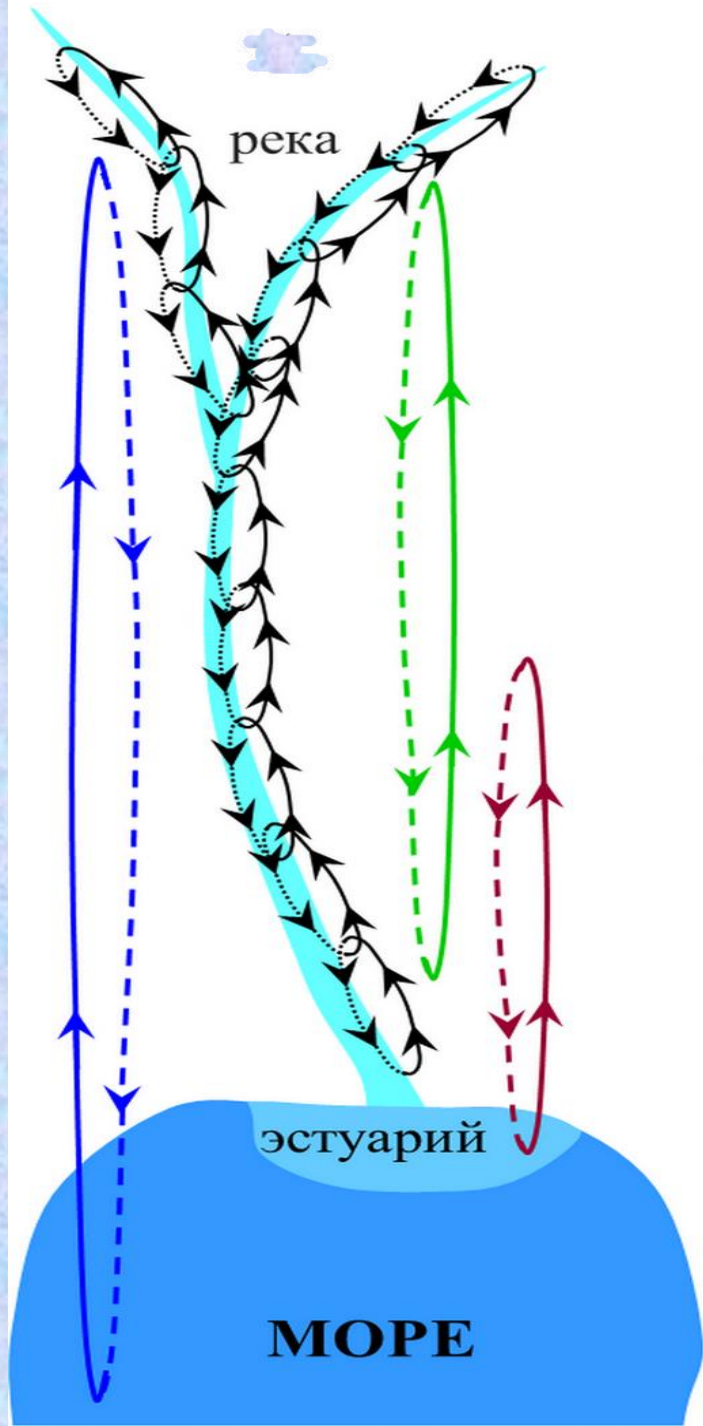


**ПОКАТНЫЕ
МИГРАЦИИ – ЗАКОНОМЕРНОСТИ
И МЕХАНИЗМЫ**

Д.С. Павлов

ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН



МИГРАЦИОННЫЕ КОЛЬЦА У РЫБ

Трассы миграций рыб:

(— —) – проходных,

(— —) - полупроходных,

(— —) – реодромных,

(— —) – туводных;

(**сплошная линия**) - нерестовые
миграции,

(**пунктирная линия**) – покатные
миграции

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ (НА УРОВНЕ СЕМЕЙСТВ) ПОКАТНИКОВ В РАЗНЫХ РЕКАХ

р. Волга

р. Или

р. Амазонка

р. Нанай

р. Альверо

Acipenseridae
Clupeidae
Thymallidae
Osmeridae
Esocidae
Cyprinidae
Cobitidae
Siluridae
Gadidae
Percidae
Gobiidae
Cottidae
Syngnathidae

Acipenseridae
Cyprinidae
Cobitidae
Siluridae
Cyprinodontidae
Percidae
Gobiidae

Clupeidae
Engraulidae
Characidae
Cyprinodontidae
Erythrinidae
Ctenolucidae
Curimatidae
Gymnotidae
Doradidae
Auchenipteridae
Aeneiosidae
Cetopsidae
Pimelodidae
Hypophthalmidae
Trichomycteridae
Loricariidae
Belontiidae
Sciariidae
Cichlidae
Solecidae

Clupeidae
Characidae
Cyprinodontidae
Erythrinidae
Curimatidae
Anostomidae
Gymnotidae
Electrophoridae
Apterontidae
Sternopygidae
Rhamphichthyidae
Auchenipteridae
Cetopsidae
Pimelodidae
Trichomycteridae
Loricariidae
Cichlidae

Poecopteridae
Mormyridae
Characidae
Distichodontidae
Cyprinidae
Bagridae
Schilbeidae
Amphiliidae
Clariidae
Malapteruridae
Mochokidae
Cyprinodontidae
Poeciliidae
Cichlidae
Anabantidae

ОДНОКРАТНАЯ ПОКАТНАЯ МИГРАЦИЯ У СЕГОЛЕТОК РЫБ

Виды	Стадии онтогенеза				
	ИКРА	ПРЕДЛИЧИНКИ	ЛИЧИНКИ	МАЛЬКИ	1+ и более
Acipenser ruthenus	-	++	-	-	-
Acipenser stellatus	-	++	++	++	-
Acipenser gueldenstaedtii	-	++	++	++	+
Huso huso	-	++	++	++	-
Alosa kessleri	++	++	++	++	-
Oncorhynchus gorbusha	-	-	++	+	-
Oncorhynchus keta	-	-	++	+	-
Thymallus thymallus	-	-	++	-	+
Osmerus eperlanus eperlanus	-	++	++	+	-
Esox lucius	-	-	-	+	-
Abramis brama	-	++	++	+	-
Barbus brachycephalus	++	++	++	+	-
Ctenopharyngodon idella	++	++	++	+	-
Gobio gobio	-	+	-	-	-
Нрорhthamichthys molitrix	++	++	++	+	-
Phoxinus phoxinus	-	++	+	-	-
Rutilus rutilus	-	++	++	+	-
Barbatula barbatula	-	+	-	-	-
Lota lota	++?	++	++	-	-
Gottus gobio	-	-	-	+	-
Gasterosteus, Pungitius	-	-	+	++	-
Perca fluviatilis	-	++	++	++	-

– не обнаружено; + редкая встречаемость; ++ частая встречаемость

ДВУХКРАТНАЯ ПОКАТНАЯ МИГРАЦИЯ СЕГОЛЕТОК И СМОЛТОВ РЫБ И МИНОГ

Виды	Стадии онтогенеза				
	ИКРА	ПРЕДЛИЧИНКИ	ЛИЧИНКИ	МАЛЬКИ	1+ и более
Lethenteron camtschaticum	-	-	++	-	++
Lampetra fluviatilis	-	-	++	-	++
Oncorhynchus kisutch	-	-	++	++	++
Oncorhynchus masou	-	-	+	++	++
Oncorhynchus nerka	-	-	++	++	++
Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss	-	-	++	++	++
Salmo salar	-	-	++	++	++
Salmo trutta	-	-	+	-	++
Salvelinus leucomaenis	-	-	++	++	++
Salvelinus malma	-	-	++	++	++

- не обнаружено; + редкая встречаемость; ++ частая встречаемость

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ РЫБ

C/C_{max}

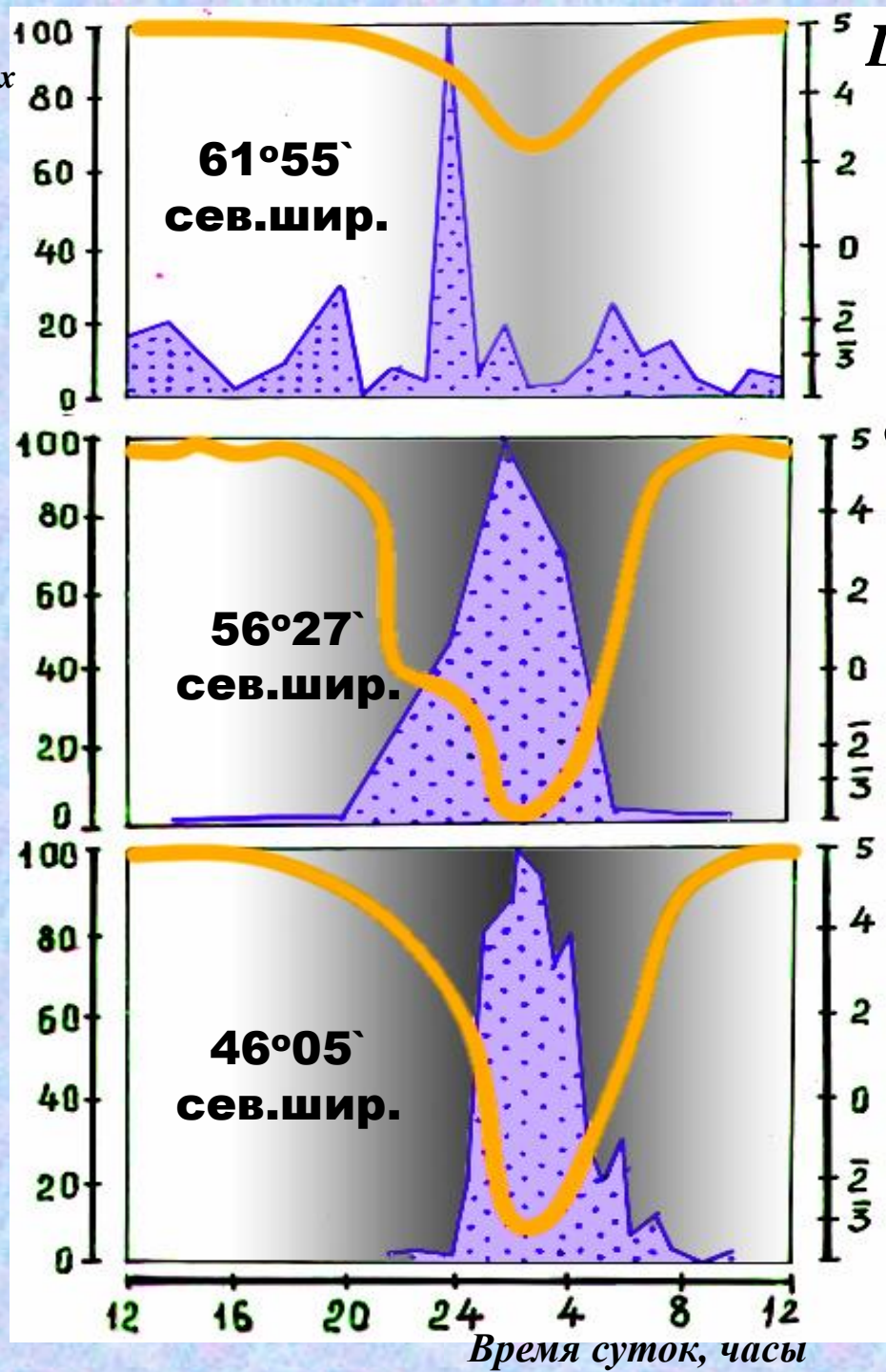
Концентрация покатников

$Lg E$
Освещенность

— - освещенность

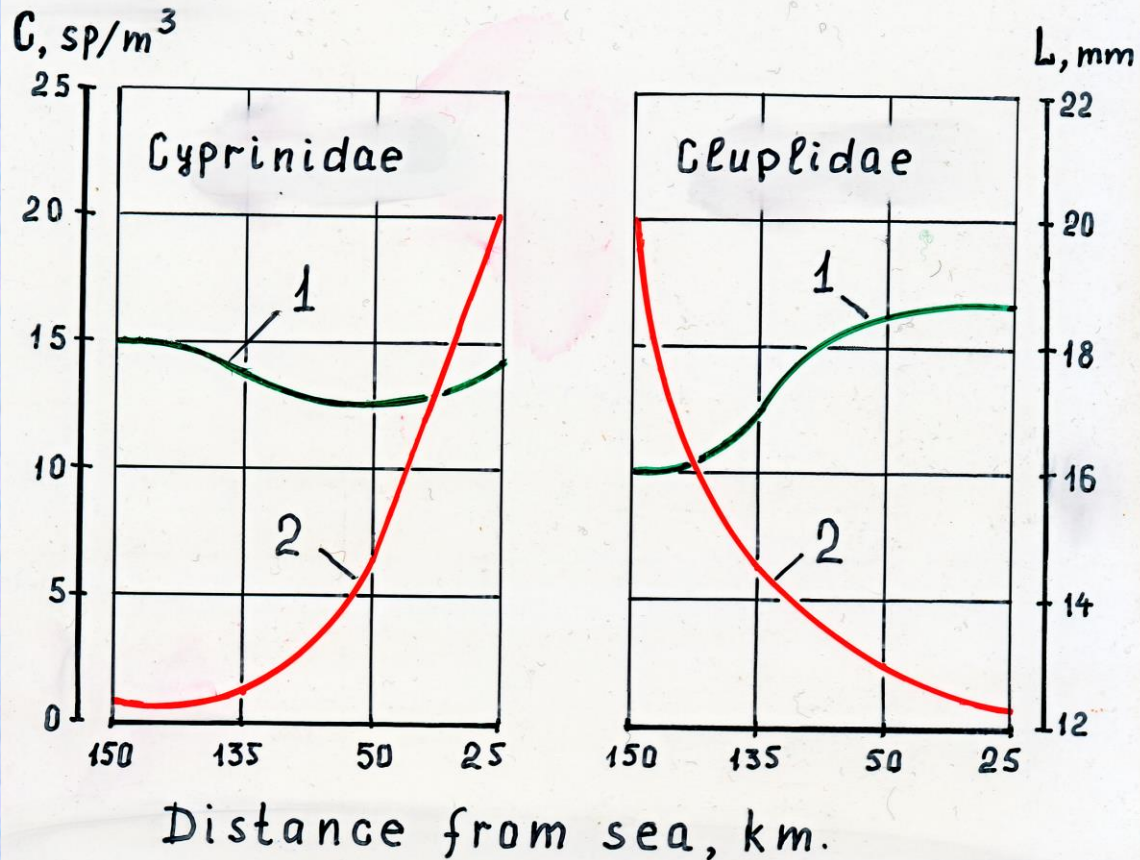


- концентрация покатников



Время суток, часы

Longitudinal distribution Lower Volga



1. - size

2. - concentration.

