

Д.С. Павлов А.И. Лупандин В.В. Костин

МЕХАНИЗМЫ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ МОЛОДИ РЕЧНЫХ РЫБ

НАУКА



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
A.N. SEVERTSOV INSTITUTE OF ECOLOGY AND EVOLUTION

D.S. Pavlov A.I. Lupandin V.V. Kostin

**MECHANISMS OF DOWNSTREAM
MIGRATION OF YOUNG FISH
LIVING IN RIVERS**



MOSCOW NAUKA 2007

Д.С. Павлов А.И. Лупандин В.В. Костин

МЕХАНИЗМЫ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ МОЛОДИ РЕЧНЫХ РЫБ



МОСКВА НАУКА 2007

УДК 59
ББК 28.693.32
П12

Ответственный редактор
доктор биологических наук
В.Н. МИХЕЕВ

Рецензенты:
доктор биологических наук *М.И. ШАТУНОВСКИЙ*,
доктор биологических наук *В.В. РОЖНОВ*

Павлов Д.С.

Механизмы покатной миграции молоди речных рыб / Д.С. Павлов, А.И. Лупандин, В.В. Костин ; [отв. ред. В.Н. Михеев] ; Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. – М. : Наука, 2007. – 213 с. – ISBN 978-5-02-034191-3.

Монография является обобщением многолетних наблюдений и экспериментальных исследований механизмов покатной миграции молоди рыб в реках. Выявлены абиотические и биотические факторы среды, определяющие миграционное поведение рыб. При использовании комплекса поведенческих и биохимических тестов у молоди пресноводных рыб обнаружены две фенотипические группы, различающиеся по миграционному состоянию и стратегиям миграционного поведения. Выявлены новые поведенческие и физиологические механизмы покатной миграции и уточнена их классификация. Исследованы новые факторы и механизмы, определяющие суточную динамику покатной миграции рыб. Рассмотрены причины и типы покатной миграции. Обсуждается экологическая и эволюционная значимость этого явления.

Работа представляет интерес для ихтиологов, гидробиологов, специалистов в области рыбного хозяйства и охраны рыб, преподавателей и студентов биологических вузов.

Темплан 2006-II-153

ISBN 978-5-02-034191-3

- © Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, 2007
- © Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В., 2007
- © Редакционно-издательское оформление. Издательство «Наука», 2007

ВВЕДЕНИЕ

Миграции рыб – одно из наиболее сложных, разнообразных и интересных биологических явлений. Они различаются своей протяженностью, направленностью, функциональной ролью и формами проявления. Нерестовые (репродуктивные), кормовые (нагульные) и зимовальные миграции рыб вместе составляют единый миграционный цикл, который является неотъемлемым элементом их общего жизненного цикла (Никольский, 1974; Павлов, 1979; Pavlov, 1994).

Миграции рыб, как правило, тесно связаны с системой течений. Передвижение рыб против течения (контрнатантные миграции) обычно чередуется с передвижением вниз по течению (денатантные миграции) (Meek, 1916; Scheuring, 1928; Шмидт, 1947; Harden Jones, 1968; Northcote, 1978; Павлов, 1979; Thorpe, 1982 и др.). У пресноводных рыб денатантная миграция носит название – покатной миграции (downstream migration). В русскоязычной литературе синоним этого термина – скат рыб. Она представляет собой особую разновидность нагульной миграции и наиболее ярко выражена в ранние периоды онтогенеза. Это первая, и весьма важная часть миграционного цикла рыб, от которой зависят масштабы миграций в последующие периоды жизни, а также многие стороны экологии рыб (Павлов, 1979).

Адаптивное значение покатной миграции молоди заключается в том, что она способствует расселению рыб и использованию ими всей трофической части ареала (Чугунов, 1928; Шмидт, 1947; Марти, 1948, 1967; Woodhead, 1963; Гербильский, 1965; Harden Jones, 1968; Павлов, 1979, Pavlov, 1994; Павлов и др., 1981; Павлов и др., 1999; Pavlov et al., 2001). Эта миграция характерна как для проходных и полупроходных, так и для речных (туводных) рыб.

Существенное отличие покатной миграции от других миграций рыб заключается в использовании движущей силы потока для перемещения особей. Это позволяет молоди без дополнительных затрат энергии преодолевать громадные расстояния. В каждом водоеме покатная миграция может иметь свои отличия

тельные черты. Однако ее основные закономерности на ранних этапах развития рыб остаются неизменными.

В качестве основных закономерностей покатной миграции рыб рассматривают временную (сезонную и суточную) динамику и пространственное (вертикальное и горизонтальное) распределение мигрирующих особей, а также их продольное распределение по различным участкам реки (водотока).

Большой цикл исследований по закономерностям покатной миграции выполнен на молоди проходных лососевых рыб, которые мигрируют от мест размножения в реке к местам нагула в море (Clay, 1961, 1995; Митанс, 1967; Trefethen, 1972; Thorpe, 1982; Нестеров, 1985; Power et al., 1987; Cunjak, 1992; Веселов, Шустов, 1991; Power, 1993; Kazakov, 1994; Веселов, Калюжин, 2001; Калюжин, 2003 и многие другие). Эта миграция имеет свою специфику – у одних видов лососевых рыб она наблюдается в первый год жизни, а у других происходит после 1–5 лет обитания в речных условиях.

В течение длительного времени внимание авторов данной работы было сосредоточено на изучении покатной миграции речных видов рыб, у которых она наблюдается на ранних этапах онтогенеза (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981; Pavlov, 1994; Павлов и др., 1999; Pavlov et al., 2001). Такие исследования были проведены на многих реках России, но в основном на Верхней и Нижней Волге.

Особенно большой объем работ был выполнен на малых притоках Верхней Волги – реках Большая Коша и Держа, где численность молоди плотвы весьма велика, а ее доля относительно других рыб составляет 75–90%. Закономерности покатной миграции плотвы сходны со многими другими туводными видами рыб, поэтому в данной работе молодь плотвы явилась основным модельным объектом изучения для такого рода исследований. Однако для детального анализа отдельных механизмов покатной миграции привлекались результаты, полученные и на других видах рыб, обитающих в условиях Нижней Волги, в том числе и результаты, полученные на некоторых видах полупроходных и проходных рыб.

Закономерности покатной миграции молоди туводных речных рыб видоспецифичны и изменяются в онтогенезе, но они имеют и сходные черты, свойственные большинству видов рыб. Эти закономерности могут отличаться для водоемов, расположенных в разных широтах, и зависеть от размеров водотока.

Сезонная динамика ската молоди рыб тесно связана с определенными периодами их онтогенетического развития. В малых

реках у туводных карповых рыб покатная миграция начинается на ранних и завершается на поздних личиночных этапах (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981; Попова, Легкий, 1984; Нездолий, Кириллов, 1997). В больших водотоках, например на Нижней Волге, эта миграция продолжается дольше и прекращается на мальковых этапах (Танасийчук, 1950; Коблицкая, 1958; Павлов и др., 1981; Жидовинов, 1985; Pavlov, 1994; Дегтярева, 1991; Фомичев, 2000).

Суточная динамика покатной миграции во многом связана с изменением освещенности. В светлое время суток в водотоках с прозрачной водой покатная миграция практически отсутствует. Наиболее интенсивно скат рыб происходит в сумеречно-ночное время – при освещенности менее 1 лк (Павлов, 1970, 1979; Павлов и др., 1981; Pavlov, 1994).

Наряду с изучением закономерностей покатной миграции молоди рыб исследователи всегда проявляли повышенный интерес к причинам этого явления. Впервые Д.С. Павловым (1970, 1979) на основании выявленных закономерностей и отдельных экспериментальных работ были разработаны теоретические основы реализации покатной миграции, которые отражают достигнутый к тому времени уровень понимания механизмов и причин этого явления.

В дальнейшем оказалось, что понимание механизмов покатной миграции невозможно без знания закономерностей распределения и поведения рыб в прибрежье реки, где каждые сутки начинается и заканчивается эта миграция. Внимание исследователей неоднократно привлекало то, что у молоди полупроходных и жилых рыб даже в период интенсивной покатной миграции часть особей в темное время суток удерживается в прибрежье и не участвует в покатной миграции (Павлов, 1970, 1979; Pavlov, 1994; Павлов и др., 1981; Попова, Легкий, 1993). Это позволило авторам говорить о дифференциации молоди на две группировки – прибрежную (не мигрирующую) и русловую (мигрирующую). Такая дифференциация имеет место только в темное время суток, когда и наблюдается массовая покатная миграция молоди. Были предприняты неоднократные попытки проведения сравнительного анализа рыб из этих двух группировок: по средней длине тела, степени выживаемости, плавучести, интенсивности проявления фотореакции, двигательной активности, по их отношению к течению и к турбулентности потока (Павлов, 1970, 1979; Pavlov, 1994; Павлов и др., 1981, 1990, 1996; Попова, Легкий, 1984; Жидовинов и др., 1986; Легкий, Павлов, 1987; Дегтярева, 1991; Тарадина и др., 1992; Павлов, Лупандин,

1998; Pavlov et al., 1997). В результате было установлено наличие существенных различий между покатниками и теми рыбами, которые остаются в прибрежье. Например, для плотвы было показано, что мигрирующие рыбы отличаются от прибрежных большей длиной тела (Павлов и др., 1990) и более сильной положительной фотореакцией (Легкий, Павлов, 1987). Кроме того, были обнаружены некоторые биохимические различия у рыб из этих двух группировок (Нечаев и др., 1994). Однако в этих работах исследователи отмечали лишь различия в отдельных морфологических и биохимических показателях и в некоторых элементах поведения рыб, не раскрывая при этом целостной картины механизмов покатной миграции и их взаимосвязи с распределением рыб в прибрежье.

Данная работа направлена на раскрытие механизмов покатной миграции и выявление роли поведенческих реакций молоди в их реализации. В ней рассмотрены следующие вопросы: распределение и поведение рыб в прибрежье рек; возникновение и существование отдельных пространственно разобценных группировок молоди; поведенческие и биохимические отличия у рыб из этих группировок; особенности питания и распределения молоди в период ската. Все это дает новый взгляд на механизмы покатной миграции разных уровней – предпосылки миграции, ее реализацию и распределение скатывающейся молоди. В работе впервые рассмотрены механизмы прекращения ночной миграции молоди в утренние часы, обсуждаются миграционные стратегии поведения молоди, детерминизм покатной миграции, эволюционная значимость фенотипических группировок и классификация типов покатной миграции.

Данная монография является обобщением многолетних наблюдений и экспериментальных исследований миграционного поведения молоди рыб в реках. Работа выполнялась под руководством и непосредственным участием авторов. Сбор материала и первичный анализ результатов исследований осуществлялся студентами, аспирантами и сотрудниками лаборатории поведения низших позвоночных Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН). Важное значение имеют исследования, проведенные на Нижней Волге совместно с сотрудниками Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства (г. Астрахань) – В.И. Жидовиновым, Н.Г. Дегтяревой, Д.Г. Тарадиной и О.А. Фомичевым. Результаты всех этих исследований не только позволили уточнить механизмы покатной миграции, но и внесли определенный вклад в отдельные стороны теории миграций рыб.

Особое место в данной работе занимают биохимические исследования, в которых гормональные показатели молоди мы рассматривали как биохимический маркер, позволяющий понять и раскрыть действия изучаемых механизмов миграции. Это тестирование выполнялось сотрудниками ИПЭЭ РАН И.В. Нечаевым и Н.Н. Золотаревой. Эти работы во многом определили успех наших комплексных исследований. Неоценимую помощь в изучении питания рыб и его влияния на покатную миграцию молоди оказал сотрудник ИПЭЭ РАН П.И. Кириллов. Каждый из исследователей выполнял определенный этап или участок работы и внес свой вклад в изучение механизмов миграции молоди. Большая часть полученных результатов этих исследований была опубликована в совместных работах.

Авторы данной монографии, участвовавшие практически на всех этапах этой работы, поставили перед собой цель обобщить результаты многолетних исследований и дать общую картину современных представлений о механизмах покатной миграции молоди туводных рыб.

Мы благодарны сотрудникам ИПЭЭ РАН В.К. Нездолию и Р.В. Садковскому за ту помощь, которую они оказали при проведении наблюдений за поведением молоди рыб, в постановке экспериментальных работ и в сборе ихтиологического материала на реках Держа и Большая Коша; к.б.н. А.А. Ефремову за участие в сборе материала по плавательной способности личинок плотвы; М.П. Островскому за камеральную обработку проб по суточной динамике распределения личинок плотвы в прибрежье реки и помощь в сборе материалов; С.П. Мусатову за техническое обеспечение исследований; Н.В. Протасовой и В.Н. Михееву за ценные и полезные замечания, улучшившие текст данной работы; Е.Н. Букваревой за помощь при оформлении книги.

Данная работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проектам 96-04-49277; 99-04-48497; 02-04-48192, 05-04-48395, а также при частичной поддержке программы «Ведущие научные школы» РИ 112.0/001/404 и научной программы «Развитие научного потенциала высшей школы. Университеты России» РНП 2.1.1.7167.

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МЕХАНИЗМАХ ПОКАТНЫХ МИГРАЦИЙ МОЛОДИ РЫБ

Ранее нами уже неоднократно рассматривался весь комплекс причинно-следственных связей, реализующих покатные миграции рыб (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981, 1988, 1991, 1999; Pavlov, 1994). Излагаемые ниже теоретические представления о механизмах таких миграций сформировались преимущественно благодаря исследованиям, проведенным на реках и в меньшей степени на водохранилищах и озерах.

Рассматривая покатные миграции молоди рыб, можно выделить механизмы разных уровней (порядков). Механизмы первого порядка создают предпосылки миграции, второго – реализуют их, а третьего – определяют пространственно-временную структуру распределения уже скатывающихся рыб (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981; Pavlov, 1994 и др.). Следует отметить, что среди этих трех уровней механизмов покатной миграции два первых являются определяющими. От них зависит возникновение самой покатной миграции. Механизмы третьего уровня не участвуют в возникновении миграции, а только корректируют пространственное распределение скатывающихся рыб. Рассмотрим последовательно действие этих механизмов.

1.1. Предпосылки покатной миграции молоди рыб

Механизмы первого порядка создают предпосылки покатной миграции, к которым относятся комплексы врожденных поведенческих реакций и морфологических особенностей, определяющие характер пространственного распределения молоди и способствующие возникновению покатной миграции. Для начала миграции необходимо попадание рыб в поток. Как в реках, так и в водохранилищах основной предпосылкой этого является пелагическое распределение особей, которое обеспечивается различными адаптациями, как морфологическими, так и поведенческими.

Морфологические адаптации направлены на уменьшение удельного веса и создание положительной плавучести организ-

мов – обводнение икры; жировые включения в икре и в желточном мешке у предличинок; наличие плавательного пузыря у молоди более старших возрастных групп и возможность регуляции его объема, а следовательно, и плавучести рыб.

Поведенческие адаптации.

– *Неспецифические врожденные поведенческие реакции*, которые не связаны с наличием течения. К ним относятся: «свечки», способствующие подъему молоди от дна в толщу воды; положительная фотореакция; отрицательный тигмотаксис; предпочтение участков водоема с небольшим количеством визуальных ориентиров и, следовательно, избегание прибрежной растительности и пересеченного рельефа местности. Адаптивное значение этих реакций полифункционально. Они связаны с дыханием, защитой от хищников и с другими формами поведения. При наличии течения они ведут к проявлению покатной миграции.

– *Специфические поведенческие реакции* связаны с активным выходом рыб на течение. Изучение этих реакций было одной из основных задач данной работы, и они подробно рассматриваются в главе 5.

У рыб, не совершающих покатные миграции, имеется противоположный комплекс морфологических и поведенческих адаптаций, которые способствуют тому, что они могут выходить из-под воздействия течения или постоянно удерживаться в потоке. Так, реореакция позволяет им успешно сопротивляться сносу потоком. Отрицательная фотореакция способствует уходу рыб в придонные слои, а отрицательная плавучесть, наличие присосок и удлинённых грудных плавников обеспечивают им возможность удерживаться у дна. Предпочтение рыбами прибрежной растительности и пересеченного рельефа или избегание участков водоема с небольшим количеством визуальных ориентиров способствует перемещению рыб из потока в прибрежье со слабым течением или без него. Уход в убежище или в гидравлическую тень позволяет рыбам при необходимости выходить из-под воздействия течения. Весь этот комплекс адаптаций направлен в основном на то, чтобы молодь могла сохранить (локализовать) свое место обитания, и на то, чтобы удержать ее от сноса потоком.

1.2. Механизмы реализации покатной миграции

Механизмы второго порядка реализуют при наличии течения потенциальную возможность покатной миграции молоди, заложенную в ее распределении. Интересно, что реализация

этих возможностей происходит на фоне существования у рыб реореакции (реотаксиса) (Lyon, 1904; Павлов, 1972; Arnold, 1974; Павлов, 1979). Реореакция – это врожденное компенсаторное движение рыб против течения, препятствующее их сносу потоком. Поэтому для понимания механизмов покатной миграции необходимо знать, как происходит торможение или «нейтрализация» реореакции. В связи с этим кратко остановимся на особенностях проявления самой этой реакции, которая имеет ориентационную и локомоторную компоненты поведения.

