

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
им. А.Н. СЕВЕРЦОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
(ИПЭЭ РАН)

На правах рукописи

ЗВЕЗДИН
Александр Олегович

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

03.02.06 – Ихтиология

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор,
академик РАН
Павлов Дмитрий Сергеевич

Москва, 2016

Содержание

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	9
1.1. Реореакция рыб	9
1.1.1. Ориентационная компонента реореакции	11
1.1.2. Локомоторная компонента реореакции	12
1.1.3. Мотивационная компонента реореакции.....	13
1.2. Роль реореакции в миграциях молоди рыб	16
1.2.1. Стереотипы миграционного поведения в реках	16
1.2.2. Типы покатных миграций молоди рыб	18
1.3. Объект исследования.....	19
1.3.1. Миграции молоди рыб в озёрно-речных системах	20
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	24
2.1 Районы работ и объекты исследований	24
2.2. Методика полевых наблюдений и отлова рыб.....	26
2.3. Методика поведенческих исследований	28
Глава 3. РАЗРАБОТКА МЕТОДИКИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СООТНОШЕНИЯ	
ТИПОВ РЕОРЕАКЦИИ.....	35
3.1. Соотношение типов реореакции в экспериментальных условиях и направление	
перемещений рыб в естественной среде	35
3.2. Воспроизводимость результатов	37
3.3. Влияние абиотических и биотических условий в эксперименте на соотношение типов	
реореакции у рыб	39
3.4. Применение методики.....	44
3.5. Верификация методики на ранней молоди нерки	45
Глава 4. РЕОРЕАКЦИЯ РАННЕЙ МОЛОДИ НЕРКИ С НЕРЕСТИЛИЩ В	
ИСТОКЕ, ОЗЕРЕ И ПРИТОКЕ	49
4.1. Пространственно-временные группировки ранней молоди нерки.....	49
4.2. Поведение ранней молоди нерки после отлова	51
4.3. Соотношение типов реореакции у рыб с нерестилищ в истоке	53
4.4. Соотношение типов реореакции у рыб с нерестилищ в озере	57
4.5. Соотношение типов реореакции у рыб с нерестилищ в притоке.....	57

4.6. Влияние факторов внешней среды на соотношение типов реореакции у рыб с нерестилищ в истоке и притоке.....	58
4.6.1. Уровень воды в р. Озерной и реореакция рыб с нерестилищ в истоке.....	59
4.6.2. Уровень воды в р. Хакыцин и реореакция рыб с нерестилищ в притоке ...	61
4.7. Локомоторные возможности рыб с нерестилищ в истоке и озере.....	62
Глава 5. РЕОРЕАКЦИЯ НЕРКИ С НЕРЕСТИЛИЩ В ИСТОКЕ И ОЗЕРЕ В ВОДЕ БЕЗ «ЗАПАХА ОЗЕРА»	65
5.1. Соотношение типов у реореакции истоковой и озёрной ранней молоди в не озёрной воде.....	65
5.2. Влияние некоторых факторов среды на поведение рыб, пересаженных в не озёрную воду.....	66
Глава 6. МЕХАНИЗМЫ МИГРАЦИИ РАННЕЙ МОЛОДИ НЕРКИ В ОЗЕРО	72
6.1. Механизмы миграции с нерестилищ в прибрежье водоёмов	72
6.2. Механизмы миграции в озеро.....	73
6.2.1. Факторы внешней среды, тормозящие и ускоряющие миграцию.....	73
6.2.2. Факторы, определяющие направление миграции	74
ВЫВОДЫ	77
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	78

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования

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., 2010a; 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 молоди нерки при расселении с нерестилищ, расположенных как в притоках озера, так и в самом озере, и в вытекающей из него реке. Он обеспечивает миграцию молоди нерки в нагульный водоём из всех перечисленных участков озерно-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).

Участие автора

Автор принимал участие во всех этапах сбора, обработки и анализа материала и обобщения полученных результатов, за исключением сбора материалов на Верхней Волге.

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.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Исследования поведения занимают одно из наиболее важных мест в экологии рыб. В то же время знание основных закономерностей поведения невозможно без понимания системы приспособлений рыб к обитанию в подвижной среде.

Поведение рыб в потоке воды изучается ещё с XIX века (Stahl, 1884; Dewitz, 1899; Verworn, 1899). Во второй половине XX века внимание исследователей к этому вопросу усиливается. Это связано с тем, что «... без знаний о поведении [*в потоке воды*] нельзя понять многие особенности экологии рыб в текущих водоёмах: миграции, распределение, питание, размножение, защиту от врагов, суточные и сезонные ритмы, динамику популяций и др.» (Павлов, 1979).

1.1. Реореакция рыб

Основной поведенческой реакцией рыб, как и многих других водных животных, связанной с обитанием в потоке воды, является реореакция. Это движение, препятствующее их сносу вниз по течению. Реореакция обнаружена у представителей разных классов водных животных, начиная от инфузорий и до амфибий (Stahl, 1884; Dewitz, 1899; Verworn, 1899; Lyon, 1904; Проссер, Браун, 1967; Павлов, 1972; Arnold, 1974; и др.). Врождённый характер реореакции у рыб, как и у других животных, подчёркивал ещё E. Lyon (1904), который называл её реотропизмом. Впоследствии ряд авторов чаще обозначали эту реакцию как реотаксис (Fraenkel, Gunn, 1940, 1961; Пучков, 1954; Harden Jones, 1968; Шовен, 1972; и др.). Однако реакция рыб на течение, как указывает G.P. Arnold (1974), далеко выходит за рамки содержания таких узких терминов как тропизм и таксис, и представляет собой значительно более широкое биологическое явление. Теория тропизмов и таксисов в целом имеет механистический характер и не раскрывает биологического значения поведенческих реакций организма (Павлов, 1979). Критика применения теории вынужденных движений (тропизмы и таксисы) по отношению к рыбам дана в работах Б.П. Мантейфеля (1959, 1960, 1961).

Поведение рыб в потоке – это сложная поведенческая реакция, которую следует обозначать как реакцию на течение или реореакцию (Павлов, 1966, 1970). Поэтому в работах конца 20 века при сохранении классического определения реореакции (реореакция – это врождённая реакция, заключающаяся в том, что, находясь в потоке, животные, как правило, двигаются против течения) постоянно отмечалось, что реореакция, как чистое движение против течения носит обязательный характер только в равномерном потоке. Для таких условий вполне применим термин «реотаксис», который не является устаревшим, а лишь значительно более узким, чем реореакция. В случае реоградиентных условий, которые чаще всего и встречаются в природе, реакция рыб на течение, их распределение и поведение оказываются совсем иными. Они или избирают определённые скоростные зоны в реоградиенте, или выходят из-под воздействия течения в укрытия, побережье или заливы (Павлов, 1979; Павлов и др., 1988, 1999). Фактически под реореакцией стали понимать в целом отношение рыб к течению – характер перемещений в потоке (Павлов, 1979).

В результате последних исследований понятие реореакции было расширено и дополнено. Любое поведение рыб, инициированное потоком, уместно рассматривать как реореакцию или отношение к течению (Павлов и др., 2010в, 2011; Pavlov et al., 2010). Все другие поведенческие реакции в потоке (миграции, питание, размножение, защита от хищников и др.) осуществляются на фоне проявления реореакции. Именно поэтому реореакция имеет не частное значение, а является облигатной реакцией организма в потоке, отражающей основу поведенческих адаптаций к течению.

В реореакции принято различать несколько компонент поведения. Наиболее изучены ориентационная (пороговые скорости течения) и локомоторная (плавательная способность, критические скорости течения) компоненты. Однако они не позволяют достаточно точно определить поведенческие механизмы миграций и распределения рыб, особенно, в градиентных потоках. Поэтому исследовались и предпочтения рыбами потоков с разными скоростями (Асланова, 1952; Павлов 1979, Павлов, Пахоруков, 1983; Павлов и др., 2007а). В этих

работах, хотя авторы прямо не указывали, фактически изучалась ещё одна компонента реореакции – мотивационная. Она определяет, будет ли проявляться реореакция, в каком направлении и с какой силой, то есть мотивационную составляющую этого элемента поведения (Павлов и др., 2010б, в; Pavlov et. al., 2010).

1.1.1. Ориентационная компонента реореакции

Ориентация рыб против течения происходит с помощью органов зрения и осязания (Lyon, 1905; Dijkgraaf, 1933; Павлов, Пахоруков, 1983), а также при помощи органов боковой линии (Dijkgraaf, 1962) и органов равновесия (горизонтальные каналы лабиринта; Gray, 1937; Harden Jones, 1968). У многих рыб зрительный механизм ориентации ведущий. В свою очередь зрительным механизмом реореакции является оптомоторная реакция, которая проявляется как движение рыб за перемещающимися в их поле зрения визуальными ориентирами, (Павлов, 1970; Arnold, 1974). Е. Lyon (1904) подчёркивал, что ориентация происходит в основном по неподвижным зрительным ориентирам.

Особенности ориентации рыб в потоке воды не остаются постоянными в онтогенезе (Павлов, 1979; Павлов, Скоробогатов, 2014). Так, например, у молоди костистых рыб на ранних стадиях развития зрительный механизм является ведущим механизмом ориентации. Как только освещённость падает ниже пороговых величин для проявления оптомоторной реакции, ранняя молодь костистых рыб длиной менее 30 мм при нахождении в потоке сразу сносится течением. При этом пороговые величины освещённости для оптомоторной реакции у молоди разных видов и возрастов различны. По мере роста и развития других органов чувств развиваются тактильный и гидродинамический механизмы ориентации, которые у некоторых видов, например, у донных (осетровые), играют главную роль (Павлов, 1970, 1979).

Органы боковой линии и лабиринт позволяют ориентироваться в возмущённых потоках, содержащих вихревые зоны и градиенты скоростей течения (Павлов, 1979; Павлов и др., 1982; Павлов, Тюрюков, 1988).

Показателем, позволяющим охарактеризовать чувствительность рыб к течению, является пороговая скорость течения. Это минимальная скорость потока, при которой возникает ориентация рыб против течения, т.е. реореакция (Павлов, Скоробогатов, 2014). При скоростях потока ниже пороговых рыбы держатся независимо по отношению к течению и окружающим ориентирам, передвигаются в различных направлениях, не связанных с направлением течения. Рыбы из разных экологических условий имеют различные пороговые скорости. Малоподвижные донные виды менее чувствительны к течению, чем пелагические (Асланова, 1952). Значения пороговых скоростей изменяются в онтогенезе – наименьшие имеют мальки рыб (Павлов, 1979). Пороговая скорость течения – это в большей мере показатель ориентационной компоненты реореакции, чем локомоторной (Павлов, Скоробогатов, 2014).

1.1.2. Локомоторная компонента реореакции

Локомоторная активность рыб в потоке может быть охарактеризована рядом функциональных показателей.

Плавательная способность – продолжительность плавания рыб на определённой скорости течения (Сабуренков и др., 1967). Она позволяет оценить продолжительность движения рыб при разных скоростях течения и при тех или иных гидравлических условиях и поведенческих ситуациях (Павлов, Скоробогатов, 2014). Знание плавательной способности рыб играет важную роль в изучении экологии разных видов рыб (Павлов, 1979), поскольку она характеризует скоростную выносливость рыб.

Критической скоростью течения для рыб (V_k) называют минимальную скорость течения, при которой рыб сносит потоком воды (Павлов, Скоробогатов, 2014). Она характеризует верхнюю границу того интервала скоростей, в пределах которого возможно удержание рыб в потоке (Павлов, 1979). Одним из признаков достижения критической скорости течения является переход рыб на бросковый способ плавания. Можно сказать, что критические скорости течения у рыб это верхняя граница скоростей потока, при которых возможна реореакция.

Критические скорости течения определены для многих видов рыб (Асланова, 1952; Сабуренков и др., 1967; Blaxter, 1967; Павлов, 1979 и др.). Величина критической скорости у рыб зависит от множества факторов, как биотических, так и абиотических. Основные из них: видовая принадлежность, длина тела рыб, физиологическое состояние (накормленность, степень зрелости гонад), стайность, скоростной режим водоёмов, турбулентность потока, освещённость, температура воды и др.

При анализе величин V_k у рыб из разных водоёмов было отмечено, что рыбы из быстротекучих водоёмов имеют большие критические скорости течения, чем те же виды или виды, сходные по экологии, из стоячих водоёмов (Brett et al., 1958; Павлов, 1979; Пономарева, 2008; и др.). Различия в указанных скоростях у рыб одного вида исследователи объясняют тренированностью рыб, а не наследственными факторами.

Ориентационная и локомоторная компоненты реореакции – две стороны одного и того же явления. Поэтому ухудшение условий ориентации или снижение локомоторной активности немедленно сказываются на проявлении реореакции. Кроме того, в отдельных случаях эта реакция может быть заторможена под влиянием других, более приоритетных поведенческих реакций. В период массового ската плотвы «мигранты» вниз по течению при ночной освещённости в опыте отказывались плыть против течения. А 40% «резидентов» (группировка немигрирующих личинок) преодолевали экспериментальный канал, двигаясь против потока (Павлов и др., 2007а). Эти различия (достоверно по критерию Стьюдента при $p < 0.05$) обусловлены преобладанием у «мигрантов» (покатников) мотивации к движению вниз по течению, которая отсутствовала у «резидентов».

1.1.3. Мотивационная компонента реореакции

С проявлением этой компоненты связаны миграции, кочёвки и иные перемещения, а также зимовки или другие стационарные положения рыб в потоке. Мотивационная составляющая выражается в предпочтении рыб к движению в определённом направлении относительно течения или сохранению

стационарного положения, а также в выборе определённых скоростей течения (Павлов и др., 2010б).

В последнее время (Павлов и др., 2007а, 2010в) были существенно дополнены методологические подходы изучения реореакции – доработаны методики изучения ранее известных показателей, характеризующих мотивационную составляющую реореакции (предпочитаемые скорости течения и реопреферендум), и введены новые, такие как двигательная активность особей в реоградиенте и тип реореакции.

Предпочитаемые скорости течения – скорости, которые избираются рыбами в градиентном потоке. Они изучались как в поперечном градиенте течения (Шкура, Кобец и др., 1973; Павлов, 1979), так и продольном (Натензон, 1978; Павлов и др., 2007а).