ГРУППЫ МЕХАНИЗМОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ МИГРАЦИОННУЮ СТРАТЕГИЮ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ МИГРАЦИЙ

Механизмы первого уровня

**создают
предпосылки
для покатной
миграции**

Механизмы второго уровня

**реализуют эти
предпосылки путем
«нейтрализации»
реореакции**

Механизмы третьего уровня

**определяют
распределение в
водоеме
мигрирующих рыб**

**Выбор миграционной или
резидентной стратегии**

**Формирование
закономерностей миграции**

МЕХАНИЗМЫ ПЕРВОГО ПОРЯДКА

Неспецифические адаптации

Морфологические - обводнение икры, жировые включения, плавательный пузырь.

Поведенческие – врожденные, полифункциональные поведенческие реакции («свечки», положительная фотореакция, отрицательный тигмотаксис и др.).

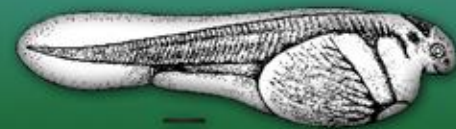
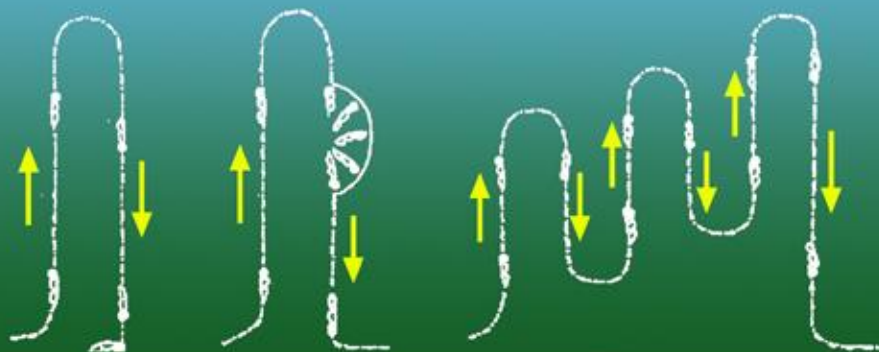
Специфические адаптации

Физиологические – дифференциация по физиолого-биохимическому статусу, изменение плавучести в течение суток.

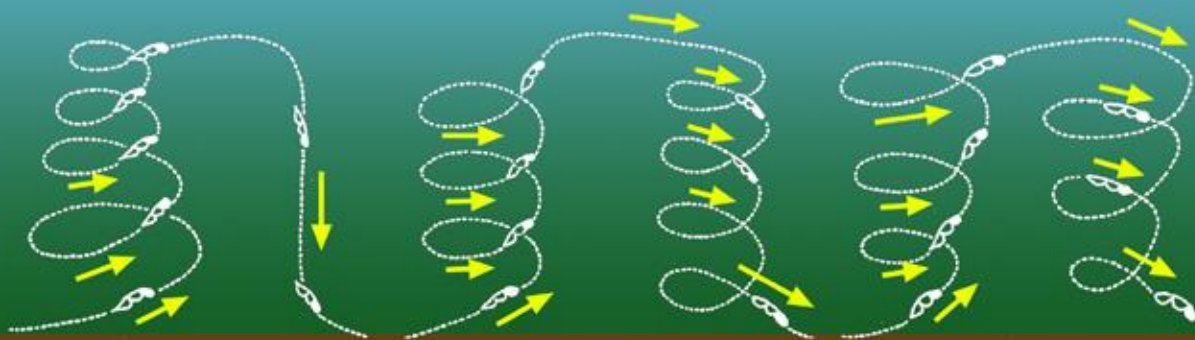
Поведенческие – мотивированные поведенческие реакции связанные с выходом рыб на течение. Их проявление определяется физиологическим (миграционным) состоянием.

ТРАЕКТОРИИ «СВЕЧЕК» ПРЕДЛЕЧИНОК ОСЕТРОВЫХ РЫБ

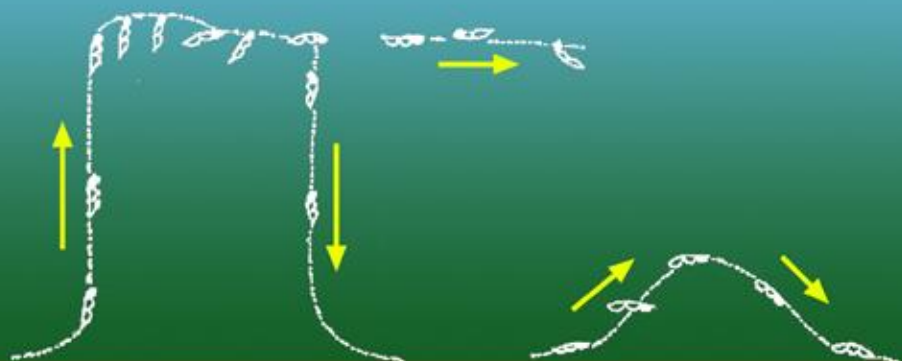
Первый этап развития



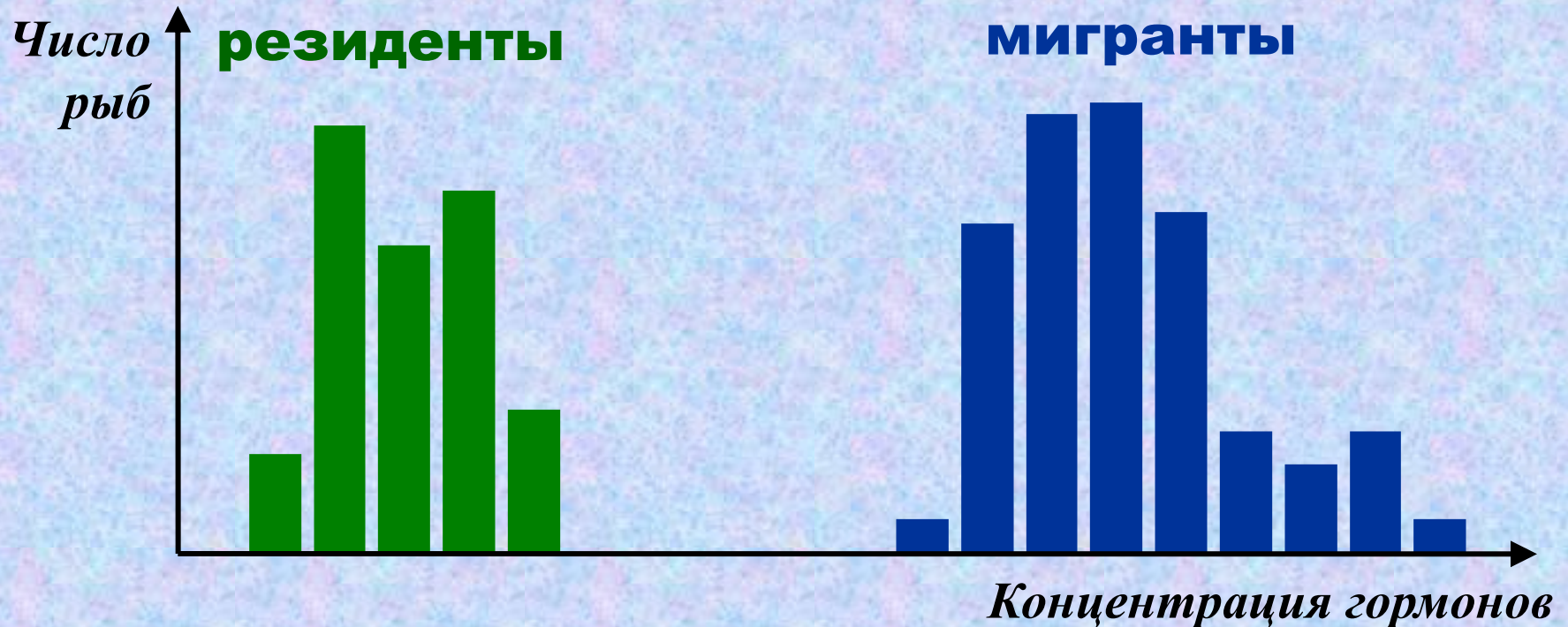
Второй этап развития



Третий этап развития



ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК ПЛОТВЫ

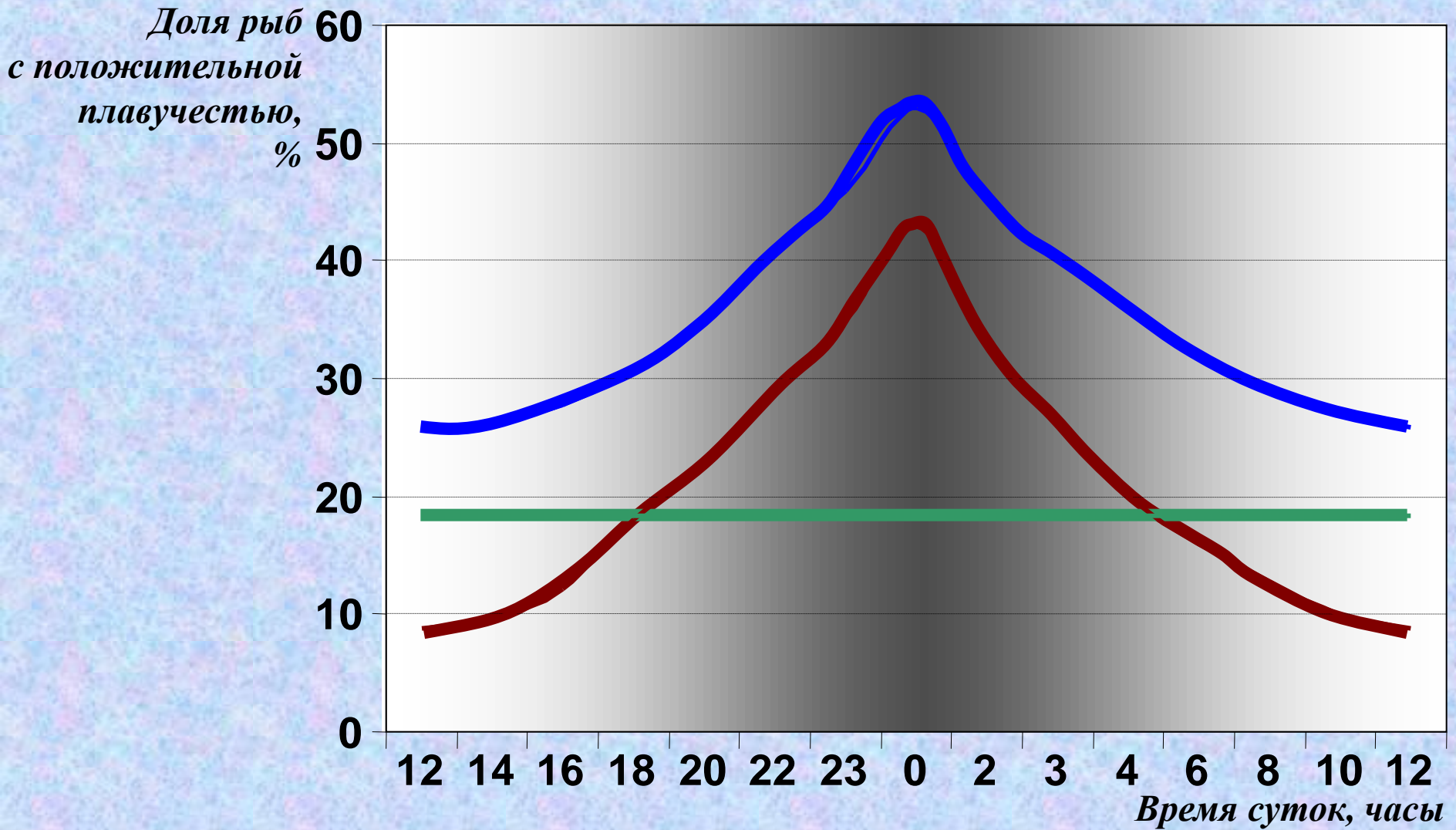


Гормональные вещества:

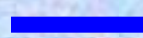
катехоламины (L-дофа, дофамин, ГВК, норадреналин, адреналин)

кортикостероиды (кортизол, кортикостерон, кортизон)

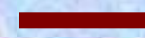
СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ПЛАВУЧЕСТИ РЫБ



Мигрирующие виды:

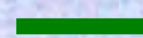


вобла;



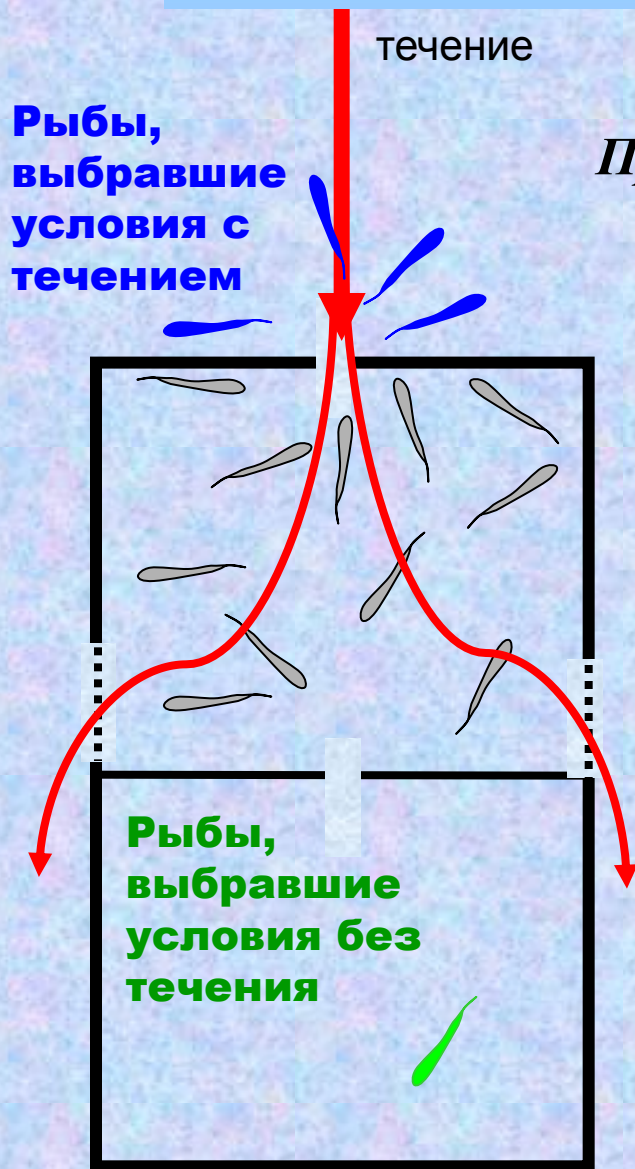
густера;

Немигрирующие виды:



красноперка.

