

На правах рукописи

Звездин

Александр Олегович

**РЕОРЕАКЦИЯ РАННЕЙ МОЛОДИ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALB.) В
ПЕРИОД РАССЕЛЕНИЯ С НЕРЕСТИЛИЩ**

03.02.06 – Ихтиология

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Москва, 2016

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

доктор биологических наук, профессор

Шустов Юрий Александрович

профессор кафедры зоологии и экологии

Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Петрозаводский государственный университет»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

Защита состоится 25 мая 2016 г. в ____ 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 и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, и на сайте ИПЭЭ РАН по адресу www.sevin.ru. Автореферат диссертации размещён на сайте ВАК Минобрнауки РФ по адресу www.vak2.ed.gov.ru

Автореферат разослан « » _____ 2016 г.

Учёный секретарь

Диссертационного Совета

Кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

Актуальность темы. Миграции рыб характеризуются своей протяжённостью, направленностью, функциональной ролью и формами проявления. И в пресных, и в морских водах миграции, как правило, тесно связаны с системой течений. При этом перемещение рыб против течения – анадромные (контранатантные) миграции – обычно чередуются с миграциями по течению – катадромными (денатантными, покатными) миграциями (Meek, 1916; Scheuring, 1928; Шмидт, 1947; Harden Jones, 1968; Павлов, 1979; Павлов и Скоробогатов, 2014).

Основная поведенческая реакция, определяющая отношение к течению и перемещения рыб в потоке, – это реореакция (Павлов, 1979). Различают три компоненты реореакции: ориентационную, локомоторную и мотивационную (Павлов и др., 2010, 2011). Последняя компонента связана с выбором рыбами направления движения относительно течения или сохранения ими стационарного положения в потоке. Одной из характеристик, позволяющих оценивать мотивационную компоненту, являются проявляемые рыбами типы реореакции. Тип реореакции может быть положительным (ПТР) – рыба движется против течения; статическим (СТР) – особь сопротивляется сносу потоком и сохраняет своё положение относительно неподвижных ориентиров; отрицательным (ОТР) – рыба перемещается вниз по течению. Соотношение типов реореакции использовано в настоящей работе как показатель предпочитаемого направления движения особей относительно направления течения.

На ранних этапах онтогенеза большинство пресноводных и проходных рыб совершает покатные миграции. Это первая часть миграционного цикла рыб, от которой зависит масштаб миграций в последующие периоды жизни, а также многие особенности экологии рыб. Основные закономерности покатной миграции молоди хорошо известны, механизмы её реализации (второго порядка) связаны с реореакцией (Павлов, 1979; Павлов и др., 2007а; Павлов и др., 2011; Павлов и Скоробогатов, 2014).

У большинства видов рыб миграции молоди происходят в форме покатной миграции (ската), но существуют отдельные виды рыб, у которых расселение ранней молоди с нерестилищ происходит не только вниз по течению, но и против него. К таким видам относится и нерка *Oncorhynchus nerka* (Walb.), что отмечено многими исследователями (Hartman et al., 1962; McCart, 1967; Raleigh, 1967; Brannon, 1972; Bodznick, 1978b; Hensleigh, Hendry, 1998; Pon et al., 2007; Павлов и др., 2010а; Кириллова, Павлов, 2011; Павлов и др., 2013; Zvezdin et al., 2015). Нерест нерки обычно приурочен к озёрно-речным системам, а её нерестилища могут располагаться в притоках, т.е. во впадающих в озеро реках, в самом озере и в истоке – вытекающей из озера реке (и впадающих в него притоках). Практически вся нерка в течение нескольких месяцев после выхода из грунта, независимо от того произошло ли это в притоках озера или истоке, оказывается в озере, где происходит нагул молоди до миграции в море. В зависимости от расположения нерестилищ относительно нагульного водоёма, ранняя молодь мигрирует

(совершает нагульную миграцию) как вниз, так и вверх относительно течения, в чём и заключается особенность её расселения с нерестилищ. В связи с этим основным объектом нашего исследования была выбрана именно нерка.

В ряде работ рассматриваются механизмы обеспечивающие попадание молоди нерки в озеро, которое служит для неё нагульным водоёмом (Raleigh, 1967; Brannon, 1972; Bodznick, 1978a, b; Hensleigh, Hendry, 1998), однако особенности реореакции у контранатантных и денатантных мигрантов нерки оставались неизученными. Поэтому изучение реореакции стало ключевым вопросом в настоящем исследовании механизмов расселения ранней молоди нерки с нерестилищ.

Цель работы – выяснить роль реореакции в осуществлении ранней молодью нерки миграций с нерестилищ в нагульный водоём – озеро.

Задачи работы:

1. Разработка методики определения соотношения типов реореакции у молоди рыб.
2. Определение показателей реореакции – соотношения типов реореакции и критических скоростей течения у ранней молоди нерки разных группировок и выявление роли реореакции в расселении нерки.
3. Оценка влияния ряда факторов – освещённости, условий питания, «запаха озера» и некоторых гидрохимических параметров воды – на реореакцию ранней молоди нерки.

Научная новизна работы.

– Впервые изучены механизмы миграции ранней молоди нерки с нерестилищ в нагульный водоём на примере азиатской популяции этого вида.

– Показана роль реореакции в осуществлении контранатантных и денатантных миграций молоди рыб в системе приток–озеро–исток.

– Показано комплексное влияние течения и «запаха озера» на выбор направления миграции ранней молодью нерки.

– Впервые разработана и верифицирована на различных видах рыб методика определения соотношения типов реореакции, позволяющая оценить вероятность выбора рыбами направления перемещения относительно течения.

Теоретическое и практическое значение

– Выявлен универсальный механизм ориентации ранней молоди нерки в ходе нагульной миграции в системе приток–озеро–исток. Этот же механизм предотвращает выход молоди нерки из озера в период нагула.

– Понятие о мотивационной компоненте реореакции и предложенный метод её количественной оценки необходимы для понимания поведения рыб в потоке воды и управления им (на рыбопропускных, рыбозащитных сооружениях и т.д.).

Положения, выносимые на защиту

1. Механизм выбора направления нагульной миграции и сохранения ранней молодью нерки местообитания в озере заключается в изменении преобладающего у неё типа реореакции под воздействием «запаха озера». При наличии «запаха озера» ранняя молодь выбирает миграцию против течения, а при его отсутствии миграцию вниз по течению.

2. Выявленный механизм является универсальным для ориентации ранней молодежи нерки при расселении с нерестилищ, расположенных как в притоках озера, так и в самом озере, и в вытекающей из него реке. Он обеспечивает миграцию молодежи нерки в нагульный водоём из всех перечисленных участков озёрно-речной системы.

Апробация результатов. Результаты исследований были представлены на всероссийской научной конференции с международным участием «Поведение рыб» (Борок, 2010) и всероссийских конференциях «Поведение животных» (Москва, 2012), «Ориентация и навигация животных» (Москва, 2014), «Поведение рыб» (Борок, 2014), на конференции молодых учёных ИПЭЭ РАН (2014), на межлабораторных коллоквиумах ИПЭЭ РАН и на коллоквиумах лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 работ, из них 4 в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из Введения, 6 глав, Выводов и Списка цитируемой литературы. Работа изложена на 88 страницах, содержат 9 иллюстраций и 8 таблиц. В Списке литературы 104 названия (в том числе 38 на иностранных языках).

Благодарности. Выражаю благодарность научному руководителю академику Д.С. Павлову и к.б.н. В.В. Костину за помощь и содействие на всех этапах выполнения работы. Я признателен к.б.н. П.И. Кириллову и к.б.н. Е.А. Кирилловой за помощь при проведении экспедиционных исследований, сотрудникам ФГБНУ «КамчатНИРО», ФГБУ «Кроноцкий государственный заповедник», ФГУП Племенной форелеводческий завод «Адлер» за предоставленные возможности для проведения работ и продуктивное сотрудничество в экспедициях, и всем прочитавшим данную работу за ценные замечания по тексту диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Реореакцию проявляют водные животные, принадлежащие к разным классам – от инфузорий до амфибий (Stahl, 1884; Dewitz, 1899; Verworn, 1899; Lyon, 1904; Проссер, Браун, 1967; Павлов, 1972; Arnold, 1974; и др.). Реореакция является облигатной реакцией организма на поток воды,

отражающей основу поведенческих адаптаций к течению. Все другие формы поведения в потоке (миграции, питание, размножение, социальные контакты, защита от хищников и др.) осуществляются на фоне проявления реореакции.

Реореакция рыб определяет важнейшие поведенческие механизмы такого значимого явления как миграции. Её роль в реализации контранатантных миграций известна – мигранты ориентируются и двигаются против течения. Но результатом проявления реореакции является не только движение рыб против течения или активное сохранение своего положения в подвижной воде, но и перемещение вниз по течению (Павлов и др., 2011). Наиболее распространённые миграции вниз по течению – это покатные миграции молоди.

Выделяют три типа покатных миграций (Павлов и др., 2007а). Первый тип – немотивированная покатная миграция, она не связана с возникновением у рыб миграционного состояния. Прекращение реореакции связано с потерей ориентации и/или с физической невозможностью рыб сопротивляться потоку. Второй тип – это мотивированная покатная миграция, когда реореакция изменяется в соответствии с переходом рыб в миграционное состояние. Третий тип – это внешне обусловленная покатная миграция, связанная с ухудшением условий жизни молоди рыб. Покатная миграция этого типа также является мотивированной (Нечаев и др., 2007; Павлов и др., 2010в; Kostin et al., 2016b).