Реопреферендум характеризует предпочтение рыбами определённых скоростных зон потока в реоградиентных условиях. В гидродинамическом лотке, с поперечным градиентом скоростей течения, продольной перегородкой выделены два канала, в которых устанавливаются скорости потока в зависимости от задач исследования. Например, при изучении реопреферендума «мигрантов» и «резидентов» плотвы в период массовой покатной миграции в одном канале скорость течения имитировала реоусловия (8–9 см/с), в другом – лимноусловия (0.1–0.5 см/с). Показано, что реопреферендум «мигрантов» и «резидентов» изменяется в зависимости от освещённости (Павлов и др., 1998, 1999, 2007а).

Двигательная активность рыб в реоградиенте. С помощью этого показателя оценивают, сколь часто особи переходят из одной скоростной зоны реоградиентного потока в другую. Двигательная активность достоверно различна не только у рыб разных видов, но и у различных группировок одного вида. (Павлов и др., 2007а, 2008, 2010в).

Направление реореакции. Анализ доступной литературы показал, что направление реореакции (направление движения рыб относительно течения) долгое время интересуют исследователей. Д.С. Павлов с соавторами (Pavlov et al., 1997; Павлов и др., 2007а) использовали гидродинамическую установку

«рыбоход» для определения двигательной активности молоди плотвы в период её покатной миграции в р. Держа (приток Верхней Волги). Данная установка позволяла оценить движение рыб вверх и вниз по течению только на качественном уровне.

В исследованиях с сибирским хариусом *Arctic grayling* (Кауа, 1989, 1991), неркой (Brannon 1967; Raleigh, 1967; Hensleigh, Hendry, 1998), атлантическим лососем *Salmo salar* (Nemeth et. al., 2003), американской палией *Salvelinus fontinalis* (Renschen, 2009) сравниваются реакции на течение ранней молоди из популяций разных частей озёрно-речных систем (притоки, озеро, исток). Авторов интересовала реакция на течение, как генетически заложенный признак, а не как обусловленная внешней средой мотивация. Соответственно с этим следует отметить некоторые особенности использованных в этих работах методик.

Реореакция в указанных исследованиях рассматривается преимущественно у искусственно инкубированных рыб, а все опыты выполнены в лабораторных условиях. Экспериментальные установки в общем плане представляют собой канал, в котором организован ток воды, рыб, высаживали в центр канала. На его концах расположены ловушки (усынки), в которых молодь рыб накапливалась в ходе опыта. Соответственно авторы выделяли только два исхода эксперимента: движение рыб или против течения или вниз по нему. Количество рыб в каждом из исходов оценивали по числу особей, зашедших в ловушки. Рыбы, оставшиеся вне ловушек, а это большая часть длины канала, считались не сделавшими выбор и в результатах не учитывались. Таким образом, совсем не учтено поведение рыб, направленное на сохранение своего местоположения в потоке.

Также ловушки в определённой мере могут отпугивать рыб и препятствовать достижению ими концов канала, что отражалось на итоговом результате. В работе К. Renschen (2009) часть особей собиралась перед ловушками, но не заходила в них. При этом считали, что они не сделали выбор, то есть у рыб была мотивация к движению вверх или вниз по течению, но она оказывалась неучтённой в данной методике.

Таким образом, рассмотренные методики не отражают всего разнообразия поведения рыб в потоке. Они могут быть использованы только для определения сильных направленных реакций на течение существующих коротких промежутков времени, пока генетически заложенные реакции не изменены под действием факторов внешней среды.

Рассмотренные 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.

1.2. Роль реореакции в миграциях молоди рыб

1.2.1. Стереотипы миграционного поведения в реках

Реореакция рыб определяет важнейшие поведенческие механизмы такого значимого явления как миграции. В настоящее время известны особенности двух стереотипов миграционного поведения молоди рыб в реках. Под этими стереотипами авторы понимают «совокупность разнообразных врождённых и приобретённых поведенческих актов, приводящих к изменению места обитания» (Костин, Павлов, 2012).

Роль реореакции в реализации контранатантных миграций известна – мигранты ориентируются и двигаются против течения. Это соответствует стереотипу контранатантной миграции. Он проявляется в светлое время суток и характерен для ранней молоди нерки, для поздних личинок и более старшей молоди разных видов при миграции к местам нагула и для части молоди кумжи с резидентной жизненной стратегией при длительном ухудшении условий обитания (Костин, Павлов, 2012).

Но результатом проявления реореакции является не только движение рыб против течения или активное сохранение своего положения в движущейся воде,

но и перемещение вниз по течению (Павлов и др., 2011). С использованием методов видеофиксации движения рыб в экспериментальной установке «рыбоход» показано, что большинство мальков плотвы, леща, карпа и окуня (47–93%) с отрицательным типом реореакции двигались вниз по течению головой по направлению движения (активная форма миграции), и меньше в активно-пассивной форме (головой против движения) (3–37%). В результате голодания мальков, увеличивается как доля рыб,двигающихся вниз по течению в активной форме (на 15.1%), так и собственная скорость (с 21.9 см/с до 33.3 см/с) особей при этой форме перемещения.

Основная форма перемещений рыб вниз по течению – покатные миграции, наиболее массовые у молоди рыб. *Стереотип покатной миграции или ската* характерен для личинок только что вышедших из икры, для молоди испытывающей кратковременное ухудшение условий обитания при вторичном расселении и для части молоди лососёвых при длительном недостатке пищи или территории (Костин, Павлов, 2012).

Стереотип ската реализуется ночью в два этапа. На первом мигранты, проявляя положительный тип реореакции, выходят из прибрежья на русловой поток. На втором этапе, в русловом потоке, мигранты проявляют отрицательный тип реореакции и перемещаются вниз по течению. Проявление обоих этапов стереотипа покатной миграции зависит от питания молоди рыб. Хорошие условия питания могут замедлять или прерывать миграцию, а плохие – стимулировать (Сыроватский, 1953; Павлов и др., 1988, 2007а; Кириллов, 1997, 2001, 2002; Костин, 2014).

В ходе миграции стереотипы контранатантной и покатной миграции чередуются в течение суток с резидентным поведением. Одним из проявлений резидентного поведения является статический тип реореакции (Костин, Павлов, 2012).

1.2.2. Типы покатных миграций молоди рыб

Выделяют три типа покатных миграций. Первый тип – немотивированная покатная миграция, она не связана с возникновением у рыб какого-либо миграционного состояния (Павлов и др., 2007а). Неспецифические морфологические адаптации и поведенческие реакции приводят к пелагическому распределению ранней молоди, а нейтрализация реореакции связана с потерей ориентации и с физической невозможностью рыб сопротивляться потоку. Внешние факторы служат сигнальными стимулами для проявления неспецифических поведенческих реакций, которые являются генетически запрограммированными. На ранних этапах развития ориентационные и локомоторные возможности молоди развиты не полностью, поэтому скат носит массовый характер. В процессе онтогенеза ориентационные и локомоторные возможности возрастают, что позволяет рыбам сохранять место обитания, поэтому, начиная с личиночных этапов, интенсивность миграции данного типа уменьшается.

Второй тип – это мотивированная покатная миграция. Её механизмы представлены физиологическими адаптациями (миграционное состояние, изменение плавучести рыб) и специфическими поведенческими реакциями. Миграционное состояние, обусловленное комплексом физиолого-биохимических и поведенческих свойств, является внутренним фактором, побуждающим к миграции. Сигналом к началу миграции поведения снижение освещённости до единиц Лк и меньше в сочетании с наличием течения. Специфические поведенческие реакции (увеличение двигательной активности, векторизация движения относительно направления потока, изменением реопреферендума и плавучести молоди в течение суток) обуславливают активный выход части молоди в поток. Здесь покатная миграция молоди и реализуется за счёт изменения реореакции миграционным состоянием. Наблюдается разделение молоди на две фенотипические группы – «мигранты» и «резиденты» (Павлов и др., 1998, 1999). Дифференцировка молоди на фенотипические группы с разными стратегиями расселения закреплена генетически. Специфичность поведенческих реакций и

наличие миграционного состояния у «мигрантов» позволяют утверждать, что покатная миграция этого типа мотивирована (Павлов и др., 2007а).

Третий тип – это внешне обусловленная покатная миграция. Она связана с ухудшением условий жизни молоди рыб. К ним могут относиться: низкая обеспеченность пищей (Павлов и др., 1988; Кириллов, 1997), массовый заход хищников в реку, внезапные дождевые паводки (Павлов и др., 1981; Попова, Лёгкий, 1984), снижение уровня воды в полых системах (Павлов, 1979), возможно воздействие паразитов (Moore, 2002). Предполагается, что механизмами миграций третьего типа являются специфические поведенческие реакции на неблагоприятные значения отдельных факторов внешней среды. К таким миграциям относится скат в море смолтов лососёвых с длительным периодом обитания молоди в реках (атлантический лосось, микижа, кижуч). Причиной смолтификации и ската является недостаток таких ресурсов как пища и укрытия (территория) (Павлов и др., 2007б, 2008, 2010в; Pavlov et al., 2008 Kostin et al., 2016b). Покатная миграция этого типа также является мотивированной. Возникновение миграционного состояния связано с увеличением концентрации катехоламинов, кортикостероидов и тиреоидных гормонов (Нечаев и др., 2007; Д. Павлов и др., 2014, 2015; Ганжа и др., 2015; Е. Павлов и др., 2015; Pavlov et al., 2009).

1.3. Объект исследования

Основным объектом исследования была выбрана нерка из-за разнообразия направлений нагульной миграции ранней молоди в нерестовых озёрно-речных системах.

Нерка (красная или красница) *Oncorhynchus nerka* Walbaum (1792) – один из видов тихоокеанских лососей с длительным морским и пресноводным периодами жизни. Наиболее многочисленна нерка у берегов Аляски и в районе Камчатского полуострова. Основные районы зимовки нерки азиатского побережья расположены южнее западных островов Алеутской гряды (Смирнов, 1975). Нерка – планктонофаг, в морской период жизни питается планктонными

ракообразными (гипереиды, каланиды, эвфаузииды), крылоногими моллюсками, молодью головоногих моллюсков и мелкими рыбами. Во время нагула в озёрах молодь нерки питается зоопланктоном, в основном родов *Cyclops* и *Daphnia* (Введенская, 2009). Кормом для ранней молоди в реках, ключах и литорали озёр могут служить личинки и куколки хирономид и других насекомых (Сынкова, 1951; Введенская, 2009).

Период пресноводного нагула молоди нерки длится от одного до трёх лет, чаще два года. В море рыбы обитают от одного до четырёх лет, в среднем два-три года (Бугаев, 2008). Соответственно возраст производителей, заходящих в реки на нерест, составляет четыре-пять лет. Из ключей и из рек, не имеющих связи с достаточно крупными озёрами, часть нерки сеголетками скатывается в море (Бугаев, 1995, 2007; Burgner, 1991). Остальные рыбы могут оставаться на нагул в речных системах, обычно такие популяции малочисленны, а нерка в них мельче, чем в озёрных популяциях (Бугаев, 1995).

Часть поколений анадромной нерки может не скатываться в море и созревать карликами в озёрах, например при снижениях численности популяции. Также широко распространена жилая форма нерки – кокани *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Sackley), она отличается по генотипу от проходных рыб (Бугаев, 2008). Известны случаи, когда анадромная нерка и кокани в одном водоёме сохраняют относительную репродуктивную изоляцию (Бугаев, 1995).

Нами для исследования миграционного поведения ранней молоди была выбрана Озерновская популяция нерки, как наиболее типичная популяция, производили которой нерестятся в озере, его притоках и вытекающей из него реке, а молодь до ската в море нагуливается в озере. Озерновская популяция, крупнейшая в России, обитает в бассейне р. Озерная и оз. Курильское.

1.3.1. Миграции молоди рыб в озёрно-речных системах

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 молодежи 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.

Для ряда видов рыб показано, что миграция к местам нагула, обычно озёрам, направляется врождёнными реакциями на течение. Рыбы, инкубационный период которых протекает в водотоках, а нагул – в озёрах, должны совершить нагульную миграцию на ранних этапах развития. В лабораторных условиях они обычно демонстрируют направленную реакцию на течение – такую, которая в естественных водоёмах приведёт их к местам нагула. Рыбы из истоков (вытекающих из озера рек) в большей степени двигаются против течения, чем особи из притоков, что показано для лосося Кларка *Oncorhynchus clarki* (Bowler, 1975), арктического хариуса (Кауа, 1989), атлантического лосося (Nemeth, et. al., 2003) и нерки (Brannon, 1967; Raleigh, 1967). Реакции на течение принято считать заложенными генетическими, поскольку реакции разного направления наблюдаются при одинаковых условиях в эксперименте. При скрещивании производителей из притоков и истоков их потомство имеет промежуточную реакцию на течение, а потомство производителей (из истока и притока), выращенных в одинаковых условиях, демонстрирует специфичные для своей популяции реакции на течение (Nemeth et. al., 2003).

Остановимся подробнее на нерке. J.E. Hensleigh и A.P. Hendry (1998), при исследовании генетической обусловленности отношения рыб к течению, изучали направления перемещения в потоке наивных по отношению к течению личинок нерки. То есть непосредственно в момент выхода из грунта регистрировалось направление перемещения личинки, относительно направления течения. Показано, что большинство личинок из притока озера перемещаются вниз по течению. В аналогичной работе R.F. Raleigh (1967) работал с личинками нерки из вытекающей реки, и они двигались преимущественно против течения. Авторы

делают вывод о генетической определённости реакций нерки на течение, которые в обоих случаях приводят их в место последующего нагула.

Однако если в лабораторных условиях личинкам предлагалось течение, со скоростью соответствующей их плавательной способности, то в естественной среде локомоторные возможности рыб далеко не всегда соответствуют гидравлическим условиям водоёмов. E.L. Brannon (1972) проводя подводные наблюдения с аквалангом за выходом из грунта личинок нерки в истоке отметил, что рыбы, покинув грунт ночью, сначала скатывались вниз по течению, пока не оказывались в речном прибрежье, и только на следующее утро начинали движение против течения в озеро.

Не будут работать в полной мере врождённые направленные реакции на течение и в случае, если в ходе миграции ранней молоди нерки необходимо поменять направление своего движения относительно течения. Так, например, молодь может сначала скатываться из небольших ручьёв в вытекающую из озера реку и затем по ней, двигаясь против течения, подниматься в нагульный водоём.

Таким образом, реакции на течение можно рассматривать, как локальные приспособления молоди рыб, действующие при определённых условиях внешней среды в течение некоторого ограниченного промежутка времени.