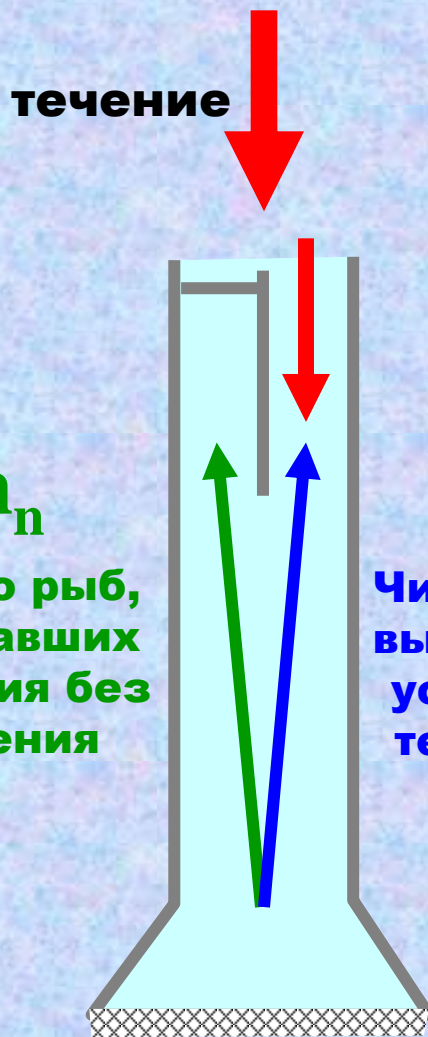
ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ЛИЧИНОК, ВЕКТОРИЗОВАННАЯ ТЕЧЕНИЕМ



Процент вышедших рыб



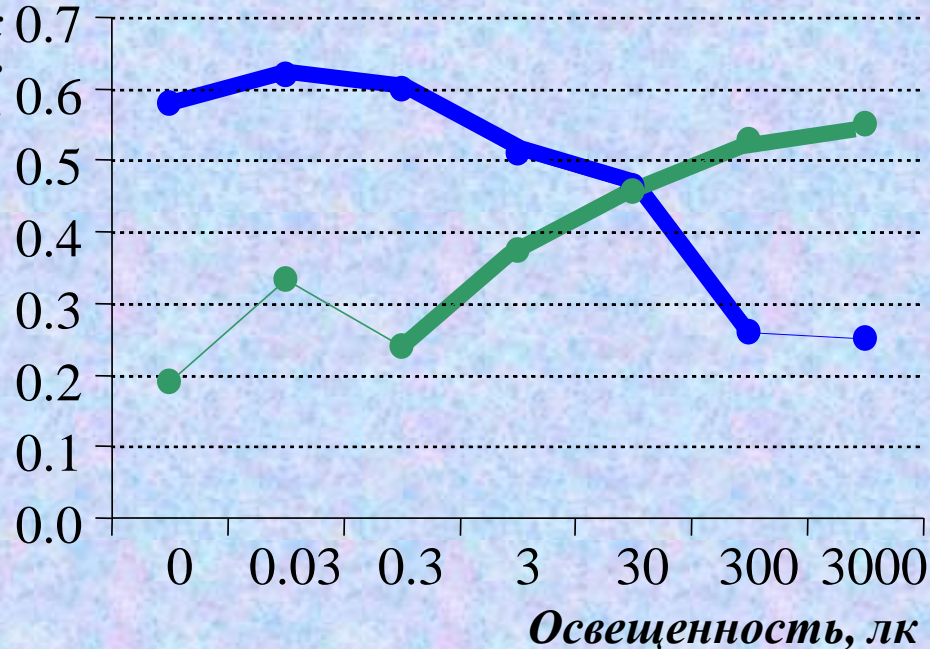
РЕОПРЕФЕРЕНДУМ МИГРАНТОВ И РЕЗИДЕНТОВ ПЛОТВЫ



$$N = n_t + n_n$$

Изменение реопреферендума разных групп в зависимости от освещенности

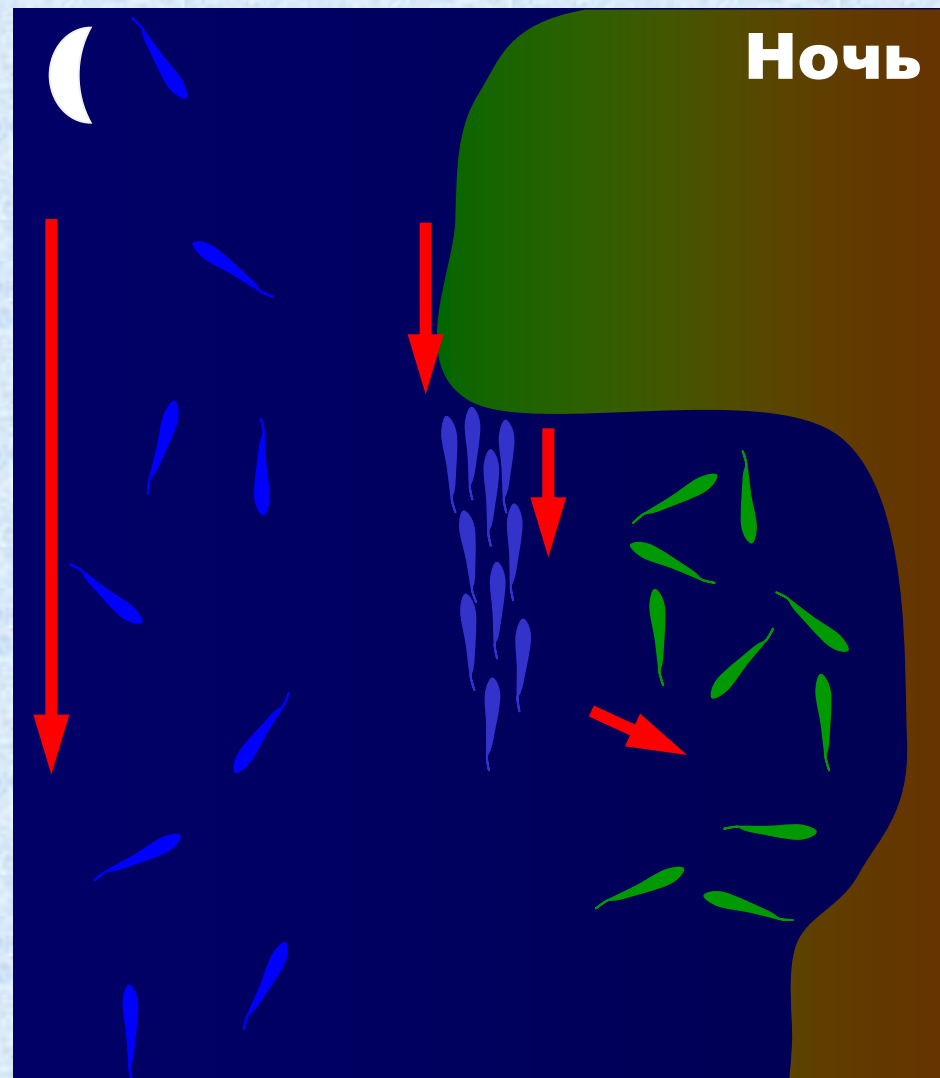
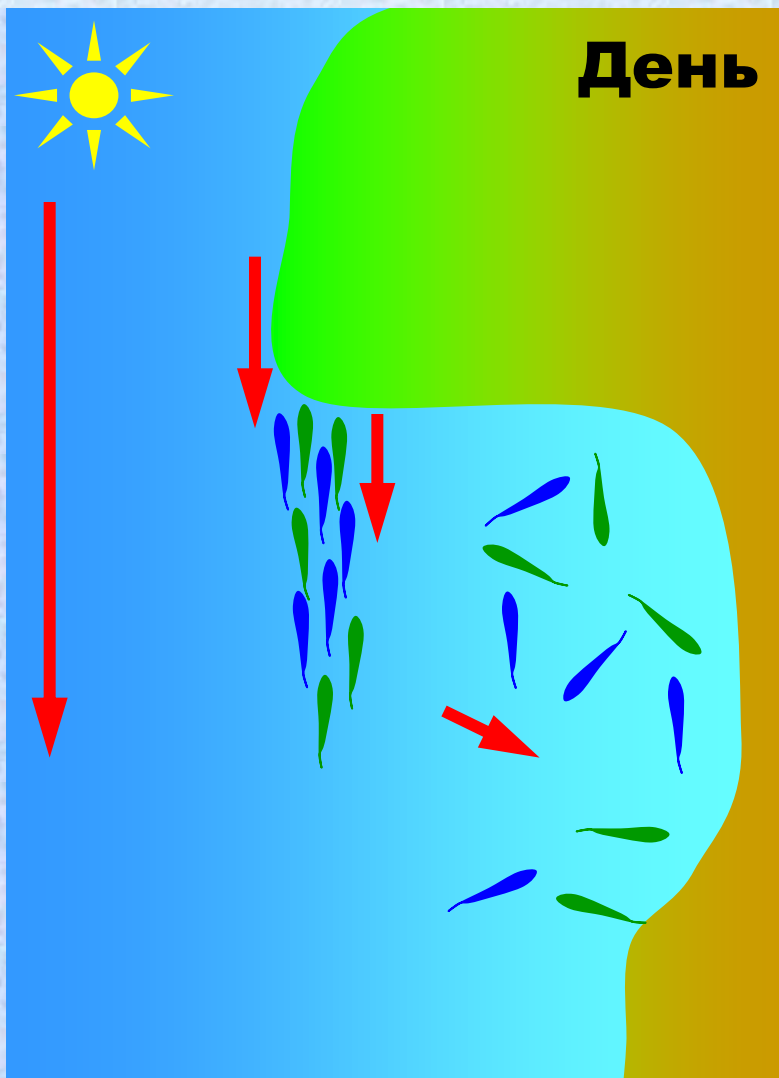
Доля рыб, выбравших условия с течением n_t / N



мигранты
резиденты

тонкими линиями показаны точки где выбор рыб не отличается от случайного

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК В РЕКЕ



 - мигранты

 - резиденты

 - вектор течения

МЕХАНИЗМЫ ВТОРОГО ПОРЯДКА

Механизмы «нейтрализации» (торможения) реореакции

Выход в зону потока,
скорость течения
которого превышает
критическую

$V_t > V_{\text{крит.}}$

Реореакция
не компенсирует
снос течением

Реореакция **подавляется**
миграционным
состоянием или другими
поведенческими
реакциями
(реакция следования,
агрессивное и
территориальное
поведение других рыб)

ФОРМЫ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ РЫБ

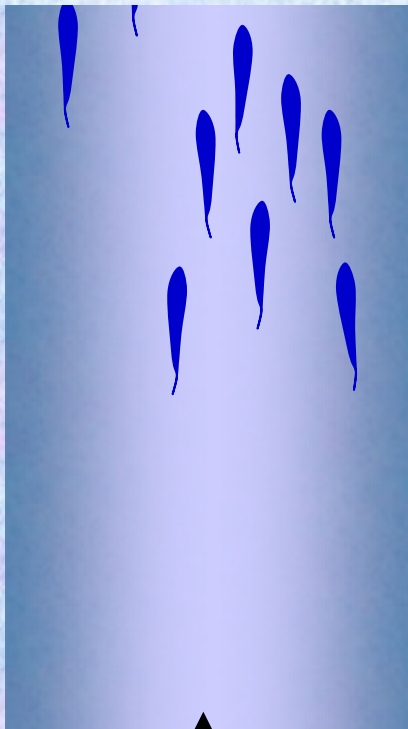
Пассивная

(рыбы пассивно сносятся течением)