Существующие методики изучения мотивационной составляющей реореакции (определение предпочитаемых скоростей течения, реопреферендума, двигательной активности рыб в реоградиенте) не позволяют адекватно оценить её роль при мотивированной покатной миграции. Поэтому потребовался новый показатель – соотношение типов реореакции, который характеризует вероятность выбора рыбами направления перемещений в потоке воды. Разработка методики его определения являлась одной из задач настоящей работы.

Для нерки один из наиболее критических этапов жизненного цикла – это нагульная миграция ранней молоди от мест нереста к озёрам (Bodznick, 1978b). Из-за разнообразного расположения нерестилищ нерки в озёрно-речных системах ранней молоди приходится мигрировать или против течения, или вниз по течению, либо менять направление миграции (в случае ската из ручьёв в вытекающую из озера реку с последующим подъёмом по ней в озеро). Для этого нерке необходимо выбрать направление миграции в соответствии со своим положением в указанных системах относительно нагульного водоёма. Известны различные способы ориентации ранней молоди нерки в ходе миграции. Первичная реакция на течение личинок нерки, только что вышедших из грунта генетически предопределена (Hensleigh, Hendry, 1998). Экспериментально показано, что большинство личинок из притока озера перемещаются вниз по течению (Hensleigh, Hendry, 1998), а личинки из вытекающей реки – преимущественно против течения (Raleigh, 1967). Однако в естественных условиях, в истоке, личинки, покинув

грунт ночью, сначала скатываются вниз по течению, пока не окажутся в прибрежье, и только на следующее утро начинают движение против течения в озеро (Brannon, 1972).

Известна аттрактивная реакция ранней молоди на озёрную воду (Brannon, 1972; Bodznick, 1978a, b). В экспериментах молодь демонстрировала сильное предпочтение воды нагульного озера (Bodznick, 1978b). Причём такая реакция характерна как для рыб, инкубированных в воде нагульного озера, так и для нерки, в ходе эксперимента впервые столкнувшейся с озёрной водой (личинки из притока озера). Путём запечатывания ноздрей рыб парафином установлено, что предпочтение озёрной воды обусловлено её специфическим запахом – «запахом озера», природа которого на настоящий момент неизвестна (Bodznick, 1978a, b).

Однако врождённое предпочитаемое направление перемещения не может объяснить, как рыбы достигают нагульного водоёма, если в ходе миграции необходимо поменять направление своего движения относительно течения. Так, например, ранняя молодь нерки может сначала скатываться из небольших ручьёв в вытекающую из озера реку и затем по ней, двигаясь против течения, подниматься в нагульный водоём. А аттрактивная реакция на запах озёрной воды не объясняет все наблюдаемые в естественной обстановке особенности поведения ранней молоди нерки, в частности, покатную миграцию части молоди, обитающей в вытекающей из озера реке (McCart, 1967; Павлов и др., 2010а; Кириллова, Павлов, 2011).

Таким образом, одним из поведенческих механизмов, участвующих в осуществлении нагульной и покатной миграций нерки, несомненно, является реореакция. Но её роль в процессе достижения нагульного водоёма изучена не полностью, так как нет сведений об особенностях её проявления у ранней молоди после выхода из грунта. Также нет цельного представления о поведении в потоке воды рыб, мигрирующих в озеро из притоков, из истока и молоди уже находящейся в нагульном водоёме.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1 Районы работ и объекты исследований

Разработка методики определения одного из показателей мотивационной составляющей реореакции – соотношения типов реореакции – и определение границ его применения выполнены на: сеголетках плотвы (*Rutilus rutilus* L.), леща (*Abramis brama* L.), карпа (*Cyprinus carpio* L.) и окуня (*Perca fluviatilis* L.) из притоков Рыбинского водохранилища (р. Сунога и р. Ильдь) в мае–сентябре 2008–2009 гг.; годовиках черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* Pall.) на базе ФГУП «Племенной форелеводческий завод «Адлер» в апреле–августе 2009–2010 гг., а также на голавле (*Leuciscus cephalus* L.), пескаре (*Gobio gobio* L.) и золотом карасе (*Carassius carassius* L.) на Верхней Волге (табл. 1).

Таблица 1. Объем материала, использованного в экспериментах.

Вопрос исследования	Место отлова экспериментальных рыб	Вид и возраст экспериментальных рыб	Количество	
			опытов	Использованных рыб, экз.
Разработка методики определения соотношения типов реореакции	р. Сунога, р. Ильдь, р. Озерная, Рыбинское водохранилище, Верхняя Волга (22 км выше по течению г. Твери), форелеводческий завод "Адлер"	Плотва (0+), нерка (0+), лещ (0+), карп (0+), окунь (0+), голавль (0+), пескарь (0+), золотой карась (0+), черноморская кумжа (1+)	454	6758
Критическая скорость течения для рыб из различных пространственно-временных группировок	р. Озерная, оз. Курильское	Нерка (0+)	150	150
Соотношение типов реореакции у рыб из различных пространственно-временных группировок	р. Озерная (исток), оз. Курильское, р. Хакыцин (приток),		92	1803
Влияние корма и запаха воды на выбор направления миграции	р. Озерная, оз. Курильское		46	914
Всего*			717	9042
* – из суммы исключены рыбы, которых использовали при разных вопросах исследования.				

Исследование механизмов миграции ранней молоди нерки проведены на полуострове Камчатка на оз. Курильское, его притоках (руч. Золотой ключ, р. Хакыцин) и в истоке вытекающей из озера р. Озерная в мае–августе 2011–2013 гг. (табл. 1). Длина тела исследованных рыб по Смитту была в

пределах от 20 до 47 мм; длины тела особей основных пространственно-временных группировок приведены в табл. 2.

2.2. Методика полевых наблюдений и отлова рыб

В естественных условиях визуально отмечали биотопы, где концентрировалась молодь исследуемых видов, оценивали её количество и принадлежность к той или иной пространственно-временной группировке. Наличие в русловом потоке ночных мигрантов вниз по течению (покатников) определяли по результатам ловов ихтиопланктонными конусными сетями. Также отмечали перераспределение рыб между биотопами в течение суток, и направление массовых перемещений молоди (миграций и кочёвок) относительно направления течения, их интенсивность при различной освещённости.

Измерения скорости потока проводили при помощи акустического доплеровского портативного ручного измерителя скорости течения ADV FlowTracker. Измерения температуры и некоторых гидрохимических параметров воды: абсолютной электропроводности, жёсткости, солёности, рН и окислительно-восстановительного потенциала выполнены с помощью многопараметрового ручного измерителя YSI 556–02. Освещённость в естественных и экспериментальных условиях измеряли люксметром Аргус–01.

В прибрежных биотопах молодь рыб отлавливали сачком, сеткой Киналёва, мальковой волокушей и вершей, а покатников ловили с помощью ихтиопланктонных конусных сетей.

2.3. Методика поведенческих исследований

Экспериментально определяли критическую скорость течения для рыб (показатель локомоторной компоненты реореакции) и соотношение типов реореакции (характеристика мотивационной компоненты реореакции).

Критическая скорость течения для рыб – минимальная скорость течения при которой поток сносит рыб, проявляющих реореакцию. Критическую скорость определяли по стандартной методике (Павлов, 1979), в гидродинамических трубах диаметром 10 и 22 мм. Рассчитывали абсолютную критическую скорость течения для рыб (V_k) в см/с и относительную (V_l) в длинах тела рыбы за 1 с.

Соотношение типов реореакции – это экспериментальная оценка вероятности выбора рыбами одного из трёх вариантов поведения в потоке воды: движения особей против течения (положительный тип реореакции, ПТР), сохранения ими места обитания (статический тип реореакции, СТР) и движения вниз по течению (отрицательный тип реореакции, ОТР). Преобладающий тип реореакции показывает предпочитаемое направление движения рыб в потоке относительно направления его течения.

При разработке методики эксперименты проводили в лаборатории, а при исследовании реореакции ранней молоди нерки установки размещали в естественных водотоках. Рыб помещали в стартовый отсек установки «рыбоход» (рис. 1) по 10–20 особей (в зависимости от задачи исследования и

размеров рыб), после 20 мин адаптации убирали временные заградительные сетки и рыбы могли свободно перемещаться по установке. Длительность эксперимента, устанавливали в зависимости от того насколько активно рыбы распределялись по установке. Через 60 мин (для нерки и кумжи) или 20 мин (для остальных видов) фиксировали число рыб в каждом отсеке установки. В следующем опыте использовали других особей из данной группировки. Всего проводили от двух до шести таких повторностей при каждом уровне освещённости.

Тип реореакции (вероятность выбора направления движения) выражали в процентах и вычисляли по следующим формулам:

$$\text{ПТР} = n_p * 100/N; \quad \text{СТР} = n_s * 100/N; \quad \text{ОТР} = n_n * 100/N;$$

где N – число использованных особей из данной группировки;
 n_p – количество особей в отсеках 1–5;
 n_s – количество особей в стартовом отсеке установки;
 n_n – количество особей в отсеках 7–11.