Другой известный механизм ориентации ранней молоди нерки в ходе нагульной миграции – это предпочтение воды нагульного озера. Аттрактивная реакция ранней молоди на озёрную воду давно известна и достаточно хорошо изучена (Brannon, 1972; Bodznick, 1978a, b). В экспериментах молодь нерки сажали в Y-образный лабиринт, где она демонстрировала сильное предпочтение воды нагульного озера, в сравнении с водой из скважины, дехлорированной водой из городского водопровода и водой из притоков нагульного озера. Причём сильная реакция предпочтения 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). Из этого авторы указанных исследований делают вывод, что предпочтение воды нагульного озера врождённое, то есть генетически определено. Экспериментально, путём

запечатывания ноздрей у рыб парафином, установлено, что предпочтение озёрной воды обусловлено её специфическим запахом – «запахом озера». Предположительно этот запах универсален для нерки озёрных популяций, так как в опытах молодь предпочитала воду нагульного озера, даже из чужой для неё озёрно-речной системы (Bodznick, 1978b). Природа запаха озёрной воды или «запаха озера» на настоящий момент неизвестна.

Однако, аттрактивная реакция ранней молоди нерки 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).

В целом ни один из известных механизмов ориентации нерки в ходе нагульной миграции (направленные реакции на течение и предпочтение озёрной воды) поодиночке не могут объяснить всё разнообразие миграционного поведения ранней молоди в сложных озёрно-речных системах. Несомненно, одним из поведенческих механизмов, участвующих в осуществлении нагульной и покатной миграций нерки, является реореакция. Но её роль (в частности направленных реакций на течение) в процессе достижения нагульного водоёма изучена не полностью, так как нет сведений об особенностях её проявления у не наивной ранней молоди, через какое-то время после выхода из грунта и обитания в реке. 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. Объём материала, использованного в экспериментах.

Вопрос исследования	Место отлова рыб	Вид и возраст 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.				

Работы с голавлём (0+), пескарем (0+) и золотым карасём (0+) выполнены на Верхней Волге на Тверской плавучей экспериментальной базе в 1994 г. Отлов рыб проводили в р. Волга в 22 км выше по течению г. Твери в районе дер.

Путилово, отлов золотого карася – в близлежащих прудах. Работы с годовиками черноморской кумжи проводили на базе ФГУП Племенной форелеводческий завод «Адлер» в 2009–2010 гг.

Исследования реореакции плотвы, леща, карпа и окуня проводили на Рыбинском водохранилище в Некоузском районе Ярославской области на Тверской плавучей экспериментальной базе в 2008–2013 гг. Молодь рыб наблюдали и отлавливали в двух местообитаниях – лимническом и лотическом. В качестве лимнического местообитания был выбран залив Рыбинского водохранилища в районе впадения в него р. Сунога. В качестве лотического – участок р. Ильд в 7 км от указанного залива. Река Ильд является притоком Рыбинского водохранилища второго порядка. В заливе стоковое течение было не выражено, ветровые течения различного направления, в период работы не превышали 5 см/с. В реке на участках отлова течение было постоянным, со скоростью до 32 см/с в период взятия проб.

Периоды и этапы онтогенетического развития молоди карповых и окунёвых рыб приводятся по А.Ф. Коблицкой (1981).

Механизмы миграции ранней молоди нерки исследовали на юго-западе полуострова Камчатка в бассейне оз. Курильское и р. Озерная в мае-августе 2011–2013 гг. (табл. 1). Отлов рыб проводили на литорали оз. Курильское, в верхнем течении вытекающей из него р. Озерная и в нижнем течении притока озера р. Хакыцин. Эксперименты выполнены в естественных водотоках: в р. Озерная, р. Хакыцин и притоке озера руч. Золотой ключ. Более подробное описание мест проведения опытов и отлова ранней молоди нерки приведено в разделе 4.1

Длина тела исследованных рыб по Смитту была в пределах от 20 до 47 мм; длины тела особей основных пространственно-временных группировок приведены в табл. 3.

2.2. Методика полевых наблюдений и отлова рыб

В естественных условиях визуально отмечали биотопы, где концентрировалась молодь исследуемых видов, оценивали её количество.

Проводили визуальные наблюдения за поведением молоди, а именно определяли наличие или отсутствие выраженных перемещений рыб (миграций и кочёвок), их направление относительно направления течения и интенсивность. Поведение молоди отслеживали в суточном и сезонном аспектах, отмечали перераспределение рыб между биотопами. Когда это представлялось возможным определяли принадлежность рыб к той или иной пространственно-временной группировке. Визуальные наблюдения дополняли результатами, полученными с использованием пассивных орудий лова. Верша позволяла отлавливать активно перемещающихся рыб на глубине более одного метра. По результатам ловов ихтиопланктонными конусными сетями определяли наличие в русловом потоке ночных мигрантов вниз по течению (покатников).

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, pH 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 (длина 5 метров, ячея 4 мм) и вершей, а покатников ловили с помощью ихтиопланктонных конусных сетей. Использовали ихтиопланктонные конусные сети из капронового сита (размер ячеи 500 мкм) с площадью входного отверстия 0.35 м^2 длиной 2 м и площадью 0.12 м^2 длиной 1.5 м. Попавшие в сеть рыбы скапливались в пластиковом стакане, закреплённом в конце сети, что минимизировало их травмирование.

Сразу после отлова всех рыб помещали в бак (25 л) для транспортировки. Перед пересадкой рыб в аквариум или садок, проводили выравнивание температур, с точностью до одного градуса. Адаптация к новым условиям и контроль манипуляционного стресса длились одни сутки (исключения указаны в тексте). В течение этого времени отбраковывали рыб, травмированных в процессе

лова и транспортировки. При гибели в первые сутки более 10% отловленных особей, всех рыб возвращали в водоём, и опыты с ними не проводили.

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; Звездин, 2009). Гидродинамическая установка для определения критических скоростей течения представляла собой стеклянную трубку, в которой с помощью насоса создавали регулируемый по скорости поток воды. Концы трубки закрывали заградительными сетками. Стеклянная трубка была зафиксирована на горизонтальной поверхности с нанесёнными зрительными ориентирами – черные полосы шириной в 1 см и с интервалом 5 см. Для личинок плотвы и особей других видов, задействованных при разработке методики определения соотношения типов реореакции, использовали гидродинамическую трубу диаметром 10 мм, а для ранней молоди нерки и мальков остальных видов рыб – диаметром 22 мм.

Помещённую в установку рыбу адаптировали к условиям опыта одну минуту без течения и одну минуту в потоке со слабым течением (несколько сантиметров в секунду). Затем, в течение 20–30 секунд, скорость плавно увеличивали до перехода особи на бросковый тип плавания или её сноса потоком на заградительную сетку в конце трубки. После окончания эксперимента заградительную сетку снимали, и поток выносил рыбу из трубки в подставленный сачок. Затем особь отправляли на камеральную обработку, у каждой рыбы измеряли длину тела по Смитту. Зафиксированную скорость течения определяли расходным методом (Павлов, 1979; Звездин, 2009), по формуле:

$$V_k = W/S \times t,$$

где V_k – критическая скорость см/с;

W – объём воды, прошедшей через трубку за время t , см³;

S – площадь поперечного сечения трубки, см²;

t – время за которое проводили измерение, с.

Рассчитывали абсолютную критическую скорость течения для рыб (V_k) в см/с и относительную (V_l) в длинах тела рыбы за 1 с. У пробы рыб, отловленных в одном местообитании, критические скорости определяли в выборке из 30 особей. Результаты измерений усредняли.

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.

Установка «рыбоход» для определения соотношения типов реореакции представляет собой широкий канал, разделённый на отсеки (стартовый отсек в центре), которые в шахматном порядке соединяются щелевидными проходами (рис. 1). Условия в установке «рыбоход» моделируют естественные водотоки: разные скорости течения и уровни турбулентности по длине и ширине потока, «стремнины» в проходах между отсеками, затишные зоны в их углах (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2010б). Действие на рыб внешних факторов, кроме течения, максимально снижено. В каждом отсеке особь может выбрать любой из трёх типов поведения: остаться в отсеке; покинуть его, двигаясь вниз по течению; покинуть его, двигаясь вверх, против потока. Конечное положение особи определяется суммой её выборов в течение эксперимента. А в целом «рыбоход» позволяет выявить соотношение типов реореакции в исследуемой группе рыб.

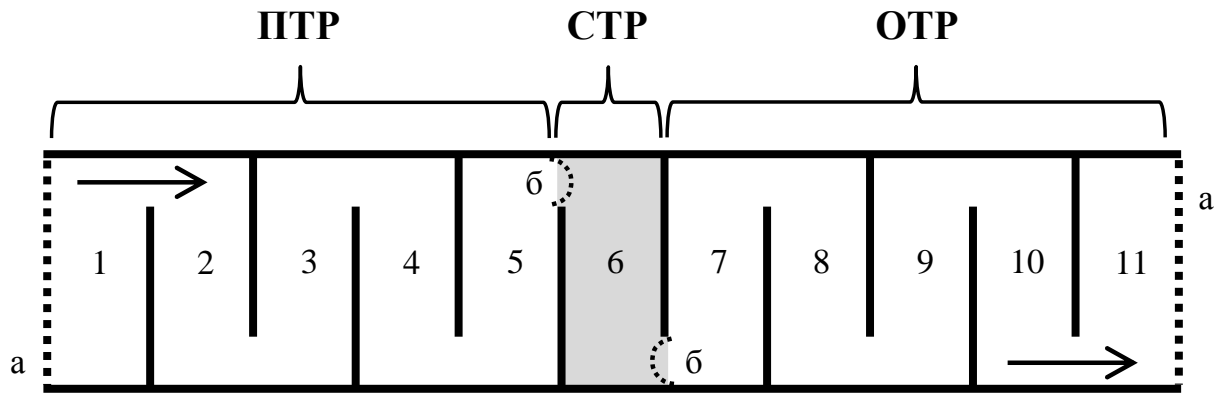


Рис. 1. Принципиальная схема установки «рыбоход» для определения соотношения типов реореакции.

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.

Использовали несколько модификаций установки различающихся размерами, числом и компоновкой отсеков (Pavlov et al., 2010). Для опытов с молодью плотвы и леща длиной до 25 мм установка имела 21 отсек, для более крупных рыб использовали рыбоходы с 9–15 отсеками. Скорость течения регулировали за счёт изменения подачи воды в «рыбоход» и устанавливали её в размере $0.5 V_k$ для данной группы рыб (исключения указаны в тексте). Уровень воды в отсеках установки составлял от 5 до 10 см в зависимости от размеров рыб.

При разработке методики эксперименты проводили в гидродинамическом лотке в лаборатории на Тверской плавучей экспериментальной базе, а рыб содержали в аквариумах с искусственными аэрацией, освещением и кормлением. При исследовании реореакции ранней молоди нерки экспериментальные установки размещали в естественных водотоках (р. Озерная, р. Хакыцин, руч. Золотой ключ). Рыб содержали там же, в садках (размер ячеи 670 мкм), проницаемых для зоопланктона и личинок хирономид, которыми ранняя молодь и питалась (за исключением экспериментов по выявлению реакции рыб на запах

озёрной воды). В садках и установках сохранялся естественный ход освещённости.

Рыб помещали в стартовый отсек установки «рыбоход» (рис. 1), закрытый временными заградительными сетками, по 10–20 особей (в зависимости от задачи исследования и размеров рыб). Через 10 минут в установку подавали поток воды и следующие 10 минут рыбы находились в рыбоходе в условиях с течением. После 20 мин адаптации (10+10) убрали 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) визуально фиксировали число особей в каждом отсеке установки, после чего рыб отлавливали и измеряли длину их тела по Смитту и при необходимости проводили дальнейшую камеральную обработку (определение вида, этапа онтогенеза). В экспериментах, проведённых в р. Хакыцин, рыб из притока после серии ночных экспериментов повторно использовали в дневных опытах после 12-часового перерыва, на время которого их возвращали в садок. В этом случае длину тела измеряли после завершения второй серии экспериментов (табл. 1). Повторное использование одних и тех же особей не изменяет тип реореакции исследуемой группы рыб (Pavlov et al., 2010). В следующем опыте использовали других особей из данной группировки. Всего проводили от двух до шести таких повторностей при дневном (от 300 Лк в лабораторных опытах до десятков тысяч Лк в опытах в естественных водотоках) и ночном (менее 1 Лк) уровнях освещённости.

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

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

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.

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. Подробно разработка методики рассматривается в главе 3.

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. В качестве модельного притока оз. Курильское была выбрана р. Хакыцин – крупный нерестовый приток озера. Подробное описание пространственно-временных группировок ранней молоди нерки и их миграционного поведения приведено в главе 4.

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 (Звездин и др., 2012, 2015). Эксперименты в воде без «запаха озера» проведены в р. Хакыцин и ручье Золотой ключ. В р. Хакыцин исследовали раннюю молодь нерки, вышедшую из грунта в этой реке. В ручей Золотой ключ пересаживали молодь с нерестилищ в озере и истоке. Ручей был выбран в качестве источника воды без «запаха озера», поскольку он расположен в непосредственной близости (200 м) от мест отлова и проведения экспериментов в истоке (р. Озерная), что позволяло

минимизировать стресс, получаемый рыбами при транспортировке. При этом условия в ручье Золотой ключ пригодны для обитания молоди – в нём происходит нерест и выклев нерки (Кириллова и др., 2010).

В ручье Золотой ключ было два режима содержания сеголетков нерки в садках (Звездин и др., 2015). При первом режиме использовали садки из сита (с размером ячеек 670 мкм), аналогичные установленным в истоке и притоке. В них рыбы питались (по данным анализа содержимого желудочно-кишечного тракта) обитающими в ручье личинками хирономид. При втором режиме рыбы содержались в садках с размером ячеек 157 мкм, непроницаемых для зоопланктона и личинок хирономид. Молодь искусственно кормили планктонными ракообразными (преимущественно *Cyclops scutifer* Sars и *Daphnia longiremis* Sars), отловленными с помощью ихтиопланктонной конусной сети (размер ячеек 157 мкм) в р. Озерная. Корм давали в день отлова и перед проведением дневных (за 30–50 мин) и ночных (за 2–2.5 ч) экспериментов.

Для проверки гипотезы отличает ли нерка чистую воду от воды из озера по запаху, создаваемому зоопланктонными организмами в ходе специальной серии экспериментов в ручье перед установкой помещали садок с зоопланктоном (*Cyclops scutifer* и *Daphnia longiremis*). Стенки садка были из сита с размером ячеек 157 мкм, через которое зоопланктон не мог проникать. В ручье садок устанавливали на расстоянии 40 см от установки с таким расчётом, чтобы поток воды, проходящий сквозь садок, попадал в установку. В садок с объёмом воды 18 л помещали ~300–350 г живого зоопланктона, пойманного при фильтрации 100–120 м³ озёрной воды. В садке вода полностью заменялась за 25–30 с (Звездин и др., 2015).