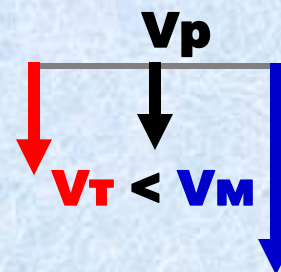
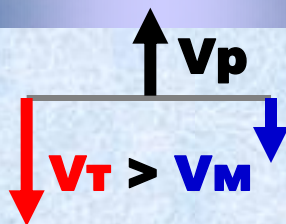
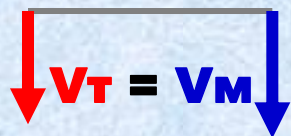
Активно-пассивная

(рыбы плывут против течения, но оно их сносит вниз)



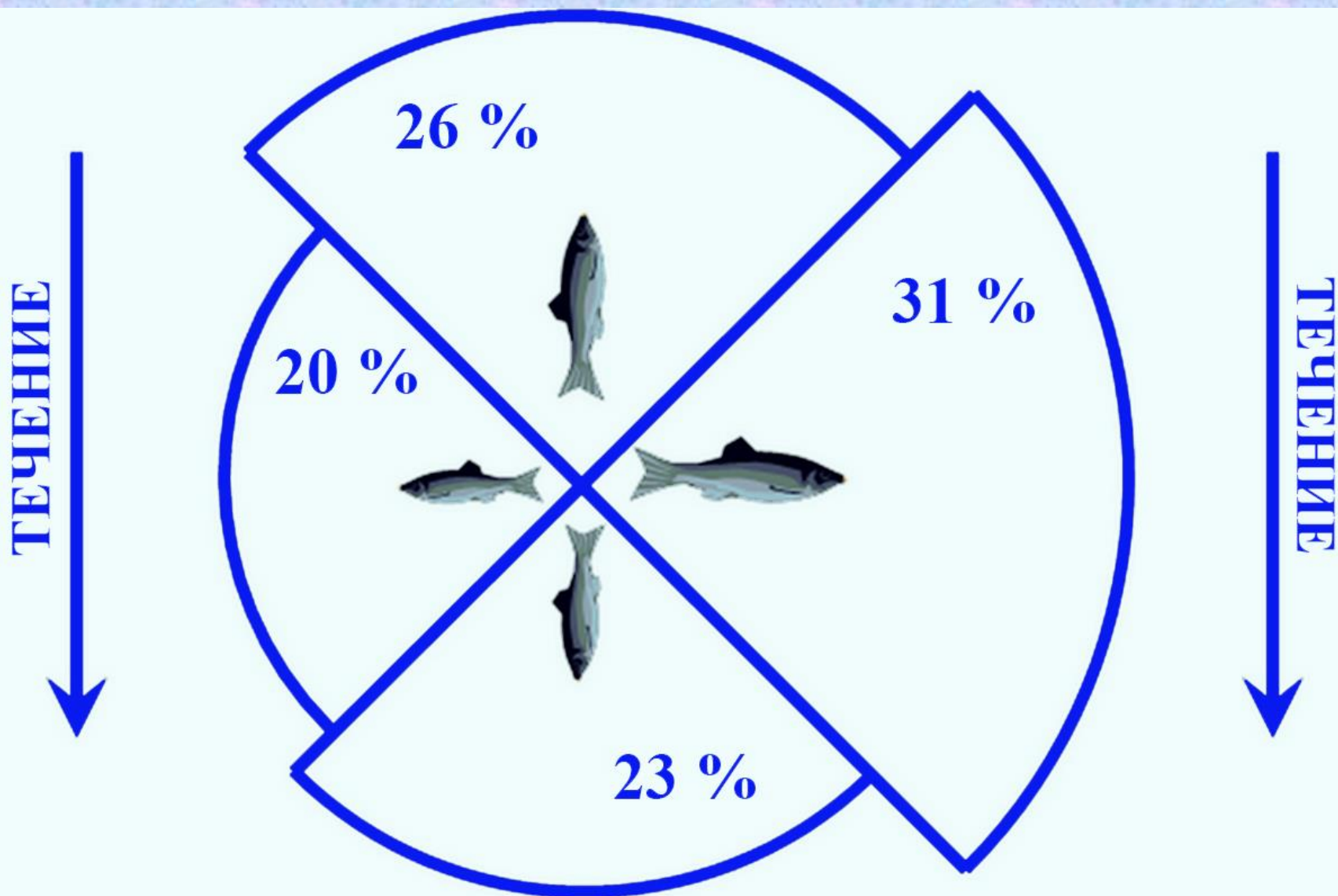
Активная

(рыбы активно плывут вниз по течению)



→ V_T - скорость течения,
→ V_p - собственная скорость рыб,
→ V_M - скорость миграции рыб (результатирующая)

ОРИЕНТАЦИЯ СКАТЫВАЮЩИХСЯ ЛИЧИНОК ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* В РЕЧНОМ ПОТОКЕ



МЕХАНИЗМЫ ТРЕТЬЕГО ПОРЯДКА

Биологические

Физические

- плавучесть рыб
- суточные вертикальные миграции
- пище-оборонительное поведение
- фотореакция
- гидростатические реакции
- реореакция
- термопреферендум

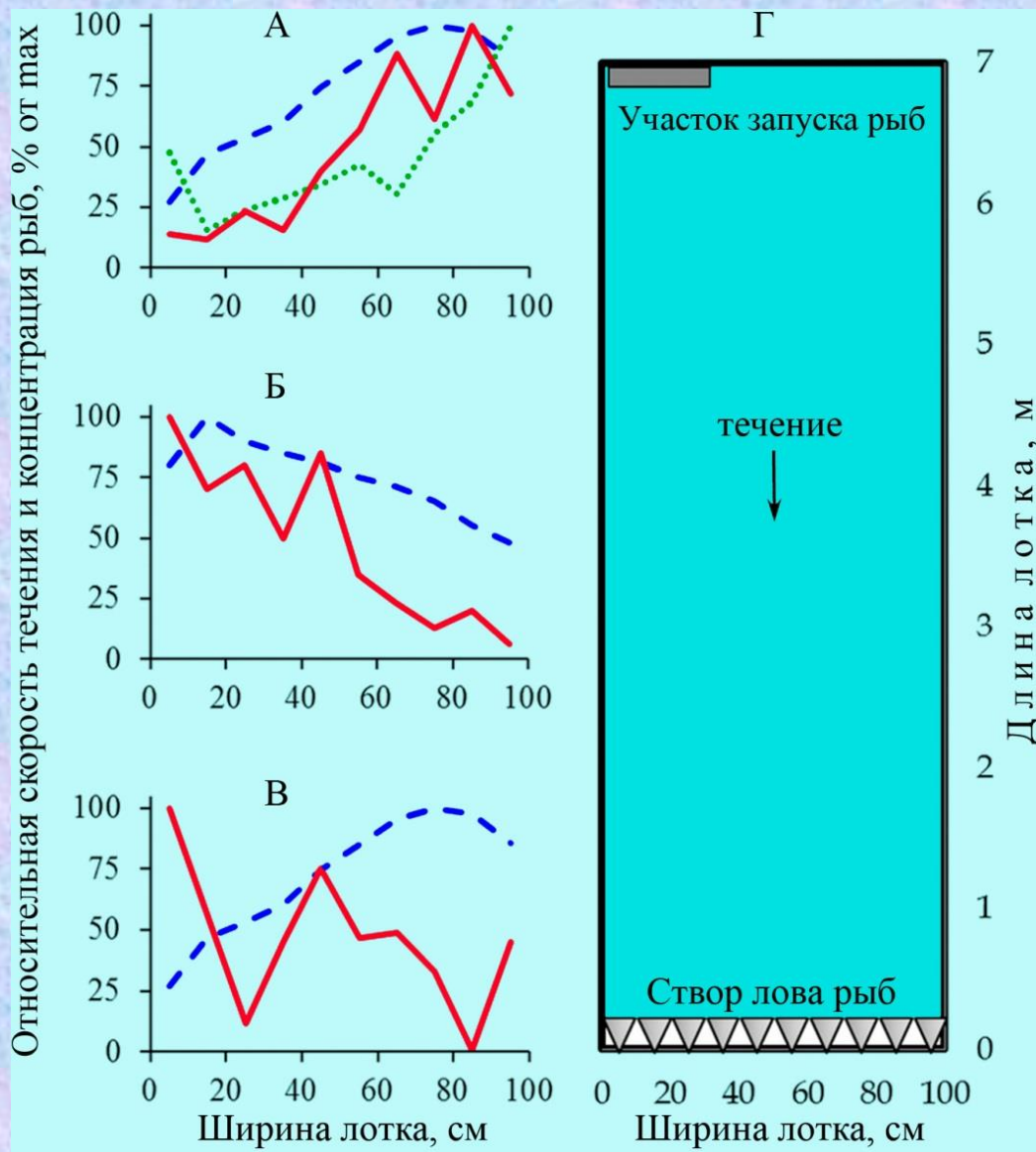
В реках:

- поперечная циркуляция,
- реоградиентные течения,
- турбулентность.

В водохранилищах:

- стоковые,
- ветровые,
- компенсаторные,
- циркуляционные течения.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАССИВНЫХ МИГРАНТОВ В РЕОГРАДИЕНТЕ В ТЕМНОЕ ВРЕМЯ СУТОК



(- - - -) – эпюра скоростей по ширине потока,

(—) – распределение запускаемых рыб (рыб запускали в головной части лотка на участке 0–30 см);

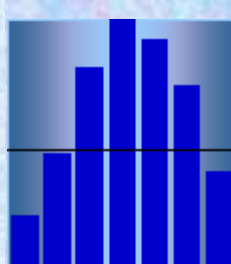
(.....) – распределение естественных покатных мигрантов,

А, Б - распределение живых рыб при разных гидравлических режимах,
В - распределение мертвых рыб

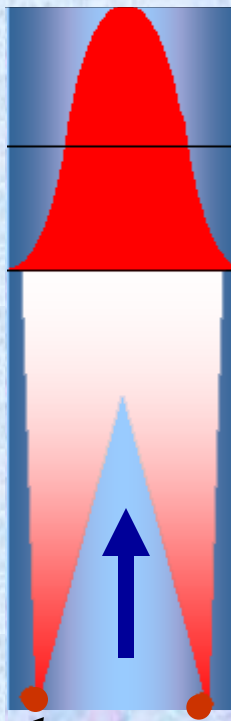
МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ГОРИЗОНТАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОКАТНИКОВ

Узкий водоток,
240 м

Распределение покатной молодежи рыб



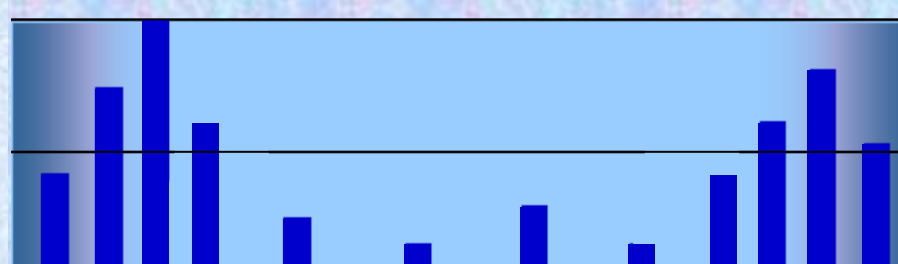
100
50
0
*% от
общего
количества*



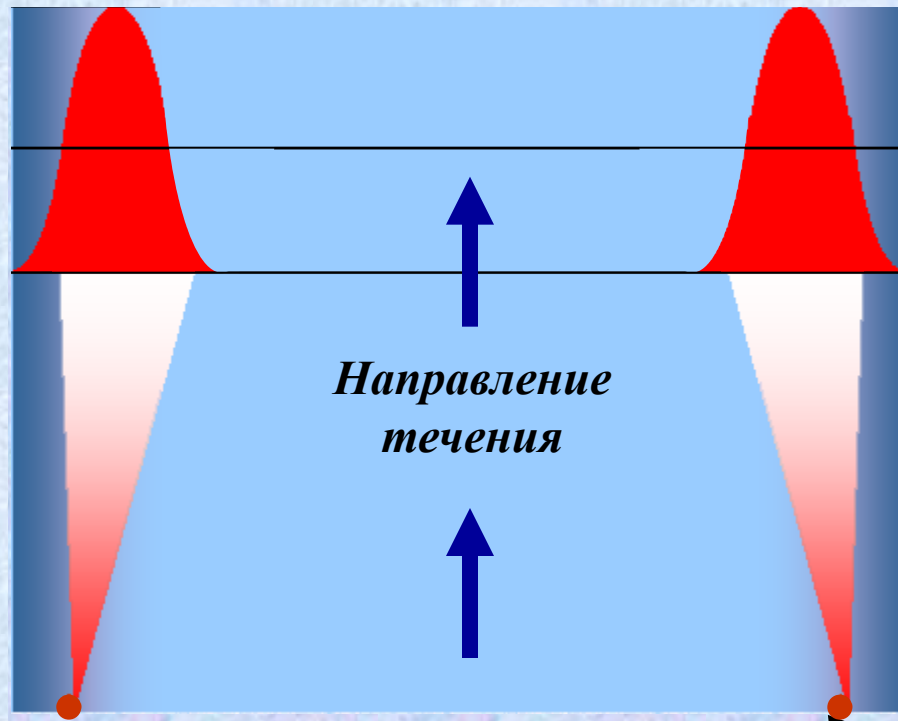
Распределение изотопов

100
50
0

Широкий водоток,
900 м



100
50
0

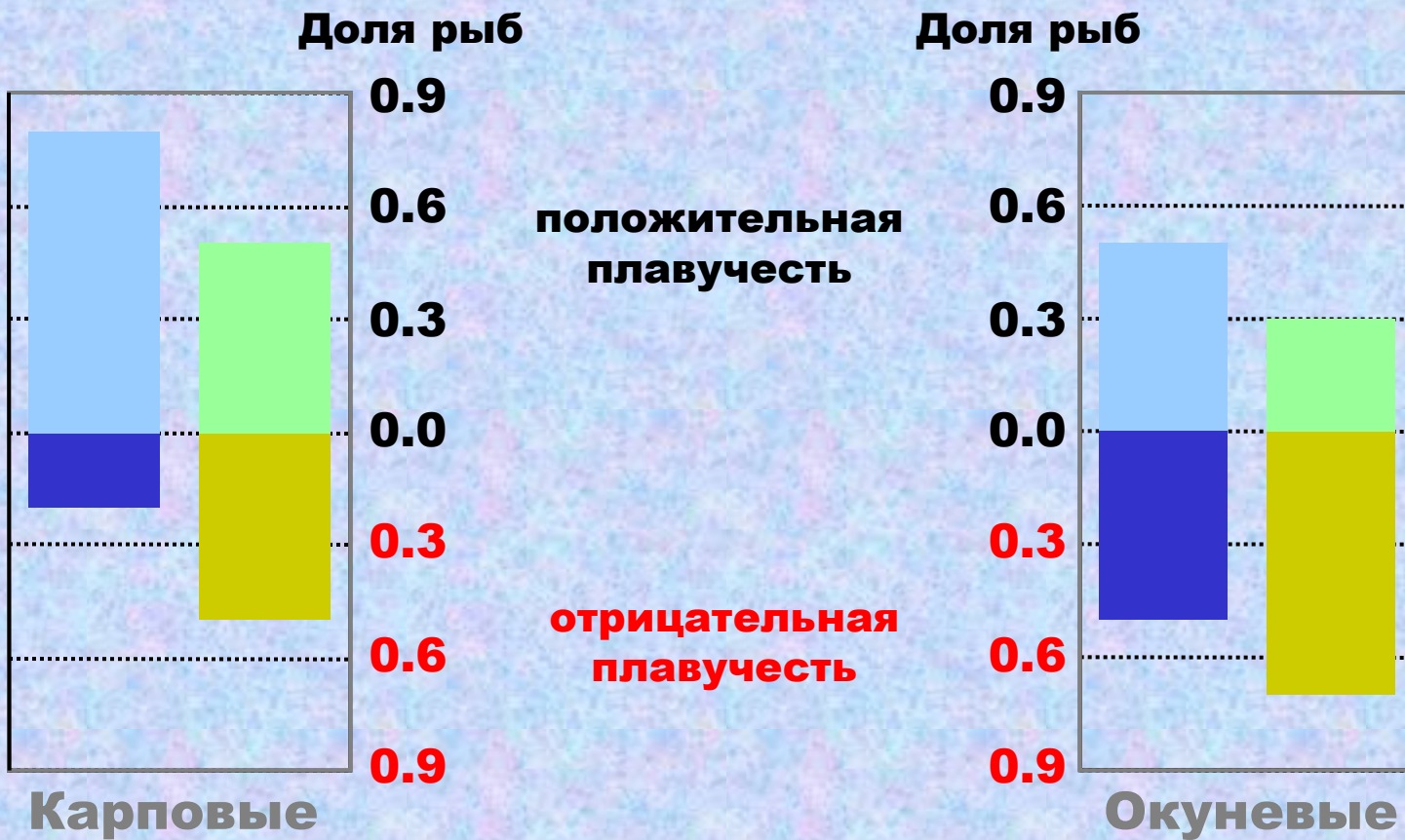


100
50
0

Направление течения

Точки выпуска изотопов

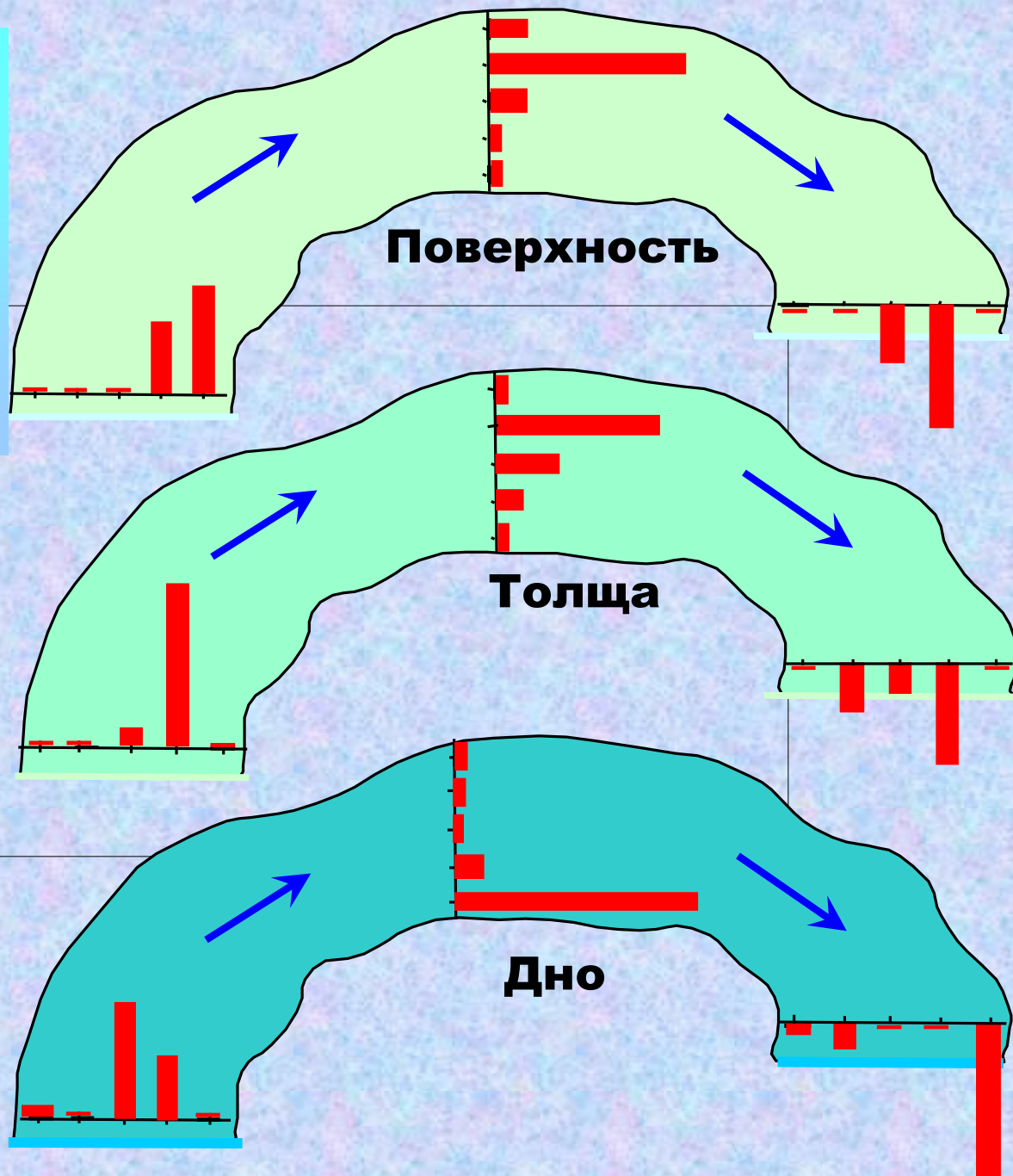
ПЛАВУЧЕСТЬ РЫБ В ПОВЕРХНОСТНОМ ГОРИЗОНТЕ



ранние личинки

мальки

**ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ
ЛИЧИНОК КАРПОВЫХ
РЫБ ПО ШИРИНЕ
ИЗЛУЧИНЫ РЕКИ
НА РАЗНОЙ
ГЛУБИНЕ**



Масштаб

0 % 100 %

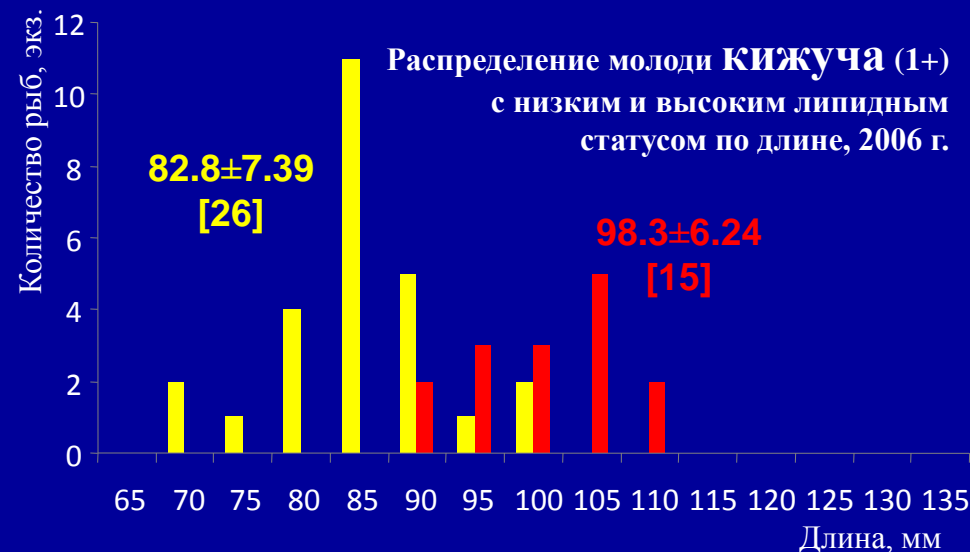
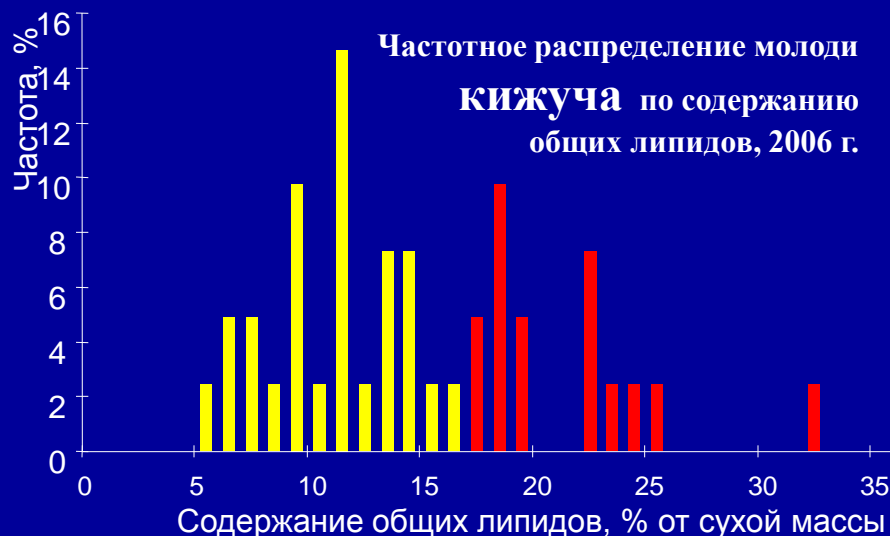
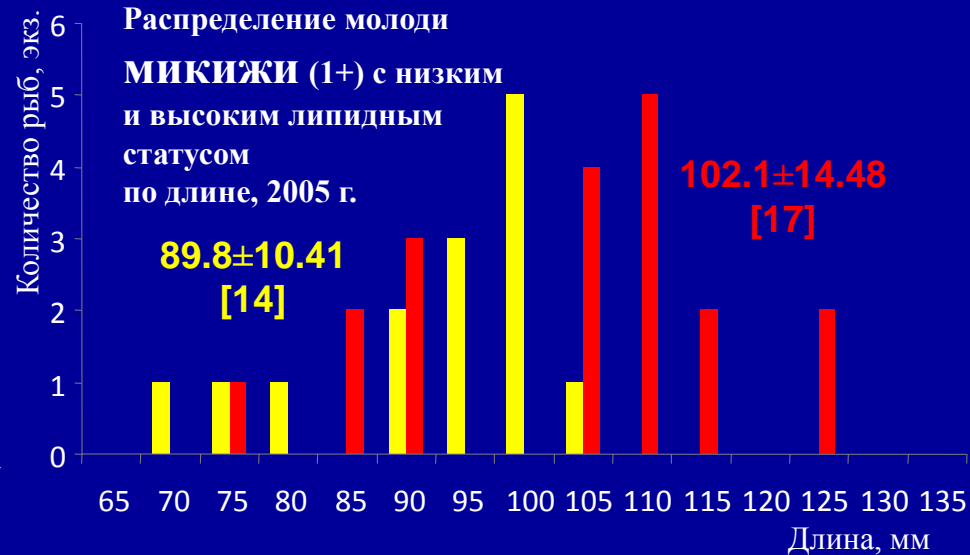
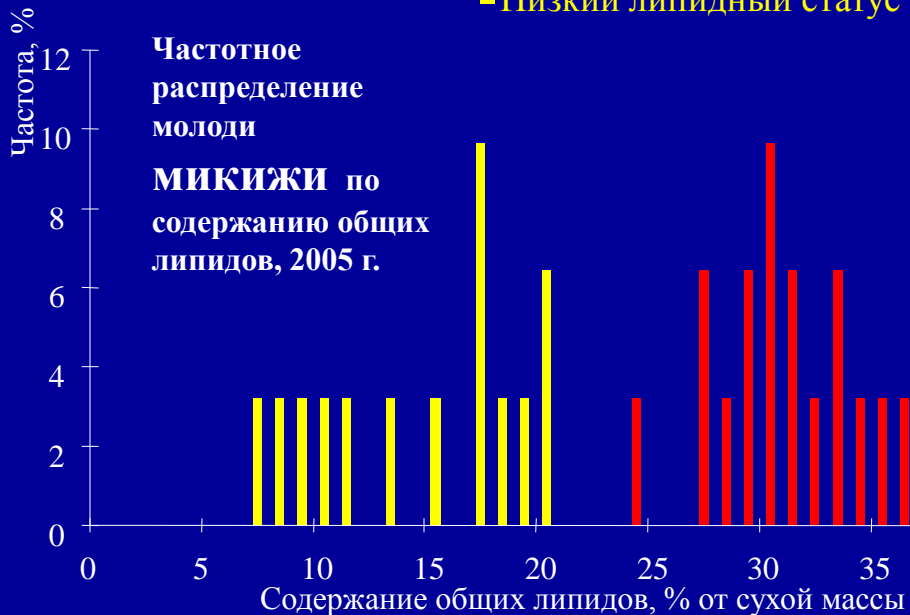
ТИПЫ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ

	<i>Тип покатной миграции</i>		
	Не мотивированная	Генетически обусловленная	эпигенетически обусловленная
<i>Мотивация</i>	Нет	Есть	есть
<i>Периоды онтогенеза</i>	Предличинки и старше	Только ранние личинки	Поздние личинки, мальки и старше
<i>Участвуют</i>	Все	Мигранты	
<i>Механизмы выхода в поток</i>	Неспецифичес- кие поведен- ческие реакции	Специфические поведенческие реакции	
<i>Механизм нейтрализации реореакции</i>	$V_T > V_{\text{крит.}}$	Миграционное состояние	

Формирование жизненных стратегий Липидный статус молодежи: рост

■ Низкий липидный статус

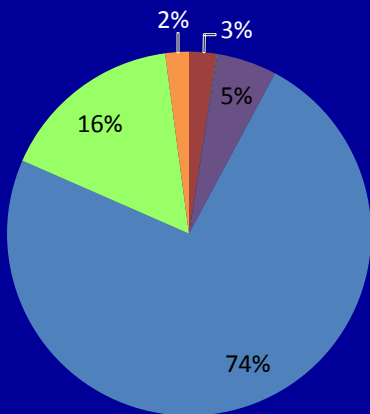
■ Высокий липидный статус



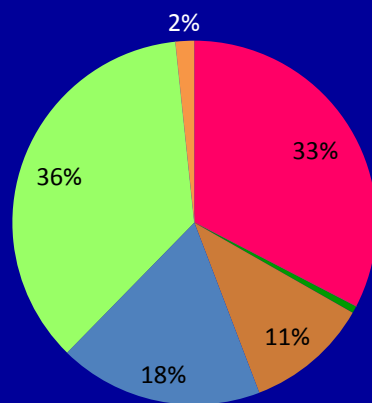
Формирование жизненных стратегий Липидный статус молодежи: питание

Спектры питания пестряток кижуча и микижи возраста 1+ с низким и высоким липидным статусом в осенний период в р. Утхолок (минимум за 9 месяцев до ската в море)

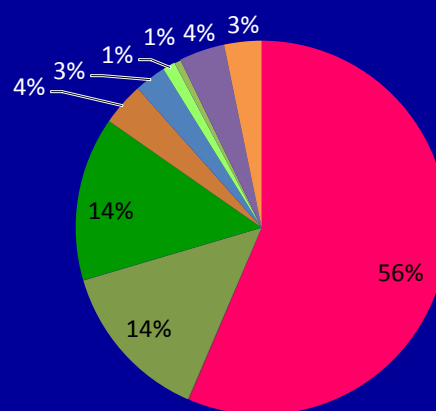
Кижуч, 2005,
низкий
липидный статус



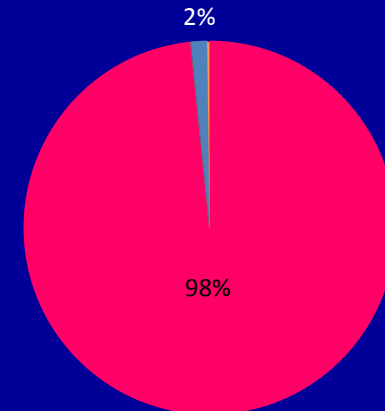
Кижуч, 2005,
высокий
липидный статус



Микижа, 2006,
низкий
липидный статус



Микижа, 2006,
высокий
липидный статус



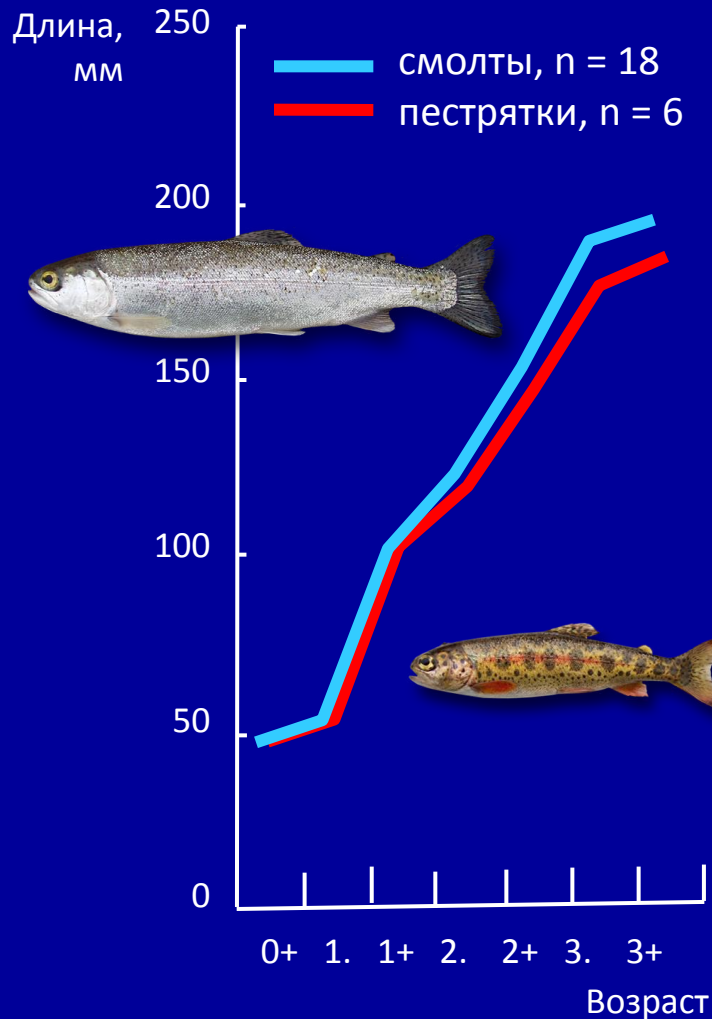
- Caviarium Oncorhynchii sp. et Salvelinii sp.
- Diptera (imago)
- Trichoptera (larvae)
- Insecta (imago)

- Hemiptera (Corixidae) imago
- Myriapoda
- Amphipoda
- Oligochaeta

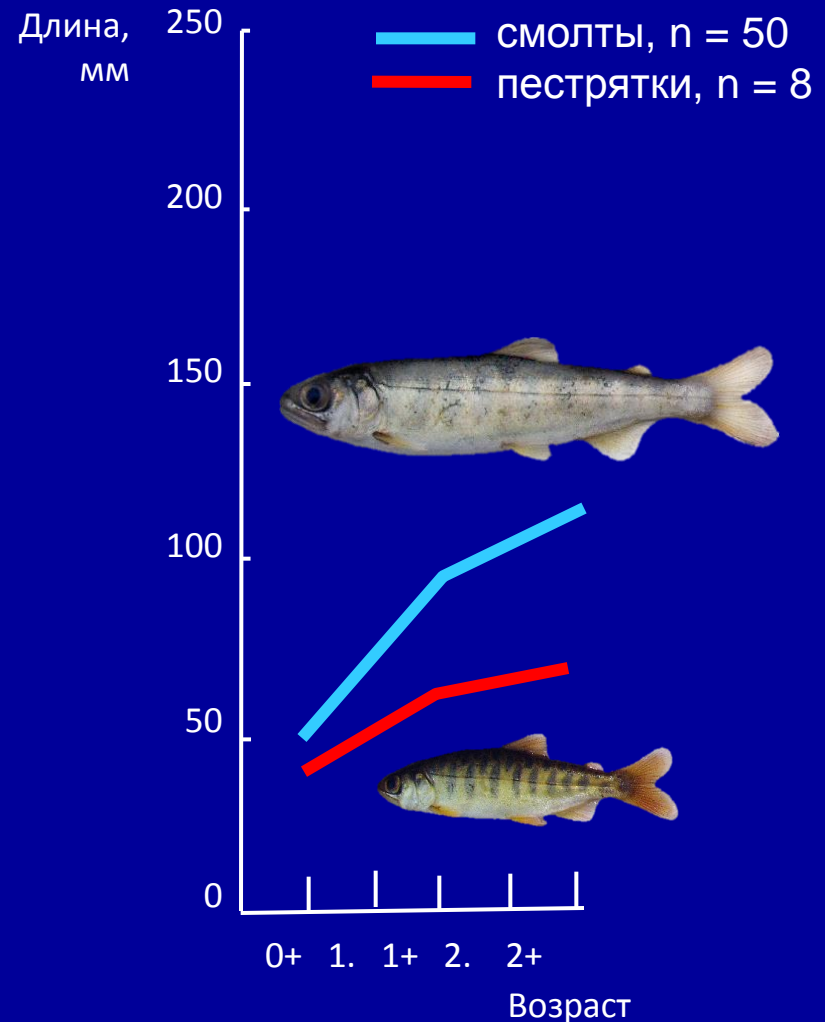
- Lepidoptera (larvae)
- Diptera (larvae)
- Hymenoptera (imago)
- Прочие

Формирование жизненных стратегий Темпы роста молодежи

Рост пестряток и смолтов **МИКИЖИ**
(возрастной класс 3+) по расчисленным
длинам из реки Красная, 2004 г.



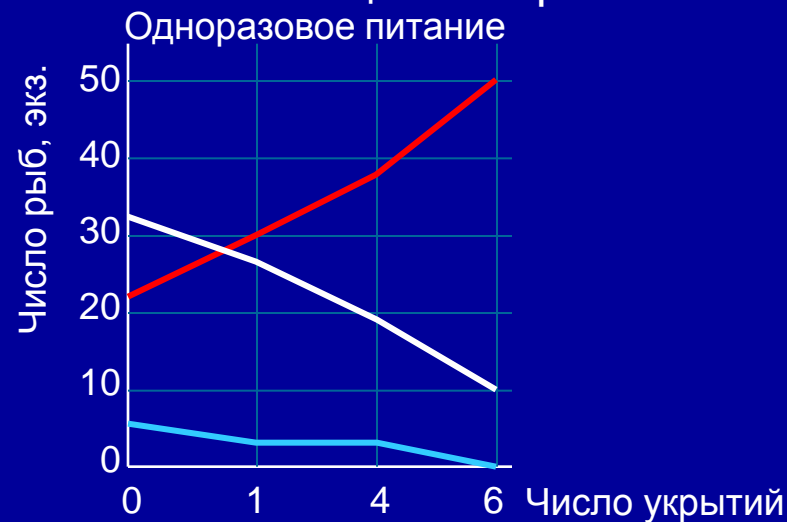
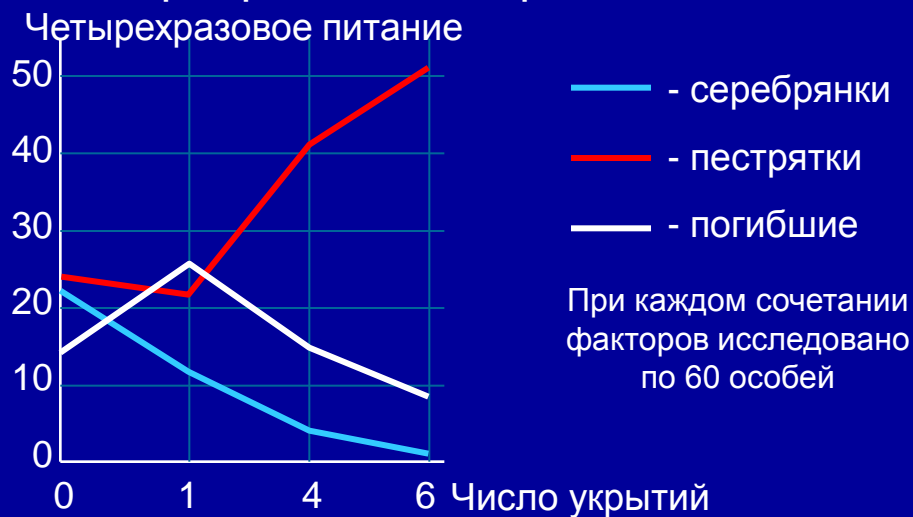
Рост пестряток и смолтов **КИЖУЧА**
(возрастной класс 2+) по расчисленным
длинам из рек Утхолок и Калкавеем, 2005 г.