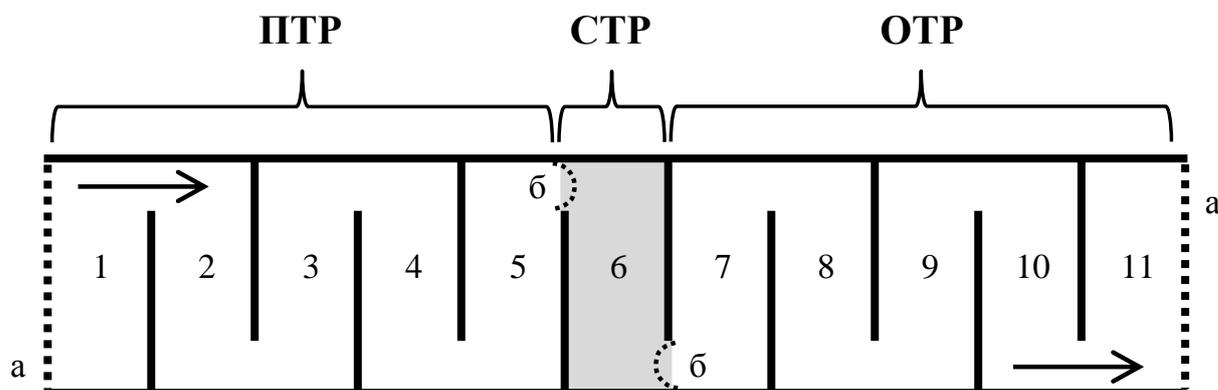


Рис. 1. Принципиальная схема установки «рыбоход» для определения соотношения типов реореакции.

1–11 – отсеки установки, отсек № 6 – стартовый; а – постоянные заградительные сетки, б – временные заградительные сетки (ограждают стартовый отсек на период акклимации рыб), стрелками указано направление течения.

Методика определения соотношения типов реореакции была опробована на разных видах рыб и на молоди разного возраста из лотических и лимнических местообитаний при различных абиотических и биотических факторах среды: скорость течения, освещённость, температура воды, наличие кормовых объектов в установке, длительность голодания рыб.

Роль реореакции как механизма миграции ранней молоди нерки выявляли путём сравнения соотношения типов реореакции у различных пространственно-временных группировок молоди в период её расселения с нерестилищ, расположенных в притоке озера, в самом озере и в вытекающей реке.

Реакцию рыб на запах озёрной воды определяли путём сравнения результатов экспериментов по определению соотношения типов реореакции нерки в воде озера и в воде притока озера. Эксперименты в истоке (р. Озерная, ~ 700 м от озера) выполнены в озёрной воде, стекающей из озера.

Распределение рыб по отсекам установки сравнивали при помощи критерия χ^2 . Сравнение долей особей с ПТР, СТР и ОТР проводили с использованием критерия Стьюдента для долей. Различия критических скоростей течения для рыб оценивали с помощью критерия Манна–Уитни. Корреляцию между первичными и повторными опытами в экспериментах на воспроизводимость соотношения типов реореакции рассчитывали с помощью коэффициента корреляции Спирмена. Значимыми считали различия при $p < 0.05$.

Глава 3. РАЗРАБОТКА МЕТОДИКИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СООТНОШЕНИЯ ТИПОВ РЕОРЕАКЦИИ

В главе рассматриваются методические приёмы определения показателя соотношения типов реореакции и границы его применимости. Природные условия полуострова Камчатка и экспедиционный характер работ сильно ограничивали сроки, и объёмы экспериментальных исследований поведения ранней молоди нерки. Поэтому разработка методики определения соотношения типов реореакции и апробация экспериментальных установок «рыбоход» велась на модельном виде – плотве – на полевом стационаре на Рыбинском водохранилище (Ярославская область) и ряде других видов. Исследованы рыбы из лимнических (Рыбинское водохранилище) и лотических (р. Волга, р. Ильдь) местообитаний.

3.1. Соотношение типов реореакции в экспериментальных условиях и направление перемещений рыб в естественной среде

В реке Ильдь плотва в течение первых месяцев жизни может совершать миграции, как вверх, так и вниз по течению. На ранних этапах развития для неё характерна массовая ночная покатная миграция. В период ската у исследованных личинок плотвы (этап D₂) преобладает отрицательный тип реореакции – 56% (рис. 2).

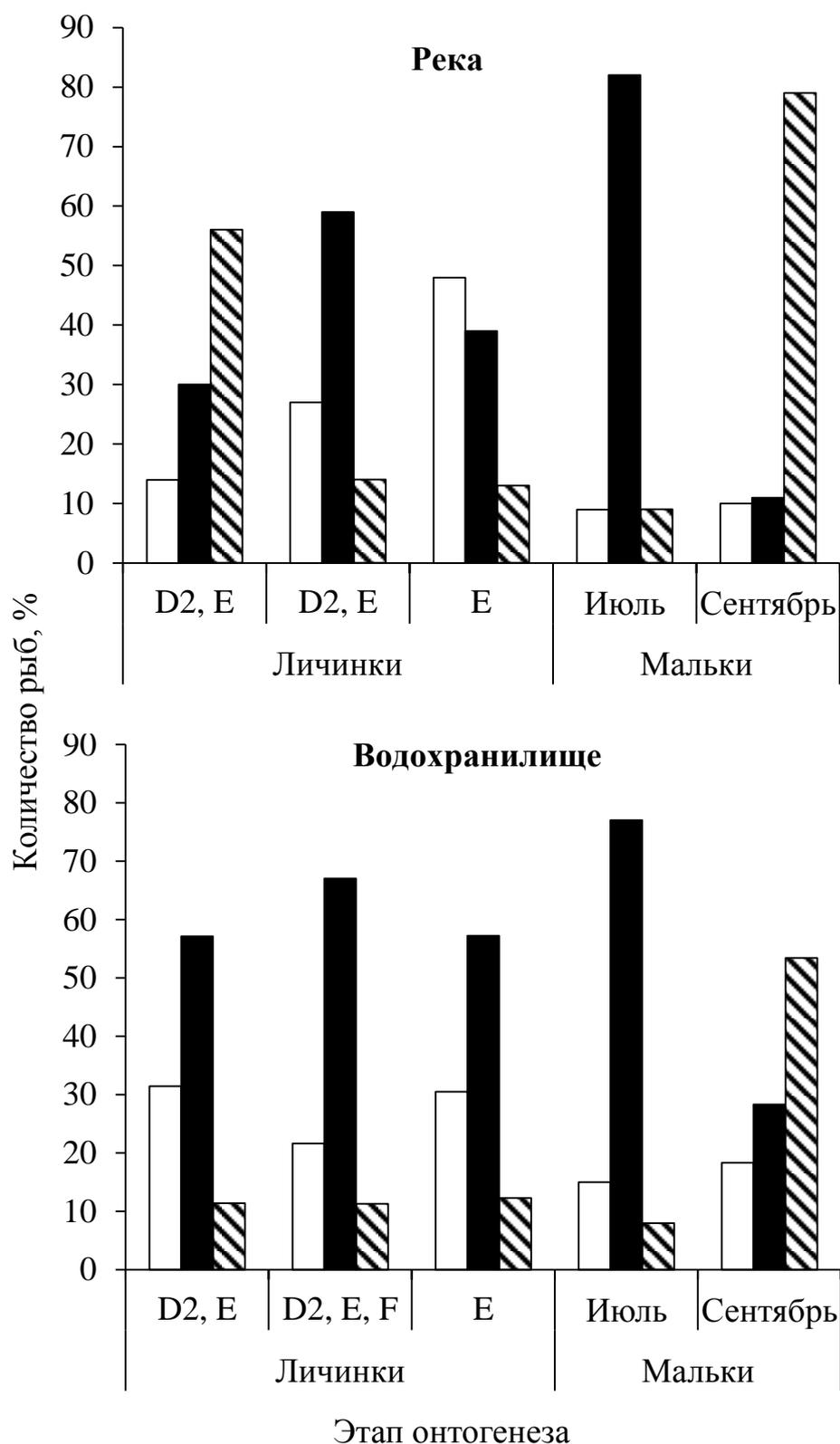


Рис. 2. Типы реореакции молоди плотвы из р. Ильдь и залива Рыбинского водохранилища при дневной освещённости (300 Лк); (□) – положительный тип реореакции, (■) – статический, (▨) – отрицательный.

После окончания покатной миграции и перехода всех личинок плотвы на этап Е отмечены стайки молоди, двигавшиеся против течения –

контранатантные мигранты. Для них было характерно преобладание положительного типа реореакции (ПТР 48%) (рис. 2).

Когда молодь плотвы *в реке* не совершает миграций (этапы D₂–E и F–G) у неё преобладает статический тип реореакции (СТР до 82%) (рис. 2). В *водохранилище* молодь плотвы в течение лета не совершала миграций или кочёвок и, соответственно, преимущественно демонстрирует СТР (до 77%) (рис. 2). В начале осени водохранилищная молодь откочёвывает от берегов, как и плотва в реке (ОТР 54 и 79% соответственно) (рис. 2).

Таким образом, во все рассмотренные периоды у молоди плотвы совпадает предпочитаемое направление движения относительно течения в естественных условиях и в экспериментальной установке. Можно утверждать, что соотношение типов реореакции адекватно отражает направление перемещений молоди рыб относительно направления течения в естественных водоёмах.