Питание рыб. У ранней молоди нерки после 1 сут содержания в садках с искусственным кормлением и без него однократно проверяли индексы наполнения желудка и кишечника по шестибальной шкале Лебедева (Методическое пособие, 1974).

Гидрохимия и уровень воды. В р. Озерная и ручье Золотой ключ в 2011–2012 гг. ежедневно измеряли температуру, абсолютную электропроводность,

жѐсткость, солѐность, рН и окислительно-восстановительный потенциал с помощью многопараметрового ручного измерителя YSI 556–02.

Относительный уровень воды в исследованных водотоках определяли ежедневно с помощью мерных линеек: в р. Озерная и ручье Золотой ключ в 2011–2012 гг., в р. Хакыцин – в 2013 г. Влияние уровня воды на тип реореакции оценивали путѐм сравнения результатов экспериментов разных лет при различной гидрологической обстановке. Уровень воды в экспериментальной установке при этом всегда оставался одинаковым.

Статистическая обработка материала. 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. Влияние факторов внешней среды на соотношение типов реореакции оценивали при помощи двухфакторного дисперсионного анализа. Значимыми считали различия при $p < 0.05$. Расчѐты выполнены с использованием встроенных инструментов и собственных расширений программы Excel, а также в программе Statistica 8.0.

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).

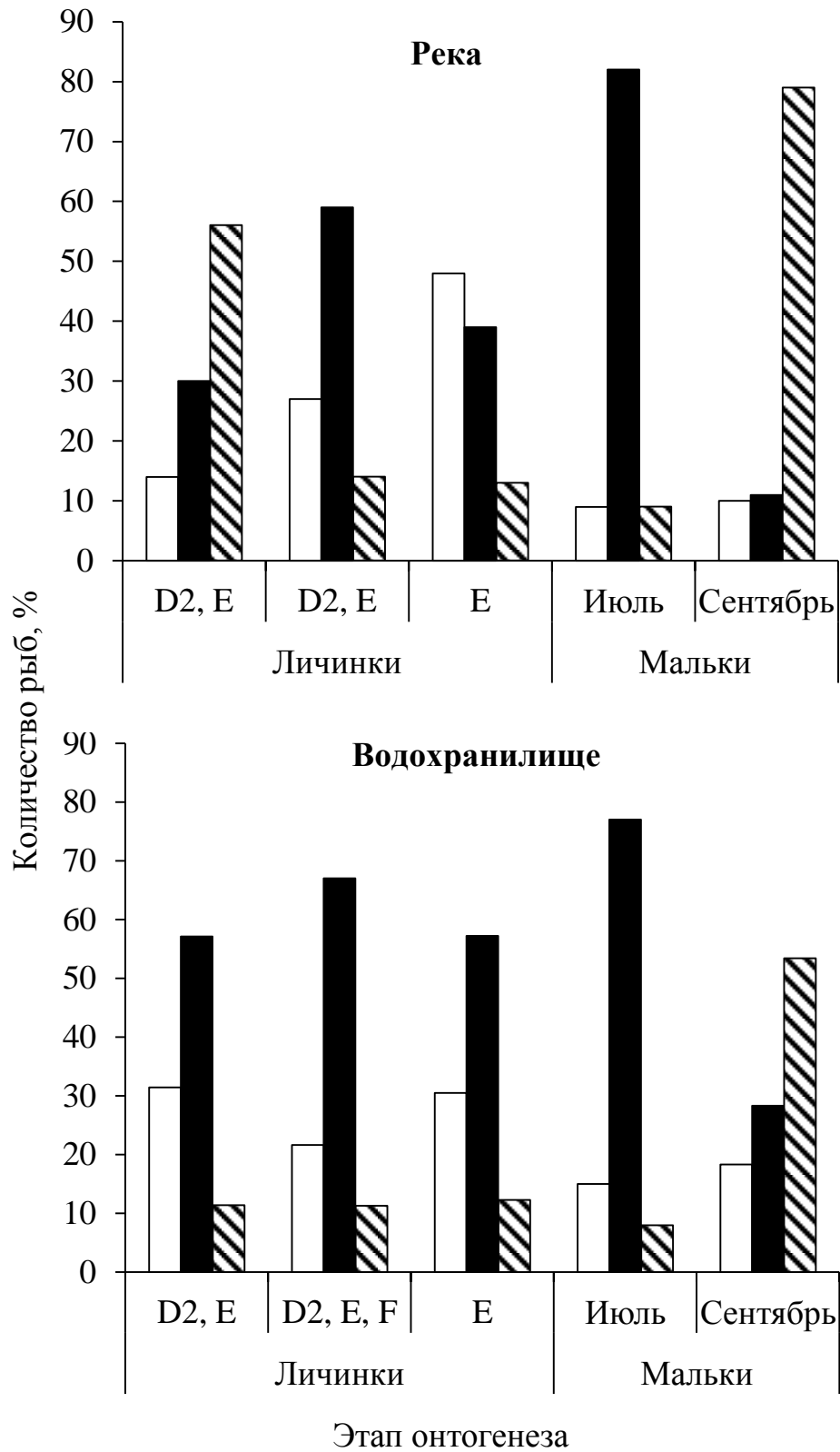


Рис. 2. Типы реоракции молоди плотвы из р. Ильдъ и залива Рыбинского водохранилища при дневной освещённости (300 Лк); (□) – положительный тип реоракции, (■) – статический, (▨) – отрицательный.

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–Е 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, выполнены на личинках и мальках плотвы (D₂–F; длина 12.2–15.2 мм). Для повторного тестирования той же самой группы рыб особей после первого опыта аккуратно, при минимальном манипуляционном воздействии,

сгоняли в стартовый отсек и начинали второй эксперимент. Коэффициент корреляции между числом рыб в отсеках установки в первичных и повторных опытах составлял 0.93–0.98 ($p < 0.05$). Такие значения указывают на высокую воспроизводимость результатов, полученных на одной группе рыб.

В других экспериментах рыбы, проявившие в первичном испытании один из типов реореакции, (т.е. особи только с ПТР или СТР, или ОТР) рассаживались по отдельным аквариумам и через 1–6 часов с ними проводили повторные опыты (табл. 2). Вторично проявили тот же самый тип реореакции от 38.8 до 85.7% рыб, что указывает на низкую воспроизводимость этого показателя. Кроме того, были рассчитаны и коэффициенты корреляции распределения рыб по всем отсекам установки в первичных экспериментах и распределения особей с каждым из типов реореакции в повторных опытах. Анализ этих данных показал, что, независимо от типа реореакции исследованных рыб в первичных опытах (только ПТР, СТР или ОТР), при повторном тестировании они распределяются, как все особи в первичных опытах (коэффициент корреляции 0.6–0.9). Столь же высокие коэффициенты корреляции суммарного распределения рыб в первичных и всех повторных экспериментах оказались и у молоди кумжи – 0.98 при уровне значимости менее 0.05 (Pavlov et. al., 2010).

Таблица 2. Воспроизводимость соотношения типов реореакции у поздних личинок и мальков плотвы.

Первичные опыты			Повторные опыты, % рыб с типом реореакции:		
Тип реореакции	экз.	%	положительный	статический	отрицательный
Положительный	67	24.5	38.8	52.2	9.0
Статический	175	63.9	12.6	80.5	6.9
Отрицательный	32	11.7	18.8	18.8	62.5

В целом при любом способе формирования групп для повторного опыта, воспроизводимость результатов в группе рыб весьма высока. При этом отдельные особи очень часто не повторяют свой выбор отсека установки, показанный в первичном эксперименте. То есть, в определённом состоянии особь может

проявить все три типа реореакции (ПТР, СТР или ОТР), но с разной вероятностью, и эта величина этой вероятности сохраняется от опыта к опыту. Именно поэтому 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.

Скорость течения в экспериментальной установке. На годовиках голавля, пескаря, окуня и карасях в возрасте 1+ и старше исследовали время, за которое рыбы с положительным типом реореакции проходили против течения 7 секторов рыбохода. При этом минимальный необходимый путь составлял 2.8 м. По нему рассчитывали минимальную необходимую скорость перемещения рыб по «рыбоходу». Зависимости этой скорости от скорости течения в проходах между отсеками установки не обнаружено (по результатам двухфакторного дисперсионного анализа $p > 0.05$).

Аналогичные результаты получены и при анализе доли рыб, поднявшихся в верхний отсек «рыбохода». У голавля в большинстве случаев до этого отсека доходило 100% рыб. И только при скорости 63 см/с этот процент снизился до 65%. У пескаря, окуня и карася максимальное проявление ПТР отмечено у 25–56% особей, причём эта доля не зависела от скорости течения в окнах во всем диапазоне данных скоростей, при которых такая реореакция наблюдалась. По результатам двухфакторного дисперсионного анализа влияние скорости течения не достоверно для всех исследованных видов рыб.

Все компоненты реореакции взаимосвязаны, все они участвуют в любом её проявлении. Это показывает исследование зависимости соотношения типов реореакции от скорости течения в окнах рыбохода. При значительном повышении скорости течения снижается доля рыб, проявляющих положительный тип реореакции. Если сравнить наши данные с данными по критическим скоростям

течения для рыб исследованных видов, приведённых в работе Д.С. Павлова (1979), прекращение или значительное замедление скорости движения против течения наблюдается при скоростях около 0.9 от критической скорости течения для данных рыб. Минимальные значения отмечены для рыб, предпочитающих обитание в медленно текущих водах (карась и окунь), а максимальные – у обитателей быстротоков (голавля и пескаря). То есть при скоростях течения в окнах рыбохода 0.9 и более от критической скорости течения для исследуемых рыб результаты данной методики отражают не только мотивационную компоненту реореакции, существенную роль начинает играть и локомоторные возможности рыб (Pavlov et. al., 2010).

Непосредственно влияние скорости течения на соотношение типов реореакции изучали на мальках плотвы из водохранилища с выраженным преобладанием статического типа реореакции. Показано, что их распределение по отсекам установки «рыбоход» не меняется при скорости течения в ней составляющей 0.2, 0.4, 0.6 и 0.8 V_k для данной группы рыб. Эти результаты подтверждены (Pavlov et al., 2010) на черноморской кумже (длина 32–69 мм) с преобладанием отрицательного типа реореакции (49%). С увеличением скорости в проходах «рыбохода» до 0.9 от критической скорости течения для подопытных рыб снижается доля рыб с ПТР и, соответственно, увеличивается число рыб с СТР и ОТР. При этом распределение особей по секторам рыбохода достоверно разное ($p < 0.05$).

Таким образом, соотношение рыб с разными типами реореакции не изменяется в широком диапазоне – от 0.2 до 0.9 критической скорости течения для исследуемых рыб.

Температуры воды. Преобладающий летом у мальков плотвы из водохранилища статический тип реореакции (57–77%) осенью меняется на отрицательный – до 54% (рис. 2), что связано с возникновением у рыб миграционного состояния и началом осеннего отхода молоди от побережья (Kostin et al., 2016b). В это же время молодь плотвы первого года жизни впервые сталкивается с сильным понижением температуры воды в водоёмах (до 11 °С в

ходе наблюдений). Именно этот период был выбран нами для изучения влияния температуры воды при проведении экспериментов на соотношение типов реореакции у рыб. Его определяли при температуре воды в установке 12 °С, 17 °С, 21 °С и 24 °С. Показано, что температура не влияет на соотношение типов реореакции ($p < 0.05$). Совместного действия температурного и трофического факторов (при каждой температуре часть рыб кормили зоопланктоном, а часть особей голодала в течение двух суток) не выявлено. Из вышесказанного следует, что методика определения соотношения применима в широком диапазоне температуры воды (в экспериментальной установке и при содержании рыб) – от 12 до 24 °С.

Наличие кормовых объектов в экспериментальной установке. Методика проведения наших экспериментов предполагает, что на рыб, посаженных в «рыбоход», действует преимущественно фактор течения. Влияние остальных внешних стимулов сведено к минимуму, в том числе трофического фактора. Однако, при проведении экспериментов в полевых условиях, когда установка «рыбоход» расположена в естественных водотоках, нельзя полностью исключить попадания в неё кормовых объектов. Для оценки влияния наличия кормовых объектов в экспериментальной установке на соотношение типов реореакции у рыб были проведены специальные исследования на мальках плотвы в лабораторных условиях. Часть экспериментов проведена в воде, отфильтрованной от зоопланктонных организмов, обитающих в Рыбинском водохранилище. В ходе других экспериментов в первый отсек установки капельно подавали взвесь зоопланктона в воде. Мальки плотвы находились в миграционном состоянии (начало осеннего отхода от побережья). В отфильтрованной воде у них преобладал отрицательный тип реореакции, что обычно для плотвы в начале осени (рис. 2). В случае же когда течение массово приносило кормовые объекты (за время адаптации в каждом отсеке накапливался зоопланктон, заградительные сетки были проницаемы для него) соотношение типов реореакции у мальков плотвы не изменилось ($p > 0.05$). Это говорит о том, что поведение индуцированное течением (реореакция) в условиях эксперимента более значимо и

преобладает над пищедобывательным поведением. Таким образом, проведение опытов в естественных водотоках возможно без предварительной фильтрации воды и их результаты можно в полной мере сравнивать с экспериментами, выполненными в лаборатории.

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. Для непосредственного сравнения соотношения типов реореакции у рыб разных видов мальков плотвы, леща, окуня отлавливали в заливе Рыбинского водохранилища на одном участке размерами приблизительно 30х30 м в сентябре 2009 г. Лещи проявляли преимущественно СТР (рис. 3), при практически полном нежелании двигаться против течения. У плотвы преобладал ОТР, при достаточно выраженном СТР. Наибольшей подвижностью отличался окунь, у которого было всего 10% рыб со статическим типом реореакции. Все указанные различия между видами достоверны ($p < 0.05$) как по критерию Стьюдента для долей, так и по критерию χ^2 .