Ориентация молодежи в потоке происходит с помощью органов зрения, осязания (Lyon, 1905; Dijkgraaf, 1933; Павлов, Пахоруков, 1983), органов боковой линии (Dijkgraaf, 1962) и лабиринта (Gray, 1937; Harden Jones, 1968). Ведущую роль в ориентации у ранней молодежи большинства видов играет зрение, а у некоторых донных рыб (осетровые) осязание (Павлов, 1970). Органы боковой линии и лабиринт позволяют рыбам ориентироваться в возмущенных потоках, содержащих вихревые зоны и градиенты скоростей течения (Павлов, 1979; Павлов и др., 1982; Павлов, Тюрюков, 1988).

Е.Р. Lyon (1904) установил, что зрительным механизмом ориентации рыб в потоке является оптомоторная реакция. Она проявляется в движении рыб за перемещающимися в их поле зрения визуальными ориентирами (Павлов, 1970; Arnold, 1974; Павлов, 1979). Особенности ориентации рыб в потоке воды не остаются постоянными в онтогенезе (Павлов, 1970, 1979). Например, у молодежи костистых рыб на ранних стадиях развития зрительный механизм является ведущим механизмом ориентации. Как только освещенность падает ниже пороговых величин для оптомоторной реакции, ранняя молодежь при нахождении в потоке сразу сносится течением. При этом пороговые величины освещенности для оптомоторной реакции у молодежи отдельных видов и возрастов различны.

Локомоторная активность рыб в потоке может быть охарактеризована рядом функциональных показателей: пороговая скорость – минимальная скорость потока, при которой возникает движение рыб против течения; критическая скорость – минимальная скорость течения, при которой рыба сразу сносится потоком воды; плавательная способность – продолжительность движения рыб на той или иной скорости течения. Типично донные рыбы обладают в 2–3 раза меньшими критическими скоростями, чем рыбы такого же размера, живущие в толще воды и у поверхности. Известно (Павлов, 1979), что критические скорости тече-

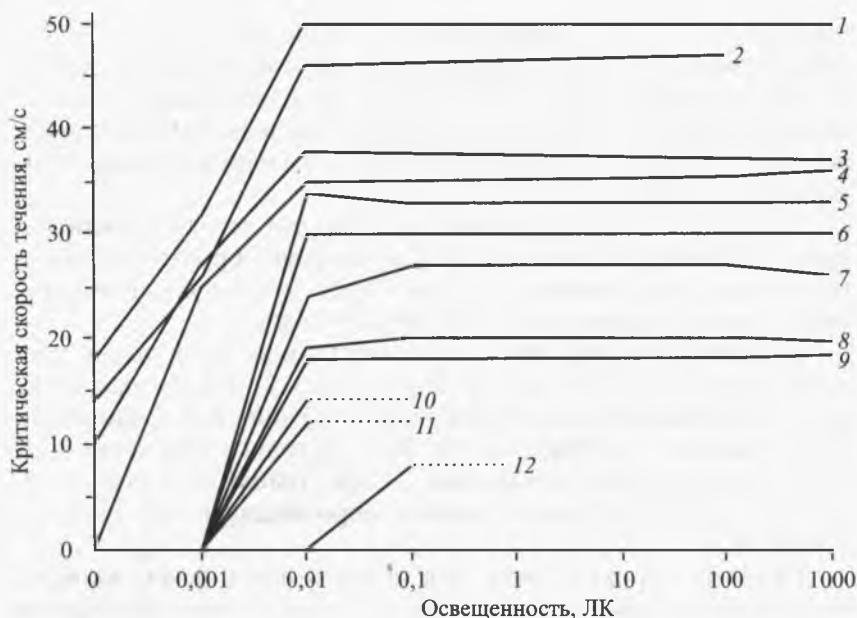


Рис. 1. Влияние освещенности на критическую скорость течения для молоди воблы (*Rutilus rutilus caspicus* (L.)) с разной длиной тела (по Павлову, 1979)

Длина тела:

1 - 33-34 мм, 2 - 31-32 мм, 3 - 29-30 мм, 4 - 27-28 мм, 5 - 25-26 мм, 6 - 23-24 мм, 7 - 21-22 мм, 8 - 19-20 мм, 9 - 16-18 мм, 10 - 14-15 мм, 11 - 12-13 мм, 12 - 8-9 мм

Fig. 1. The effect of illumination on critical current velocity for young caspian roach (*Rutilus rutilus caspicus* (L.)) of different body length (from Pavlov, 1979)

Body length:

1 - 33-34 mm, 2 - 31-32 mm, 3 - 29-30 mm, 4 - 27-28 mm, 5 - 25-26 mm, 6 - 23-24 mm, 7 - 21-22 mm, 8 - 19-20 mm, 9 - 16-18 mm, 10 - 14-15 mm, 11 - 12-13 mm, 12 - 8-9 mm

ния у рыб с ведущим механизмом зрительной ориентации во многом зависят от освещенности (рис. 1). Перемещение в зону потока, где скорости превышают критическую, — один из механизмов «нейтрализации» реореакции.

Локомоторная и ориентационная компоненты реореакции две стороны одного и того же явления. Поэтому ухудшение условий для ориентации или снижение локомоторной активности рыб под влиянием определенного физиологического состояния немедленно сказываются на проявлении этой реакции.

Следует также подчеркнуть, что реореакция носит обязательный характер только в равномерном потоке. В случае реоградиентных условий, которые чаще всего и встречаются в есте-

ственных условиях, реакция рыб на течение и их распределение в потоке оказываются совсем иными. Они или избирают определенные скоростные зоны в реоградиенте, или выходят из-под воздействия течения в укрытия, побережье и заливы. Естественно, что в последнем случае проявление покатной миграции невозможно.

Реореакция (локомоторная активность) может ослабевать при определенном физиологическом состоянии рыб или быть заторможена под влиянием других, более «сильных» поведенческих реакций и даже может уступать им место.

По характеру передвижений рыб с потоком формы покатных миграций могут быть различны (рис. 2): пассивные – снос рыб потоком в неориентированном по отношению к направлению течения состоянии; активные – активное движение вниз по потоку; активно-пассивные – когда рыбы ориентированы головой против течения и, слабо сопротивляясь ему, сносятся потоком.

Пассивные формы миграции связаны или с физической невозможностью рыб сопротивляться потоку из-за превышения критической скорости течения (предличинки, ранние личинки) или с прекращением (личинки, мальки на первых этапах развития) их ориентации против течения (зрительной – при уменьшении освещенности или при большой мутности воды, тактильной – при подъеме рыб от дна). При высокой прозрачности воды (более 30 см по диску Секки) эти миграции, как правило, имеют четкий сумеречно-ночной характер.

Следует подчеркнуть, что термин «пассивная миграция» отражает только форму перемещения рыб с потоком. Как показали результаты наших исследований (рис. 3), ее характерным признаком является отсутствие преимущественного направления в ориентации тела мигрирующих рыб, а следствием то, что скорость перемещения покатников относительно берегов практически равна скорости течения. Однако это не означает, что рыбы полностью пассивны и не проявляют никаких реакций. Они поддерживают дорзовентральное положение тела, проявляют фотореакцию и компенсаторную гидростатическую реакцию, реагируют на изменение скорости течения (Павлов, Штафф, 1981) и на градиент ее неравномерности (Павлов, 1979), на турбулентность потока (Павлов, Лупандин, 1998) и на различного рода гидродинамические стимулы, например, на ускорение потока (Павлов, Тюрюков, 1986). В последних случаях, как показали наши опыты и визуальные наблюдения в реке, молодь на некоторое время даже может восстанавли-

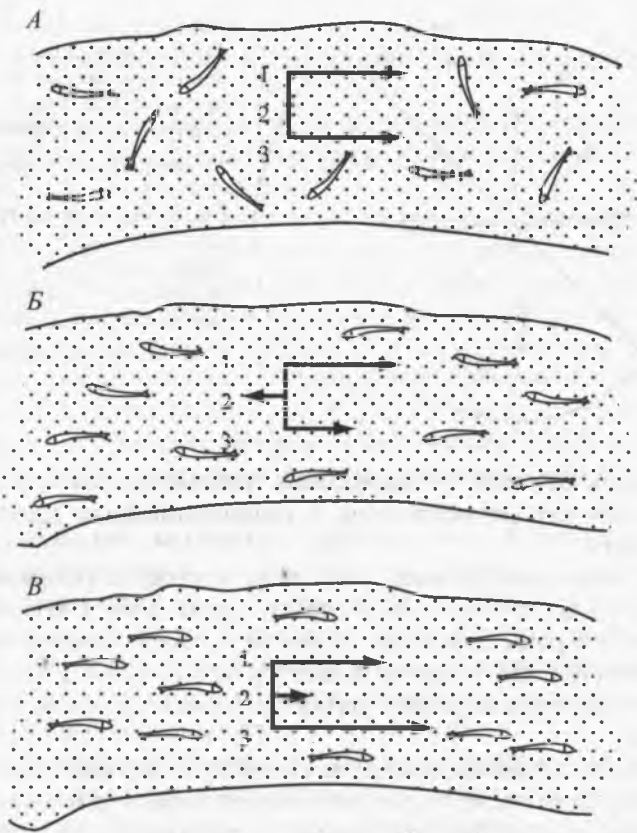


Рис. 2. Формы передвижения рыб при покатной миграции

A – пассивная, *Б* – активно-пассивная, *В* – активная формы. 1 – вектор скорости течения, 2 – вектор собственной скорости движения рыб, 3 – вектор суммарной скорости перемещения рыб

Fig. 2. Different forms of fish movements during their downstream migration

Passive (*A*), active-passive (*Б*), active (*В*) forms. 1 – vector of water current velocity, 2 – vector of an own swimming speed of a fish, 3 – vector of a resulting speed of fish net displacement

ливать свою ориентацию против течения и проявлять реореакцию.

Активно-пассивная форма покатной миграции наблюдается при резком снижении плавательной способности рыб под влиянием каких-либо факторов (голодание, низкая температура воды, ее загрязнение и др.). Однако ориентация особей против течения сохраняется, а скорость миграции равна или несколько меньше скорости потока. При этой форме покатной

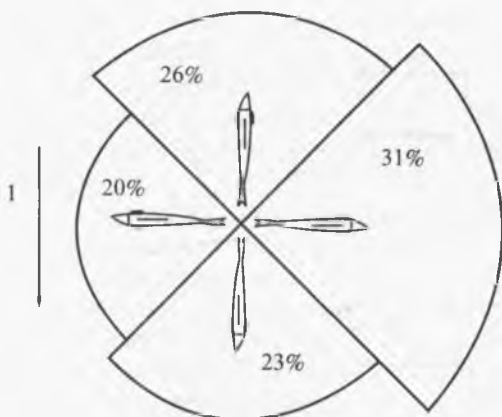


Рис. 3. Ориентация личинок плотвы относительно направления течения в речном потоке при массовой покатной миграции (р. Б. Коша, 1996 г.)

1 – направление течения

Fig. 3. Orientation of roach larvae depending on the direction of water current during their mass downstream migration (the Bol'shaya Kosha River, 1996)

1 – direction of the water flow

миграции, в отличие от пассивной, локомоторная компонента реореакции затормаживается, а ориентационная продолжает действовать.

При *активных* формах покатной миграции реореакция не проявляется и уступает место другим реакциям. Скорость рыб при таких миграциях больше скорости течения. Такая форма миграции обычно наблюдается в светлое время суток и характерна для более поздних периодов развития (мальки и рыбы старшего возраста).

Условия возникновения активных и активно-пассивных форм миграций носят более лабильный характер и часто связаны с изменчивыми биотическими факторами среды – с плотностью рыбного населения, с территориальным и агрессивным поведением особей или с недостатком корма. Отсюда более изменчивый по времени характер таких миграций и разнообразный размерный состав скатывающейся молодежи, в зависимости от конкретных условий в реке. Следует подчеркнуть, что на проявление этих форм миграции, особенно у ряда проходных рыб, непосредственное влияние оказывает достижение рыбами миграционного состояния (Баранникова, 1975), наблюдаемое, например, при смолтификации у лососевых. В этих случаях происходит торможение реореакции независимо от перечисленных выше факторов, а покатная миграция носит обязательный характер.

1.3. Механизмы формирования пространственного распределения покатной молоди

Механизмы третьего порядка формируют пространственное распределение уже скатывающихся рыб и могут быть как физическими, так и биологическими.

Физические механизмы имеют гидродинамическую природу и к ним относятся различного рода течения, возникающие внутри основного потока, способные перемещать молодь в различном направлении от главного вектора стокового течения. В реках – это образования разного масштаба, которые связаны с турбулентностью и реоградиентными условиями. В озерах и водохранилищах – это циркуляционные течения, возникающие в результате ветровых и конвекционных явлений и в большей мере проявляющиеся на границе водных масс и у берега.

Биологические механизмы представлены в основном поведенческими реакциями, возникающими в ответ на действие тех или иных факторов среды. К ним относятся: фотореакция, гидростатическая реакция, преференция в реоградиенте, термопреферендум, избегание зон загрязнения и зон с пониженным содержанием кислорода, а также реакции, возникающие в процессе пищевых и оборонительных взаимоотношений.

Биологические и физические факторы обычно действуют совместно. Для примера рассмотрим перераспределение покатной молоди на излуцинах рек. Молодь, мигрирующая в поверхностных слоях воды, оказывается у вогнутого берега, а мигрирующая у дна – у выпуклого берега (рис. 4). С одной стороны, это связано с физическими механизмами – винтообразный характер движения потока и развитие поперечной циркуляции скоростей течения на таких участках водотока вызывают перемещение поверхностных слоев воды к вогнутому, а донных – к выпуклому берегу излучины. Вместе с потоком происходит и перераспределение молоди. С другой стороны, для рыб, мигрирующих в поверхностных слоях, перераспределение связано и с такими биологическими механизмами, как: положительная фотореакция, положительная плавучесть и двигательная компенсаторная гидростатическая реакция. Они способствуют тому, что рыбы сопротивляются действию вертикальных составляющих скоростей течения и, как следствие, в наибольшей части удерживаются у поверхности потока в районе вогнутого берега излучины (Павлов и др., 1982).

Аналогичное сочетание действия физических и биологических механизмов можно наблюдать и в водохранилищах. Так, в

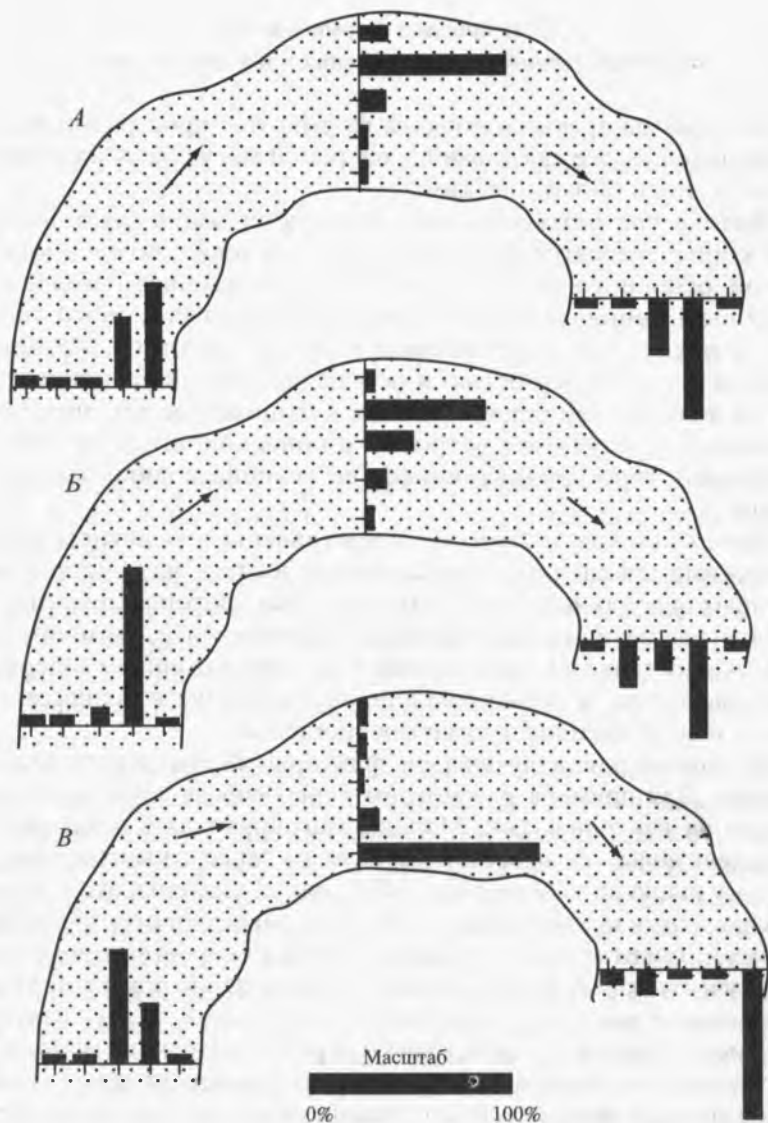


Рис. 4. Перераспределение личинок карповых рыб (16–20 мм) по ширине излучины реки на трех горизонтах

A – поверхность, *Б* – толща, *В* – дно. 100% – сумма концентраций во всех пробах на горизонте лова (Павлов и др., 1982)

Fig. 4. Redistribution of *Cyprinidae* larvae (16–20 mm) by the width of the river bend observed in three sampling horizons

A – water surface, *Б* – water column, *В* – bottom. 100% – a total concentration of fish numbers in all sampling horizons (Pavlov et al., 1982)

прибрежных зонах водоемов с замедленным водообменом часто имеют место циркуляционные течения, вызванные термической стратификацией и ветровыми воздействиями. В этих зонах пространственное перераспределение личинок и мальков, например, тюльки (Горин, 1985), в течение суток связано с их вертикальными миграциями, в основе которых лежат положительная фотореакция и изменение их плавучести с положительной (днем) на отрицательную (ночью). Днем, дрейфуя в поверхностном горизонте под действием ветровых течений, молодь скапливается в поверхностном слое прибрежных конвергенций вблизи жидких границ. Ночью, опускаясь в нижние горизонты, она попадает в область компенсационных течений и рассеивается в пределах их циркуляции.