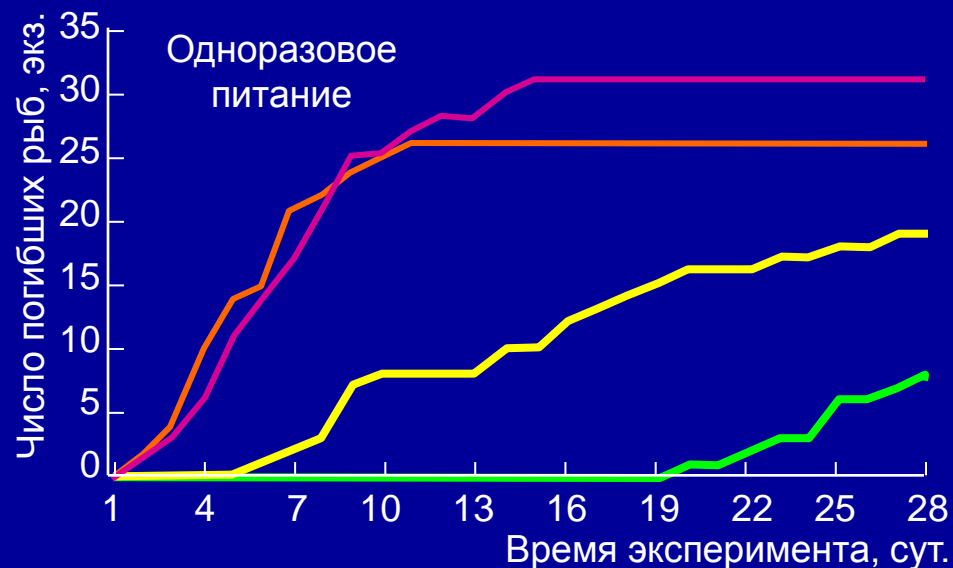
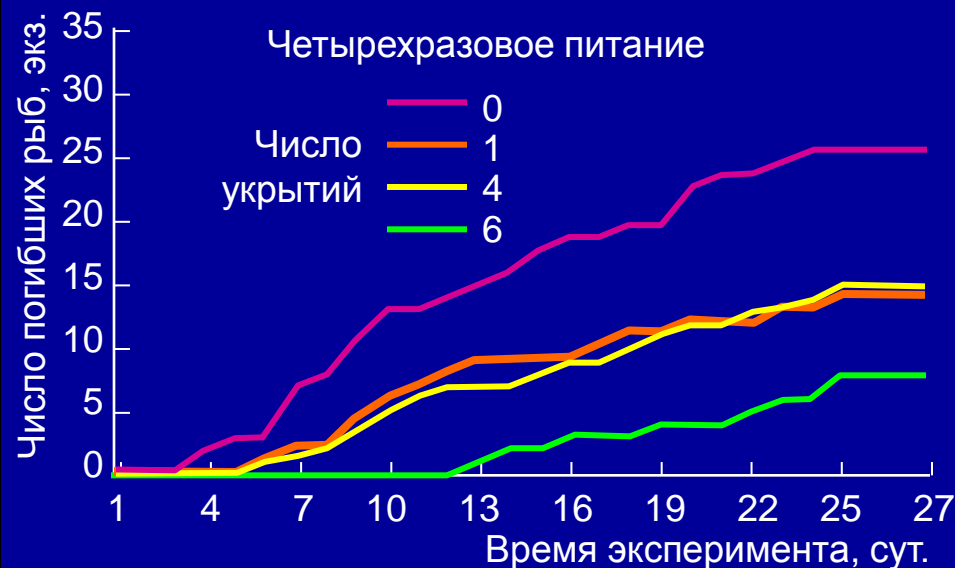
Формирование жизненных стратегий

Влияние укрытий и пищевых ресурсов на смолтификацию

Число серебрянок и пестряток атлантического лосося в конце эксперимента



Динамика смертности атлантического лосося в эксперименте



Встречаемость анадромных и резидентных типов жизненной стратегии у лососевых рыб (Salmonidae)

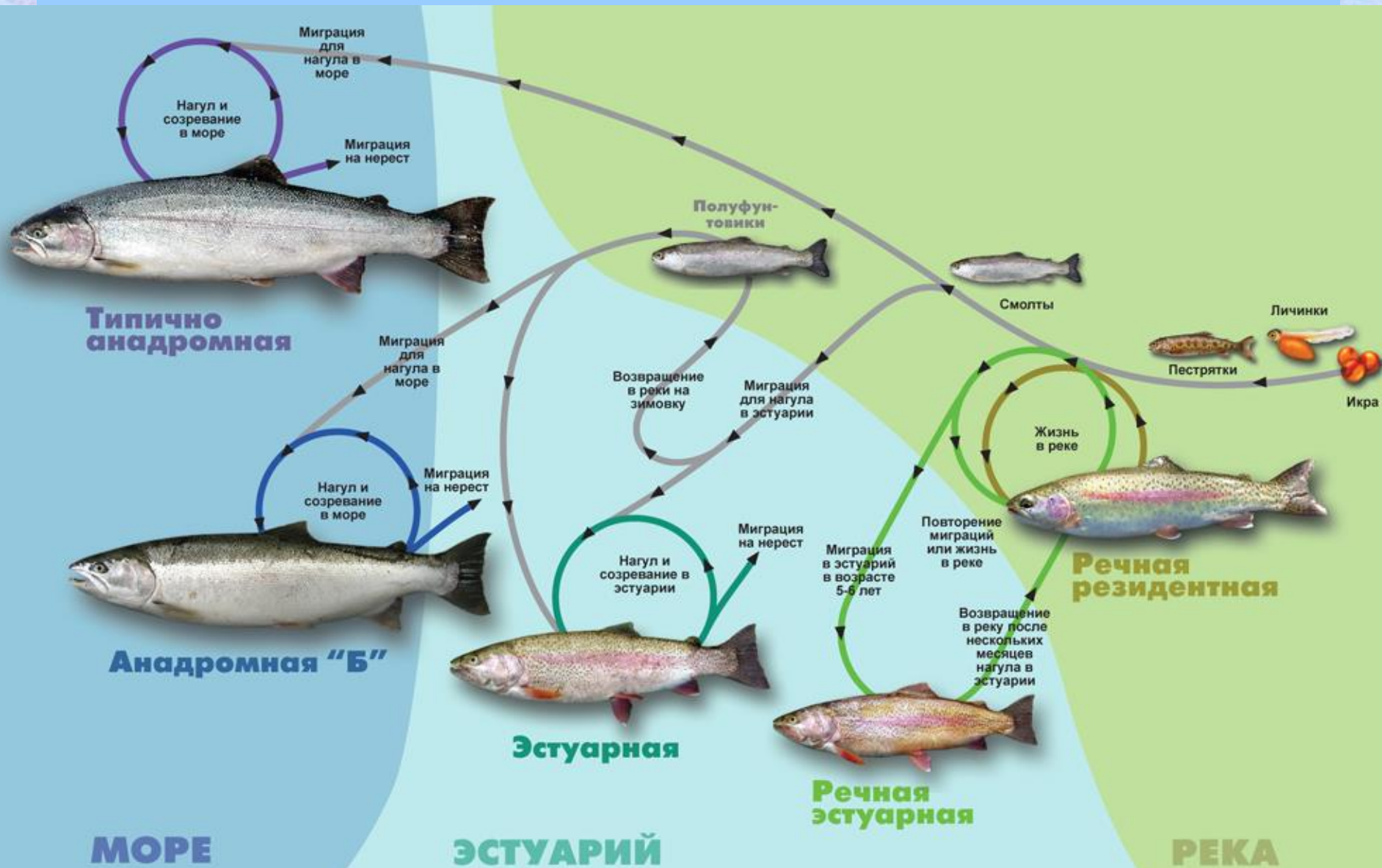
Виды	Типы стратегий													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Род тихоокеанские лососи – Oncorhynchus														
Горбуша <i>O. gorbusha</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Кета <i>O. keta</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Нерка <i>O. nerka</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
Кижуч <i>O. kisutch</i>	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
Чавыча <i>O. tshawytscha</i>	+	-	+	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-
Сима <i>O. masou</i>	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
Род Тихоокеанские благородные лососи – Parasalmo														
Микижа <i>P. mykiss</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	-	+	+
Лосось Кларка <i>P. clarki</i>	+	+	-	+	+	-	-	+	+	+	?	-	+	+
Род Благородные лососи – Salmo														
Атлантический лосось <i>S. salar</i>	+	-	?	+	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+
Кумжа <i>S. trutta</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
Род Гольцы – Salvelinus														
<i>S. alpinus</i> – <i>S. malma</i> complex	?	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+

Проходные: 1 – типично проходные, 2 – проходные-Б, 3 – анадромные джэки, 4 – полуфунтовики

Транзитивные: 5 – эстуарные, 6 – речные эстуарные, 7 – факультативно анадромные,

Резидентные: 8 – карликовые самцы, 9 – карликовые самки, 10 – речные, 11 – половозрелые резидентные самцы и самки, которые после нереста в пресной воде могут скатываться в море и возвращаться в реку уже как проходные рыбы, 12 – жилия карликовая озерная нерка, 13 – озерные; 14- озерно-речные

СХЕМА ОБРАЗА ЖИЗНИ РЫБ С РАЗНОЙ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИЕЙ



Разнообразие жизненных стратегий камчатской микижи

Типы чешуи



**Типично
проходная**



**5,7 кг
(2,5 - 10,5)**



**Проходная-Б
(включающая
стадию
«полуфунтовика»)**



**4,9 кг
(1,0 - 9,3)**



Эстуарная



**2,1 кг
(0,6-3,2)**



**Речная
эстуарная**



**1,3 кг
(0,4 - 2,5)**

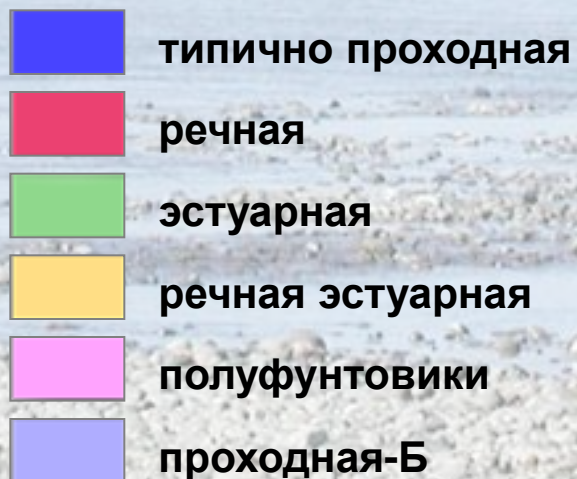


Речная



**1,4 кг
(0,4 - 2,7)**

СООТНОШЕНИЕ РЫБ С РАЗНОЙ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИЕЙ НА АРЕАЛЕ

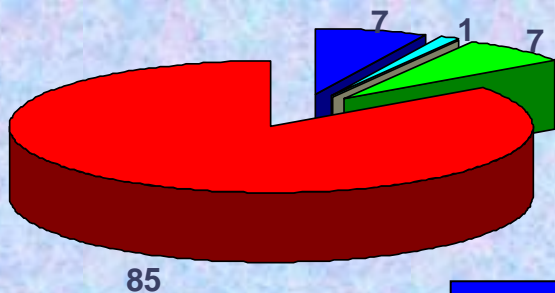


Зависимость соотношения проходной и резидентной стратегий от геоморфологической структуры речных бассейнов

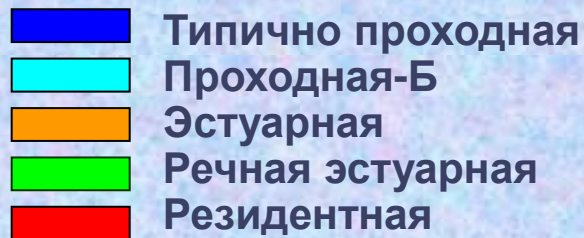
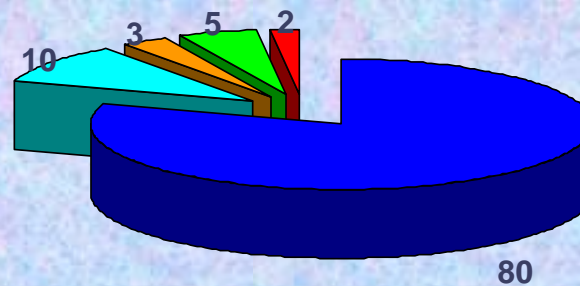


РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ МИКИЖИ В МОДЕЛЬНЫХ РЕКАХ КОЛЬ И КЕХТА

Река Коль



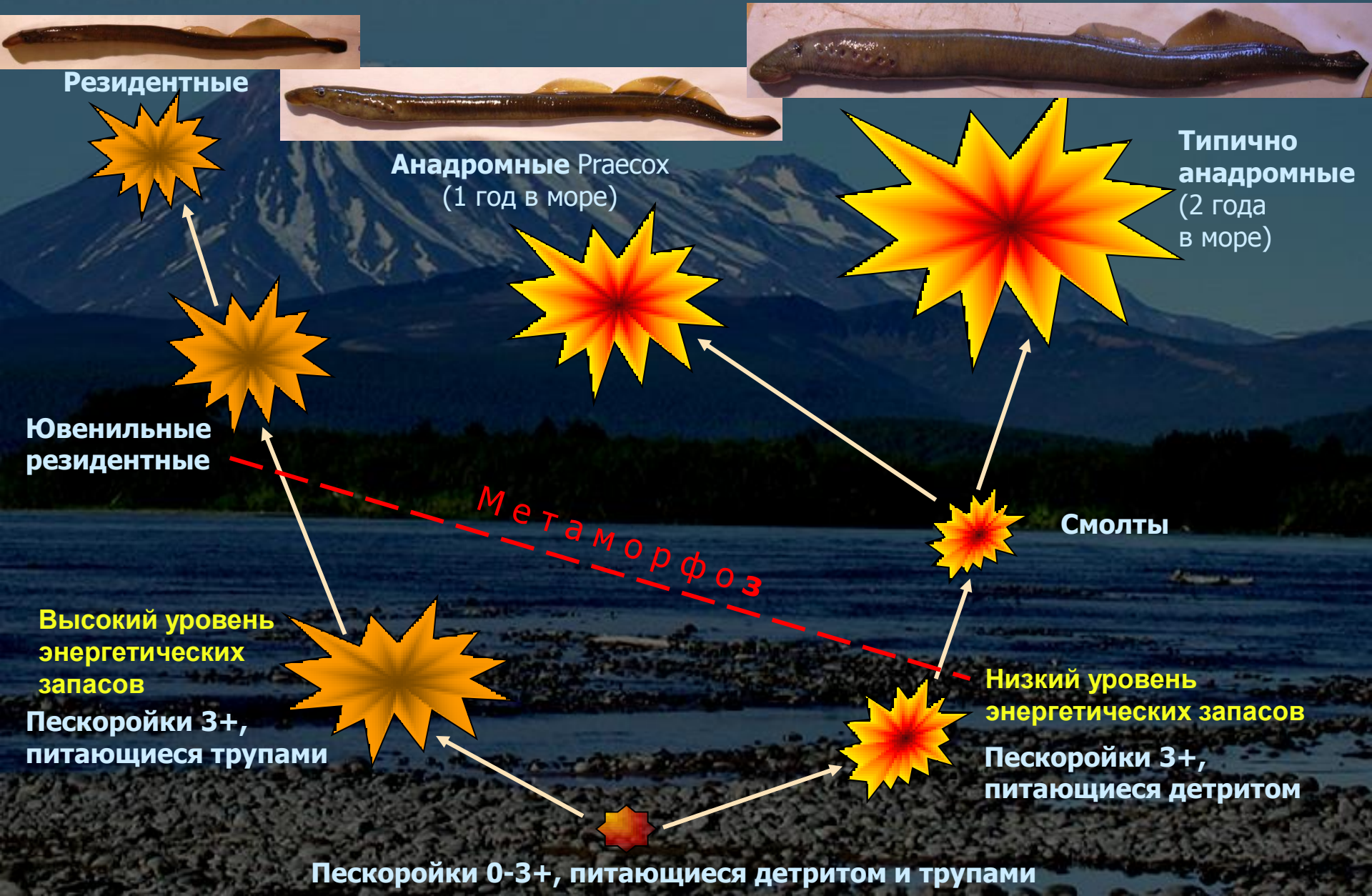
Река Кехта



В сложных речных системах, благодаря разнообразию местообитаний и их более высокой продуктивности, кормовых ресурсов достаточно для созревания и реализации резидентной стратегии микижи без выхода в море