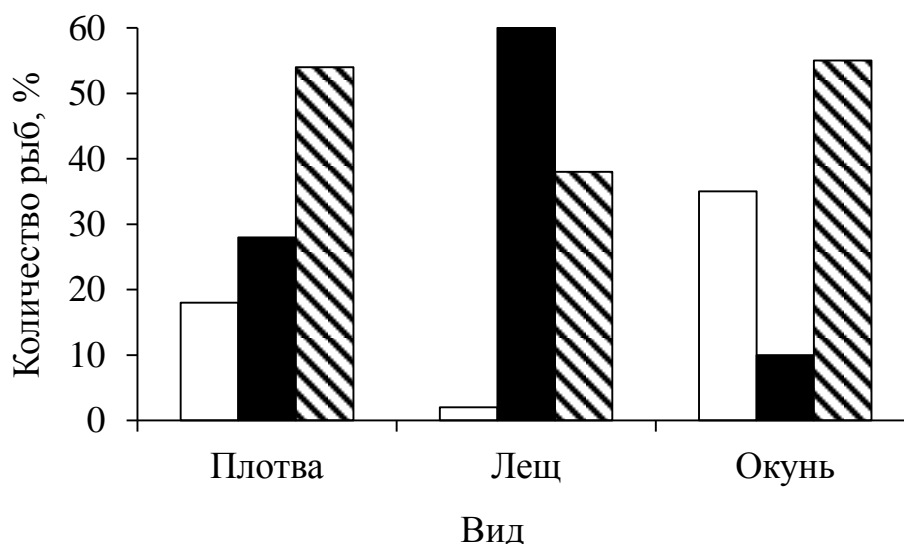


Рис. 3. Типы реореакции мальков плотвы, леща и окуня из залива Рыбинского водохранилища при дневной освещённости (300 Лк). Обозначения как на рис. 2.

Отлов плотвы для этих сравнений осуществлялся волокушей в прибрежье залива на глубинах не более полутора метров, где наблюдались мелкие стайки мальков. Крупные стаи леща, обитавшего в августе в прибрежье, уже отошли от берега, и находились в 10–15 метрах от него, мальки леща попадались в вершу лишь единично (в основном были пойманы подъёмником). Окунь преимущественно были отловлены там же, где и лещ. Основное орудие лова – верша, в уловах которой окунь был самым многочисленным видом.

В вершу попадают подвижные особи, поэтому об относительной подвижности рыб можно судить по её уловам. О передвижениях рыб, отловленных волокушей, определённых выводов сделать нельзя. Следовательно, во всех случаях, когда известна подвижность рыб, соотношение типов реореакции соответствует подвижности рыб, наблюдаемой в естественных условиях (Pavlov et. al., 2010).

В целом анализ соотношения типов реореакции молоди плотвы, леща, окуня и ещё шести 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. Показана роль реореакции в первичном расселении молоди атлантического лосося *Salmo salar* (L.) (Павлов и др., 2010г). Для сеголеток лосося, расселяющихся из основного русла реки в притоки, характерно преобладание положительного типа реореакции. У них выражен реопреферендум и их критические скорости течения повышены в сравнении с особями, остающимися в основном русле. У последних преобладающим является ОТР. Следует подчеркнуть, что и в этих исследованиях преобладающий у рыб тип реореакции адекватно отражал предпочитаемое направление их перемещений относительно направления течения в естественных условиях.

Соотношение типов реореакции было использовано как индикатор раннего выбора жизненной стратегии сеголетками заводской черноморской кумжи (Павлов и др., 2010в). Для будущих резидентов характерно преобладание статического типа реореакции, для будущих анадромных особей – преобладание динамических типов реореакции (ПТР и ОТР). У сеголеток кумжи в миграционном состоянии (после 10 суток голодания) изменилось соотношение типов реореакции: анадромные особи скатывались вниз по течению, тогда как резиденты практически поровну распределялись вверх и вниз по течению. Соотношение типов реореакции позволяет обнаружить разделение кумжи на резидентов и мигрантов в возрасте 5.5 месяцев.

Методика определения соотношения типов реореакции успешно использована 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).

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). В закрытом побережье концентрируется плотва резидентной группировки с преобладанием статического типа реореакции и малой двигательной активностью. А в открытом побережье – подвижные особи с преобладанием ОТР, что указывает на их принадлежность к группировке мигрантов (вниз по течению). Такое пространственное разделение может приводить к дифференциации плотвы на пойменно-придонную и прибрежную группы.

Наши исследования с заводскими годовиками черноморской кумжи с чёткими морфологическими признаками резидентных и смолтифицировавшихся особей подтвердили, что поведенческие различия сеголетков соответствуют раннему выбору жизненной стратегии. После 10 суток голодания особи жилой формы кумжи (в возрасте 1+) практически поровну проявляли ПТР и ОТР (46.7% и 50% соответственно), а смолты, голодавшие 9 суток, демонстрировали преобладание ОТР (62.2%). Соотношение типов реореакции, таким образом, является адекватным индикатором выбора жизненной стратегии.

Также нами, при использовании соотношения типов реореакции установлено, что осенний отход сеголетков плотвы от побережья 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. Для этого выполнен ряд предварительных экспериментов. В качестве тестовых рыб были выбраны контранатантные мигранты нерки из истока (р. Озерная), мигрировавшие против течения в озеро (описание группировок см. ниже, раздел 4.1). Для них было характерно

выраженное стайное поведение и сильная мотивация к движению против течения (по результатам предварительных наблюдений в естественных условиях).

Было подобрано оптимальное количество особей для посадки в установку «рыбоход». Опробованные плотности посадки – 10, 20, 30 и 40 рыб. Показано, что при нахождении 10 или 20 рыб в одном отсеке установки, они могли свободно по нему перемещаться, как поодиночке, так и единой стаей. Также стая из 10 или 20 особей преодолевала, не разбиваясь, проходы между отсеками. При нахождении 30 и 40 рыб в закрытом, на время адаптации, стартовом отсеке установки мы чаще (в сравнении с группой из 10 и 20 особей) наблюдали разрушение единой стаи, рыбы держались в скоплении, после адаптации проходы преодолевали разрозненными группами. Из-за нарушений в поведении рыб группы из 30 и 40 особей не были использованы, а плотность посадки в 10 рыб требовала значительного увеличения числа опытов и также не была использована. Поэтому, исходя из наблюдений за поведением рыб в установке «рыбоход», 20 особей ранней молоди нерки были выбраны стандартным размером группы для одного эксперимента.

Стандартной скоростью течения в проходах между отсеками установки было 14 см/с, что составляет около $0.5 V_k$ ($0.43-0.51 V_k$) для разных группировок ранней молоди нерки. При меньшей скорости на поток воды в установке могло оказывать влияние ветровое волнение. Уровень воды в отсеках установки составлял 7–8 см, что исключало влияние ветрового волнения на поведение рыб.

Длительность эксперимента (когда ранняя молодь нерки могла свободно перемещаться по «рыбоходу») составляла 1 час и была подобрана по результатам наблюдений за распределением особей по отсекам установки. Критерием окончания опыта мы считали прекращение активного перемещения между отсеками рыб, покинувших стартовый отсек. В среднем такой момент наступал через 1 час или немного раньше. При более длительном нахождении нерки в установке мог происходить её возврат из крайних отсеков в центр «рыбохода» и соответственно перераспределение по установке.

После подбора оптимальных условий эксперимента, было проверено, отражает ли разработанная методика преимущественное направление перемещений ранней молоди нерки. Для этого были выбраны контрагентные мигранты и покатники нерки из истока (р. Озерная) – группировки рыб, у которых явно выражено направление перемещений в естественных условиях. У покатников нерки при дневной и ночной освещённости выявлено преобладание отрицательного типа реореакции (рис. 6А), а у контрагентных мигрантов – положительного (рис. 5). Более подробно соотношение типов реореакции у рыб из указанных группировок рассматривается в разделе 4.3, посвящённом реореакции ранней молоди нерки с истоковых нерестилищ. Полученные результаты подтверждают, что и для ранней молоди нерки разработанная методика достоверно показывает направление перемещений рыб относительно течения в естественных условиях.

Также выполнены опыты с ранней молодью нерки на воспроизводимость соотношения типов реореакции. В экспериментах использованы рыбы, как с преобладанием положительного типа реореакции (контрагентные мигранты, рыбы из прибрежных скоплений, озёрная молодь), так и с преобладанием отрицательного (покатники) (описание группировок и подробное рассмотрение реореакции дано в главе 4). Подтверждено, что, особи только с положительным или только с отрицательным типами реореакции (по результатам первичных опытов) достоверно воспроизводили в повторных испытаниях распределение общей совокупности рыб в первичных опытах (коэффициент корреляции 0.6–0.9). Такой результат получен независимо от того к какой группировке принадлежали исследуемые рыбы.

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

молоди 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 10х32 см, а для мальков длиной 40–60 мм – 30х50 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 молоди 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. Хакыцин), 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. 4.

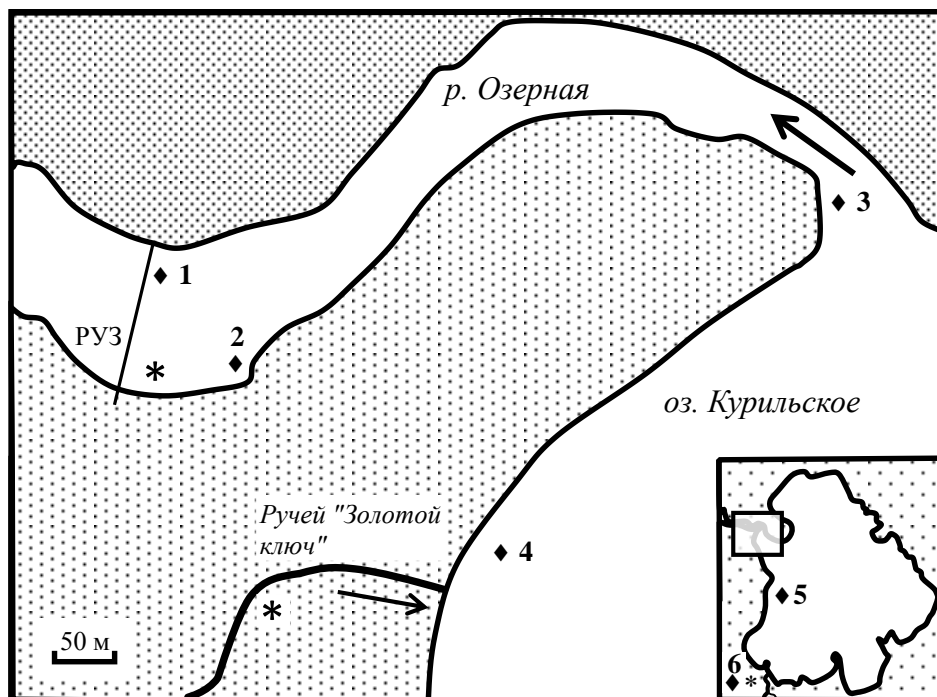


Рис. 4. Карта–схема района проведения исследования. Обозначения: (→) – направление течения, РУЗ – рыбоучётное заграждение, (*) – места проведения экспериментов, (♦) – места отлова: 1 – покатников, 2 – рыб из смешанных прибрежных скоплений, 3 – контранатантных мигрантов, 4 – рыб из скоплений на

литорали озера, 5 – рыб с нерестилищ в озере, 6 – покатники и особи из ночных прибрежных скоплений из р. Хакыцин.

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 (Кириллова и др., 2012). Их ловили в прибрежье у истока реки; скорость течения в месте отлова составляла 0.25–0.90 м/с. Покатники нерки ночью скатывались в русловом потоке. Их отлавливали во время покатной миграции, ихтиопланктонными конусными сетями на стрежне р. Озерная ночью на расстоянии ~700 м от озера. Смешанные скопления ранней молоди постоянно присутствовали в прибрежных заливах. Молодь отлавливали в дневные и ночные часы на участке прибрежья с многочисленными заливами, где она концентрировалась. Скорость течений, преимущественно ветровых, в них не превышала 0.1 м/с. Рыбы из дневных и ночных прибрежных скоплений в экспериментах использованы как отдельные группировки. Исходя из суточной динамики миграции, мы предполагаем, что состав скоплений 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 вытекающей реки (~500 м) 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. Скорость ветровых течений на этом участке изменялась от 0.02 до 0.1 м/с. На участке литорали без нерестовых притоков и удалённом от истока р. Озерной (~4 км) обитала ранняя молодь нерки с нерестилищ озера. Скорость течений различного направления здесь составляла ≤ 0.1 м/с.

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. Покатников ловили ночью на стрежне реки в 100 м выше устья, немигрировавшую молодь – ночью в прибрежье в 100–150 м выше устья. Средняя скорость течения в реке составляла 0.61 м/с и изменялась от 0.04 м/с в прибрежье до 0.63 м/с на стрежне.

4.2. Поведение ранней молодежи нерки после отлова

В истоке (р. Озерная) в садке покатники, контранатантные мигранты, рыбы из дневных прибрежных скоплений, а также озёрные рыбы (группы по 150 особей), держались плотными стаями, у верхней по течению стенки садка, ориентированными против потока. Ранняя молодь нерки из ночных прибрежных скоплений и скоплений на литорали озера в садке держалась разрозненными скоплениями (Павлов и др., 2013).

В установке «рыбоход», *покатники* держались преимущественно у самого дна. Во время адаптации в стартовом отсеке рыбохода они скапливались у нижней по течению временной заградительной сетки. После начала эксперимента покатники стремились в места с минимальным течением – в углы отсеков и к нижней по течению заградительной сетке установки.

Контранатантные мигранты в стартовом отсеке во время адаптации держались стаями у верхнего по течению прохода. После открытия заградительных сеток рыбы покидали стартовый отсек и двигались как вверх, так и вниз по течению. В дневных экспериментах большинство рыб постепенно перемещались против течения в первый отсек, где оставались до конца опыта и держались компактной стайкой. Ночью рыбы предпочитали крайние отсеки – №№ 1, 2 и в меньшей степени №№ 10, 11.

Ранняя молодь из дневных прибрежных скоплений всегда сначала сносились в последние отсеки (№№ 9–11). Это перемещение проходило в активно-пассивной форме, головой против течения. Далее в течение эксперимента рыбы могли

оставаться в нижних отсеках или подниматься против течения в верхние отсеки. В первом отсеке особи компактной стайкой держались против течения.

Нерка из *ночных прибрежных скоплений* и из *скоплений на литорали озера* в ходе эксперимента держалась разрозненным скоплением. Большая часть рыб из литорали, поднявшихся в первый отсек, оставались неориентированными относительно потока.

Поведение *ранней молоди нерки с озёрных нерестилищ* в эксперименте было похоже на таковое контранатантных мигрантов. Однако стайное поведение озёрных рыб менее выражено, особи в группе не всегда сохраняли чёткую ориентацию относительно друг друга. При этом поднявшись в верхний по течению отсек установки, они все работали против потока у заградительной сетки.