Поэтому следует признать, что в большинстве случаев пространственное распределение покатной молоди определяется действием комплекса физических и биологических механизмов третьего порядка.

* * *

В целом теоретические положения о механизмах покатной миграции рыб, предложенные нами ранее (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981; Павлов, Лупандин, Костин, 1999), не претерпели существенных изменений. Механизмы первого порядка (морфологические адаптации и врожденные неспецифические и специфические поведенческие реакции) создают предпосылки покатной миграции. Механизмы второго обуславливают нейтрализацию (торможение) реореакции и способствуют, при наличии течения, реализации покатной миграции. А механизмы третьего порядка только корректируют пространственное распределение уже мигрирующих рыб.

Однако ряд составляющих этих механизмов, имеющих большое значение для понимания такого многогранного явления, как покатная миграция, оставались не изученными (наличие или отсутствие миграционного состояния у речных рыб; специфические поведенческие реакции, которые способствуют реализации покатной миграции; роль плавучести рыб в этом процессе, влияние турбулентности и др.). Этим вопросам и посвящена данная работа.

* * *

On the whole theoretical grounds concerning mechanisms of downstream migration of freshwater fish developed by us earlier (Pavlov, 1979; Pavlov et al., 1981; Pavlov, Lupandin, Kostin, 1999) have not been substantially changed. Mechanisms of the first order (morphological adaptations and innate nonspecific and specific behavioral reactions) create prerequisites of the downstream migration. Mechanisms of the second order determine neutralization (inhibition) of rheo-reaction and contribute to the realization of downstream migration in the presence of water currents. Mechanisms of the third order only modify spatial distribution of migrating fish.

However, some components of these mechanisms that are of great importance for understanding of such complex phenomenon as downstream migration have not yet been studied (presence or absence of migratory state in freshwater fish; specific behavioral reactions that contribute to realization of the downstream migration; the role of fish' buoyancy in this process and others). This work is devoted to these questions.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основные работы выполняли в весенне-летний период в 1993–2004 гг. на р. Большая Коша (рис. 5 А) – притоке Верхней Волги (Селижаровский район Тверской области). Ширина реки в месте проведения работ составляла 20–30 м, при глубине 0,30–0,50 м.

Эти исследования носили комплексный характер и включали в себя: наблюдения за поведением и распределением личинок в прибрежье и русле реки; выявление характеристик покатной миграции молоди и ее пространственной ориентации в период ската; определение биохимического статуса молоди; изучение питания личинок плотвы и его влияния на покатную миграцию; проведение натуральных исследований поведения молоди с использованием различных экспериментальных установок, располагаемых как в русле реки, так и в условиях полевой лаборатории. Описание конструкций используемых установок и методы исследований для удобства изложения будут представлены в соответствующих разделах монографии. Река Большая Коша долгое время являлась модельным полигоном для исследований, а молодь плотвы, численность которой была здесь наибольшей, являлась основным видом, используемым в наших работах. Отдельные опыты и наблюдения за поведением и распределением молоди плотвы, а также ряд экспериментальных работ были проведены на р. Держа (рис. 5 А) – притоке Верхней Волги (Зубцовский район Тверской области). Материалы по распределению и биохимической дифференцировке молоди окуня были собраны на Верхне-волжском водохранилище.

На Нижней Волге решались несколько другие задачи. Здесь основное внимание было уделено динамике перераспределения рыб в прибрежье водотоков и механизмам покатной миграции третьего порядка.

Совместно с Н.Г. Дегтяревой (Дегтярева, 1991; Павлов и др., 1995) были проведены крупномасштабные исследования по горизонтальному распределению покатной молоди и выполнены полевые эксперименты по мечению водных масс изотопом золота.



Рис. 5. Схема расположения участков исследований на Верхней (А) и Нижней (Б) Волге

● – места взятия проб

Fig. 5. Localization of investigated zones in the Upper (A) and in the Lower (B) Volga River

● – sampling sites

Исследования по вертикальному распределению покатной молоди проводили совместно с Д.Г. Тарадиной (Павлов, Лупандин, Тарадина, 1996; Тарадина, Павлов, Лупандин, 1997; Тарадина, 1999). В этой работе велись наблюдения не только в самой реке, но и выполнялся большой объем полевых экспериментов по определению показателей плавучести мигрирующих рыб (Павлов и др., 1996; Тарадина, Лупандин, 1996). Совместно с О.А. Фомичевым собирался материал по сезонной и суточной динамике распределения молоди в рыб прибрежье рек Нижней Волги (Фомичев, 1999; Pavlov, Lupandin, Fomichev, 2002), который во многом подтвердил существующие представления о механизмах перераспределения рыб в реках.

Исследования на Нижней Волге проводили в мае-августе 1994–1998 гг. на различных по ширине и по структуре прибрежной зоны водотоках (рис. 5 Б): на большом водотоке – первого порядка (р. Волга в районе с. Замьяны, с. Разночиновка, п. Ильинка), среднем – второго порядка (р. Старая Волга) и малых – третьего порядка (р. Вертячка – с. Лебяжье, р. Чаган). Максимальная ширина большого водотока составляла 1100 м, а глубина до 28 м; среднего – 300 м и до 7 м; а малых – 120 м и до 4 м, соответственно. В связи с тем, что в процессе сезонного изменения уровня воды в реке изменяется структура прибрежья, отбор ихтиологических проб проводили в половодье (май-июнь) и в межень (июль-август). Это дало возможность не только изучить особенности распределения рыб в условиях постоянно меняющихся биотопов прибрежья, но и проследить изменения этого распределения в онтогенезе молоди от ранних личинок до мальков.

2.1. Объекты исследований

На малых реках Верхней Волги традиционным объектом исследований являлись личинки плотвы *Rutilus rutilus* (L.). Основной объем работ был выполнен на личинках данного вида на этапах развития C_1 – D_2 . В реке Большая Коша доля молоди плотвы составляла 75–95% от всех других обитателей реки, что упрощало проведение работ и позволяло только частично контролировать видовой состав рыб в пробах. В групповых опытах допускалось не более 5% примеси личинок других видов рыб, среди которых встречались: елец (*Leuciscus leuciscus* (L.)), голавль (*Leuciscus cephalus* (L.)), голянь (*Phoxinus phoxinus* (L.)). Это позволило использовать плотву в качестве модельного объекта для наших исследований.

В работах на Нижней Волге учитывали всех мигрирующих рыб, но при анализе особое внимание обращали на массовых представителей семейства карповых (*Cyprinidae*) и окуневых (*Percidae*).

Камеральную обработку ихтиологического материала проводили согласно методических указаний А.Ф. Коблицкой (1981); определяли вид рыб, этап развития (по Крыжановскому) и стандартную длину тела рыб.

2.2. Методы наблюдений и сбора ихтиологического материала

Общую картину распределения и поведения молоди рыб в прибрежье рек оценивали по результатам круглосуточных визуальных наблюдений. В темное время суток для этих целей применяли прибор ночного видения или кратковременную подсветку фонарем.

В качестве орудий лова в прибрежье для ранней молоди использовали сачок, а для подросшей – мальковую волокушу. В малых реках Верхневолжья в русловом потоке покатников отлавливали конусной ихтиопланктонной сетью из капронового сита № 11, с площадью устья 0,2 м², а на Нижней Волге – с площадью устья 0,6 м². Покатников отлавливали в течение 10–20 мин. Для исключения травмирования при отлове живых покатников в куток орудий лова вшивали десятилитровую пластиковую емкость. Молодь в прибрежье отлавливали в местах без течения (лимноусловия) и на течении (реоусловия), а также на границе руслового потока и прибрежья. У рыб, отловленных в разных местах, сравнивали поведенческие, морфологические и биохимические показатели.

Ихтиологические пробы обрабатывали в зависимости от задач исследований. Для проведения экспериментальных работ отловленных рыб помещали в емкости и в дальнейшем использовали в опытах. После опыта определяли вид, этап онтогенеза и длину тела. Молодь, предназначенную для биохимических исследований, наркотизировали электрическим током, помещали в жидкий азот и перевозили в лабораторию для дальнейших исследований.

В 1996–1997 гг. параллельно с ихтиологическим материалом брали пробы потенциальных кормовых объектов молоди плотвы, используя стандартные методы (Киселев, 1956). Определял таксономический и размерный состав организмов. Систематическую принадлежность кормовых объектов устанавли-

ливали по Определителю пресноводных беспозвоночных (1977).

Анализ питания молодежи был выполнен по стандартным методикам (Методическое пособие, 1974). Для определения массы молодежи группу подсушенных личинок (по 5–10 экз.) взвешивали с точностью до 0,1 мг. Количественный анализ суточных изменений характеристик питания личинок проводили с применением индекса потребления (ИП) – отношения реконструированной массы пищи к массе тела рыбы. Для выявления основных объектов питания рассчитывали частные индексы потребления (Кириллов, 2001).

2.3. Методика исследований поведения молодежи рыб

Поведенческое тестирование личинок плотвы проводили в условиях речного полигона и в полевой лаборатории, расположенных на реках Большая Коша и Держа. Экспериментальные установки размещали как непосредственно в русле реки, так и в лабораторном помещении на берегу. Рыб для экспериментов отлавливали «мокрым» сачком и до опыта выдерживали в специальных емкостях, установленных в реке для поддержания естественных температур воды, в течение 12 ч. В зависимости от целей исследования днем в прибрежье отлавливали естественную смесь мигрантов и резидентов, ночью в реоусловиях и в русловом потоке ловили мигрантов, а в лимноусловиях – резидентов. Описание установок и конкретных методик проведения опытов приводится в соответствующих разделах работы.

2.4. Методика биохимических исследований икры и личинок

Личинок плотвы отлавливали на разных участках реки – в прибрежье (в лимноусловиях), в прибрежье (в реоусловиях) и в русловом потоке. Их обездвигивали электрическим током, сушили на фильтровальной бумаге, помещали в жидкий азот и отправляли в лабораторию института для биохимического тестирования. Такую же процедуру проводили и с личинками, которых использовали в экспериментах.

Оценку гормонального состояния рыб (Павлов, Нечаев и др., 1998) проводили по концентрации одиннадцати веществ,

содержащихся в их организме, принадлежащих к четырем гормональным системам. В гомогенате, полученном из отдельного эмбриона или личинки, определяли уровень содержания: катехоламинов – диоксифенилаланина (ДОФА), дофамина (ДА), гамма-ванилиновой кислоты (ГВК), норадреналина (НА) и адреналина (Адр); серотонина (5-НТ); стероидных гормонов – кортизола (Кл), кортизона (Кн) и кортикостерона (КС); тиреоидных гормонов – трийодтиронина (T_3) и тироксина (T_4).

Концентрацию указанных веществ устанавливали методом высокоэффективной жидкостной хроматографии с применением флуориметрического и электрохимического детекторов (Pavlov et al., 2001).

При анализе результатов использовали как частотное распределение концентраций отдельных веществ (S_i), так и комплексный показатель – нормированную среднюю концентрацию исследованных гормональных веществ (НСКГ):

$$\text{НСКГ} = \frac{\sum S_i}{n} = \frac{S_{\text{ДОФА}} + S_{\text{ДА}} + S_{\text{ГВК}} + S_{\text{НА}} + S_{\text{Адр}} + S_{5\text{-НТ}} + S_{\text{Кл}} + S_{\text{Кн}} + S_{\text{КС}} + S_{T_3} + S_{T_4}}{11}$$

где n – число исследованных веществ; S_i – средняя нормированная концентрация i -того вещества (ДОФА, ДА, ГВК и т.д.) в организмах личинок из исследуемой группы. Ее величину рассчитывали по формуле:

$$S_i = \frac{\sum C_{i,j}}{N_o}$$

где $C_{i,j}$ – нормированная концентрация i -того вещества в организме j -той особи из исследованной группы, N_o – количество особей из исследованной группы, у которых определили концентрацию данного вещества.

Нормированная концентрация i -того вещества в организме j -той особи определяли как:

$$C_{i,j} = \frac{K_{i,j}}{K S_i}$$

где $K_{i,j}$ – концентрация i -того вещества в организме j -той особи; $K S_i$ – средняя концентрация i -того вещества в организмах всех личинок, независимо от принадлежности к той или иной исследованной группе.

Следует подчеркнуть, что полученный показатель (S) применялся нами только для оценки степени близости исследованных групп личинок (для расчета эвклидова расстояния между группами в пространстве концентраций гормональных веществ). То есть мы использовали его только в качестве естественной метки для решения задачи выявления различий у рыб из разных групп и не вкладывали никакого иного биологического смысла в это понятие.

Кроме оценки гормонального состояния личинок проводили исследование обменных процессов: активность ферментов углеводного и белкового обменов (Павлов, Золоторева и др., 2001).

Функциональную активность симпто-адреналовой системы (САС) оценивали по активности начального (ключевого) фермента биосинтеза катехоламинов (КА) – тирозингидроксилазы (ТГ-азы), лимитирующего и регулирующего скорость биосинтеза КА в целом. А также по активности фермента заключительного этапа биосинтеза катехоламинов – фенилэтанолмин-N-метилтрансферазы, завершающего процесс биосинтеза КА образованием адреналина. Эти показатели определяли в шести временных точках: 0, 30, 60, 90, 120 и 150 мин (Матлина и др., 1975).

Для оценки биоэнергетических процессов, регулируемых гормонами САС, определяли концентрацию глюкозы (Nelson, 1944) и гликогена (Van der Kleij, 1951), а также активность одного из ключевых ферментов – глюкозо-6-фосфатазы (Г-6-Ф-зы) (Асатиани, 1951) в двух временных точках: 0 и 15 мин.

Интенсивность белкового обмена оценивали по содержанию общего белка (Lougu et al., 1951) и активности протеолитических ферментов (протеиназ), ответственных за катаболические процессы в организме. Последнюю определяли в двух временных точках: 0 и 120 мин (Граевская, Золоторева, 1985).

Каждое определение как концентрации указанных веществ, так и активности ферментов в каждой временной точке, проводили в гомогенате тканей нескольких рыб, взятых из исследуемой группы, пятикратно в навесках по 100 мг.

Для изучения влияния условий обитания личинок на содержание гормонов в их организме личинок плотвы отлавливали ночью в прибрежье в местах с течением и без него. Затем одну часть рыб из каждой группы помещали в лоток с течением, а другую – в такой же лоток без течения и выдерживали в этих условиях в течение 13 ч. После этого определяли концентрацию катехоламинов и стероидов у тестируемых рыб. Скорость течения в

лотке составляла 4 см/с и соответствовала скорости течения, наблюдаемой в реоусловиях. В ходе эксперимента рыб не кормили. В качестве контроля использовали третью часть личинок из каждой группы, которых сразу же после отлова обездвиживали электрическим током и далее определяли концентрацию исследуемых гормонов.

В другом опыте использовали только личинок, отловленных в реоусловиях, которых длительное время (112 ч) содержали в аквариумах без течения и обильно кормили зоопланктоном два раза в сутки. Пробы на содержание исследуемых веществ в организме этих личинок брали по истечении 39, 64 и 112 ч после посадки в аквариум.

Для биохимического тестирования использовали по 45–60 личинок из каждой опытной группы.

Для определения сроков начала биохимической дифференциации эмбрионов плотвы (Нечаев, Павлов, Глухова, 2000) использовали искусственно оплодотворенную икру, полученную от одной пары производителей, взятых из р. Большая Коша. После оплодотворения икру разделили на три части. Первую часть поместили в аквариум. Вторую часть – по одной икринке в бакпечатки с проточной водой. Третью часть, также поштучно, поместили в бакпечатки с инкубационной средой от общей кладки. Для поддержания такой среды каждые 4 ч проводили замену 1,5 мл воды в бакпечатках (25% от общего объема) на воду из аквариума с основной кладкой. Периодичность замены воды была установлена, исходя из времени возможного существования химических молекул белкового типа в биологической среде. Инкубацию всей икры проводили при температуре воды 19 °С.

В ходе эмбриогенеза из каждой части отбирали по 30–40 икринок для проведения биохимических тестов. Пробы были взяты на следующих стадиях развития: бластула, гастрюла, нейрула, открепление хвоста и при вылуплении предличинок. В опытах сравнивали биохимические показатели (уровень содержания ДОФА, ДА, ГВК, НА, Адр, Кл, Кн и КС), полученные при всех способах инкубации икры.

2.5. Объем материала

При проведении исследований было выполнено более 12 000 опытов, в которых использовано около 200 000 личинок рыб (табл. 1).