В реках канального типа, где кормовая база недостаточна для созревания и реализации полного жизненного цикла, преобладает проходная жизненная стратегия

Траектории развития жизненных стратегий миног в зависимости от типа питания и энергетических запасов взрослых особей





ТИПЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЙ РЫБ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКИМ ЗОНАМ ВОДОЕМОВ

№	Тип	Виды рыб
I	пелагический	судак, снеток, тюлька, сельдь, пелядь, ряпушка, чехонь
II	литоральный	щука, красноперка, линь, карась, язь
III	бентальный	ерш, стерлядь, налим, сом
IV	полизональный постоянный	окунь, уклея
V	полизональный временный	лещ, плотва, густера

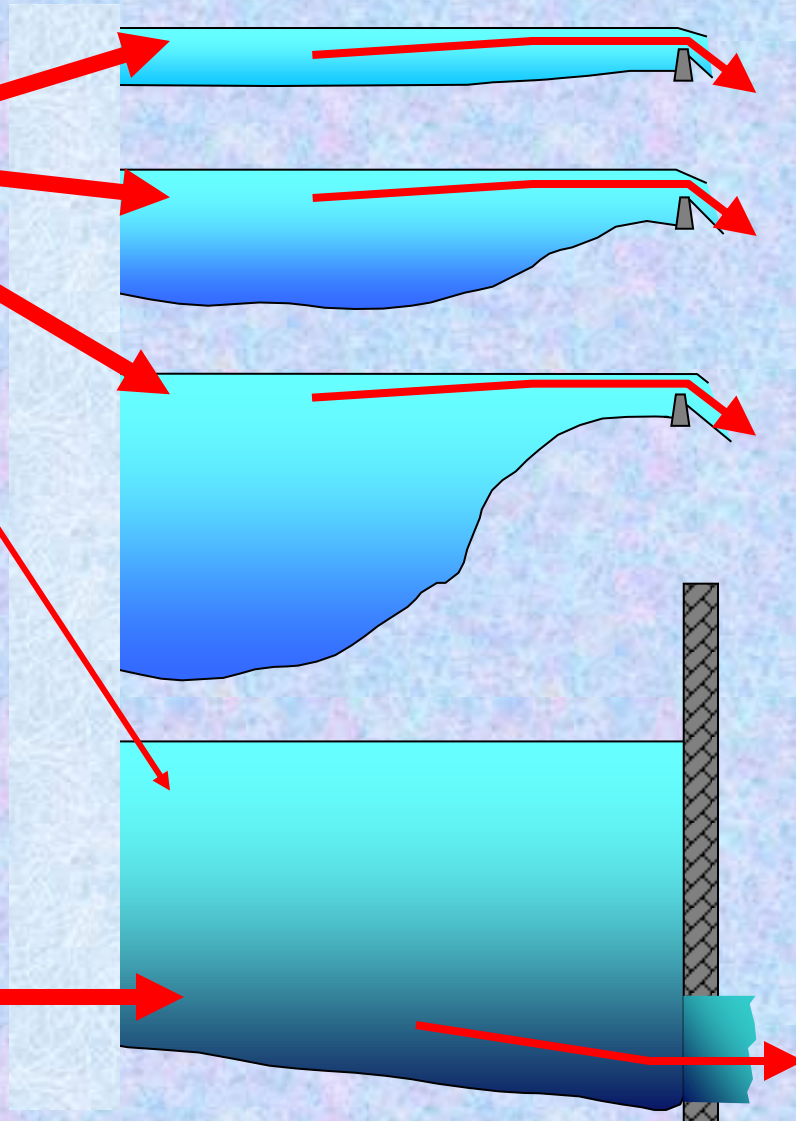
Полизональный тип – распространение в нескольких экологических зонах

ВЛИЯНИЕ СТОКА НА ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗОНЫ ВОДОХРАНИЛИЩ

Экологические зоны
изъятия стока

литораль
сублитораль
эпипелагиаль

батипелагиаль
батиаль



I тип

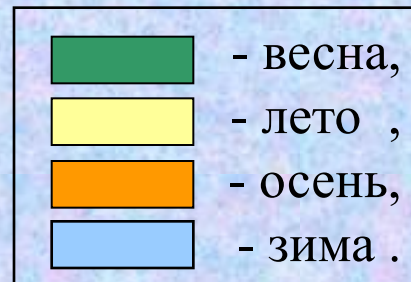
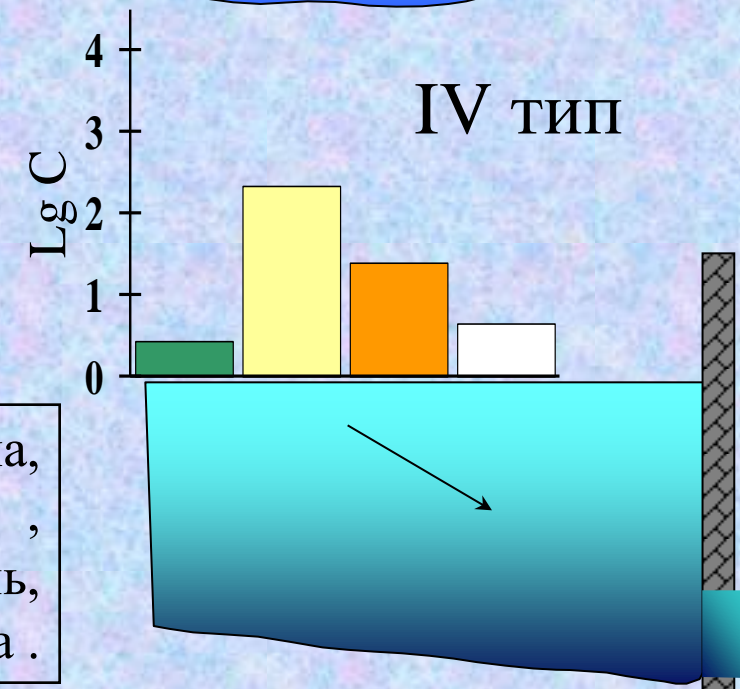
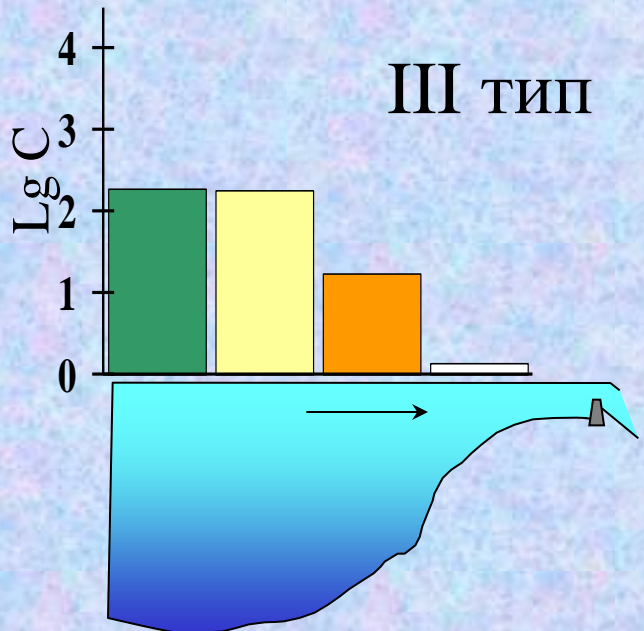
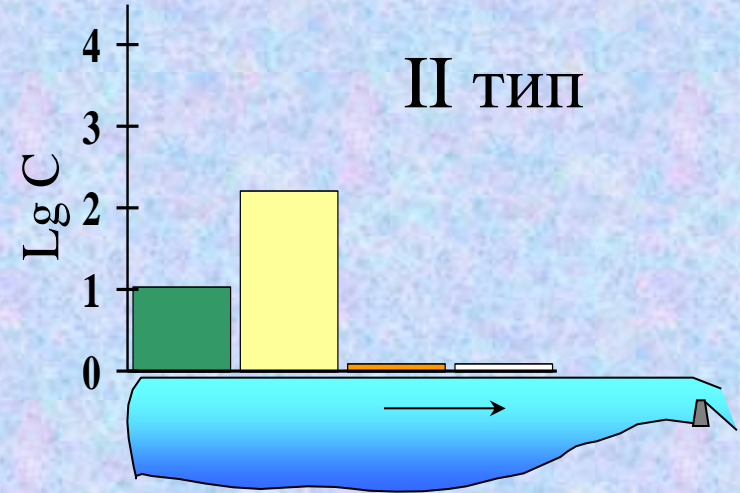
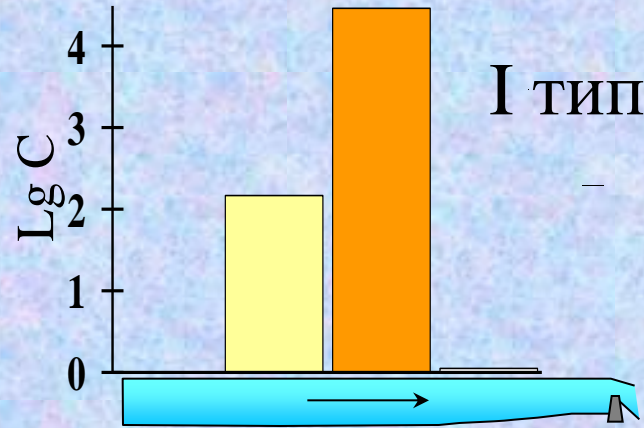
II тип

III тип

IV тип

Поверхностный
сток
Придонный
сток

Типы ЭЗИС и сезонная динамика концентрации (С) покатников



Классификация механизмов и типов покатных миграций молоди рыб

Типы покатной миграции	Механизм	Отношение молоди к покатной миграции	Факторы, вызывающие миграцию	Период покатной миграции		
				У разных поколений	В онтогенезе	В течение суток
1. Немотивированная покатная миграция	Неспецифические полифункциональные, морфологические адаптации и поведенческие реакции (заполнение воздухом плавательного пузыря, положительная фотореакция, свечки, отрицательный тигмотиксис). Невозможность проявления реореакции вследствие попадания в поток со скоростью течения выше критической	Равновероятно участие в покатной миграции всех особей нового поколения	Миграционное состояние отсутствует. Сигнальные факторы различаются в зависимости от конкретной поведенческой реакции	Обязательна в каждом новом поколении	У предличинок и ранних личинок миграция носит массовый характер	В зависимости от конкретной поведенческой реакции (чаще в темное время суток)
2. Генетически обусловленная (мотивированная) покатная миграция	Специфические физиологические адаптации и поведенческие реакции, в том числе изменение реореакции в связи с миграционным состоянием	Дифференцированное отношение. Молодь нового поколения разделяется на две фенотипические группы (мигранты и резиденты) с различными стратегиями расселения. Мигрируют вниз по течению только мигранты	Миграционное состояние имеется. Сигнальный фактор комплексный – уровень освещенности (менее 10^1 лк) и наличие течения	Обязательна в каждом поколении видов	У личинок и ранних мальков миграция носит массовый характер. Заканчивается при достижении определенного этапа онтогенеза.	В темное время суток
3. Эпигенетически обусловленная (мотивированная) покатная миграция	Специфические поведенческие реакции на изменение условий среды. Смолтификация. Изменение реореакции в связи с миграционным состоянием и изменением мотивации	Мигрируют особи, обитающие в пределах участков, на которых ухудшились условия обитания	Миграционное состояние имеется. Миграция обусловлена ухудшением условий жизни молоди, вызывающими стресс (дискомфорт). Процесс смолтификации запускается под комплексным воздействием условий среды	Необязательна в каждом поколении	Поздние личинки и мальки. У лососевых, начиная с возраста 0+ до возраста смолтификации. Смолты всех возрастных групп	В разное время суток в зависимости от побуждающего фактора. Чаще в темное время суток

ДОЛЯ ПОКАТНИКОВ ИЗ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ОЗЕРА СЕВАН

Иваньковское водохранилище

- обитатели пелагиали (снеток судак) • 15 - 24 %
- обитатели разных зон и батииали (окунь, лещ, уклея, ёрш) • 0.8 - 3.6 %
- обитатели литоральной зоны (щука, густера, плотва и др.) • 0 - 0.2%

озеро Севан

- обитатель пелагиали сиг • 0.46%