Известно, что при голодании повышается двигательная активность рыб (Павлов и др., 1981, 2007а), а длительное голодание вызывает мотивацию к смене местообитания. У сеголеток черноморской кумжи (Павлов и др., 2010в) и мальков плотвы из залива водохранилища статический тип реореакции в течение 10 суток голодания меняется на динамические типы реореакции – положительный и отрицательный. Это свидетельствует о возникновении у плотвы и кумжи миграционного состояния. Таким образом, соотношение типов реореакции позволяет оценить, мотивацию рыб к миграциям и кочёвкам, а также наличие или отсутствие у них миграционного состояния.

3.2. Воспроизводимость результатов

Анализ результатов экспериментов на воспроизводимость соотношения типов реореакции, выполненными на мальках плотвы, показано, что при повторном тестировании той же самой группы рыб коэффициент корреляции первичных и повторных опытов составляет 0.93–0.99. А рыбы, проявившие в первичном испытании один из типов реореакции, (т.е. особи только с ПТР или СТР, или ОТР), при повторном тестировании распределяются, как все особи в первичных опытах (коэффициент корреляции 0.6–0.9). В определённом состоянии особь может проявить все три типа реореакции (ПТР, СТР или ОТР), но с разной вероятностью.

Таким образом, разработанная методика определяет соотношение вероятностей проявления трёх типов реореакции у исследуемых рыб.

3.3. Влияние абиотических и биотических условий в эксперименте на соотношение типов реореакции у рыб

Исследования проведены на модельном виде – плотве, а также кумже, голавле, пескаре, окуне и золотом карасе. Показано, что соотношение рыб с разными типами реореакции не изменяется в широком диапазоне скоростей течения в экспериментальной установке – от 0.2 до 0.9 критической скорости течения для исследуемых рыб и в широком диапазоне температуры воды – от 12 до 24 °С.

Наличие кормовых объектов (зоопланктон из залива водохранилища) в экспериментальной установке не оказало влияния на соотношение типов реореакции у мальков плотвы. Указанное соотношение не изменилось в сравнении с опытами, выполненными в воде, профильтрованной от зоопланктона. Это говорит о том, что поведение индуцированное течением (реореакция) в условиях эксперимента более значимо и преобладает над пищедобывательным поведением.

Установлено, что соотношение типов реореакции у личинок плотвы меняется в зависимости от освещённости (Звездин, 2010). Так при падении освещённости с тысяч и сотен люкс до десятых долей люкса возрастает доля динамических типов реореакции: положительного и отрицательного (на 10 и 11% соответственно). Преобладающий тип реореакции мальков леща в аналогичных условиях меняется со статического (97%) на отрицательный (77%). Для плотвы и леща увеличение доли особей с ОТР статистически достоверно.

Причина таких изменений заключается в том, что при падении освещённости до десятых и сотых долей люкса в прибрежье рек, озёр и водохранилищ происходит перераспределение молоди рыб (Павлов и др., 1998, 1999, 2007а). Изменение подвижности рыб отражается в росте долей особей с динамическими типами – ПТР и ОТР.

Видовые различия. Анализ соотношения типов реореакции молоди девяти разных видов (табл. 1), принадлежащих к трём семействам показывает, что наблюдаемые различия обусловлены предпочитаемым направлением перемещений и разной миграционной активностью рыб.

3.4. Применение методики

Разработанная нами методика успешно использована другими авторами в ряде исследований. Соотношение типов реореакции было использовано как индикатор раннего выбора жизненной стратегии сеголетками заводской черноморской кумжи (Павлов и др., 2010в), а также для доказательства роли тиреоидных гормонов в формировании миграционного состояния у молоди лососёвых (Д.С. Павлов и др., 2014, 2015; Ганжа и др., 2015; Е.Д. Павлов и др., 2015). Показана роль реореакции в первичном расселении молоди атлантического лосося *Salmo salar* (L.) (Павлов и др., 2010г). При исследовании реореакции ранней молоди плотвы из водохранилища впервые было обнаружено, что соотношение типов реореакции – это поведенческий механизм разделения личинок по различным биотопам не только в реках, но и в водохранилищах (Kostin et al., 2016a).

Наши исследования с заводскими годовиками черноморской кумжи подтвердили, что поведенческие различия сеголетков (Павлов и др., 2010в) соответствуют раннему выбору жизненной стратегии, и соотношение типов реореакции является адекватным индикатором такого выбора. Также нами, при использовании соотношения типов реореакции установлено, что осенний отход сеголетков плотвы от прибрежья водохранилища связан с возникновением у них миграционного состояния, а изменение реореакции

водохранилищных рыб является поведенческим механизмом такого отхода (Звездин и др., 2014a; Kostin et al., 2016b).

3.5. Верификация методики на ранней молодежи нерки

Перед началом исследования миграционного поведения нерки было подтверждено, что методика определения соотношения типов реореакции применима к новому объекту. У покатников нерки выявлено преобладание отрицательного типа реореакции, а у контранатантных мигрантов – положительного. Таким образом, и для ранней молодежи нерки методика достоверно показывает направление перемещений рыб относительно течения в естественных условиях. Опыты с молодью нерки на воспроизводимость соотношения типов реореакции подтвердили, что особи, как с положительным, так и с отрицательным типами реореакции достоверно воспроизводили распределение общей совокупности рыб в первичных опытах.

Таким образом, разработанная методика позволяет экспериментально оценить соотношение вероятностей проявления исследуемыми рыбами трёх типов поведения в потоке: движения против течения, движения вниз по течению и сохранения положения в потоке. Она уже использована в ряде опубликованных исследований для определения механизмов миграций и формообразования молодежи рыб, а также для определения влияния ряда гормонов на миграционное поведение.

При адаптации методики к различным видам и размерным группам рыб необходимо придерживаться следующих рекомендаций:

1. Размеры отсеков «рыбохода» должны обеспечивать свободное размещение группы рыб (10–20 особей), используемой в отдельном опыте. Для личинок длиной 15–25 мм достаточны отсеки 10x32 см, а для мальков длиной 40–60 мм – 30x50 см.
2. Ширина проходов между отсеками должна обеспечивать свободное перемещение рыб и составлять 1–2 длины тела особи. Скорость течения в этих проходах следует устанавливать одинаковой, в диапазоне от 0.2 до 0.9 от критической скорости течения для данной группы рыб (в наших работах $0.5 V_k$).
3. Количество отсеков «рыбохода» определяется задачей исследования – чем меньше различие мотивации между сравниваемыми группировками, тем больше потребуется отсеков для выявления этих различий. Для ранней молодежи нерки был использован «рыбоход» из 11 отсеков, с другими видами рыб работали при числе отсеков в установке от 9 до 21.
4. Глубина воды в установке должна быть не менее 7–10 см для мальков и 5 см для личинок.

Глава 4. РЕОРЕАКЦИЯ РАННЕЙ МОЛОДИ НЕРКИ С НЕРЕСТИЛИЩ В ИСТОКЕ, ОЗЕРЕ И ПРИТОКЕ

В главе рассматриваются критические скорости течения и тип реореакции ранней молоди нерки с нерестилищ в озере (оз. Курильское), истоке (р. Озерная) и притоке (р. Хақыцин), а также направления миграций рыб в суточном и сезонном аспектах.

4.1. Пространственно-временные группировки ранней молоди нерки

В системе приток – нагульное озеро – исток ранняя молодь нерки представлена несколькими пространственно-временными группировками (Павлов и др., 2010а, 2013; Кириллова, Павлов, 2011; Zvezdin et al., 2015). Места отлова рыб этих группировок представлены на рис. 3.

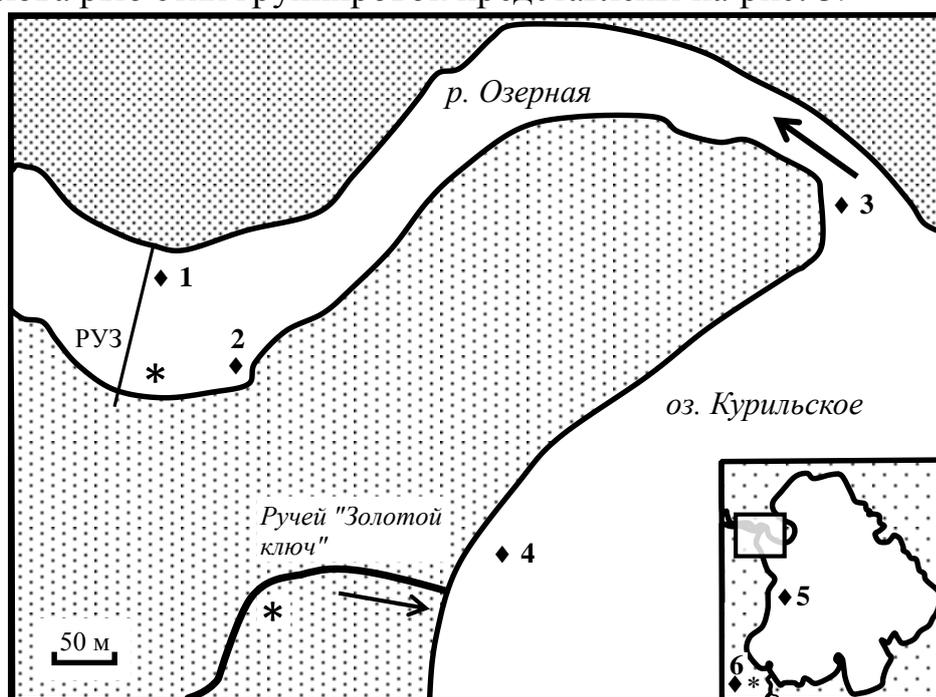


Рис. 3. Карта–схема района проведения исследования. Обозначения: (→) – направление течения, РУЗ – рыбоучётное заграждение, (*) – места проведения экспериментов, (♦) – места отлова: 1 – покатников, 2 – рыб из смешанных прибрежных скоплений, 3 – контранатантных мигрантов, 4 – рыб из скоплений на литорали озера, 5 – рыб с нерестилищ в озере, 6 – покатники и особи из ночных прибрежных скоплений из р. Хақыцин.