Таблица 1

Объем использованного материала

Вопросы исследования	Количество опытов (наблюдений) или взятых проб	Количество исследованных личинок рыб, экз.
Распределение молоди рыб в прибрежье Нижней Волги	2528 проб	197272
Суточная динамика покатной миграции личинок плотвы	126 проб	2153
Продольное распределение мигрантов и резидентов плотвы в малой реке	428 проб	428
Физиолого-биохимические показатели пространственных группировок молоди плотвы	534 пробы	534
Влияние условий обитания на устойчивость фенотипических группировок молоди плотвы	500 проб	500
Возникновение биохимической дифференцировки у личинок плотвы	896 проб	896 икринок и личинок
Обменные процессы у мигрантов и резидентов плотвы	130 проб	5200
Экспериментальное разделение личинок плотвы на группировки	1260 проб	1260
Двигательная активность личинок плотвы	516 опытов	6108
Реопреферендум личинок плотвы	1408 опытов	4822
Суточная динамика плавучести	207 опытов	15778
Питание личинок плотвы в период покатной миграции	137 проб	Исследовано 1597 кишечных трактов молоди плотвы.
Эффективность питания рыб в потоке и стоячей воде	128 опытов	328 мальков
Выход на поток личинок плотвы с разной накормленностью	27 опытов	540
Суточная динамика распределения мигрантов и резидентов плотвы в прибрежье реки	4186 проб для биохимического анализа и 52 пробы для морфологического анализа	8186
Оптомоторная реакция личинок плотвы	90 опытов	750

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛОДИ РЫБ В РЕКЕ

Распределение молоди в прибрежье рек изучалось параллельно с решением задач, связанных с исследованиями покатной миграции. В большинстве работ (Павлов, 1966; Павлов и др., 1981; Жидовинов и др., 1986; Дегтярева и др., 1989; Нездолий, Кириллов, 1997; Pavlov et al., 2001), посвященных этому вопросу, в основном отмечаются лишь факты обнаружения в прибрежье рыб того или иного вида. Динамике процесса перемещения молоди в прибрежье особого внимания в этих работах не уделялось. Следует признать, что роль прибрежной зоны водотоков в покатной миграции рыб исследована недостаточно полно. Тем не менее, именно здесь для молоди большинства видов рыб начинается и заканчивается эта миграция. Поэтому без знаний закономерностей распределения молоди в прибрежье невозможно понять механизмы реализации этого явления.

Прибрежная зона водотоков отличается большим многообразием. Для равнинных рек она представляет собой сложнейшую систему биотопов, которые постоянно преобразуются в течение вегетационного периода. С этим в основном связана неоднородность качественного и количественного состава ихтиофауны. Поэтому перед началом изучения распределения рыб в реке необходимо первоначально рассмотреть вопрос об экологической зональности водотоков и особенно прибрежной зоны. Без его решения понять биологические процессы в реке невозможно.

3.1. Экологическая зональность рек

Анализ данных литературы показал, что исследователями проделана большая работа по классификации мелководий водохранилищ и озер (Зернов, 1949; Ruthner, 1962; Фортунатов, 1959; Поддубный, 1971, 1990; Одум, 1975; Тимм, Тимм, 1986; Баканов, 1990; Герасимов, Поддубный, 1999; Павлов и др., 1999).

Реки в этом отношении рассмотрены в значительно меньшей степени (Жадин, 1947; Липин, 1950; Жадин, Герд, 1961; Констан-

Таблица 1 (окончание)

Вопросы исследования	Количество опытов (наблюдений) или взятых проб	Количество исследованных личинок рыб, экз.
Плавательная способность личинок плотвы	123 опытов	440
Механизмы горизонтального распределения покатной молоди (разные виды)	146 проб	3450
Механизмы вертикального распределения покатной молоди (разные виды)	251 проба	15852 личинок и мальков
Факторы, вызывающие прекращение покатной миграции плотвы	125 опытов	6550
Роль мотивации рыб в прекращении покатной миграции плотвы	56 проб	977

тинов, 1986) и без должной структуризации прибрежья. В.И. Жадин (1947) и А.Н. Липин (1950) в поперечном сечении реки выделяют постоянное (коренное) русло, ограниченное береговой линией в межень, и пойменное русло (пойму), затапливаемое в паводок. У А.С. Константинова (1986) находим деление реки на прибрежную часть – рипаль, срединную часть – медиаль и участок реки с наибольшей скоростью течения – стрежень. Следует отметить, что эти понятия для рек ввел в 1938 году П.П. Семенов-Тяньшанский (Дедю, 1989).

Однако все эти классификации не дают возможности установить четкую границу между выделенными участками реки и провести необходимую структуризацию прибрежья. Для этого потребовалось уточнить существующие классификации реки. Задачи наших исследований предопределили необходимость четкого разделения реки на экологические зоны и определение их границ. Результаты наблюдений за режимом скоростей течения, рельефом русла, составом грунтов, распределением макрофитов на различных участках исследуемых водотоков позволили провести разделение русла реки на две экологические зоны – прибрежную зону (прибрежье) и русловой поток.

Под прибрежной зоной мы понимаем ту часть поперечного сечения реки, которая с одной стороны ограничена урезом воды, а с другой – нижней кромкой распространения макрофитов в закрытом прибрежье, резким свалом глубин в открытом прибрежье или резким изменением градиента скоростей течения. Оставшаяся часть реки является русловым потоком.

В прибрежной зоне водотоков можно выделить два основных типа прибрежья – *открытое* и *закрытое*, которые различаются по отсутствию или наличию укрытий для молоди рыб, а также по глубине, ширине, скорости течения и типу грунтов. На Нижней Волге в открытом широком прибрежье преобладают песчаные грунты, а в узком – глинистые. Дно широких заросших макрофитами прибрежных зон покрыто песком и илом, а дно узких закрытых прибрежий представлено как илистыми, так и смешанными грунтами. В малых реках Верхней Волги перекаты сложены песчано-галечными грунтами с включением больших и средних валунов. В закрытом прибрежье рек отмечаются илистые, илисто-песчаные и глинистые грунты, которые являются основными и для плесов этих рек.

На основе дальнейшей детализации прибрежной зоны было проведено ее деление на относительно однородные экологические участки. Эти участки характеризуются особыми условиями (глубиной, скоростью течения, наличием макрофитов и типом



Рис. 6. Схема экологического районирования водотока (Pavlov, Lupandin, Fomichev, 2002)

Fig. 6. Ecological zones of a water flow (Pavlov, Lupandin, Fomichev, 2002)

грунтов). Они могут использоваться рыбами либо в ограниченный период времени, либо для определенных целей (питания, размножения, переживания неблагоприятных ситуаций и др.).

Деление побережья на участки производилось на основе постоянного комплекса признаков (экологических условий), зависящих в значительной мере от рельефа прибрежной зоны. Выделяли два характерных участка — мелководный и пограничный с русловым потоком. В широком и сложном по структуре побережье рассматривали и средний участок, отличающийся экологическими условиями от мелководного и пограничного (рис. 6).

Пограничный участок примыкает к русловому потоку и характеризуется резким изменением глубин, скоростей течения или границей распространения макрофитов. Его ширина в разных реках различна и составляет от 0,3 м в малых реках до 3 м в больших. *Мелководным участком* прибрежной зоны считается часть побережья от линии сопряжения сульды (уреза воды) до линии с глубинами до 0,2 м или пограничного участка. Этот участок побережья характеризуется не только малой глубиной, но отсутствием либо значительно меньшими скоростями течения относительно других участков побережья. *Средний участок* располагается между мелководным и пограничным. Его размеры определяются шириной прибрежной зоны и поперечными размерами двух других экологических участков.

Внутри экологических участков имеются станции, под которыми понимаются места с однородными абиотическими условиями. Сложная структура побережья определяет многообразие биотопов, но существуют такие, которые по гидравлическим режимам имеют сходные характеристики. В отдельных случаях мы

выделяли группу биотопов с наличием течения (реоусловия) и группу биотопов с его отсутствием (лимноусловия).

Реоусловия существуют на участках побережья, в которых вектор течения постоянен, а величина скорости выше пороговых величин для реореакции находящихся там рыб. Реоусловия всегда наблюдаются в пограничном участке побережья, но могут быть и в среднем его участке. *Лимноусловия* характерны для участков побережья, в которых течение отсутствует или оно не постоянно по направлению, и величина скорости течения ниже пороговых для рассматриваемых видов рыб. Такие условия могут наблюдаться как в мелководных, так и в средних участках прибрежной зоны.

Такая классификация побережья реки позволила четко выделить экологические участки и рассматривать распределение рыб как внутри этих участков, так и при перемещении молоди между ними.

3.2. Динамика распределения молоди рыб в прибрежье водотоков Нижней Волги

Настоящий раздел посвящен закономерностям распределения молоди карповых и окуневых рыб в прибрежной зоне водотоков Нижней Волги и связи этого распределения с покатной миграцией. Материал по этому вопросу был собран О.А. Фомичевым с коллегами из КаспНИРХ и ИПЭЭ РАН (Pavlov et al., 2002).

Исследования проводили в весенне-летний период (май-август) 1994–1998 гг. на различных по ширине и по структуре прибрежной зоны водотоках: большом – первого порядка (р. Волга в районе с. Замьяны, с. Разночиновка, п. Ильинка), среднем – второго порядка (р. Старая Волга) и малых – третьего порядка (р. Вертячка, р. Чаган). Максимальная ширина большого водотока составляла 1100 м, а глубина доходила до 28 м; в среднем – 300 м и до 7 м; а в малых – 120 м и до 4 м, соответственно.

В связи с тем, что в процессе сезонного изменения уровня воды в реке изменяется структура побережья, отбор ихтиологических проб осуществлялся в половодье (май-июнь) и в межень (июль-август). Это дало возможность не только изучить особенности распределения рыб в условиях постоянно меняющихся биотопов побережья, но и проследить изменения этого распределения в онтогенезе молоди от ранних личинок до мальков.

Уменьшение расхода воды, а соответственно, размеров русла, снижение скоростей течения, высоты и длины волны от нагонно-сгонных ветровых явлений и проходящих судов меняется от большого водотока к малому и оказывает существенное влияние на формирование структуры прибрежной зоны. Если для большого

и среднего водотоков дельты Волги характерно открытое побережье, то прибрежная зона малого водотока покрыта густыми зарослями разнообразных макрофитов, интенсивное развитие которых происходит уже в начальный период половодья.

Характеристика собранного материала. По данным Е.Н. Казанчеева (1981), достаточно распространенными в водотоках дельты Волги являются 34 вида рыб (без учета видового разнообразия сем. *Gobiidae*). В наших уловах отмечена молодь 31 вида рыб из 12 семейств. В прибрежье было отловлено 26 видов рыб из 8 семейств, а в русловом потоке – 29 видов рыб из 9 семейств. При этом в русловом потоке не было отмечено молодички *Esox lucius* (L.) и малой южной колюшки *Pungitius platygaster platygaster* (K.), а в прибрежной зоне – каспийской миноги *Caspiomyzon wagneri* (K.), налима *Lota lota* (L.), белорыбицы *Stenodus leucichthys* (G.), белоглазки *Abramis sapa* (Pallas) и белого амура *Ctenopharingodon idela* (Valenciennes). Следует также отметить, что ни в русловом потоке, ни в прибрежье не было отмечено молоди осетровых *Acipenseridae*.

В половодье в прибрежной зоне и русловом потоке в большем количестве отлавливалась молодь полупроходных карповых (вобла *Rutilus rutilus caspicus* (L.), лещ *Abramis brama* (L.)). К межени, по мере снижения интенсивности покатной миграции, происходило их постепенное замещение в прибрежной зоне туводными карповыми (густера *Blicca bjoerkna* (L.)), красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L.) и окуневыми (окунь *Perca fluviatilis* L.), а в русловом потоке – молодь сельдевых.

Во всех исследованных водотоках преобладала молодь воблы – до 89% в прибрежье и до 49% в русловом потоке. Следующими по численности в прибрежье являлись лещ, густера, красноперка, укляя (*Alburnus alburnus* (L.)) и окунь. Остальные виды рыб встречались здесь довольно редко.

В прибрежной зоне водотоков преобладала молодь карповых (92–99%), численность которых формировалась в основном за счет воблы (46,7–52,9%). Но если в большом водотоке доля уклей (37,5%) была близка к доле воблы, то в среднем и малом водотоках она оказалась значительно меньше. В этих водотоках возрастала доля леща – соответственно, 19,5% и 17,9%, густеры – 10,0% и 12,4%, красноперки – 4,2% и 9,7%. Окуневые были немногочисленны, и их доля увеличивалась от большого водотока к малому.

В русловом потоке так же, как и в прибрежье, преобладала молодь карповых (46,3–72,1%). Следующими по численности были сельдевые (23,0–41,2%), и совсем незначительную долю составляли окуневые (4,9–10,2%).

Таблица 2

Изменение средней концентрации (C , экз./м³) и средней длины (l , мм) молоди рыб в прибрежной зоне водотоков (Фомичев, 2001)

Виды рыб	Водоток первого порядка		Водоток второго порядка		Водоток третьего порядка		
	Половодье	Межень	Половодье	Межень	Половодье	Межень	
С (общая)	219,2	2,6	77,0	3,9	188,3	18,6	
Вобла	C	124,1	1,2	46,5	1,4	131,3	5,5
	l	16,5	32,9	17,1	25,6	16,5	27,9
Лещ	C	4,4	0,4	14,2	0,9	1,8	3,2
	l	19,0	26,7	19,4	23,3	19,1	22,9
Густера	C	0,8	0,4	0,8	1,2	2,9	4,7
	l	16,6	28,9	14,1	22,1	15,3	18,4
Красноперка	C	24,6	0,2	4,0	0,1	35,1	2,7
	l	16,5	37,3	14,3	28,9	13,8	20,2
Окунь	C	0,4	0,01	0,9	0,01	1,1	0,5
	l	25,6	45,0	20,4	36,0	22,1	35,8

Концентрация молоди в прибрежье во всех рассматриваемых водотоках была на два порядка выше, чем в русловом потоке. В половодье эти концентрации особенно велики в прибрежных биотопах большого водотока первого порядка. В межень сокращение численности молоди происходило в большей мере в широких водотоках первого и второго порядка, нежели в узких малых водотоках третьего порядка (табл. 2). В этот период по мере спада уровня воды и уменьшения интенсивности покатной миграции численность молоди в реке заметно сокращалась. Но в прибрежной зоне количество молоди уменьшалось в меньшей степени, чем в русловом потоке. Это обусловлено тем, что подросшая молодежь использует прибрежную зону уже в большей мере для нагула, чем для кратковременных остановок в начальный период покатной миграции.

Сокращение численности молоди в больших водотоках первого порядка происходит более интенсивно, чем в малых водотоках второго и третьего порядков (табл. 2). Это связано с тем, что в прибрежье малых водотоков лучше условия для обитания молоди. Здесь больше площадь закрытых биотопов, и поэтому ветровые сгонно-нагонные явления и высокие волны крупнотоннажных судов оказывают меньшее влияние на рыб. Однако и в малых водотоках наблюдается постепенное сокращение численности молоди, основная доля которой в меженный период уже мигрировала в кул-

тучную зону дельты и авандельту, а часть полупроходных видов в Северный Каспий (Танасийчук, 1950; Коблицкая, 1958, Белоголова, 1987). При этом численность молоди полупроходных видов сокращается в большей степени, чем речных.

Средняя длина молоди рыб в межень в прибрежной зоне рассматриваемых водотоков достоверно уменьшалась в направлении от большого водотока к малому ($p < 0,05$). Она была разной на различных участках и биотопах побережья и изменялась как по сезонам года (по мере естественного роста молоди и изменения структуры побережья), так и в течение суток (в результате перемещений рыб). Более крупная молодь предпочитала закрытые биотопы. Здесь в темное время суток средняя длина молоди даже несколько выше за счет удержания подростов вблизи ориентиров. В открытом побережье, наоборот, в темное время суток наблюдается уменьшение средней длины молоди относительно рыб, мигрирующих в русловом потоке. От уреза воды к границе с русловым потоком длина молоди возрастала за счет увеличения доли рыб более старшего возраста. Так, в мелководном участке сосредоточены преимущественно ранние и поздние личинки карповых, а в пограничном участке – мальки.

Распределение молоди в побережье. Днем в половодье при высоком уровне воды, повышенных скоростях течения и отсутствии водной растительности в открытом побережье водотоков первого и второго порядков молодь карповых предпочитала мелководные участки, где скорости течения относительно других участков минимальны (0,08–0,10 м/с). В малом водотоке, в котором преимущественно встречается закрытое побережье, со скоростями течения не более 0,06 м/с, молодь рыб обитала на всех его участках. Ночью основная масса молоди мигрировала в русловом потоке. В узком открытом побережье ночью молодь рыб практически отсутствовала. В широком побережье часть молоди оставалась и ночью. В отличие от большинства рыб, поведение которых описано выше, молодь уклейки с падением освещенности, напротив, перемещалась из руслового потока в широкое побережье. В этот период молодь карповых сосредоточивается вблизи укрытий. Для ранних личинок окуневых в этот период укрытия не имеют решающего значения, поэтому их скопления отмечены в открытых, более проточных участках побережья. По-видимому, более выраженный пелагический образ жизни и особенности питания в этот период онтогенеза (Чугунов, 1928; Васнецов, 1953) способствуют накоплению ранних личинок окуневых в открытых проточных биотопах различных участков побережья.