Ранняя молодь нерки с притоковых нерестилищ – *покатники* и *рыбы из ночных прибрежных скоплений* – в садке никогда не образовывали стай, держались в у дна, стенок и в углах садка. Схожее поведение мы наблюдали и в экспериментальной установке, при этом часть рыб (до половины группы) могла держаться одним неориентированным относительно течения скоплением и вместе преодолевать проходы между отсеками.

В ручье Золотой ключ в садке поведение озёрных рыб, контранатантных мигрантов и рыб из дневных прибрежных скоплений изменилось в сравнении с наблюдавшимся в истоке. Рыбы держались в двух-четырёх стаях, ориентируясь против течения. Некоторые из них располагались у верхней по течению стенки садка, а другие – у нижней, что не наблюдалось в садке, расположенном в р. Озерная.

В установке во время адаптации в стартовом отсеке рыбехода рыбы всегда скапливались у нижнего по течению прохода. Стайное поведение отмечено не было. После открытия временных заградительных сеток разрозненные особи сносились в нижние по течению отсеки, без чёткой ориентации относительно течения. В последнем отсеке они держались вблизи постоянной заградительной сетки, в неориентированном по отношению к потоку скоплении.

4.3. 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, когда в естественных условиях и осуществляется миграция против течения, в большинстве проявляли положительный тип реореакции (до 96%), реализуя стереотип контранатантной миграции, направленный на достижение рыбами нагульного водоёма (рис. 5А). При ночной освещённости, когда контранатантная миграция в естественных условиях прерывается, наибольшая часть особей, тем не менее, демонстрировала ПТР, характерный для их доминирующей мотивации. Ориентация рыб в потоке при этом происходит за счёт органов боковой линии и полукружных каналов лабиринта (Павлов, 1979). Ночью среди контранатантных мигрантов увеличивалась доля особей с ОТР (максимум до 32.9%), что может говорить о проявлении у части особей стереотипа покатной миграции (рис. 5Б).

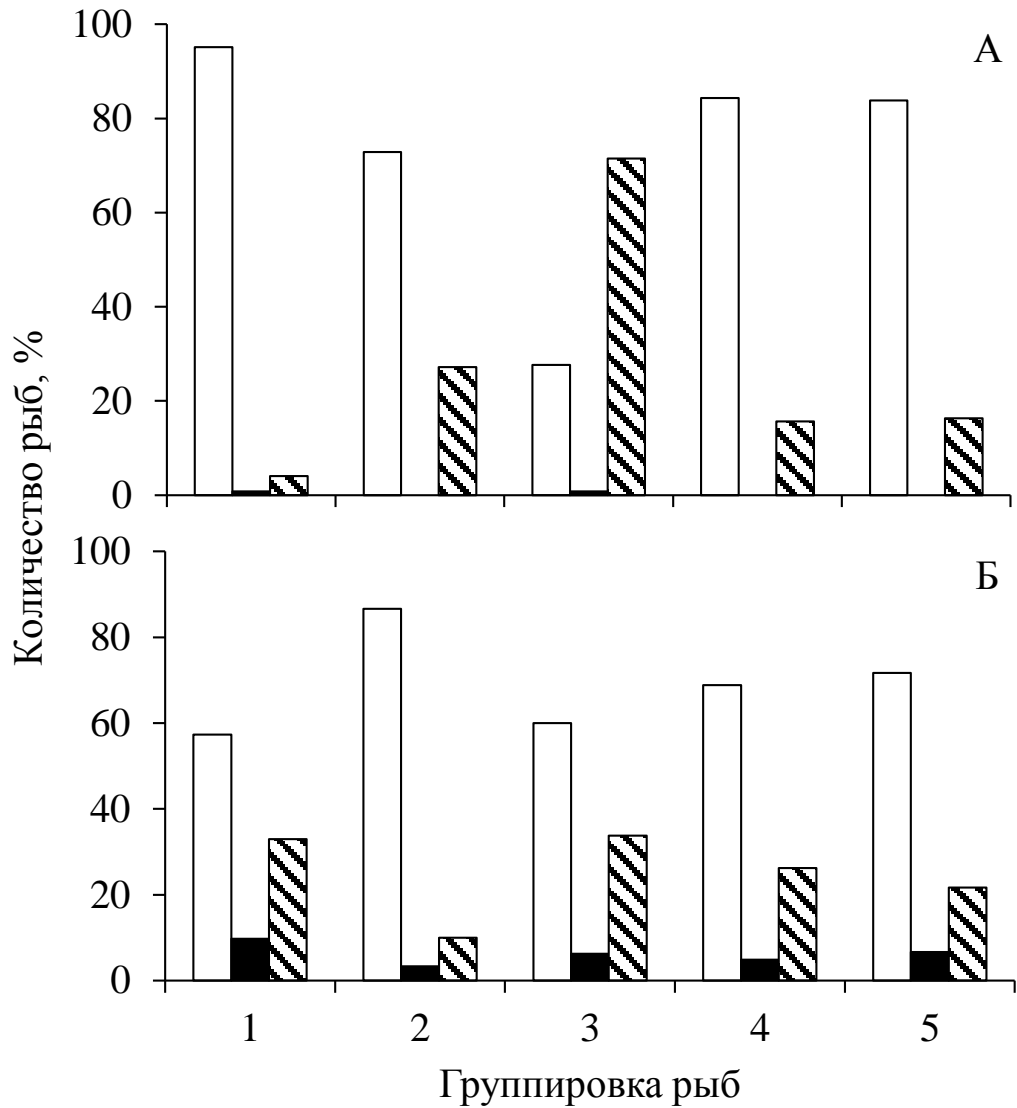


Рис. 5. Типы реореакции рыб с нерестилищ в истоке и озере при дневной (А) и ночной (Б) освещённости. Обозначения как на рис. 2. Группировки рыб: 1 – контранатантные мигранты, 2 – скопления на литорали озера, 3 – прибрежные дневные и 4 – ночные скопления, 5 – рыбы с нерестилищ в озере.

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. 5А, 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.

Покатники в установке демонстрировали преобладание отрицательного типа реореакции днём – 77.5% и ночью – 48.3% (рис. 6А).

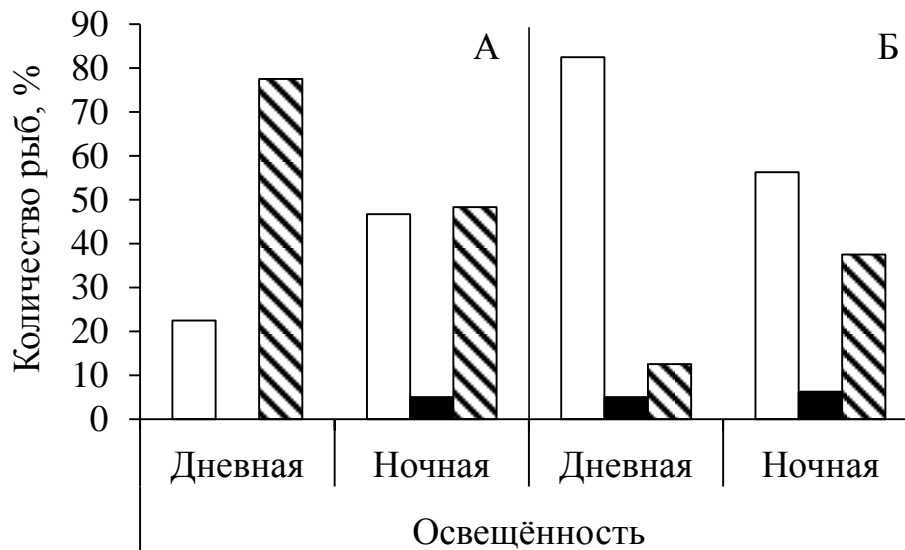


Рис. 6. Типы реореакции покатников отловленных при штилевой погоде (А) и во время сильного ветра и дожда (Б). Обозначения как на рис. 2.

В эксперименте покатники из истока при дневной освещённости преимущественно проявляли ОТР, тогда как в естественных условиях днём они находились в прибрежье и не скатывались. Одной из возможных причин этих несоответствий могут быть особенности методики определения типов реореакции (Павлов и др., 2010 б, в, 2011; Pavlov et al., 2010). Условия в установке «рыбоход» не копировали полностью естественные условия обитания рыб, так например, в установке отсутствовала растительность. Поэтому и после адаптации рыб к условиям эксперимента, у них оставался стресс, связанный с чужеродностью, непривычностью окружающего пространства. Это особенно характерно для визуально воспринимаемых компонентов среды. Видимо непривычность зрительных раздражителей и вызывает у рыб, с ведущим зрительным механизмом ориентации (нерка), стремление покинуть данное место (отсек установки). Направление этого движения определяется мотивацией, которая возникла в естественных условиях. То есть той устойчивой мотивацией к скату (или к

движению против потока), которая у ранней молоди уже была на момент вылова и сохранилась к моменту проведения опытов (Павлов и др., 2013). Наши исследования (Павлов и др., 2010г; Pavlov et al., 2010) показали, что и у лососёвых и у карповых рыб преобладающий тип реореакции, выявленный с использованием разработанной методики, соответствует направлению миграций рыб в природных водотоках.

При ночной освещённости ранняя молодь нерки проявляла как ПТР, так и ОТР, у неё снижался стресс, вызванный визуальной чужеродностью среды экспериментальной установки. В результате поведение молоди становилось таким же, как и в естественной среде, и покатники проявляли не только ОТР, характерный для второго этапа реализации стереотипа покатной миграции, но и ПТР – характерный для первого этапа реализации данного стереотипа в естественных условиях (Костин, Павлов, 2012; Павлов и др., 2013).

Другое возможное объяснение поведения покатников из истока это то, что в скате не только при неблагоприятной погоде, но и при штилевой мы ловили представителей разных пространственно-временных группировок (например, покатников и контранатантных мигрантов). При штилевой погоде среди покатников доля особей, не имеющих мотивации к движению вниз по течению, видимо невелика. Днём большая их часть в результате проявления стайного поведения и реакции подражания перемещалась вслед за многочисленными покатниками в нижние по течению отсеки установки – у рыб сильно преобладал отрицательный тип реореакции (77.5%). При ночной освещённости проявление стайного поведения и реакции подражания затруднено и рыбы, случайно попавшие в скат, демонстрировали мотивацию, которая возникла у них в естественных условиях – доля особей с положительным типом реореакции возрастала до 46.7%. Покатная миграция, вызванная поведением подражания, ранее была описана для карповых рыб (Павлов, 1979).

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 станциях 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 молоди 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.

4.4. 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. 5А, Б). Такое поведение ранней молоди 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).

4.5. 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 7А, Б). В целом их тип реореакции мало отличался от статического, что указывает на слабую мотивацию к движению против потока.

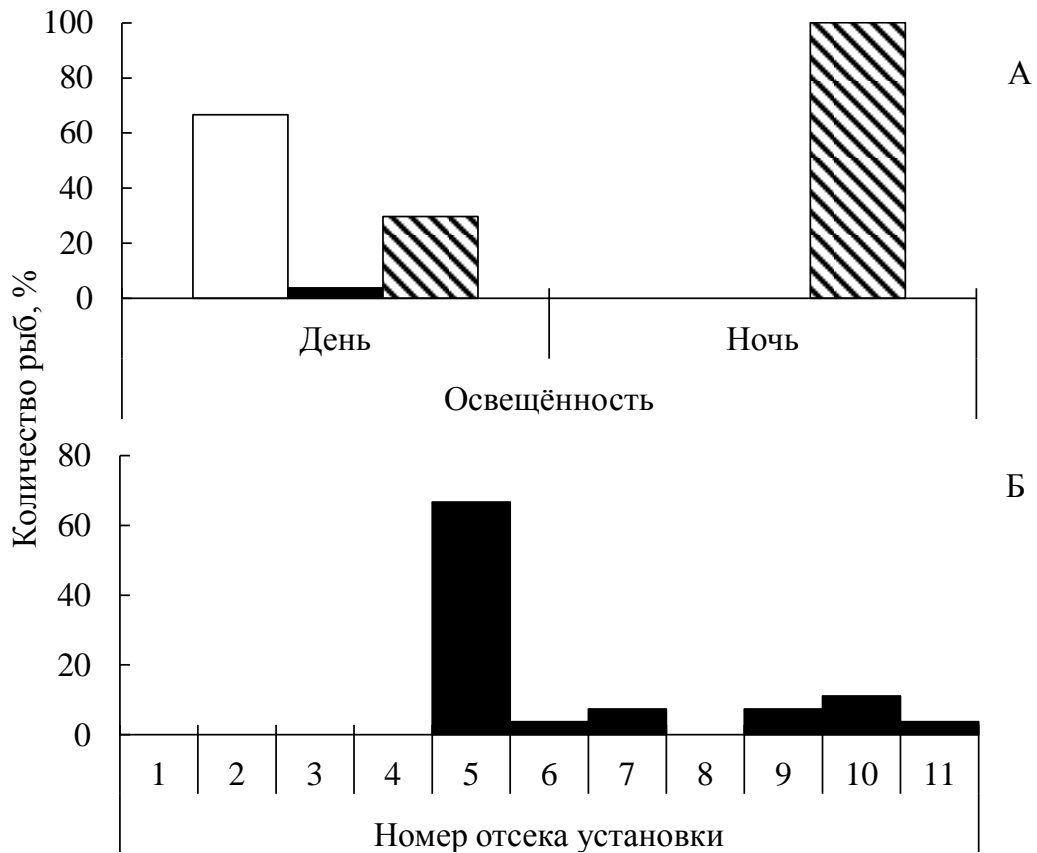


Рис. 7. А – типы реореакции покатников из притока озера р. Хакыцин при дневной и ночной освещённостях. Обозначения те же, что и на рис. 2. Б – распределение покатников нерки из притока по отсекам установки при дневной освещённости в 2013 г. Отсек № 6 – стартовый.

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

Известно, что в р. Озерная интенсивность покатной миграции ранней молоди нерки возрастает при сильном ветре с востоко-юго-востока (Павлов и др., 2010а). В 2012 г. нами 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. 6Б). В отличие от

рассмотренного выше поведения (см. раздел 4.3, *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.

Таким образом, полученные данные указывают на то, что при неблагоприятных условиях покатная миграция ранней молоди нерки может проходить по первому типу (немотивированная покатная миграция). В скате появляются рыбы, у которых нет мотивации к движению вниз по течению.

4.6.1. Уровень воды в р. Озерной и реореакция рыб с нерестилиц в истоке

В р. Озерная в 2011 г. во время проведения экспериментов уровень воды был выше, чем в те же сроки 2012 г. (рис. 8). В маловодный год, в сравнении с более полноводным, 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 отмечено образование ходовых стай ранней молоди нерки, двигавшихся в сторону озера вдоль берегов реки, – массовая контранатантная миграция в озеро началась раньше, чем в 2011 г.