1. Исток. Контранатантные мигранты нерки в дневное время в р. Озерная в большом количестве мигрировали против течения по направлению к озеру, двигаясь вдоль прибрежной растительности. Покатники нерки ночью скатывались в русловом потоке. Смешанные скопления молоди постоянно присутствовали в прибрежных заливах. Исходя из суточной динамики миграции, мы предполагаем, что их состав менялся в течение суток: днём в них преобладали покатники и немигрирующие рыбы – временные резиденты, ночью – контранатантные мигранты и временные

резиденты. Поэтому эти скопления (дневные и ночные) мы называем смешанными.

2. Озеро. Скопления ранней молоди на литорали озера вблизи истока появились вскоре после начала массовой контранатантной миграции в р. Озерной. Эти скопления состояли по большей части из рыб с нерестилищ в истоке – это контранатантные мигранты, дошедшие до озера. Для них отмечено расселение вдоль берега озера в направлении от истока р. Озерной. На участке литорали без нерестовых притоков и удалённом от истока р. Озерной обитала ранняя молодь нерки с нерестилищ озера.

3. Приток. После выхода из грунта на нерестилищах в притоках нерка совершала нагульную миграцию, которая реализовалась в форме покатной миграции. Ночью в притоке озера существовали две пространственно-временные группировки: покатники, мигрирующие в русловом потоке, и ночные прибрежные скопления немигрирующих рыб. Днём вся ранняя молодь держалась в прибрежье.

4.2. Соотношение типов реореакции у рыб с нерестилищ в истоке

Для рыб всех истоковых группировок характерно преобладание динамических типов реореакции и минимальная доля особей с СТР или отсутствие таковых. Большая часть рыб концентрировалась в крайних отсеках установки «рыбоход». Следовательно, истоковые рыбы находятся в миграционном состоянии.

Контранатантные мигранты днём в большинстве проявляли положительный тип реореакции (до 96%), реализуя стереотип контранатантной миграции, направленный на достижение рыбами нагульного водоёма (рис. 4А). Ночью среди них увеличивалась доля особей с ОТР (максимум до 32.9%), что может говорить о проявлении у части особей стереотипа покатной миграции (рис. 4Б). Достигнув озера, контранатантные мигранты образуют скопления на литорали озера. У ранней молоди нерки из таких скоплений преобладал положительный тип реореакции (днём 73%, ночью 87%) (рис. 4А, Б), что с одной стороны указывает на сохранение у речных рыб мотивации к движению против течения, а с другой – такое поведение предотвращает попадание молоди обратно в реку.

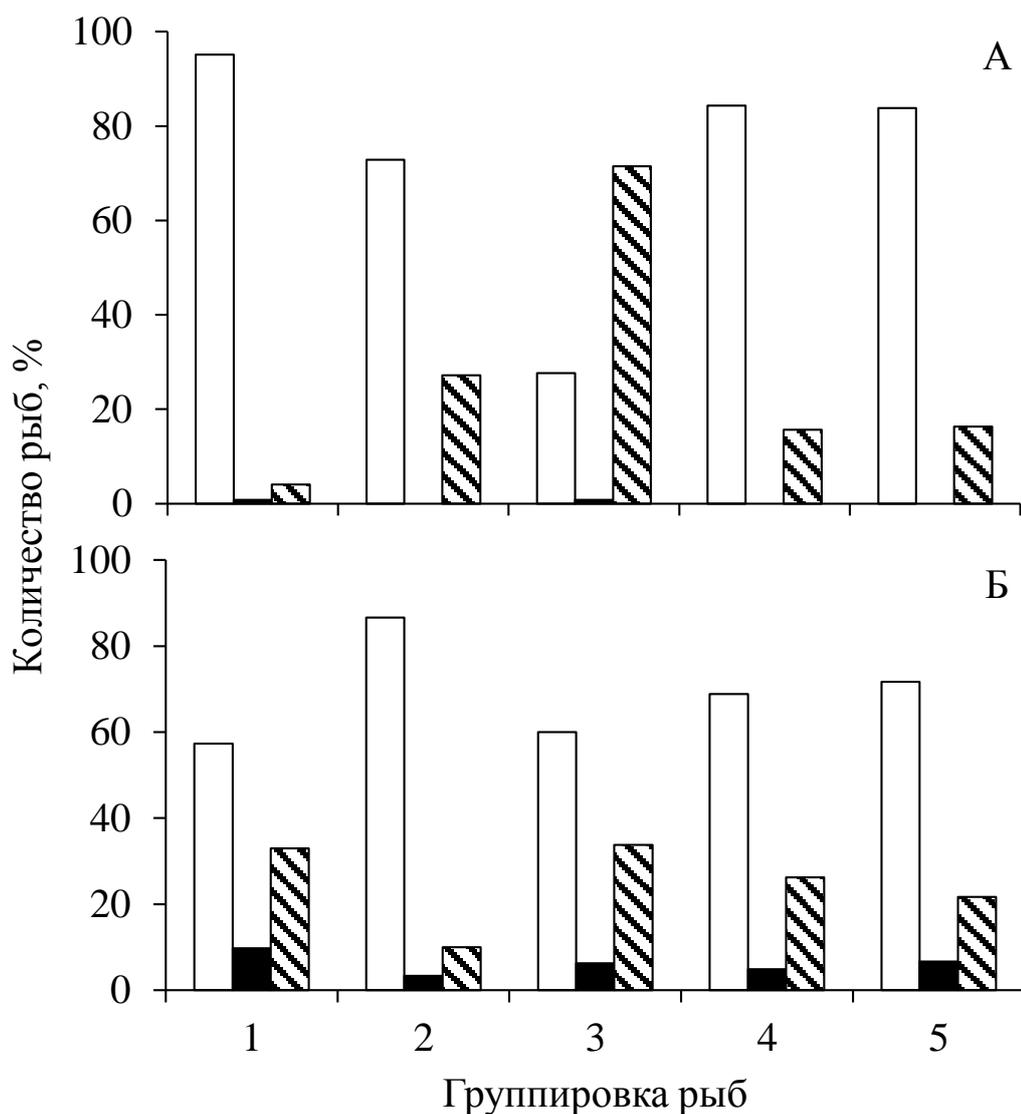


Рис. 4. Типы реореакции рыб с нерестилищ в истоке и озере при дневной (А) и ночной (Б) освещённости. Обозначения как на рис. 2. Группировки рыб: 1 – контранатантные мигранты, 2 – скопления на литорали озера, 3 – прибрежные дневные и 4 – ночные скопления, 5 – рыбы с нерестилищ в озере.

Покатники в установке демонстрировали преобладание отрицательного типа реореакции днём – 77.5% и ночью – 48.3% (рис. 5А).

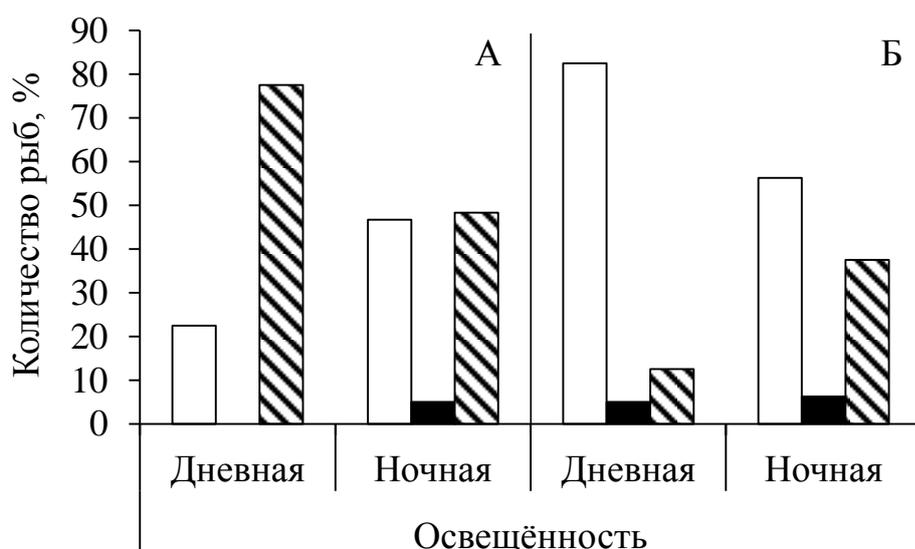


Рис. 5. Типы реореакции покатников отловленных при штилевой погоде (А) и во время сильного ветра и дождя (Б). Обозначения как на рис. 2.

Соответствие преобладающего типа реореакции контранатантных мигрантов и покатников и их направления перемещений в естественных условиях свидетельствует о том, что реореакция – один из механизмов осуществления рыбами нагульной миграции.