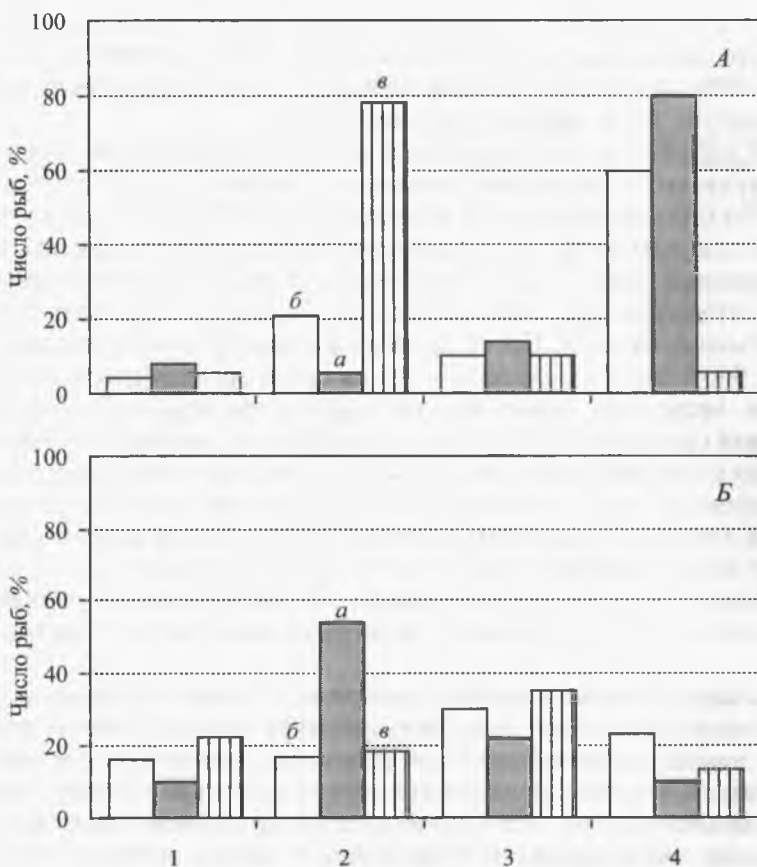


Рис. 7. Распределение молоди рыб в прибрежной зоне водотока первого порядка в период половодья на Нижней Волге (Pavlov et al., 2002)

А – день, *Б* – ночь; ранние личинки карповых (*а*), поздние личинки карповых (*б*), ранние личинки окуневых (*в*). Открытое побережье: 1 – глина, 2 – гравий, 3 – песок; закрытое побережье: 4 – песок, ил

Fig. 7. Young fish distribution in a nearshore zone of the first order water flow during high water in the Lower Volga River (Pavlov et al., 2002)

A – in the day time, *B* – at night; younger (*a*) and older (*b*) larvae of *Cyprinidae*, and younger larvae of *Percidae* (*в*). Open nearshore zone: 1 – clay, 2 – gravel, 3 – sand; protected nearshore zone: 4 – sand, silt

В распределении молоди прослеживается избирательное отношение к определенным грунтам. Большинство карповых обитает днем в закрытом побережье с мягкими заиленными грунтами, а окуневые в открытом побережье предпочитают жесткий гравийный грунт, фон которого служит им хорошей маскировкой. На глинистом грунте концентрация молоди всегда была ми-

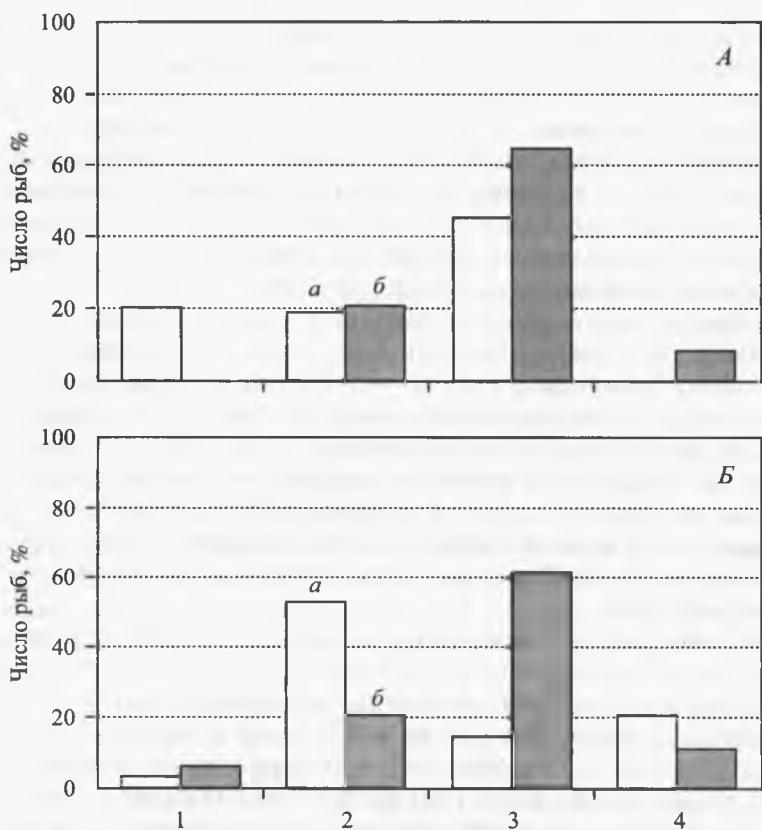


Рис. 8. Распределение молоди рыб в прибрежной зоне водотока первого порядка в межень на Нижней Волге (Pavlov et al., 2002)

A – день, *B* – ночь; поздние личинки сельдевых (*a*), мальки карповых (*б*). Открытое прибрежье: 1 – песок; закрытое прибрежье: 2 – ил, 3 – ракушка и ил, 4 – песок и ил

Fig. 8. Distribution of young fish in a nearshore zone of the first order water flow during mean water in the Lower Volga River (Pavlov et al., 2002)

A – in the day time, *B* – at night; older larvae of *Clupeidae* (*a*) and fry of *Cyprinidae* (*б*). Open nearshore zone: 1 – sand; protected nearshore zone: 2 – silt, 3 – shell and silt, 4 – sand and silt

нимальна. Однако ночью молодь рыб, независимо от состава грунта и наличия укрытий, относительно равномерно осваивает все участки прибрежья (рис. 7).

С наступлением межени, по мере спада уровня воды и с развитием зарослей макрофитов, основная доля карповых обитает в закрытом широком прибрежье с илистыми грунтами, рассредоточиваясь, в зависимости от возраста и времени суток, по всем участкам прибрежной зоны (рис. 8). Днем в открытом и слабо заросшем

макрофитами прибрежье большого и среднего водотоков молодь всех видов и возрастов придерживалась мелководного участка. В плотно заросшем макрофитами широком прибрежье малого водотока поздние личинки воблы, леща, густеры и красноперки обитали преимущественно у уреза воды. Мальки полупроходных (воблы и леща) в малом водотоке предпочитали находиться в пограничном с русловым потоком участке прибрежья. Часть из них с понижением освещенности перемещалась в средний участок и далее к урезу воды, а другая часть в русловой поток.

Молодь каспийской проходной сельди (*Alosa kessleri* (Grimm)) днем была отмечена в открытом широком прибрежье на пограничном с русловым потоком участке. Ночью до 73% поздних личинок сельди концентрировались на этом участке, но уже в закрытом прибрежье. Кроме того, в этот период суток в прибрежье отмечено увеличение концентраций типичных реофилов – мальков уклейки (до 86%). Очевидно, с падением освещенности молодь уклейки перемещается из руслового потока в прибрежную зону, стремясь сохранить место своего обитания.

Можно выделить несколько основных факторов, лимитирующих распределение молоди рыб в прибрежье. К ним следует отнести: скорость течения, рельеф дна и наличие укрытий.

По мере возрастания скорости течения и глубины воды от уреза к границе с русловым потоком одновременно с увеличением размеров и возраста рыб происходит снижение их концентрации. В закрытом прибрежье видовой состав молоди на всех участках примерно одинаковый. В открытом прибрежье количество видов уменьшается от уреза воды к границе с русловым потоком. Это связано с тем, что в открытом прибрежье скорости течения значительно выше, чем в закрытом. Поэтому для этого типа прибрежья небольшая глубина и пониженные скорости течения на мелководном участке способствуют накоплению здесь видов рыб, предпочитающих лимнические условия обитания. В то же время присутствие типичных реофилов – молодь сельди – отмечали в пограничном участке в зоне резкой смены скоростей течения с 0,06 до 0,40 м/с.

Суточная динамика перераспределения молоди рыб в прибрежье в основном совпадала в больших и малых водотоках. Особенности суточной ритмики перемещений молоди рыб в прибрежье водотоков тесно связаны с их видовой спецификой и возрастом, а также с распределением скоростей течения, с рельефом дна, с наличием и качеством укрытий и ориентиров.

Рассмотрим динамику перемещения молоди на примере полупроходной воблы и туводных видов – окуня и красноперки (рис. 9–13).

Ранняя молодь воблы днем в массовом количестве обитает в прибрежье, но в это время суток значительная часть ранних личинок, не только воблы, но и окуня, мигрирует в русловом потоке, что наиболее характерно для большого водотока (рис. 9 А, 12 А). В прибрежье молодь воблы придерживается ориентиров и укрытий (рис. 9 А–10 А), которыми в закрытом прибрежье являются урез воды, затопленные кустарники, кромка залитой луговой растительности, а в открытом – только урез воды.

В вечерние сумерки молодь воблы покидает эти биотопы прибрежья, ее концентрация в русловом потоке возрастает, а в утренние сумерки она возвращается обратно к прибрежным укрытиям и ориентирам. Однако в открытом прибрежье в пограничном с русловым потоком участке резких колебаний численности ранних личинок воблы в течение суток не наблюдалось (рис. 9 А). Это можно объяснить круглосуточной покатной миграцией ранних личинок этого вида (Дегтярева, 1991) и выходом части молоди из прибрежья в русловую поток как днем, так и ночью.

У поздних личинок воблы суточные перемещения рыб мало отличаются от динамики распределения ранних личинок. Все так же большинство рыб днем обитает на мелководном участке, в вечерние сумерки молодь переходит на пограничный участок, а затем к ночи в русловую поток. В утренние сумерки наблюдается обратный процесс перераспределения из руслового потока через пограничный участок на мелководье (рис. 9 Б).

Мальки воблы в открытом прибрежье обитают преимущественно в мелководье (рис. 9 В), а в закрытом – значительная их часть в пограничном участке (рис. 10 В). В вечерние сумерки молодь рыб рассредоточивается по всему прибрежью, часть из них перемещается сначала в пограничный участок, а затем в русловую поток. В этот период суток, а также ночью все большая доля мальков воблы, по сравнению с ранними и поздними личинками, накапливается в мелководье, используя урез воды в качестве стабильного ориентира и укрытия для защиты от активных в этот период суток хищных рыб. То есть не все мальки этого полупроходного вида участвуют в покатной миграции каждую ночь.

При чередовании закрытого и открытого прибрежья большая часть поздних личинок и мальков воблы в вечерние сумерки покидало закрытое прибрежье и перемещалась в открытое, а из

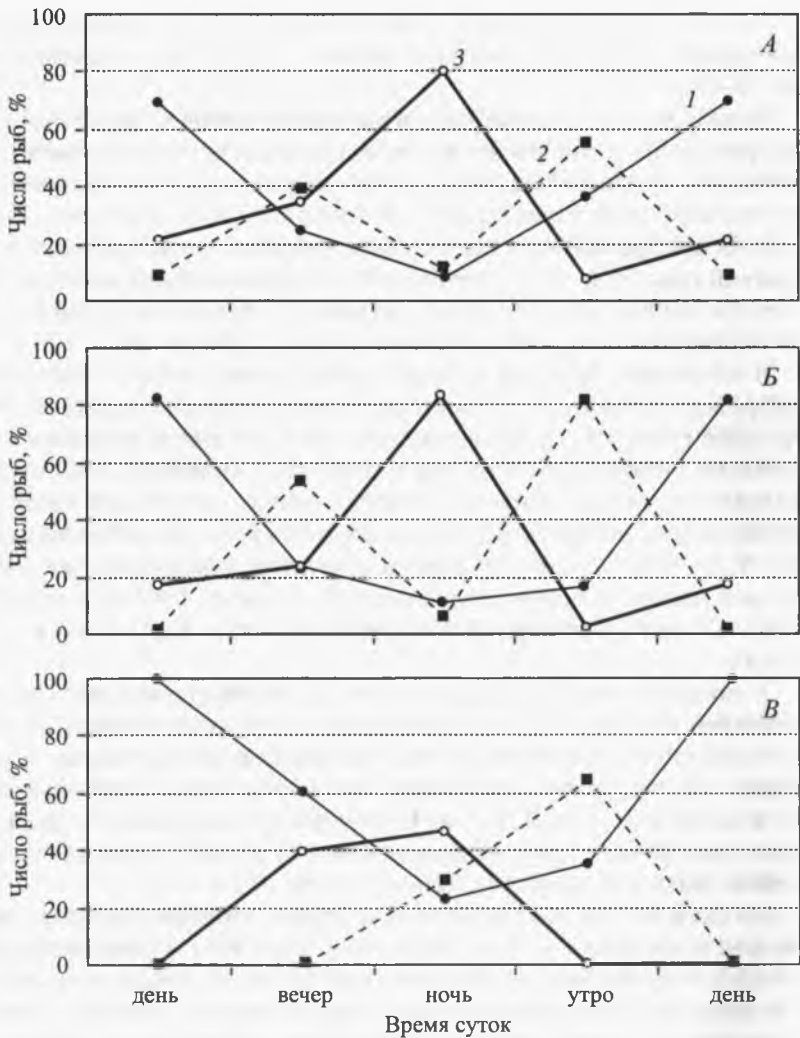


Рис. 9. Суточная динамика распределения личинок воблы (*Rutilus rutilus caspicus* (L.)) по экологическим участкам Нижней Волги в открытом прибрежье и в русловом потоке (Pavlov et al., 2002)

A – ранние личинки воблы; Б – поздние личинки воблы; В – личинки и мальки воблы. Прибрежье: 1 – мелководный участок, 2 – пограничный участок. Русловый поток – 3

Fig. 9. Diurnal dynamics of distribution of the caspian roach larvae (*Rutilus rutilus caspicus* (L.)) in ecological zones of the Lower Volga River in the open nearshore zone and in the main river stream (Pavlov et al., 2002)

A – younger caspian roach larvae, Б – older caspian roach larvae, В – larvae and fry of caspian roach. 1 – shallow zone, 2 – boundary zone, 3 – main stream

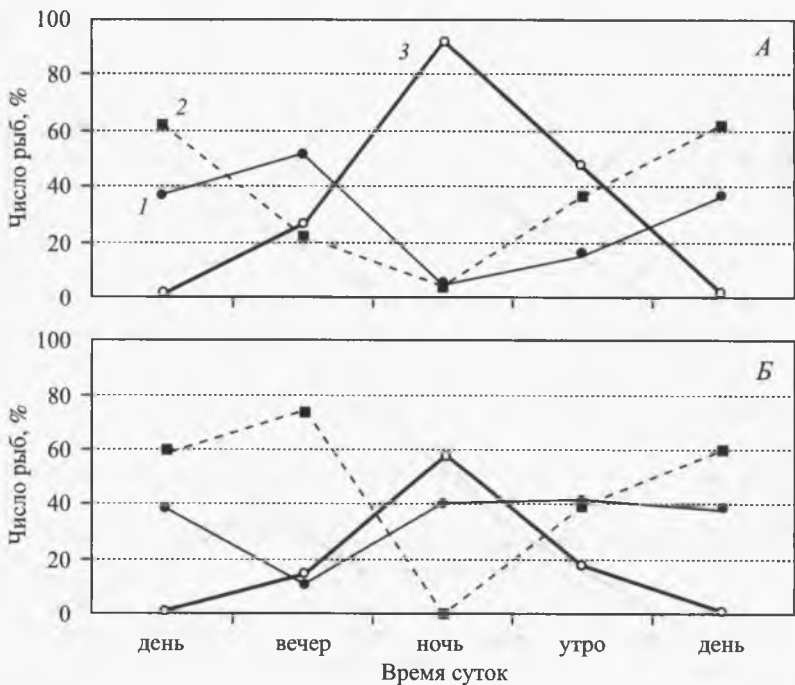


Рис. 10. Динамика распределения молоди воблы (*Rutilus rutilus caspicus* (L.)) по экологическим зонам Нижней Волги в закрытом прибрежье и русловом потоке (Pavlov et al., 2002)

Обозначения см. на рис. 9

Fig. 10. Diurnal dynamics of young caspian roach (*Rutilus rutilus caspicus* (L.)) distribution in ecological zones of the Lower Volga River in the protected nearshore zone and in the main river stream (Pavlov et al., 2002)

Other designations as in Fig. 9

него в русловой поток (рис. 11). Если такое чередование типов прибрежья отсутствовало, то в открытом прибрежье молодь в вечерние сумерки покидала мелководный участок и перемещалась в русловой поток, почти не задерживаясь в пограничном участке (рис. 9 B). В это же время в закрытом прибрежье значительная доля поздних личинок воблы в этот период суток перемещалась из пограничного участка, где обитала днем, сначала ближе к берегу в мелководный участок, и только оттуда через пограничный участок в русловой поток (рис. 10 A). У мальков воблы перемещения к берегу отмечено в более темное время. В вечерние сумерки они концентрировались в пограничном участке, а ночью покидали его. Причем большая часть перемещалась в