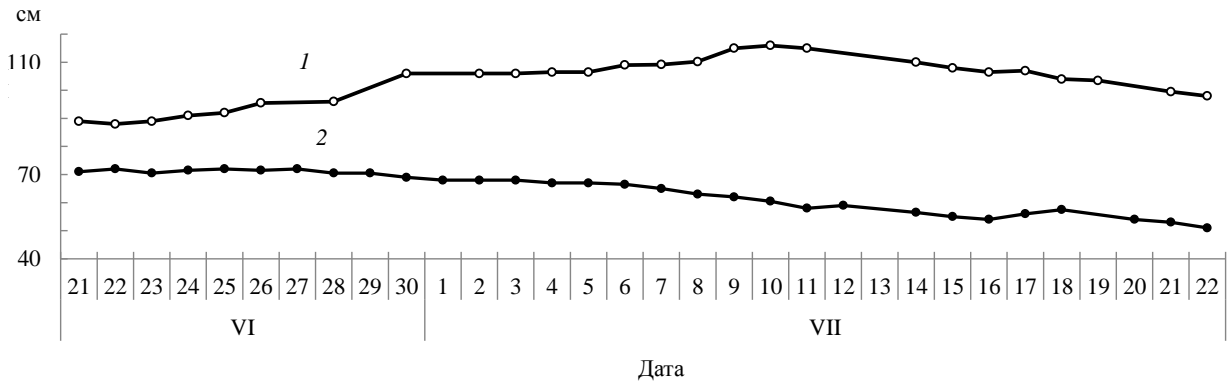


Рис. 8. Уровень воды (см) в истоке (р. Озерная) в 2011–2012 гг. в период проведения экспериментов: 1 – 2011 г., 2 – 2012 г.

Различный уровень воды в р. Озерная отразился и на типе реореакции ранней молоди нерки. Среди контранатантных мигрантов достоверно ($p < 0.05$) 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. 9). Это свидетельствует об увеличении количества мигрантов, идущих против течения и на заполнение ими прибрежных заливов и при дневной освещённости.

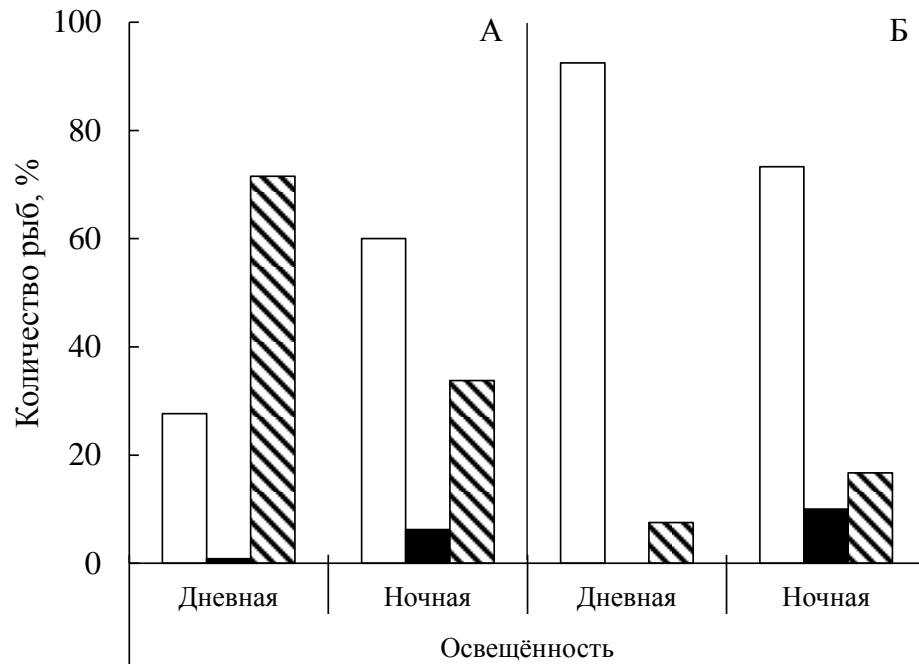


Рис. 9. Типы реореакции ранней молоди нерки из дневных прибрежных скоплений р. Озерная в полноводный (А) и маловодный (Б) года. Обозначения те же, что и на рис. 2.

4.6.2. Уровень воды в р. Хакицин и реореакция рыб с нерестилищ 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 прятаящиеся 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.

4.7. Локомоторные возможности рыб с нерестилищ в истоке и озере

Критические скорости течения определяли для рыб из всех указанных выше группировок, за исключением ночных прибрежных скоплений. Наиболее крупными были рыбы из скоплений на литорали озера и озёрная ранняя молодь нерки (табл. 3). Длина их тела была достоверно больше, чем у рыб из дневных прибрежных скоплений и покатников (29.1 мм). Несмотря на большие размеры тела относительные критические скорости у рыб, обитающих в озере (озёрных и из скоплений на литорали) были достоверно ниже, чем у контранатантных мигрантов рыб из прибрежных дневных скоплений. Эти различия вызваны, прежде всего, скоростным режимом в биотопах обитания – 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 3. 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, б} ± 0.79	10.2 ^a ± 0.25
Контранатантные мигранты из истока реки	29.8 ^a ± 0.29	28.6 ^{a, в} ± 0.8	9.6 ^a ± 0.3
Скопления на литорали озера, вблизи истока	39.3 ± 0.91	32.5 ^б ± 0.89	8.4 ^б ± 0.27
Рыбы с озёрных нерестилищ	33.7 ± 0.53	27.7 ^в ± 0.73	8.2 ^б ± 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.

Наряду с тренированностью рыб на величину критических скоростей может оказывать влияние и мотивация особей. Так рыбы из озера и истока отличаются миграционным состоянием. У ранней молоди, обитающей в озере, оно отсутствует, а у молоди из истока, перемещающиеся на границе руслового потока, – явно выражено. Наиболее ярко влияние мотивации проявилось у покатников. Они не сопротивлялись течению, и критические скорости для них определить не удалось (у них резко преобладал ОТР, см. раздел 4.3, *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 у реореакции истоковой и озёрной ранней молоди в не озёрной воде

При выявлении роли «запаха озера» в выборе направления миграции ранней молодью 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 момент проведения исследований молодь нерки в ручье отсутствовала.

У контранатантных мигрантов и озёрных рыб преобладающий положительный тип реореакции в воде своего места обитания (с «запахом озера») (рис. 5) изменился в воде без «запаха озера» на отрицательный (табл. 4). А преобладание ОТР у рыб из дневных прибрежных скоплений (рис. 9А) только усилилось. При дневной освещённости единичные особи указанных группировок проявляли ПТР, однако ночью 100% рыб оказывались в нижних по течению камерах (Pavlov et al., 2015). Статический тип реореакции отсутствовал у пересаженной в ручей ранней молоди нерки во время всех экспериментов (табл. 4).

Таблица 4. Типы реореакции рыб с нерестилищ в истоке и озере, в воде без «запаха озера».

Осве- щённость	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).

Температура. Результаты экспериментов в ручье не менялись при разной температуре в истоке и притоке. В ручье Золотой ключ эксперименты с ранней молодью из истока (контранатантные мигранты и немигрирующие рыбы) в 2011 г. (11 опытов на 220 рыбах) проводили при температуре воды 4.35, 7.21 и 10.52 °С. Несмотря на температурные различия, поведение рыб оставалось одинаковым – 219 особей из 220 переместились в самый нижний отсек рыбохода

(Pavlov et al., 2015). Пересадку рыб из истока в приток проводили как при одинаковых температурах в них (разница < 0.5 °C), так и при более высокой температуре в месте отлова (на 1.3–6 °C). В обоих случаях фактически вся ранняя молодь проявляла ОТР. В связи с этим результаты, полученные при разных температурах, объединены.

Гидрохимические параметры воды. Значения рН, солёности и связанных с ней параметров (электропроводности, жёсткости) в р. Озерная были достоверно выше, чем в ручье Золотой ключ (табл. 5). Окислительно-восстановительный потенциал, связанный также с количеством биогенов в природной воде, был одинаков в обоих водотоках. Различия в указанных параметрах незначительны и не могли вызвать ухудшения физиологического состояния рыб, что исключает эти факторы из возможных причин резкого изменения преобладающего типа реореакции на отрицательный (Pavlov et al., 2015).

Таблица 5. Некоторые гидрохимические параметры воды в притоке (ручье Золотой ключ) и истоке (р. Озерная) во время проведения экспериментов

Параметр	Исток	Приток
Абсолютная электропроводность, мСм/см	<u>0.13</u>	<u>0.08</u>
	0.27	0.19
Жёсткость, г/л	<u>0.09</u>	<u>0.05</u>
	0.17	0.12
Солёность, ‰	<u>0.06</u>	<u>0.04</u>
	0.13	0.09
рН	<u>8.04</u>	<u>7.57</u>
	8.24	7.94
ОВ-потенциал, мВ	<u>146.32</u>	<u>146.99</u>
	132.02	113.49

Примечание. Над чертой – 2011 г., под чертой – 2012 г. Жирным шрифтом выделены значения, достоверно бóльшие по критерию Стьюдента при $p < 0.05$, чем в другом водотоке в том же году.

Питание 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). При адаптации в садках ранняя молодь нерки продолжала питаться, но в р. Озерная более активно, чем в ручье Золотой ключ (табл. 6). Различался качественный состав корма. В истоке рыбы по-прежнему питались зоопланктоном, выносимым из озера. 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).

Таблица 6. Средние индексы наполнения желудочно-кишечного тракта ранней молоди нерки в истоке (р. Озерная) и притоке (ручей Золотой ключ) в контрольных экспериментах и при кормлении рыб зоопланктоном в ручье.

Вода в установке и при адаптации	Количество рыб	Индекс наполнения			Состав кормовых организмов
		Отдел желудка		Кишечник	
		кардиальный	пилорический		
С запахом озера	6	3	3.3	4	Зоопланктон
Без запаха озера					
контроль*	11	0.5	1.4	3.3	Личинки хирономид
Кормление зоопланктоном	10	2.68	2.62	3.9	Зоопланктон, личинки хирономид

Примечание: * – молодь содержали в проницаемых для личинок хирономид садках (размер ячеек 670 мкм) без искусственного кормления.

Для исключения влияния различий в условиях питания (при адаптации в течение суток перед опытом) на поведение ранней молоди, рыб в ручье до проведения части экспериментов кормили зоопланктоном из озера (табл. 6). При искусственном кормлении рыб зоопланктоном в ручье Золотой ключ индексы наполнения отделов желудочно-кишечного тракта у них фактически не отличались от таковых при питании в проницаемых для корма садках в реке

(Pavlov et al., 2015). Нерка при этом продолжала демонстрировать практически полное преобладание отрицательного типа реореакции (табл. 7).

Таблица 7. Соотношение типов реореакции ранней молоди нерки из истока в воде без «запаха озера».

Условия эксперимента	Пространственно-временная группировка	Количество опытов	Тип реореакции, %		
			ПТР	СТР	ОТР
Кормление зоопланктоном	Контранатантные мигранты	<u>1</u> 1	<u>5.6</u> 0	<u>0</u> 0	<u>94.4</u> 100
	Рыбы из дневных прибрежных скоплений	<u>1</u> 1	<u>5</u> 0	<u>0</u> 0	<u>95</u> 100
Добавление «запаха зоопланктона»	Контранатантные мигранты	<u>1</u> 1	<u>5</u> 0	<u>0</u> 0	<u>95</u> 100
	Рыбы из дневных прибрежных скоплений	<u>2</u> 2	<u>5</u> 0	<u>0</u> 0	<u>95</u> 100

Примечание. Над чертой – дневная освещённость, под чертой – ночная.

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

(табл. 7). Таким образом, запах зоопланктона не влиял на изучаемое миграционное поведение (Pavlov et., 2015). 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 прибрежий 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 молоди 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 молоди 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 молоди 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 покатную 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 покатную 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 притоковой 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. То есть реореакция у одних и тех же рыб противоположная при наличии «запаха озера» и его отсутствии.

Таким образом, для достижения нагульного озера ранней молоди нерки недостаточно только реакции на течение. Необходимо сочетание двух факторов: течения и «запаха озера». В целом эффекты взаимодействия течения и «запаха озера» на мигрирующих и не мигрирующих рыб представлены в таблице 8.

Таблица 8. Результаты действия течения и «запаха озера» на раннюю молодь нерки.

Течение	«Запах озера»	Действие на мигрирующих рыб	Действие на немигрирующих рыб
есть	есть	Контранатантная миграция	Предотвращение выноса из озера в исток
есть	нет	Покатная миграция	Предотвращение захода в притоки озера
нет	есть	Прекращение миграции	Обитание в озере
нет	нет	Ранняя молодь может отстаиваться в устьевых участках ручьёв, впадающих в вытекающую реку (Brannon, 1972)	О заходе ранней молоди в устьевые участки притоков озера у нас нет данных

«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 «запаха 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Акулин В.Н.* Сезонные изменения содержания жира у молоди красной и у кормового зоопланктона оз. Дальнего // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Магадан, 1968. Т.64. С. 81–90.
2. *Асланова Н.Е.* Экспериментальное изучение поведения рыб в потоке. // Докл. ВНИРО, 1952. Вып. 1. С. 13–18.
3. *Бугаев В.Ф.* Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) // М.: Колос, 1995. 464 с.
4. *Бугаев В.Ф.* Рыбы бассейна реки Камчатки (численность, промысел, проблемы) // Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2007. 192 с.
5. *Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е.* Нагульно-нерестовые озёра азиатской нерки (включая некоторые другие водоёмы ареала) // Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008. 280 с.
6. *Бугаев В.Ф., Маслов А.В., Дубынин В.А.* Озерновская нерка (биология, численность, промысел). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. 156 с.
7. *Введенская Т.Л.* Кормовая база молоди нерки на нерестилищах озера Курильское (Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана, 2009. Вып. 15. С. 71–87.
8. *Ганжа Е.В., Павлов Е.Д., Костин В.В., Павлов Д.С.* Суточная динамика тиреоидных и половых стероидных гормонов в крови годовиков жилой формы черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Известия РАН. Серия биологическая, 2015. № 1. С. 90–94.
9. *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.