Поведение нерки из смешанных дневных и ночных прибрежных скоплений в экспериментальной установке свидетельствует о преобладании в них покатников или контранатантных мигрантов соответственно (рис. 4А, Б). Днём в прибрежных стациях находились покатники, немногочисленные временные резиденты и периодически заходящие в заливы контранатантные мигранты. Поэтому для рыб из дневных скоплений характерна наибольшая доля особей с ОТР (72%) в экспериментах выполненных при дневной освещённости и с ПТР (60%) – в опытах при ночной освещённости. Напротив, ночью в прибрежье преобладали контранатантные мигранты и временные резиденты, а покатники мигрировали вниз по течению – у ранней молодежи нерки из ночных скоплений при дневной и ночной освещённостях преобладал ПТР (84 и 69% соответственно). Следует понимать, что процентное соотношение особей с разными типами реореакции не говорит о составе смешанных скоплений.

4.3. Соотношение типов реореакции у рыб с нерестилищ в озере

Оказавшиеся на течении озёрные рыбы в большинстве проявляли положительный тип реореакции – 84% днём и 72% ночью (рис. 4А, Б). Такое поведение ранней молодежи хорошо укладывается в существующие представления о том, что именно реореакция является ведущим поведенческим механизмом сохранения неркой места обитания в озере в период нагула, что ранее было отмечено Hartman et al. (1962).

4.4. Соотношение типов реореакции у рыб с нерестилищ в притоке

У ранней молоди нерки из притока в период массовой покатной миграции в озеро отмечено преобладание динамических типов реореакции и минимальная доля особей со статическим типом. Покатники в экспериментальной установке продемонстрировали соотношение типов реореакции полностью соответствующее их поведению в реке. Ночью все рыбы скатывались в нижние по течению отсеки установки (ОТР 100%), а днём 67% поднялись против течения только на один отсек установки (рис 6А, Б). В целом их тип реореакции мало отличался от статического, что указывает на слабую мотивацию к движению против потока.

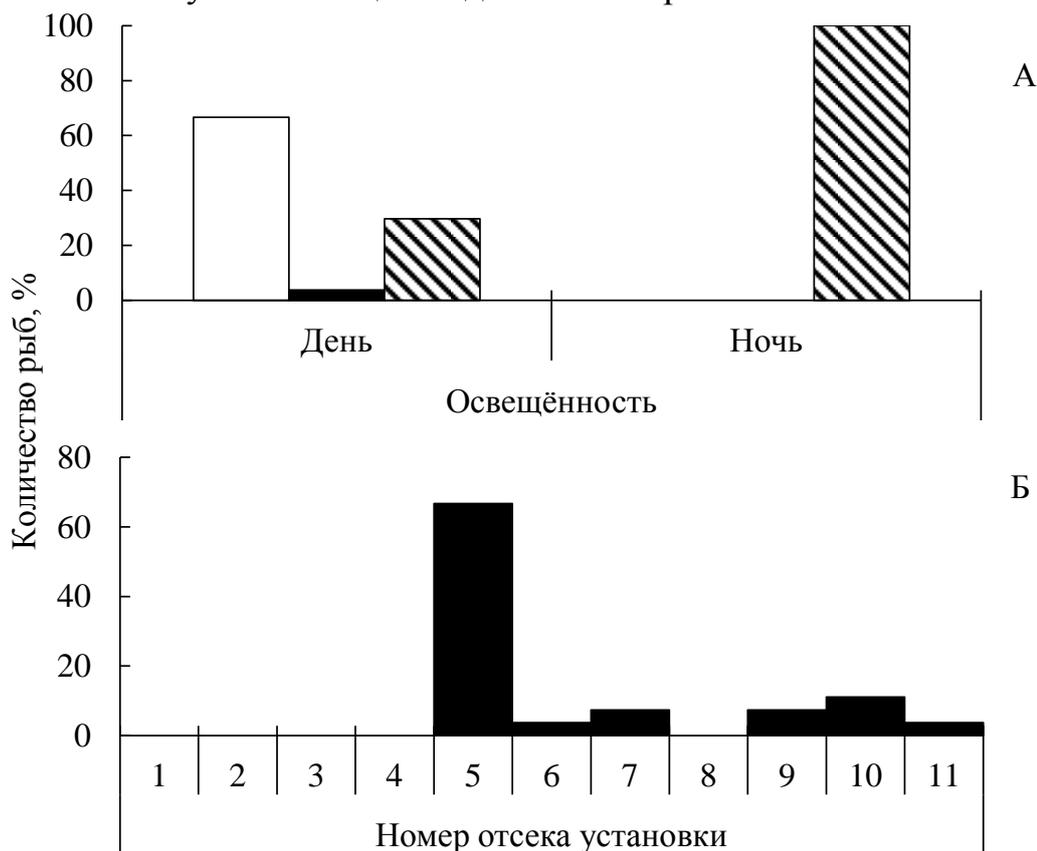


Рис. 6. А – типы реореакции покатников из притока озера р. Хакыцин при дневной и ночной освещённостях. Обозначения те же, что и на рис. 2. Б – распределение покатников нерки из притока по отсекам установки при дневной освещённости в 2013 г. Отсек № 6 – стартовый.

4.5. Влияние факторов внешней среды на соотношение типов реореакции у рыб с нерестилищ в истоке и притоке

В 2012 г. получены данные указывающие на влияние погодных условий на состав группы покатников из истока. У покатников, отловленных после трёх дней ливневых дождей и сильного ветра, направление которого способствовало выносу ранней молоди нерки из прибрежных заливов и укрытий в реке, изменилось соотношение типов реореакции (рис. 5Б). В отличие от рассмотренного выше поведения (см. раздел 4.2, покатники), у этих рыб соотношение типов реореакции было качественно таким же, как и у

контранатантных мигрантов и молоди из прибрежных ночных скоплений – преобладание днём ПТР (82.5%) и увеличение доли особей с ОТР ночью (до 37.5%). При этом покатники из второй группы не отличались по длине тела от рыб из ночных прибрежных скоплений. Тогда как покатники, отловленные при хорошей погоде, достоверно меньше рыб, остающихся ночью в прибрежье и не мигрирующих.

4.5.1. Уровень воды в р. Озерной и реореакция рыб с нерестилиц в истоке. В маловодный 2012 г., в сравнении с более полноводным 2011 г., в речном прибрежье была значительно меньше акватория заливов и, следовательно, меньше биотопов пригодных для обитания ранней молоди нерки. В связи с этим в 2012 г. на полтора месяца раньше началась массовая контранатантная миграция в озеро, чем в 2011 г. Среди контранатантных мигрантов достоверно увеличилась доля особей с ПТР, а среди рыб из дневных прибрежных скоплений резко увеличилась доля особей с положительным типом реореакции – теперь не только ночью, но и днём стал преобладать ПТР (93%) (рис. 7). Это свидетельствует об увеличении количества мигрантов, идущих против течения и на заполнение ими прибрежных заливов и при дневной освещённости.

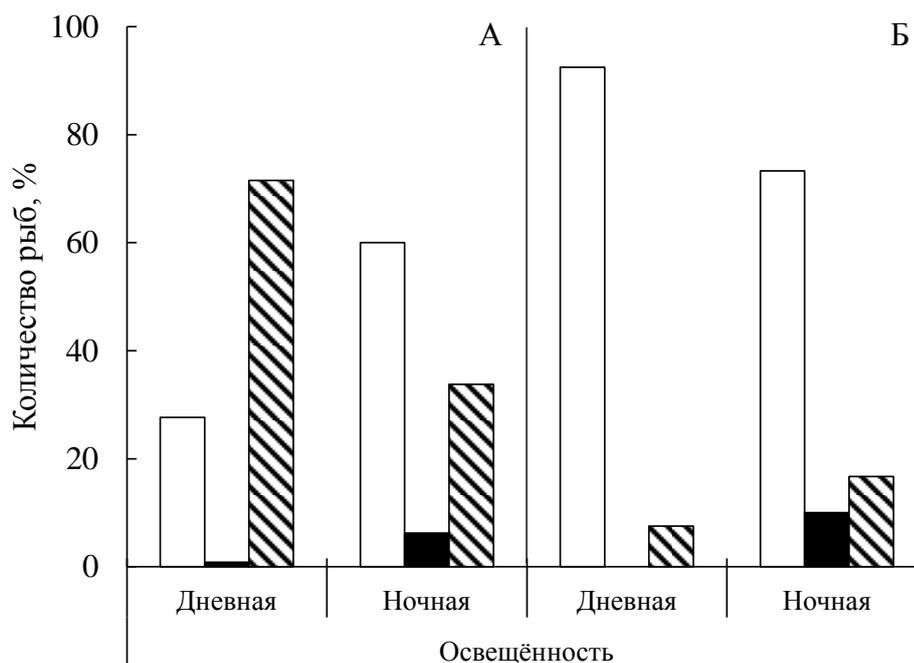


Рис. 7. Типы реореакции ранней молоди нерки из дневных прибрежных скоплений р. Озерная в полноводный (А) и маловодный (Б) года. Обозначения те же, что и на рис. 2.

4.5.2. Уровень воды в р. Хакыцин и реореакция рыб с нерестилиц в притоке. Гидрологическая обстановка оказывала влияние на мотивацию ранней молоди из ночных скоплений в притоке озера и соответственно у особей изменилось соотношение типов реореакции. Во время проведения экспериментов в притоке начинался весенний паводок, что сопровождалось

увеличением скорости течения и мутности воды. Рыбы, ночью не мигрировавшие и прятавшиеся под берегами, оказавшись в установке на течении, скатывались в нижние отсеки не только ночью, но и днём (ОТР 89.5 и 97.5% соответственно).