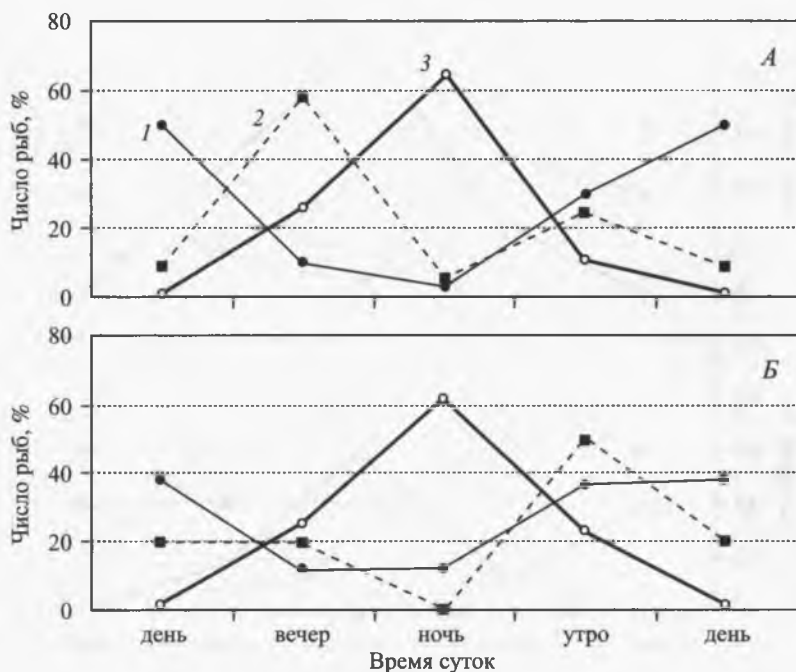


Рис. 11. Динамика распределения молоди карповых по экологическим зонам Нижней Волги в разные периоды суток (Pavlov et al., 2002)

А – личинки карповых; Б – мальки карповых. 1 – закрытое побережье, 2 – открытое побережье, 3 – русловой поток

Fig. 11. Dynamics of young *Cyprinidae* distribution in ecological zones of the Lower Volga River in different periods of diel cycle (Pavlov et al., 2002)

А – larvae of *Cyprinidae*, Б – fry of *Cyprinidae*. 1 – protected nearshore zone, 2 – open nearshore zone, 3 – main stream

руслевой поток, а меньшая в мелководный участок (рис. 10 Б). Отметим, что в процессе онтогенеза достоверно ($p < 0,01$ по критерию Стьюдента для долей) уменьшалась доля мигрирующей ночью воблы с 80–85% до 45–60%. Кроме того, доля мальков воблы в открытом побережье (55%) отличается ($p < 0,01$) от доли в закрытом побережье (40%). То есть доля мигрирующих мальков зависит от условий в основном месте их обитания – в побережье.

Перемещение покатников воблы из руслового потока в побережье в утренние сумерки носило постепенный характер. В открытом побережье молодь задерживалась в биотопах пограничного участка побережья с замедленным течением и затем перемещалась в мелководье (рис. 9), а в закрытом побережье предпочитала находиться в пограничном участке (рис. 10).

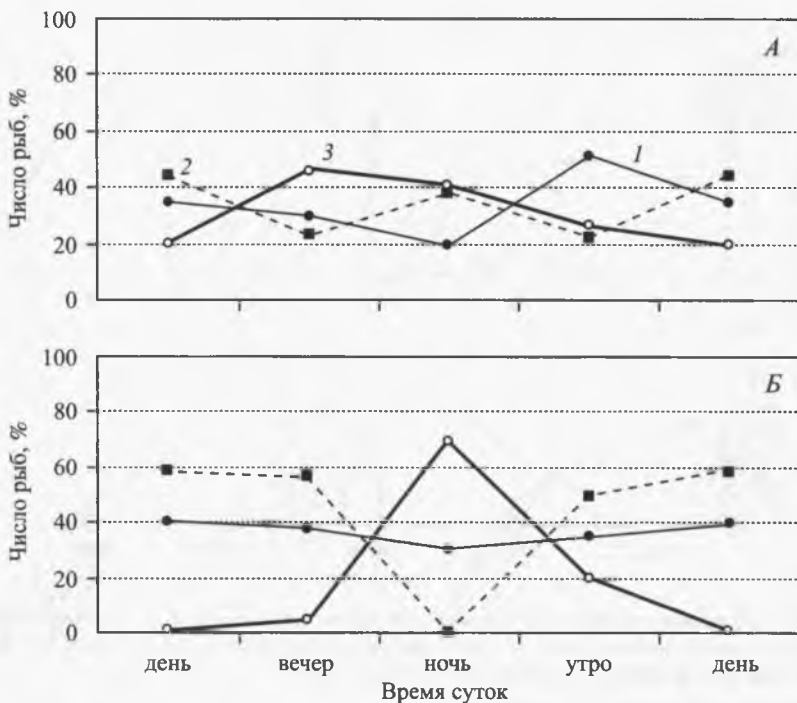


Рис. 12. Динамика распределения молоди окуневых по экологическим участкам Нижней Волги в открытом побережье и в русловом потоке в разные периоды суток (Pavlov et al., 2002)

А – ранние личинки окуня (*Perca fluviatilis* (L.)), Б – мальки окуня.

Остальные обозначения см. рис. 9

Fig. 12. Dynamics of the young perch distribution in ecological zones of the Lower Volga River in different periods of the diel cycle (Pavlov et al., 2002)

А – younger perch (*Perca fluviatilis* (L.)) larvae, Б – perch fry.

Other designations as in Fig. 9

Для ранних личинок окуня, обитающих преимущественно в открытом побережье, закономерности суточной динамики распределения аналогичны ранним личинкам воблы, но у них менее выражены переходы с одного участка побережья в другой (рис. 12 А). Это связано с более интенсивной круглосуточной миграцией этого вида рыб, по сравнению с воблой. Мальки окуня днем сосредоточены на пограничном и мелководном участках. Ночью снижение концентраций молоди происходило на пограничном участке, а увеличение в русловом потоке (рис. 12 Б). Доля рыб на мелководном участке практически не менялась в течение

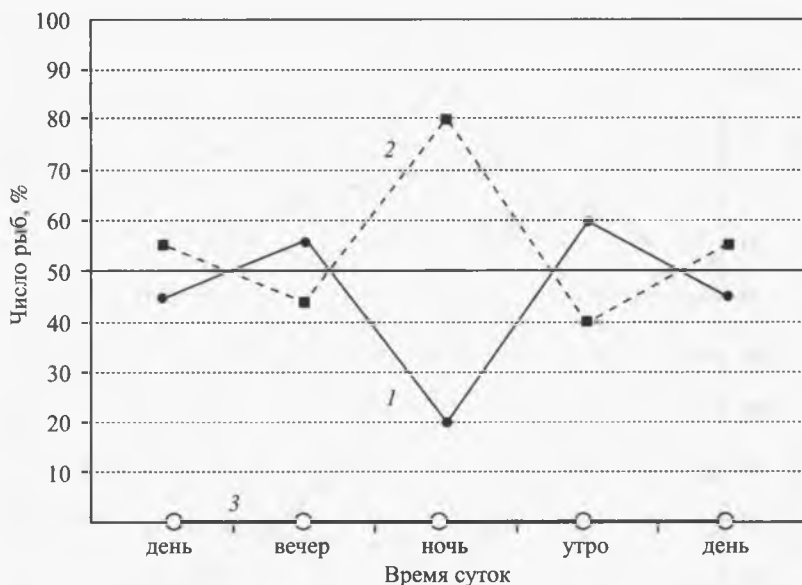


Рис. 13. Динамика распределения мальков красноперки (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) по экологическим участкам закрытого побережья и в русловом потоке Нижней Волги в течение суток (Pavlov et al., 2002)

Остальные обозначения см. рис. 9

Fig. 13. Diurnal dynamics of the young rudd (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) distribution in ecological zones of the protected nearshore zone and in the main stream of the Lower Volga River (Pavlov et al., 2002)

Other designations as in Fig. 9

ние суток, что, по-видимому, связано с тем, что в покатной миграции у мальков окуня, в отличие от воблы, принимают участие только те рыбы, которые находятся на пограничном участке.

Мальки красноперки, покатная миграция которых в русловом потоке практически отсутствовала, в светлое время суток обитали в равных долях на всех участках закрытого побережья (рис. 13). Ночью численность молоди этого вида рыб в мелководном участке резко возрастала, а в пограничном снижалась, т.е. в отличие от полупроходной воблы перемещения рыб направлены не в русловый поток, а к урезу воды. В светлое время суток они рассредоточены по всем экологическим участкам побережья, а в темное время их большая часть (83%) обитала на мелководье.

Наши визуальные наблюдения за перемещением мальков красноперки показали (рис. 14), что днем они разрозненно обитали на всех участках побережья вблизи укрытий и ориентиров.

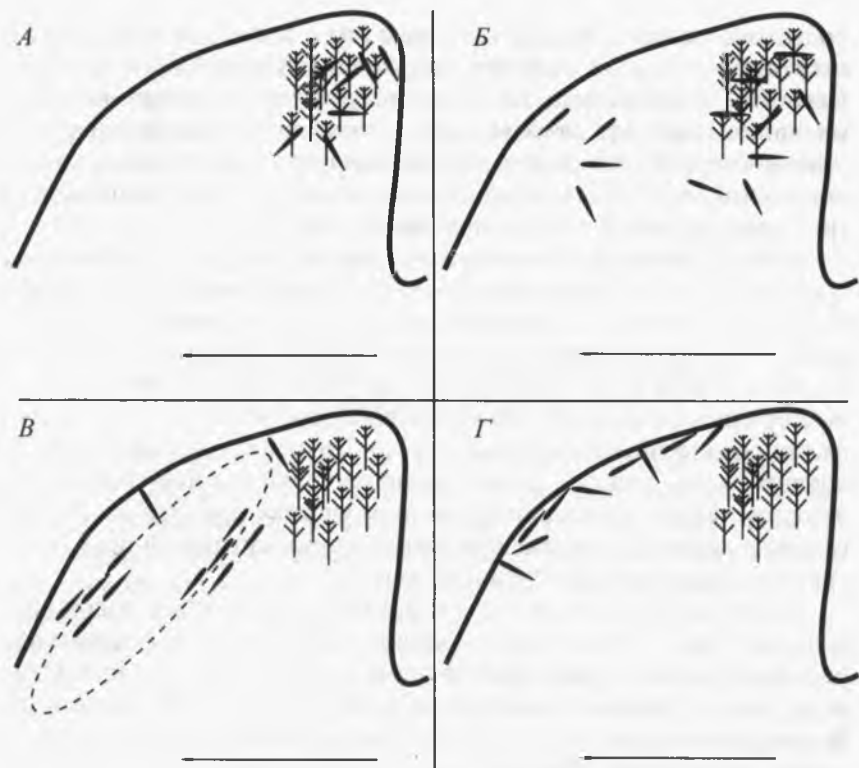


Рис. 14. Динамика распределения мальков красноперки (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) в открытом прибрежье Нижней Волги в течение суток

А – день (>100000 лк), Б – ранний вечер (1000–100 лк), В – поздний вечер (100–1 лк), Г – ночь (< 1 лк)

Fig. 14. Diurnal dynamics of distribution of the rudd (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) fry in the open nearshore zone of the Lower Volga River

А – in the daytime (>100000 lux), Б – in the early evening (1000–100 lux), В – in the late evening (100–1 lux), Г – at night (<1 lux)

При снижении освещенности в вечерние сумерки молодь перемещалась на открытые биотопы прибрежья ближе к береговой кромке. Здесь происходило образование стай, которые начинают сначала медленно, а затем все быстрее перемещаться вдоль береговой кромки, меняя направление своего движения то в одну, то в другую сторону. При уровне освещенности в единицы люкс отдельные мальки отрывались от стаи и занимали место у самого уреза воды, залегая на дно. По мере дальнейшего снижения освещенности все больше рыб занимало место на урезе воды, и к но-

чи все они оказывались на границе воды и суши, где практически отсутствуют продольные скорости течения и глубина воды менее 1 см. Для крупных рыб, которые могут являться потенциальными хищниками для этой молоди, движение и маневренность в этом месте побережья затруднены, поэтому именно здесь, на минимальной глубине, молодь защищена от ночных хищников и урез воды является для нее надежным убежищем.

Молодь проходных осетровых рыб не задерживалась в прибрежной зоне, а совершала покатную миграцию у дна в центральной части русла, проявляя специфическую реакцию, связанную с периодическим подъемом рыб в толщу воды и опусканием на дно (Павлов и др., 1981). В результате в наших пробах, которые брались в русловом потоке вблизи побережья, не было зарегистрировано молоди осетровых рыб. Другой представитель проходных рыб – сельдь – только периодически и в небольшом количестве наблюдалась в пограничном участке побережья. Ее миграция в русловом потоке проходила круглосуточно и практически без задержек в прибрежной зоне.

Таким образом, различная структура побережья в водотоках дельты Волги и ее преобразование в течение вегетационного периода определяют основные закономерности распределения молоди рыб. С понижением уровня воды от половодья к межени формирование закрытого побережья на малых водотоках происходит значительно быстрее, чем на больших, и здесь молодь раньше начинает осваивать другие участки побережья, удаленные от уреза воды. В межень основная доля молоди карповых и окуня обитает преимущественно в закрытом побережье с высшей водной растительностью. Днем она придерживается укрытий и ориентиров, а ночью одна ее часть мигрирует в русловом потоке, а другая рассредоточивается по всем биотопам побережья. В этот период молодь проходных сельдевых мигрирует в русловом потоке круглосуточно. По мере снижения интенсивности покатной миграции происходит постепенное замещение в прибрежной зоне полупроходных рыб туводными, а в русловом потоке замещение молоди карповых и окуневых на сельдевых.

В процессе развития молоди ее численность в прибрежной зоне большого водотока снижается значительно быстрее, чем в малом. Это связано с тем, что молодь проходных, полупроходных и туводных видов рыб использует расположенные выше по течению большие водотоки первого и второго порядков преимущественно в транзитных целях при осуществлении покатной миграции, а нижние, малые водотоки третьего порядка молодь карповых и окуневых осваивает для нагула.

В прибрежье происходит активное перемещение молоди в течение суток. В вечерние сумерки часть туводных и большая часть молоди полупроходных видов карповых рыб перемещается в пограничный с русловым потоком участок прибрежья, а затем в русловую поток, где мигрирует в течение ночи. В утренние сумерки молодь из руслового потока перемещается сначала в пограничный участок, а затем, по мере повышения уровня освещенности, рассредоточивается по остальным экологическим участкам прибрежной зоны.

3.3. Распределение и поведение личинок плотвы в одной из малых рек Верхней Волги

Аналогичные исследования по изучению распределения и поведением молоди плотвы проведены нами в реке Большая Коша, притоке Верхней Волги. В прибрежье этой реки много небольших заливов, образованных очертанием береговой линии и развитием водной растительности (тростник, хвощ, стрелолист, кувшинки, элодея и др.). Здесь имеются участки закрытого и открытого прибрежья с разным составом грунта – ил, песок, глина и галька. В отличие от Нижней Волги глубина реки незначительна и может быть одинаковой по всему руслу. Поэтому прибрежная зона здесь не велика и выделяется только по резкому изменению градиента скорости течения.

На первом раннем этапе развития (этап *A*) предличинки плотвы ведут малоподвижный образ жизни. Они обитают в зарослях водной растительности в районе нерестилищ и обычно прикрепляются к ней с помощью желез приклеивания.

Первые активные подвижки личинок начинаются на этапе *B*. Они открепляются от растительности и начинают активно плавать. На этот период приходится начало внешнего питания молоди. Имея положительную фотореакцию, личинки плотвы в темное время суток поднимаются к поверхности воды для заполнения воздухом плавательного пузыря (Павлов и др., 1981; Легкий, Павлов, 1987; Попова, Легкий, 1993). В этот момент при отсутствии возможности для ориентации и навыков активно сопротивляться потоку личинки в массовом количестве скатываются вниз по течению. Днем они образуют рыхлые скопления в прибрежной зоне, выбирая места в затишных участках, свободных от растительности. С наступлением вечерних сумерек эти скопления уплотняются и перемещаются ближе к берегу. При дальнейшем падении освещенности личинки опускаются в толщу воды и перемещаются дальше от берега.