10. 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.
11. 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.
12. 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, 2014а. С. 68–73.
13. 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, 2014б. С. 20.
14. 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.
15. Кириллов П.И. Питание и поведение личинок плотвы *Rutilus rutilus* в период покатной миграции: дисс. канд. биол. наук: 03.02.06 / Кириллов Павел Иванович. – М., 2002. 114 с.
16. Кириллов П.И. Питание личинок плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) в период интенсивной покатной миграции // Вопросы ихтиологии, 2001. Т. 41. Вып. 6. С. 828 – 834.

17. Кириллов П.И. Суточная динамика питания личинок плотвы в период их покатной миграции в реке Б. Коша // Вопросы морфологии и экологии животных. Сборник научных трудов ТвГУ. Тверь, 1997. С. 34–39.
18. Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С. Особенности освоения нагульного водоёма молодью нерки *Oncorhynchus nerka* в первый год жизни в бассейне Курильского озера // Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоёмов. Сборник материалов Всероссийской научной конференции, посвящённой 100-летию со дня рождения Игоря Ивановича Куренкова (7–9 октября 2015 г., г. Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. С. 59–65.
19. 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.
20. Кириллова Е.А., Лепская Е.В., Кириллов П.И. Первичное расселение ранней молоди мальмы *Salvelinus malma* и нерки *Oncorhynchus nerka* в ручье Золотой ключ (бассейн оз. Курильского, юго-западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы XI международной научной конференции, посвящённой 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2010. С. 266–269.
21. Кириллова Е.А., Павлов Д.С. Миграции молоди нерки *Oncorhynchus nerka* и мальмы *Salvelinus malma* первого года жизни в водотоках бассейна Курильского озера // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова, 2011. Вып. 5. С. 209–216.
22. Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Лёгк. и пищ. пром-ть, 1981. 208 с.
23. Козлов В.И. Справочник фермера-рыбовода. 2012. Режим доступа: <http://www.fishportal.ru/references/fermer>

24. *Костин В.В.* Экологическая зональность изъятия стока и скат рыб через Цимлянскую ГЭС // Поведение рыб. Материалы докладов V Всероссийской конференции. 8–9 ноября 2014 г., Борок, Россия. Кострома: Костромской печатный дом, 2014. С. 113–118.
25. *Костин В.В., Павлов Д.С.* Стереотипы миграционного поведения молоди рыб в реках // V Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 99.
26. *Крохин Е. М., Крогиус Ф. В.* Очерк Курильского озера и биологии красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в его бассейне // Тр. Тихоок. комитета. М., Л.: Изд. АН СССР, 1937. С. 3–165.
27. *Мантейфель Б.П.* Адаптивное значение периодических миграций водных организмов // Вопросы ихтиологии, 1959. Т. 5. Вып. 13. С. 3–15.
28. *Мантейфель Б.П.* Вертикальные миграции морских организмов. I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона // Труды ИМЖ АН СССР, 1960. Вып. 13. С. 62–117.
29. *Мантейфель Б.П.* Вертикальные миграции морских организмов. II. Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов // Труды ИМЖ АН СССР, 1961. Вып. 39. С. 5–46.
30. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
31. *Натензон М.М.* Исследование поведения ранней молоди кеты и радужной форели в потоке воды и у сетчатых заграждений. // Биологические основы применения рыбозащитных и рыбопропускных сооружений. М., 1978. С. 138–147.
32. *Нечаев И.В., Павлов Д.С., Никандров В.Я.* Развитие этолого-физиологической дифференциации между пестрятками и серебрянками атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии, 2007. Т. 47. № 6. С. 799–818.
33. *Павлов Д.С.* Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.

34. Павлов Д.С. О взаимосвязи особенностей проявления безусловнорефлекторной реакции на течение с экологией животного // В кн.: I Всесоюзное совещание по экологическим и эволюционным аспектам поведения животных. М.: Наука, 1972.
35. Павлов Д.С. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука, 1970. 148 с.
36. Павлов Д.С. Отношение молоди рыб к потоку воды и ориентация в нём // Зоологический журнал, 1966. Т. 45. Вып. 6. С.891–896.
37. Павлов Д.С., Барекян А.Ш., Рипинский И.И., Островский М.П., Большов А.М. Экологический способ защиты рыб на повороте струй открытого потока // М.: Наука, 1982. 112 с.
38. Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в реке Озерная и озере Курильское // Вопросы ихтиологии, 2013. Т. 53. № 1. С. 87–95. [J. Ichthyol. 53 (1), 70–78 (2013)].
39. Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Шевляков Е.А., Маслов А.В. Миграции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в реке Озерной (юго-западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XI междунар. науч. конф., посвящённой 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2010а. С. 290–293.
40. 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)].
41. 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, 2010б. С. 325–329.
42. Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*:

- реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопросы ихтиологии, 2010в. Т. 50. № 2. С. 251–261.
43. Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 2007а. 213 с.
44. Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 1999. 256 с.
45. Павлов Д.С., Михеев В.Н., Василев М.В., Пехливанов Л.З. Питание, распределение и миграция молоди рыб из водохранилища «Александр Стамболийски» (НРБ) // М.: Наука, 1988. 120 с.
46. Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
47. Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Нефедова З.А., Васильева О.Б. Липидный статус и характер питания молоди лососёвых в год, предшествующий миграции в море, как факторы, определяющие их будущую смолтификацию // Вопросы ихтиологии, 2007б. Т. 47. № 2. С. 247–252. [J. Ichthyol. 47 (3), 241–245 (2007)].
48. Павлов Д.С., Нечаев И.В., Костин В.В., Шиндавина Н.И. Влияние укрытий и пищевых ресурсов на смолтификацию молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии, 2008. Т. 48. № 5. С. 634–638.
49. Павлов Д.С., Нечаев И.В., Лупандин А.И. и др. Гормональные механизмы покатной миграции личинок плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии, 1998. Т. 38. № 2. С. 257–266.
50. Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В. Содержание тиреоидных и половых стероидных гормонов у сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из двух пространственных группировок при разной продолжительности голодания // Известия РАН. Серия биологическая, 2015. № 4. С. 415–422.
51. Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у двух фенотипических форм молоди черноморской

- кумжи *Salmo trutta labrax* // Вопросы ихтиологии, 2014. Т. 54. № 4. С. 470–478.
52. Павлов Д.С., Пахорук А.М. Биологические основы защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения. // М.: Пищ. пром-сть, 1973. 208 с.
53. Павлов Д.С., Пономарева В.Ю., Веселов А.Е., Костин В.В. Реореакция как механизм формирования фенотипических групп у ранней молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопросы ихтиологии, 2010д. Т. 50. № 4. С. 548–553.
54. Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 413 с.
55. Павлов Д.С., Тюрюков С.Н. Роль гидродинамических стимулов в поведении и ориентации рыб вблизи препятствий // Вопросы ихтиологии, 1988. Т. 28, № 3. С. 303–314.
56. Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В., Павлов Д.С. Цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у пестряток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Онтогенез, 2015. Т. 46. № 5. С. 338–345.
57. Пономарева В.Ю. Влияние скорости течения в месте обитания на критическую скорость течения у рыб // Курсовая работа, 2008. Хранится в библиотеке кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ. 37 с.
58. Попова И.К., Лёгкий Б.П. 1984. Покатная миграция молоди плотвы и гольяна, влияние на неё абиотических и биотических факторов среды и особенностей поведения каждого вида // Поведение и распределение рыб. М.: Наука. С. 48–74.
59. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология. М.: Мир, 1967. 768 с.
60. Пучков Н.В. Физиология рыб. М.: Пищепромиздат, 1954. 371 с.
61. Сабуренков Е.Н., Сбикин Ю.Н., Павлов Д.С. О скоростях движения рыб // Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений. М.: Наука, 1967. С. 124–136.

62. *Сынкова А.И.* О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах // Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии, 1951. Т. 34. С. 105-121.
63. *Сыроватский И.Я.* О биологической роли и рыбохозяйственном значении судака в водохранилищах // Зоол. журн., 1953. Т.32. Вып. 3. С. 480–483.
64. *Шкура В.Н., Кобец В.Н.* и др. О возможности использования мелких «модельных» рыб при выборе местоположения рыбопропускных устройств // Рыбное хоз-во, 1973. № 11. С. 22–25.
65. *Шмидт П.Ю.* Миграции рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1947. 361 с.
66. *Шовен Р.* Поведение животных. М.: Мир, 1972. 490 с.
67. *Arnold G.P.* Rheotropism in fishes // Biol. Rev., 1974. № 49. P. 515–576.
68. *Blaxter J. H. S.* Swimming speeds of fish // Fish Behavior in Relation to fishing techniques and Tactics. Bergen, Norway, 1967. P 1–32.
69. *Bodznick D.* Calcium ion: an odorant for natural water discriminations and the migratory behavior of sockeye salmon // J. Comp. Physiol., 1978a. Vol. 127. P. 157–166.
70. *Bodznick D.* Water source preference and lakeward migration of sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*) // J. Comp. Physiol., 1978b. Vol. 127. P. 139–146.
71. *Bowler B.* Factors influencing genetic control in lakeward migrations of cutthroat trout fry // Transactions of the American Fisheries Society, 1975. Vol. 104. P. 474–482.
72. *Brannon E.L.* Genetic control of migrating behavior of newly emerged sockeye salmon fry // International Pacific Salmon Fisheries Commission Progress Report 16, 1967.
73. *Brannon E.L.* Mechanisms controlling migration of sockeye salmon fry // International Pacific salmon fisheries commission. Bull. XXI, 1972. 86 p.
74. *Brett J.R., Hollands M., Alderdice D.F.* The effect of temperature on the cruising speed of young sockeye and coho salmon. // J. Fish. Res. Board Can., 1958. Vol. 15. № 4. P. 587–605.

75. *Burgner R.L.* Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories. C. Groot and L. Margolis (ed.). Vancouver, Canada: UBC Press, 1991. P. 3–117.
76. *Dewitz J.* Über den Rheotropismus bei Tieren // Anat. und Physiol. Suppl., 1899. S. 231–244.
77. *Dijkgraaf S.* The functioning and significance of the lateral line organs // Biol. Rev. Cambridge Phyloc. Soc., 1962. Vol. 38. № 1. P. 51–105.
78. *Dijkgraaf S.* Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen // Z. vergl. Physiol., 1933. Bd. 20. H. 1–2. S. 162–214.
79. *Fraenkel G.S., Gunn D.L.* The orientation of animals. New York and London: Dover Publ. Incorp., 1961. 376 p.
80. *Fraenkel G.S., Gunn D.L.* The orientation of animals. Oxford: Clarendon Press, 1940. 352 p.
81. *Gray J.* Pseudo-rheotropism in fishes // J. Exp. Biol., 1937. Vol. 14. P. 95–103.
82. *Harden-Jones F.R.* Fish migrations. London: Arnold, 1968. 325 p.
83. *Hartman W.L., Strickland C.W., Hoopes D.T.* Survival and behavior of sockeye salmon fry migrating into Brooks Lake, Alaska // Trans. Amer. Fish. Soc., 1962. Vol. 91. № 2. P. 133–139.
84. *Hensleigh J.E., Hendry A.P.* Rheotactic response of fry from beach-spawning populations of sockeye salmon: evolution after selection is relaxed // Can. J. Zool., 1998. № 76. P. 2186–2193.
85. *Kaya C.* Responses to water current of young Arctic grayling from populations that spawn in a lake inlet or outlet stream // Trans. Am. Fish. Soc., 1989. Vol. 118. P. 474–481.
86. *Kaya C.* Rheotactic differentiation between fluvial and lacustrine populations of Arctic Grayling (*Thymallus arcticus*) and implications for the only remaining indigenous population of fluvial «Montana Grayling» // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1991. Vol. 48. P. 53–59.

87. *Kostin V. V., Stolbunov I. A.* Type of roach *Rutilus rutilus* (L.) reoreaction in the early ontogenesis as a factor determining its distribution // *Inland Water Biology*, 2016a. Vol. 9. № 2. In press.
88. *Kostin V.V., Zvezdin A.O., Pavlov D.S., Golovanov V.K., Mavrin A.S., Martem'yanov V.I., Kapshay D.S.* Comparison of behavioral and physiological-biochemical indices in fingerlings roach *Rutilus rutilus* from river Ild and Ild gulf of Rybinsk reservoir // *Inland Water Biology*, 2016b. Vol. 9. №3. In press.
89. *Lyon E.P.* On rheotropism. 1. Rheotropism in fishes // *Amer. J. Physiol.*, 1904. Vol. 12, № 2. P. 149–161.
90. *Lyon E. P.* Rheotropism in fishes // *Biol. Bull.*, 1905. Vol. 8. P. 38–52.
91. *McCart P.* Behavior and ecology of sockeye salmon fry in the Babine River // *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1967. Vol. 24. P 375–428.
92. *Meek A.* The migration of fishes. L., 1916. 427 p.
93. *Moore J.* Parasites and the behavior of animals // Oxford Univ., Press, Oxford, 2002. 295 p.
94. *Nemeth M., Krueger C., Josephson D.* Rheotactic response of two strains of juvenile landlocked atlantic salmon: implications for population restoration // *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2003. Vol. 132. P. 904–912.
95. *Pavlov D.S., Kirillova E.A., Kirillov P.I.* Patterns and some mechanisms of downstream migration of juvenile salmonids (with reference to the Utkholok and Kalkaveyem Rivers in Northwestern Kamchatka) // *J. Ichthyology*, 2008. Vol. 48. № 11. P. 937–980.
96. *Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V., Shindavina N.I., Nikandrov V.Y.* Etho-biochemical mechanisms of early differentiation in juveniles of the Atlantic salmon *Salmo salar* // *Journal of Ichthyology*, 2009. Vol. 49. №. 11. P. 1081–1091.
97. *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. №. 11. P. 977–984.

98. Pon L.B., Hinch S.G., Wagner G.N., Lotto A.G., Cooke S.J. Swimming performance and morphology of juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*: comparison of inlet and outlet fry populations // Environ. Biol. Fish., 2006. Vol. 78. P. 257–269.
99. Raleigh R.F. Genetic control in the lakeward migrations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) fry // J. Fish. Res. Board Can., 1967. Vol. 24. P. 2613–2622.
100. Renschen K. Rheotactic responses of two age groups and two strains of coaster brook trout fry. 2009. Access mode: http://derekogle.com/capstones/renschens_BKT_finalreport.pdf
101. Scheuring L. Die Wanderung der Fische. 1 // Ergebn. Biol., 1928. Bd. 3. S. 405–691.
102. Stahl E. Zur Biologie der Mycomyceten // Bot. Z., 1884. Bd. 42. S. 145–156.
103. Verworn M. General physiology. London: Macmillan, 1899. 615 p.
104. 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. №. 3. P. 287–295.