Поскольку соотношение типов реореакции адекватно отражает направление перемещений рыб в естественных условиях, можно утверждать, что во время паводка интенсивность покатной миграции в притоке усиливается. При этом изменение уровня воды, как и в случае с рыбами из истока, не меняет направление миграции, а только влияет на её интенсивность, опосредовано, через скорость течения и мутность воды.

Таким образом, уровень воды в реке опосредованно, через ухудшение или улучшение условий обитания молоди, влияет на интенсивность миграции, не меняя её направленности – в озеро.

4.6. Локомоторные возможности рыб с нерестилищ в истоке и озере

Критические скорости течения определяли для рыб из всех указанных выше группировок (табл. 2), за исключением ночных прибрежных скоплений. Показано, что тренированность рыб, вследствие обитания в биотопах с высокими скоростями течения, повышает критические скорости течения для ранней молоди нерки. Так достоверно большим скоростям сопротивлялись речные рыбы, чем озёрные, что ранее было отмечено Д.С. Павловым (1979) для других видов.

Таблица 2. Критические скорости ранней молоди нерки с нерестилищ в истоке и озере в 2012 г. ($M \pm m$).

Группировки рыб	Длина тела, мм	Абсолютная критическая скорость, см/с	Относительная критическая скорость, длины тела/с
Дневные прибрежные скопления	29.5 ^a ± 0.19	30.1 ^{a, o} ± 0.79	10.2 ^a ± 0.25
Контранатантные мигранты из истока реки	29.8 ^a ± 0.29	28.6 ^{a, b} ± 0.8	9.6 ^a ± 0.3
Скопления на литорали озера, вблизи истока	39.3 ± 0.91	32.5 ^o ± 0.89	8.4 ^o ± 0.27
Рыбы с озёрных нерестилищ	33.7 ± 0.53	27.7 ^b ± 0.73	8.2 ^o ± 0.19
Покатники из истока	29.1 ± 0.27	отказ	

Примечание: в пределах одного столбца одинаковыми буквами обозначены средние значения, между которыми нет достоверных различий по критерию Манна–Уитни ($p > 0.05$). Отказ – рыбы не плыли против течения в экспериментальной установке при любых скоростях потока.

Покатники не сопротивлялись течению, и критические скорости для них определить не удалось (у них резко преобладал ОТР, см. раздел 4.2, *покатники*). Это говорит о том, что на результаты измерения критической скорости течения для покатников (показатель локомоторной компоненты реореакции) оказала влияние их мотивация (Звездин, 2014). Ранее на мигрантах плотвы (Павлов и др., 2007а; Костин и др., 2016) было показано влияние мотивации рыб на результаты измерения показателей локомоторной составляющей реореакции: плавательную способность, и критические скорости течения.

Глава 5. РЕОРЕАКЦИЯ НЕРКИ С НЕРЕСТИЛИЩ В ИСТОКЕ И ОЗЕРЕ В ВОДЕ БЕЗ «ЗАПАХА ОЗЕРА»

5.1. Соотношение типов реореакции у истоковой и озёрной ранней молоди в не озёрной воде

При выявлении роли «запаха озера» в выборе направления миграции ранней молодь нерки с истоковых и озёрных нерестилищ, в естественных условиях обитающих в озёрной воде, для проведения опытов пересаживали в приток озера – ручей Золотой ключ (Звездин и др., 2014б).

В экспериментальной установке, расположенной в ручье, у контранатантных мигрантов, у рыб из дневных прибрежных скоплений и у рыб из озёрных нерестилищ резко преобладал отрицательный тип реореакции (96.3–100%) (табл. 3).

Таблица 3. Типы реореакции рыб с нерестилищ в истоке и озере, в воде без «запаха озера».

Освещённость	Пространственно-временная группировка	Кол-во опытов	Тип реореакции, %		
			ПТР	СТР	ОТР
Дневная	Контранатантные мигранты из истока	4	2.5	0	97.5
	Рыбы из дневных прибрежных скоплений	7	2.7	0	97.3
	Рыбы с озёрных нерестилищ	4	0	0	100
Ночная	Контранатантные мигранты из истока	2	0	0	100
	Рыбы из дневных прибрежных скоплений	5	0	0	100

То есть, оказавшись в воде без «запаха озера» истоковые и озёрные рыбы изменяли предпочитаемое направление миграции. При этом преобладающий тип реореакции у них менялся на противоположный.

5.2. Влияние некоторых факторов среды на поведение рыб, пересаженных в не озёрную воду

В истоке (р. Озерная) и ручье Золотой ключ различались: вид и, следовательно, запах кормовых организмов нерки, температура воды и

некоторых гидрохимических параметров (солёности, электропроводности, жёсткости, рН и окислительно-восстановительного потенциала воды). Результаты экспериментов в ручье не менялись при разной температуре в истоке и притоке (отличия в температуре от 0.5 до 6 °С). Различия гидрохимических параметров воды в р. Озерной и руч. Золотой ключ незначительны и не могли вызвать наблюдаемых изменений в поведении рыб.

Основной и наиболее калорийный корм молоди нерки в нагульном озере до ската в море – планктонные ракообразные, в основном *Cyclops scutifer* Sars и *Daphnia longiremis* Sars (Акулин, 1968; Введенская, 2009). В истоке сеголетки питались зоопланктоном, выносимым из озера, им же они питались при содержании в садках до проведения экспериментов. В ручье Золотой ключ зоопланктон отсутствует, рыбы в садках питались личинками хирономид, которые также являются обычным кормом для нерки этого возраста, но видимо менее калорийным (Козлов, 2012). Изменение условий питания может становиться стимулом к смене мест обитания и вызывать мотивацию к движению вниз по течению (Павлов и др., 2007, 2010в).

Для исключения влияния различий в условиях питания (в течение суток перед опытом) на поведение ранней молоди, рыб в ручье до проведения части экспериментов кормили зоопланктоном из озера. Нерка при этом продолжала демонстрировать практически полное преобладание отрицательного типа реореакции.

Обнаружение природы «запаха озера» не входило в задачи настоящего исследования. Но известно, что тихоокеанские лососи во время нерестовой миграции реагируют на биохимическую составляющую запахов, например, на аминокислоты, попадающие в воду из организмов (Shoji et al., 2003). Поэтому была проверена гипотеза, может ли нерка отличать чистую воду от воды из озера из-за запаха, создаваемого зоопланктонными организмами. Перед экспериментальной установкой в ручье располагали садок с озёрным зоопланктоном, таким образом, что поток воды, проходящий через него, попадал в установку. В данных экспериментах преобладание ОТР у рыб сохранилось. Таким образом, запах зоопланктона не влиял на изучаемое миграционное поведение. Природа запаха озёрной воды – это вопрос специальных исследований.

Глава 6. МЕХАНИЗМЫ МИГРАЦИИ РАННЕЙ МОЛОДИ НЕРКИ В ОЗЕРО

В главе обсуждаются механизмы выбора направления миграции молодью нерки в системе приток–озеро–исток.

В миграциях ранней молоди нерки можно выделить два этапа: расселение с нерестилищ в прибрежье водоёмов и миграция в озеро. На первом этапе в прибрежье перемещаются рыбы, как в притоках (Hartman et al., 1962) и истоке (Brannon, 1972), так и в озере (Кириллова и др., 2015). На

втором этапе ранняя молодь из прибрежных водотоков мигрирует в нагульный водоём, а в озере молодь откочёвывает на большие глубины.

6.1. Механизмы миграции с нерестилищ в прибрежье водоёмов

Экспериментами ряда авторов (Raleigh, 1967; Hensleigh, Hendry, 1998) установлено, что врождённая реореакция определяет направление расселения личинок нерки из гнёзд – наивные по отношению к течению рыбы из притоковых популяций предпочитают миграцию вниз по течению, а из истоковых – против течения. Однако натурные наблюдения показывают (Brannon, 1972), что в естественных условиях рыбы с нерестилищ в истоке также как и в притоках, сначала скатываются до попадания в прибрежье – первый этап, а оттуда начинают миграцию против течения вдоль береговой линии – второй этап. Возможно, что немедленной реализации генетически заложенной реакции на течение препятствует гидравлический режим нерестилищ – скорость течения на них превышает критическую скорость для личинок нерки.

Наши исследования показали, что покатники из притока оз. Курильское – р. Хакыцин – имеют отрицательную реореакцию. Это подтверждает указанные данные J.E. Hensleigh и A.P. Hendry (1998), и свидетельствует о том, что в притоках механизмом миграции может являться врождённое предпочитаемое движение вниз по течению.

У покатников из истока (р. Озерная) мы наблюдали преобладание мотивации к движению вниз по течению, что соответствует натурным наблюдениям E.L. Brannon (1972). Однако у покатников достаточно сильна была и мотивация к движению против течения, что соответствует результатам экспериментов R.F. Raleigh (1967). Очевидно, что механизмы миграции ранней молодки нерки в истоке с нерестилищ в прибрежье требуют дальнейшего уточнения.

6.2. Механизмы миграции в озеро.

6.2.1. Факторы внешней среды, тормозящие и ускоряющие миграцию. В целом на втором этапе направление миграций ранней молодки нерки (Павлов и др., 2013; Звездин и др., 2015; Кириллова и др., 2015) соответствует врождённым реакциям на течение (Raleigh, 1967; Hensleigh, Hendry, 1998). Наши результаты подтверждают данные литературы: в истоке молодь нерки в больших количествах мигрирует против течения, а в притоке озера – вниз по течению. Но условия внешней среды могут изменять эти реакции.