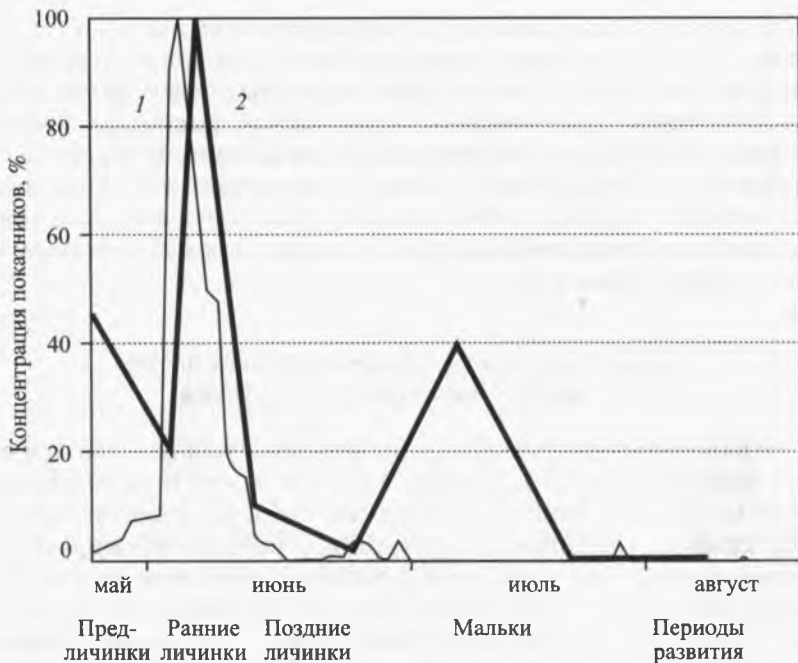


Рис. 15. Сезонная динамика покатной миграции молоди плотвы (*Rutilus rutilus* (L.))

1 – р. Большая Коша (1995 г.), 2 – верховье р. Волга (по Павлов и др., 1981)

Fig. 15. Seasonal dynamics of young roach (*Rutilus rutilus* (L.)) downstream migration 1 – in the Bol'shaya Kosha River (1995), 2 – in the Upper Volga River (from Pavlov et al., 1981)

С переходом на внешнее питание и активное плавание (этапы $B-C_1$) плотва обнаруживается в различных по числу особей скоплениях на различных участках побережья (Нездолий, Кириллов, 1997). Обычно к тому времени, когда большинство особей переходит на этап C_1 , в реке заполняются личинками все участки побережья, пригодные для их обитания.

Наблюдения (Павлов и др., 1981) показали, что личинки плотвы на этапах C_1-D_1 днем находятся в прибрежье. Если в местах обитания личинок нет течения, то четкая ориентация рыб в группах относительно друг друга отсутствует. Молодь держится в непосредственной близости от растительности, но не заходит в нее. На пограничном участке личинки образуют небольшие стайки, имеют четкую ориентацию против потока и держатся на течении, не перемещаясь относительно неподвижных ориентиров (статический тип реореакции).

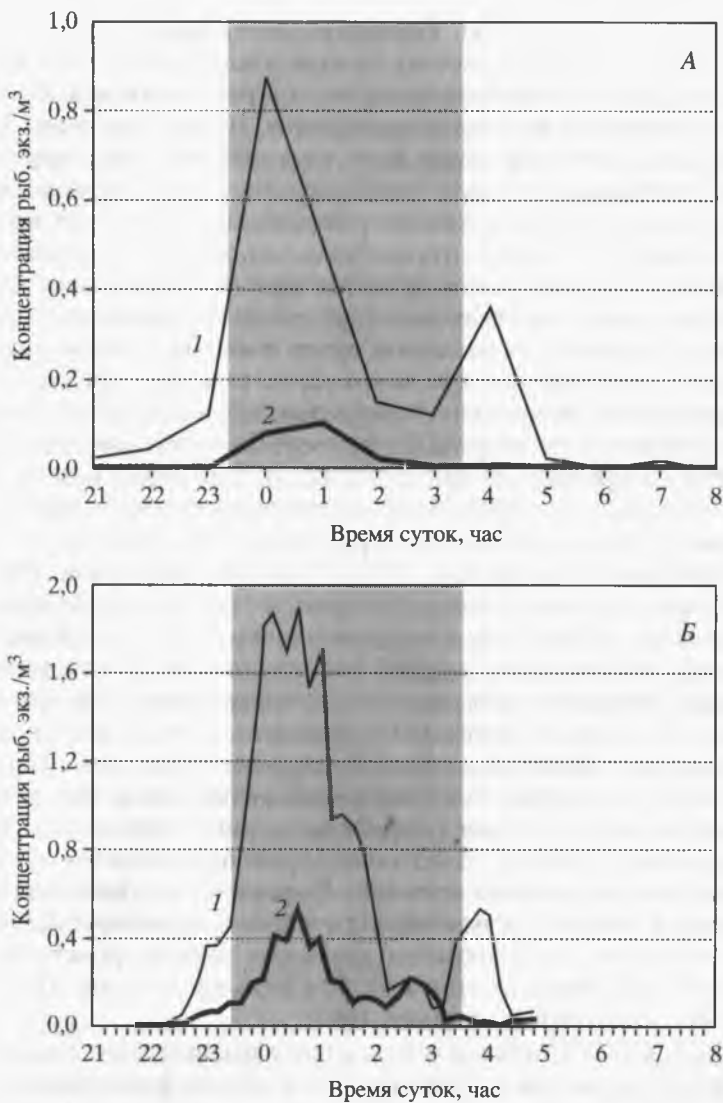


Рис. 16. Суточная динамика покатной миграции плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)), (этапы C_2-D_1) в реках Большая Коша (А) и Держа (Б)

1 – вблизи побережья, 2 – на стрежне реки. Темный фон – период суток с освещенностью менее 1 лк

Fig. 16. Diurnal dynamics of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) downstream migration (stages C_2-D_1) in the Bol'shaya Kosha River (A) and in the Derzha River (B)

1 – close to nearshore zone, 2 – in the main stream. Shadow part – period of illumination less than 1 lux

В.К. Нездолий и П.И. Кириллов (1997) впервые установили, что и ночью личинок плотвы на этих этапах онтогенеза можно встретить как в лимноусловиях, так и в реоусловиях, наблюдаемых в пограничном участке побережья. В лимноусловиях скопления молоди плотвы чаще всего напоминают стаи «кругового обзора» (Радаков, 1972), а в реоусловиях они образуют «ходовые» стаи, в которых, проявляя реореакцию, как и днем, практически не перемещаются относительно неподвижных ориентиров.

Именно на этих этапах развития молоди наблюдается наиболее интенсивная покатная миграция (рис. 15). Миграция происходит в основном в темное время суток и начинается вблизи побережья с постепенным переходом рыб к стрежню реки (рис. 16). Мигрирующие личинки плотвы находятся в пассивном состоянии, случайно ориентированы относительно направления течения и не совершают активных движений в потоке (Павлов и др., 1981; Павлов и др., 1999). Но не вся молодь участвует в покатной миграции, часть ее остается в побережье в биотопах с лимно- и реоусловиями (Павлов и др., 1981; Нездолий, Кириллов, 1997).

Ночью в лимноусловиях большая часть личинок плотвы как бы зависает в толще воды, почти не двигаясь. Часть рыб находится на дне или в зарослях водной растительности, при этом плавательные движения у них практически отсутствуют. Как правило, эти личинки имеют тактильный контакт с дном или водной растительностью. В реоусловиях, по мере снижения освещенности, стаи личинок плотвы становятся более плотными, чем днем. У них наблюдается четкая реореакция и снижение двигательной активности, в результате чего они перемещаются в зоны потока с меньшими скоростями течения и стараются находиться в гидравлической «тени» за камнями или стеблями водной растительности. Визуально неоднократно удавалось зафиксировать отрыв некоторых личинок от стаи и их скат вниз по течению (Павлов и др., 1981; Нездолий, Кириллов, 1997).

На этапе D_2 стабильность картины распределения молоди в побережье несколько нарушалась. На общем фоне уменьшения численности молоди в реке, изменяется соотношение между количеством личинок в биотопах с рео- и лимноусловиями. Все больше рыб находится в реоусловиях и все меньше – в лимноусловиях. В лимноусловиях чаще наблюдали «ходовые» стаи и реже – стаи «кругового обзора», а в реоусловиях молодь перемещалась на участки с большей скоростью течения. В целом было заметно общее увеличение подвижности личинок плотвы. На данном этапе развития интенсивность покатной миграции значительно снижалась (рис. 15) и практически прекращалась на маль-

ковых этапах развития (Попова, Легкий, 1984; Нездолий, Кириллов, 1997).

Таким образом, в процессе онтогенеза изменяется поведение и распределение молоди плотвы в прибрежье малой реки. Начало покатной миграции молоди в таких реках наблюдается на этапе B , то есть еще у предличинок. Наибольшая интенсивность миграции имеет место у личинок плотвы на этапах C_1-D_1 и заметно снижается к этапу D_2 .

В дневное время на этапах C_1-D_1 личинки обитают в прибрежных биотопах с разными гидравлическими условиями (лимно- и реоусловия). В темное время суток в реке одновременно существует не две, как указывалось в наших более ранних работах (Павлов и др., 1981), а три пространственно разобщенных группировки плотвы. Одна часть личинок обитает в лимноусловиях (лимноскопления), другая в реоусловиях (реоскопления), а третья мигрирует в русловом потоке (покатники).

* * *

Как на Нижней Волге, так и на Верхней Волге в период покатной миграции существуют постоянные перемещения молоди по экологическим зонам, биотопам и стациям прибрежья. Суточная динамика перераспределения рыб по экологическим зонам прибрежья реки связана с участием рыб в покатной миграции. У мигрирующих видов особи вечером перемещаются ближе к русловому потоку, а у видов, не мигрирующих в данный момент, — к мелководному участку прибрежья. Обнаружено пространственное разделение личинок плотвы на этапах C_1-D_1 : днем личинки встречаются в двух стациях — в лимно- и реоусловиях, а ночью в трех — в лимноусловиях реоусловиях и мигрируют в русловом потоке.

* * *

During downstream migration, permanent movements of young fish throughout ecological zones, habitats and nearshore microhabitats can be observed both in the Lower and Upper Volga River. Diurnal dynamics of fish redistribution according to ecological zones of nearshore habitats is related to the participation of young fish in their downstream migration. In the evening, individuals of migrating fish species move closer to the main stream of the river, while individuals of fish species that do not migrate at this moment move to the shallow nearshore zone. A spatial segregation of roach larvae (stages C_1-D_1) is observed: in the daytime roach larvae are found in two habitats — under limno- and rheo-conditions, while at night they are occurred in three habitats — under limno-, rheo-conditions and in the main stream.

**ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ
МОЛОДИ ПЛОТВЫ
И ИХ СВЯЗЬ С ПОКАТНОЙ МИГРАЦИЕЙ
(БИОХИМИЧЕСКИЙ АСПЕКТ)**

Ранее при исследовании механизмов покатной миграции мало внимания уделялось распределению рыб в прибрежье водотоков и пониманию процессов вовлечения рыб в эту миграцию. Считалось, что при снижении освещенности молодь рыб теряет ориентацию и сносится потоком воды. Пространственное разделение молоди в темное время суток на группировки – покатники и прибрежная молодь – практически не рассматривалось, и тем более не рассматривался их биохимический статус.

Впервые (Нечаев, Легкий, Попова, 1994) было установлено, что покатная и прибрежная молодь плотвы различаются по уровню общей концентрации веществ катехоламинергической системы. Однако в своей работе исследователи отмечали лишь различия в биохимических показателях, не раскрывая их взаимосвязи с распределением рыб в прибрежье. Кроме того, такое разделение рыб на покатников и прибрежную молодь не в полной мере отражало пространственное разделение личинок плотвы. Как было показано выше, в реке ночью возникают не две, а три пространственно разобщенных группы рыб: покатники в русловом потоке, прибрежная молодь в рео- и в лимноусловиях. Поэтому для выявления связи прибрежного распределения молоди с ее покатной миграцией и определения различий в активности ряда гормональных систем у личинок плотвы, обитающих в пространственно разобщенных группировках, были проведены дополнительные исследования общего содержания веществ из отдельных звеньев катехоламинергической, стероидной и тиреоидной систем. Это позволило не только провести дифференцировку молоди, но и оценить ее физиологическое состояние.

4.1. Биохимические индикаторы группировок молоди плотвы

Результаты биохимических исследований по концентрации ряда гормональных веществ у личинок плотвы из разных пространственных группировок представлены в табл. 3. Рассмотрим, как же меняется гормональное состояние личинок, отловленных в разных участках реки.

Катехоламины. У всех веществ данного ряда наименьшая абсолютная концентрация этих гормонов отмечена у личинок плотвы из лимногруппы. Содержание ДОФА, дофамина (ДА) и ГВК у покатников и личинок из реогруппы оказались наибольшими и практически одинаковыми. Наибольший уровень концентраций норадреналина (НА) и адреналина (Адр) отмечен у рыб, отловленных в реоусловиях.

Серотонин. Наивысший уровень этого гормона оказался у рыб из реоскопления, а наименьший – из лимноскопления.

Кортикостероиды. Максимальный уровень кортизола и кортикостерона отмечен у покатников, а минимальный, как и в случае всех других веществ, упомянутых выше, у личинок плотвы из лимноусловий. Концентрация кортикостерона у личинок из реоскопления достоверно не отличалась от таковой у плотвы из лимноскопления. Однако концентрация кортизона у исследуемых рыб резко отличалась от всех других веществ этой группы. Ее наибольший уровень оказался у личинок плотвы, отловленных в лимноусловиях и у покатников из русла реки.

Тиреоидные гормоны. Минимальный уровень T_3 и T_4 зарегистрирован у рыб из лимногруппы, а максимальный у покатников. Концентрация T_4 у рыб из реогруппы оказалась практически одинаковой с покатниками.

Таким образом, биохимические исследования подтвердили результаты наших визуальных наблюдений. В темное время суток в прибрежье реки существуют две пространственно разобщенных группировки молоди с высокой (в реоусловиях) и низкой (в лимноусловиях) концентрацией исследуемых гормональных веществ.

Полученные данные существенно расширили наши представления о дифференцировке молоди плотвы в прибрежье реки в период ее покатной миграции. Весьма примечательным явилось то, что выявленные биохимические различия имеют отношение не к одному веществу или одной гормональной системе, а ко всем исследованным системам и к большинству анализируемых веществ.

Таблица 3

Средние концентрации гормональных веществ (мкг/г) и их среднеквадратичные отклонения (σ) у личинок плотвы из разных пространственных группировок (Павлов, Нечаев и др., 1998)

Вещество	Покатники		Реогруппа		Лимногруппа	
	среднее	σ	среднее	σ	среднее	σ
ДОФА	2,237	0,025	2,226	0,026	2,087	0,069
Дофамин	1,519	0,029	1,453	0,140	1,237	0,031
ГВК	3,520	0,038	3,476	0,044	3,327	0,166
Норадреналин	2,258	0,045	2,314	0,028	2,106	0,053
Адреналин	0,539	0,024	0,605	0,024	0,438	0,037
Серотонин	1,407	0,045	1,446	0,022	1,347	0,037
Тирозин	2,263	0,050	2,226	0,055	2,221	0,016
Тироксин	0,223	0,003	0,222	0,002	0,159	0,033
Кортизол	0,096	0,002	0,090	0,003	0,058	0,004
Кортикостерон	0,088	0,005	0,059	0,022	0,044	0,005
Кортизон	1,179	0,026	1,139	0,054	1,182	0,037

Примечание: выделенным шрифтом обозначены пробы с недостоверным различием в концентрации веществ.
ДОФА – диоксифенилаланин, ГВК – гамма-ванилиновая кислота.

Для сравнительной оценки всех исследованных группировок плотвы применен кластерный анализ. Исходными данными для него послужила нормированная средняя концентрация исследованных гормональных веществ (НСКГ). Оказалось, что наибольшую величину этого показателя имеют покатники и личинки из реоскопления (рис. 17 А), существенно меньше значение НСКГ у молоди из лимноскопления. По результатам кластерного анализа покатники и личинки из реоскопления составляют одну группу, а из лимноскопления – вторую (рис. 17 Б), т.е. по данным биохимических исследований в реке существует две группировки личинок плотвы.