Наиболее известный фактор, влияющий на миграции рыб это трофический фактор. Так, например, недостаточная обеспеченность пищей может вызывать покатную миграцию судака или усиливать её (Сыроватский, 1953; Павлов и др., 1988). Напротив, хорошие кормовые условия могут тормозить и полностью останавливать покатные миграции молодки плотвы (Кириллов, 1997, 2001, 2002; Павлов и др., 2007а) и судака (Костин, 2014).

Влияние трофического фактора на миграцию иллюстрируют наши данные по р. Озерная за 2011–2012 гг. В этой реке в полноводный год была больше площадь прибрежных биотопов и, следовательно, лучше условия питания, чем в маловодный год. Соответственно в маловодный год преобладающий тип реореакции у рыб из прибрежных дневных скоплений не отличался от такового контранатантных мигрантов. Тогда как в полноводный год у указанных группировок преобладали разные типы реореакции. Это указывает на то, что при лучших условиях питания часть рыб не мигрирует в данный момент в озеро и период миграции растянут. Кроме того для нерки в истоке (р. Озерная) кормовая база ранней молоди лучше, чем в притоке (р. Хакыцин), где отсутствует зоопланктон (Крохин, Крогиус, 1937). Это одна из причин того, что миграция нерки в озеро из р. Озерная происходит значительно дольше, чем из р. Хакыцин.

Помимо трофического фактора на пократную миграцию, как известно (Павлов и др., 1981; Попова, Лёгкий, 1984) существенное влияние оказывают и гидравлические условия в месте обитания рыб. В период начала весеннего паводка в р. Хакыцин повысился уровень воды, и увеличилась турбулентность и мутность воды. Проведённые исследования показали, что эти факторы ускоряют пократную миграцию ранней молоди нерки в озеро. Как и в р. Озерной рассмотренные изменения внешних условий в р. Хакыцин не влияют на направление миграции рыб, а только на её интенсивность.

6.2.2. Факторы, определяющие направление миграции. Результаты, приведённые в главах 4 и 5, показывают, что разная мотивация к миграции у истоковой, озёрной и притокковой ранней молоди нерки проявляется в различном соотношении особей с положительным, статическим и отрицательными типами реореакции. Все исследованные рыбы выбирают такое направление миграции, которое приводит их в нагульный водоём. Однако остаётся неясным как в каждом из рассмотренных случаев нерка выбирает «верное» направление миграции.

Для ответа на этот вопрос раннюю молодь из истока и озера, в естественных условиях, обитающую в озёрной воде, пересаживали в приток озера ручей Золотой ключ, в котором отсутствует «запах озера». Известно, что молодь нерки предпочитает воду с «запахом озера» в сравнении с чистой водой и такое предпочтение является врождённым (Brannon, 1972; Bodznick, 1978b). Если за выбор направления миграции отвечают только врождённые направленные ответы на течение (Raleigh, 1967; Hensleigh, Hendry, 1998), то можно ожидать, что преобладание положительного типа реореакции истоковых и озёрных рыб сохранится и в притоке.

Однако наши результаты показывают, что в воде без «запаха озера» изменяется мотивация рыб к движению против течения и преобладающий у нерки положительный тип реореакции изменяется на отрицательный.

Таким образом, для достижения нагульного озера ранней молоди нерки недостаточно только реакции на течение. Необходимо сочетание двух факторов: течения и «запаха озера». «Запах озера» является сигналом, под

влиянием которого у рыб изменяется реореакция – её мотивационная компонента. При наличии этого запаха нерка предпочитает двигаться против течения, а при его отсутствии – вниз по течению. Это справедливо для всех рыб независимо от расположения нерестилищ (в истоке, озере, притоках). В притоках, где в воде отсутствует «запах озера», все рыбы скатываются в озеро. В истоке, в озёрной воде, ранняя молодь мигрирует против течения в озеро.

Механизм ориентации в озёрно-речной системе, основанный на сочетании факторов течения и «запах озера», обеспечивает также сохранение достигнутого места обитания. Е. Brannon (1972) справедливо отмечает, что рыбы как попавшие в озеро, так и родившиеся в нем, не заходят в притоки, что подтверждается нашими собственными наблюдениями. В воде притоков отсутствует «запах озера» и ранняя молодь нерки, попав в них, предпочитает скатываться вниз по течению. Стремление мигрировать против течения в озёрной воде, предотвращает вынос рыб из озера в исток.

Таким образом, выявленный механизм ориентации является универсальным для ранней молоди нерки, как из притоков, так и из истока. Кроме того этот механизм обеспечивает и обитание рыб в озере (озёрных и достигших озера в результате миграции), предотвращая заход особей в притоки и их скат из озера в пресноводный период жизни.

Другие исследованные факторы (трофический фактор, гидравлические условия водоёмов) не изменяют направление миграции, а только ускоряют или замедляют её.

ВЫВОДЫ

1. Реореакция является одним из важнейших поведенческих механизмов осуществления нагульной миграции ранней молоди нерки. Наблюдается преобладание такого типа реореакции, который обеспечивает миграцию молоди нерки в основной для неё нагульный водоём. В истоке у рыб преобладает положительный тип реореакции, и они мигрируют против течения, а в притоках – отрицательный, и нерка скатывается вниз по течению в озеро.

2. Выбор направления нагульной миграции ранней молодью нерки и сохранение ею местообитания в озере определяется сигнальным влиянием «запаха озера» на соотношение типов реореакции у рыб. При наличии запаха ранняя молодь осуществляет миграцию против течения, а при его отсутствии миграцию вниз по течению. Такой механизм является универсальным для ориентации ранней молоди нерки при миграции с нерестилищ, как в истоке, так и в самом озере, и в его притоках. Этот же механизм предотвращает скат молоди из озера и её заход в притоки.

3. У покатников с отрицательным типом реореакции снижены критические скорости течения, вплоть до полного отказа от сопротивления потоку. Поэтому при определении показателей локомоторной компоненты реореакции необходимо учитывать миграционное состояние молоди.

4. Разработана и верифицирована методика определения соотношения типов реореакции. На молоди рыб различных видов, включая нерку, показано, что определённые по этой методике вероятности проявления типов реореакции адекватно отражают наблюдаемое в естественной среде преимущественное направление перемещения рыб относительно направления течения.

Список работ по теме диссертации

1. Звездин А.О. Методика измерения критических скоростей течения для молоди рыб с помощью расходного способа // Материалы VII научной конференции студентов и аспирантов, апрель 2009 года. Сб. ст. – Тверь: Твер. гос. ун-т, 2009. С. 69–71.
2. Звездин А.О. Влияние фактора освещённости на тип реореакции молоди речных рыб // Материалы VIII научной конференции студентов и аспирантов, апрель 2010 года. Сб. ст. – Тверь: Твер. гос. ун-т, 2010. С. 63–65.
3. **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.**
4. Павлов Д.С., Костин В.В., Звездин А.О. Тип реореакции у личинок и мальков плотвы (*Rutilus rutilus*) из лимнических и лотических местообитаний // Поведение рыб. Материалы докладов IV Всероссийской конференции с международным участием. 19–21 октября 2010 г., Борок, Россия. – М: Акварос, 2010. С. 325–329.
5. **Павлов Д.С., Костин В.В., Звездин А.О. Особенности движения рыб с отрицательным типом реореакции // Вопросы ихтиологии, 2011. Т. 51, № 4. С.526–533. [J. Ichthyol. 51 (7), 536–542 (2011)].**
6. Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С., Звездин А.О. Состав ихтиофауны, распределение и миграции молоди рыб в бассейне Курильского озера и реки Озерной (южная Камчатка) // Труды Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Вып. 2. Петропавловск–Камчатский: Камчатпресс, 2012. С. 221–230.
7. Звездин А.О., Павлов Д.С., Костин В.В. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в воде реки, вытекающей из озера, и его притока // V Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 71.
8. **Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в р. Озерная и оз. Курильское // Вопросы ихтиологии, 2013. Т. 53. № 1. С. 87–95. [J. Ichthyol. 53 (1), 70–78 (2013)].**
9. Звездин А.О. Различия в локомоторных возможностях сеголетков нерки (*Oncorhynchus nerka*), обитающих в разных биотопах // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых учёных. Материалы шестой конференции молодых сотрудников и

- аспирантов ИПЭЭ РАН. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. С. 74–75.
10. Звездин А.О., Павлов Д.С., Костин В.В. О механизме ориентации сеголетков нерки *Oncorhynchus nerka* во время нагульной миграции в системе приток–озеро–исток // Ориентация и навигация животных. Тезисы научной конференции. – М: Товарищество научных изданий КМК, 2014. С. 20.
11. Звездин А.О., Костин В.В., Маврин А.С., Мартемьянов В.И. Этологические и физиологические показатели сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* из разных мест обитания в одной реке // Поведение рыб. Материалы докладов V Всероссийской конференции. 8–9 ноября 2014 г., Борок, Россия. – Кострома: Костромской печатный дом, 2014. С. 68–73.
12. **Zvezdin A.O., Pavlov D.S., Kostin V.V. On the mechanism of orientation and navigation of sockeye salmon underyearlings (*Oncorhynchus nerka* Walb.) during feeding migration in the inlet–lake–outlet system // Inland Water Biology, 2015. Vol. 8. No. 3. P. 287–295.**