Этот вывод подтверждает и анализ частотного распределения концентраций большинства исследованных веществ (рис. 18). В реке встречаются особи как с высоким, так и с низким уровнем ДОФА, дофамина, кортизола (рис. 18 А, Б, В). При этом практически отсутствуют особи с промежуточными значениями концентраций этих веществ. Такая бимодальность указывает на объективное существование в реке двух группировок молоди плот-



Рис. 17. Различия между пространственными группировками личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)), этапы C_1 – C_2 , по концентрации гормональных веществ в организме рыб

А – нормированная средняя концентрация гормональных веществ (НСКГ) в исследованных группировках рыб, *Б* – результаты кластерного анализа. 1 – покотники, 2 – личинки из реоусловий, 3 – личинки из лимноусловий

Fig. 17. Differences between phenotypic groups of roach larvae (*Rutilus rutilus* (L.)), stages C_1 – C_2 , according to concentration of hormones in their body

A – results of the cluster analyses, *B* – standardized average concentration of hormones in investigated groups of fish. 1 – downstream migrants, 2 – larvae from rheo-conditions, 3 – larvae from limno-conditions

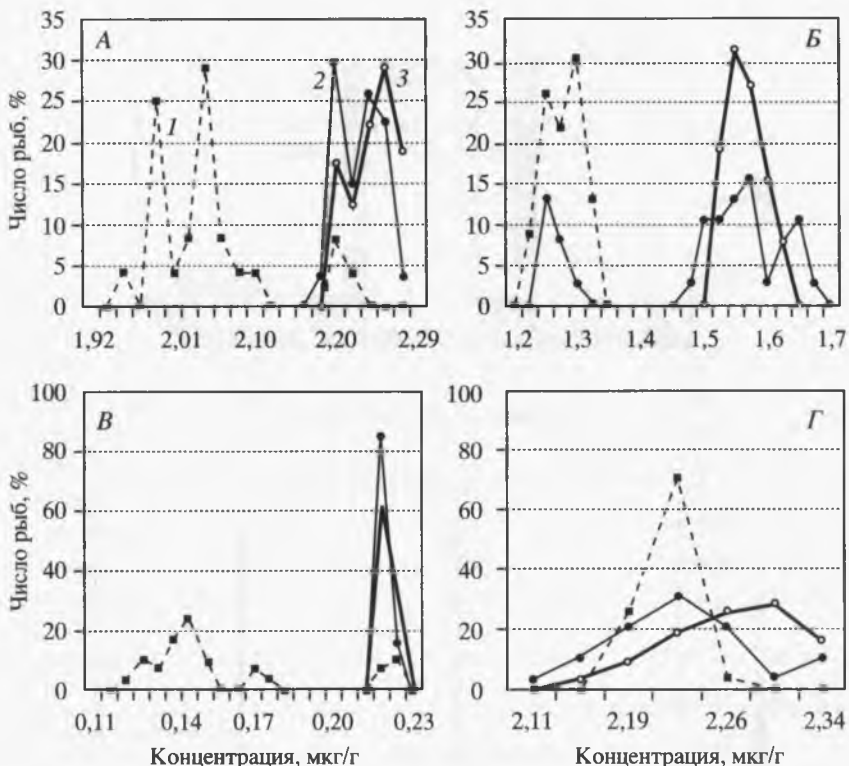


Рис. 18. Распределение концентрации диоксифенилаланина (ДОФА) (А), дофамина (Б), кортизола (В) и тирозина (Г) в тканях личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)), этапы C_1-C_2

1 – личинки из лимноусловий, 2 – личинки из реоусловий, 3 – покатники

Fig. 18. Frequency distributions of dioxyphenylalanine (DOPA) (A), dopamine (Б), cortisol (B) and tyrosine (Г) concentrations in the tissue of roach larvae (*Rutilus rutilus* (L.)), stages C_1-C_2

1 – larvae from limno-conditions, 2 – larvae from rheo-conditions, 3 – downstream migrants

вы, с разным уровнем исследованных биохимических веществ в их организме.

Наряду с бимодальным распределением большинства исследуемых веществ отмечен и другой характер распределения, например, у T_3 (рис. 18 Г). Отсутствие двухвершинного распределения концентраций этого вещества указывает на то, что, по-видимому, концентрация этого гормона у плотвы не связана с дифференцировкой ее молоди на две группировки.

В то же время отмечено небольшое количество особей с низким содержанием гормонов в группе личинок из реоусловий и с

высоким – в группе из лимноусловий. Поэтому следует считать, что ночью в прибрежье реки в рео- и лимноскоплениях присутствуют особи из обоих выявленных группировок, но в разном количестве. В реоусловиях в незначительном количестве могут находиться личинки из лимноскопления, а в лимноусловиях – из реоскопления.

Существенная же доля покатников в реке представлена личинками из реоскопления. В ночное время суток эти личинки обитают на границе прибрежья и руслового потока, и именно из них и формируется покатная миграция.

Таким образом, в темное время суток в период массовой покатной миграции молоди плотвы ее личинки на этапах C_1-D_1 дифференцированы на две группировки, различающиеся по уровню содержания гормонов. Личинки из одной группировки обитают в прибрежье в лимноусловиях и не участвуют в покатной миграции, а личинки из другой группировки обитают на пограничном участке, держатся на течении ближе к русловому потоку и совершают покатную миграцию. Исходя из такого разделения личинок по гормональному состоянию и поведению, мы условно их назвали – «мигранты» и «резиденты».

Резиденты, обитающие ночью в лимноусловиях, представлены личинками с пониженным содержанием гормональных веществ. Мигранты представлены личинками с повышенным содержанием гормональных веществ. К ним относятся покатники и личинки, которые ночью обитают в реоусловиях.

Рассматриваемая покатная миграция молоди плотвы в малой реке должна приводить к элиминации мигрантов в верховьях реки и увеличению их доли среди молоди, обитающей в низовьях. Для проверки этого предположения были проведены исследования продольного распределения личинок плотвы (этапы C_1-C_1) в реке Большая Коша.

В течение суток было отобрано 3 пробы личинок плотвы по 100 экземпляров в каждой (в дневное время, из рео- и лимноусловий в равных долях) с трех участков реки – в 15 и 3 км от устья и в самом устье. В каждой пробе у 35–40 личинок определяли концентрацию ДОФА, дофамина, ГВК и норадреналина. Всего обработано 428 индивидуальных проб. Для определения доли мигрантов и резидентов полученные индивидуальные значения концентрации нормировали на среднее значение данного вещества на всех участках реки.

Анализ результатов исследований показал, что средняя концентрация гормонов в их организме возрастает от верховьев реки к низовью в 1,2–1,5 раза (табл. 4).

Таблица 4

Средняя концентрация (мкг/гр) исследованных веществ в организме личинок плотвы из р. Б. Коша

Вещество	15 км от устья	3 км от устья	Устье
ДОФА	0,98	1,41	1,32
Дофамин	0,90	1,34	1,39
ГВК	0,78	1,05	1,03
Норадреналин	1,11	1,36	1,50

Примечание: все средние, кроме обозначенных выделенным шрифтом, достоверно ($p < 0,001$) различны.
Сокращения см. табл. 3.

Частотное распределение индивидуальных нормированных концентраций катехоламинов оказалось бимодальным, т.е. таким же, как и в предыдущие годы исследований (рис. 19), мы приняли, что особи с нормированной концентрацией катехоламинов 1,00 и более относятся к мигрантам, с меньшими величинами – к резидентам. В результате было установлено, что от верховий к низовью реки доля резидентов снижается с 75% до 33%, а мигрантов растет с 25% до 67%. На расстоянии 3 км от устья в реке было выявлено 35,8% резидентов и 64,2% мигрантов. По критерию Стьюдента доля мигрантов достоверно ($p < 0,05$) отличается от доли резидентов на всех участках реки. Кроме того, столь же достоверно отличаются доли мигрантов на верхнем участке и в устье, а также доли резидентов на указанных участках реки. Изменение количественного состава рассматриваемых фенотипических групп в 3 км от устья и в самом устье не достоверно ($p > 0,05$).

Такое продольное распределение представителей фенотипических групп личинок плотвы связано с тем, что мигранты со всех участков реки в ночное время мигрируют вниз по течению, и от верховий к низовью реки их доля возрастает, а доля резидентов в указанном направлении снижается.

В основе поведенческих различий у рыб из выявленных группировок лежит, по-видимому, разный уровень синтеза тех гормонов, которые непосредственно регулируют энергетические процессы в организме. Это, прежде всего, катехоламины и кортикостероиды. Концентрация таких веществ, как серотонин и тиреоидные гормоны, при выбранном объеме проб, не зависит от принадлежности личинок к рассматриваемым группировкам, поэтому они не обладают классификационной ценностью, и в дальнейших исследованиях нами использовались ограниченно.

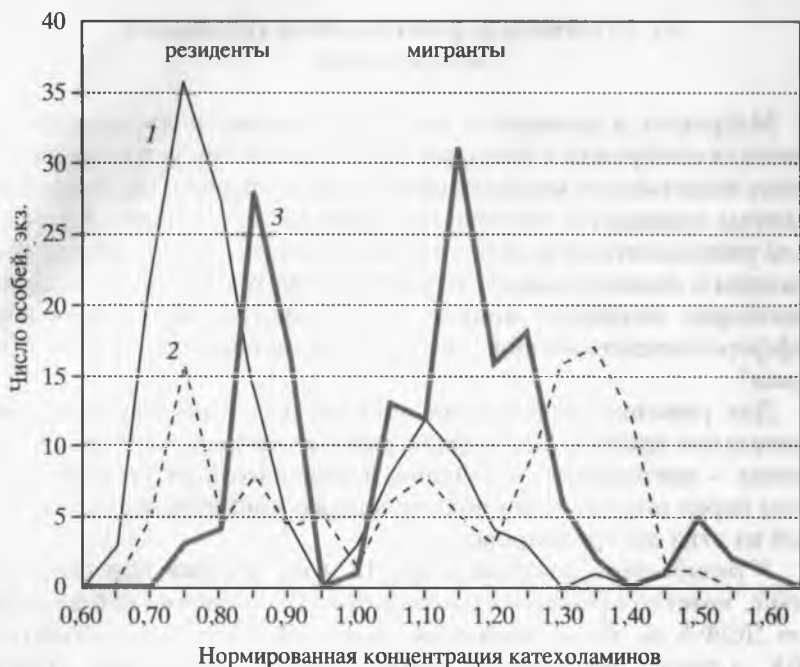


Рис. 19. Распределение нормированной концентрации катехоламинов (ДОФА, дофамин, норадреналин, адреналин) у личинок плотвы *Rutilus rutilus* (L.), этапы C_2 - D_1 , отловленных на разном расстоянии от устья р. Большая Коша

1 – 15 км от устья; 2 – 3 км; 3 – 0 км

Fig. 19. Frequency distributions of catecholamines (DOPA, dopamine, noradrenaline, adrenalin) in roach larvae (*Rutilus rutilus*), stages C_2 - D_1 , registered at different distances from the mouth of the Bol'shaya Kosha River

1 – 15 km, 2 – 3 km ; 3 – 0 km

Обнаруженные пространственно разобщенные группировки молоди плотвы возникают только в темное время суток. Составляют ли они днем смешанную группу, или их биохимический статус изменяется в течение суток? Если он не меняется и эти биохимические группировки устойчивы, то необходимо понять, когда они образуются и когда прекращают свое существование? Необходимо также понять, каков механизм их образования? Эти вопросы привлекали наше внимание. Для ответа на них пришлось выполнить целый комплекс биохимических и поведенческих исследований.

4.2. Устойчивость фенотипических группировок молоди плотвы

Мигранты и резиденты плотвы в течение ночи обитают на участках прибрежья с разными гидравлическими условиями и поэтому испытывают неодинаковую энергетическую нагрузку. Мигрантам приходится постоянно находиться на течении и тем самым расходовать свои энергетические запасы, а резидентам, обитающим в лимноусловиях, этого не требуется. В связи с этим закономерно возникает вопрос – сохраняется ли гормональная дифференциация личинок плотвы при изменениях условий их обитания?

Для решения этой задачи личинок из разных группировок длительное время выдерживали в различных гидравлических условиях – мигрантов без течения, а резидентов на течении. При этом перед опытом для биохимического контроля использовали рыб из этих же группировок.

У *резидентов*, выдержанных 13 ч на течении при скорости 4 см/с, заметно повысился уровень предшественника катехоламинов ДОФА на фоне снижения уровня ДА и его метаболита – ГВК, а также значительно возрос уровень адреналина. Параллельно происходило снижение уровня кортизона (на 20%) на фоне резкого повышения концентрации его предшественника – кортизола (на 40%). Концентрация кортикостерона также несколько возрастала (табл. 5). При содержании резидентов в условиях без течения незначительно увеличилась концентрация ДОФА и ГВК (табл. 5).

У *мигрантов*, выдержанных 13 ч как на течении, так и без него, не обнаружено достоверных изменений в концентрации исследуемых веществ по сравнению с контролем (табл. 5). При более длительном пребывании мигрантов (122 ч) в условиях без течения наблюдали незначительное снижение концентрации некоторых веществ: ДА, ГВК, адреналина, кортизола и кортизона (табл. 6). При этом по истечении 64 часов произошла стабилизация уровня ГВК, Адр. и кортизола, а после 112 ч соотношение ДОФА/ГВК увеличилась с 0,81 до 0,90, а Адр./ГВК снизилось с 0,17 до 0,13. Это указывает на завершение процесса адаптации мигрантов к новым условиям обитания.

Рассматривая полученные результаты, следует отметить, что изначально высокий уровень глюкокортикоидов усиливает устойчивость мигрантов к реоусловиям, позволяя им длительное время обитать на течении. Выдерживание мигрантов в условиях без течения (см. табл. 5) приводит к постепенному снижению

Таблица 5

Концентрация гормонов (мкг/г) у мигрантов и резидентов, выдержанных 13 ч на течении и без него (Pavlov et al., 2001)

Вещество	Мигранты		
	контроль	на течении	без течения
ДОФА	2,12 *	2,13 *	2,12 *
Дофамин	1,50 *	1,49 *	1,50 *
ГВК	3,19 *	3,16 *	3,18 *
Норадреналин	2,22 *	2,25 *	2,24 *
Адреналин	0,53 *	0,53 *	0,53 *
Кортизол	0,094 *	0,106 *	0,094 *
Кортикостерон	0,064 *	0,063 *	0,064 *
Кортизон	—	1,157 *	1,161 *

Вещество	Резиденты		
	контроль	на течении	без течения
ДОФА	1,81 **	2,28 ***	1,92 ****
Дофамин	1,28 **	1,09 ***	1,31 ****
ГВК	2,89 **	1,15 ***	3,09 ****
Норадреналин	2,09 **	2,29 ***	2,15 **
Адреналин	0,35 **	0,62 ***	0,36 **
Кортизол	0,059 **	0,096 ***	0,060 **
Кортикостерон	0,051 **	0,069 ***	0,052 **
Кортизон	—	0,940 **	1,16 ****

Примечание: одинаковыми звездочками (*) обозначены концентрации вещества с недостоверным различием.

В каждой группе тестировалось от 45 до 69 личинок.

Сокращения см. табл. 3.

уровня гормонов и особенно их метаболитов, но, тем не менее, даже при отсутствии вынужденной нагрузки уровень гормонов у этих личинок значительно выше, чем у резидентов.

Изменение баланса процессов метаболизма наблюдается только у резидентов. Так отношение ДОФА/ГВК при содержании этих личинок на течении увеличилось до 1,98, по сравнению с контролем (0,63) и с личинками, выдерживаемыми без течения (0,62). Отношение концентраций Адр./ГВК у них возрастало до 0,54, по сравнению с 0,12 у контрольных и у содержавшихся без

Таблица 6

Концентрация гормонов (мкг/г) у мигрантов, выдержанных на течении 112 ч (Pavlov et al., 2001)

Вещество	Концентрации гормонов у мигрантов после их выдерживания на течении после		
	39 ч	64 ч	112 ч
ДОФА	2,24	2,25	2,25
Дофамин	1,58	1,58	1,56
ГВК	2,75	2,53	2,49
Норадреналин	2,33	2,34	2,33
Адреналин	0,47	0,36	0,35
Кортизол	0,094	0,086	0,086
Кортикостерон	0,064	0,065	0,065
Кортизон	1,004	0,912	0,896

Примечание: в каждой группе тестировалось от 50 до 60 личинок.
Сокращения см. табл. 3.

течения. Изменения в стероидной системе оказались несколько меньше – соотношение кортизол/кортизон уменьшилось с 0,084 (в контроле) до 0,055. Такое нарушение баланса катехоламинов и кортикостероидов указывает на ярко выраженный стресс, развивающийся у резидентов при 13-часовом пребывании на течении.

Известно (Ткачук, 1983), что катехоламины активируют фосфоорилазу и начало гликогенолиза – расщепление гликогена, что приводит к увеличению содержания глюкозы в крови. Глюкокортикоиды и катехоламины также регулируют образование глюкозо-6-фосфата в мышцах, процесс, который тоже завершается выбросом глюкозы в кровь. Поэтому попадание резидентов на течение приводит к нарушению соотношения скоростей указанных анаболических и катаболических процессов и развитию стрессогенной реакции. У них включаются нейрогуморальные механизмы, обеспечивающие снабжение организма энергией за счет внутренних резервов, и по мере их снижения стресс приобретает хроническую форму. В случае, если эти личинки проводят малое время в реоусловиях, образовавшаяся глюкоза по принципу обратной связи гасит регуляторный сигнал, и уровень катехоламинов и адренкортикотропного гормона (АКТГ) снижается, приближаясь к норме, и стресс не развивается в хроническую форму. Поэтому резиденты только короткое время могут находиться в реоусловиях.

Таким образом, результаты биохимических тестов указывают на временную стабильность двух группировок молоди плотвы – мигрантов и резидентов. Гормональная дифференциация личинок не зависит от изменения условий подвижности среды их обитания. Мигранты в лимноусловиях сохраняют присущий им, повышенный, относительно резидентов, уровень обмена веществ в течение, по крайней мере, четырех с половиной суток. А резиденты не могут даже в течение полусуток находиться в таких условиях, в которых обитают мигранты. Следовательно, разделение на рассматриваемые группировки сохраняется в течение времени, сопоставимого с временем массовой покатной миграции плотвы на ранних личиночных этапах.

Полученные результаты позволяют выдвинуть предположение о том, что возникновение дифференцировки личинок плотвы на две группировки в большей степени определяется условиями эмбрионального развития, чем условиями обитания их в разных гидравлических условиях.

4.3. Механизмы ранней дифференцировки в популяции плотвы

Как было показано выше, в реке существуют две группировки молоди плотвы, различающиеся по месту обитания и концентрации гормонов. Возникает вопрос, когда начинается и заканчивается такая дифференцировка? Для ответа на этот вопрос мы определили гормональное состояние икринок, полученных от одной пары производителей, как в процессе их индивидуального развития, так и развития в общей кладке икры. Для биохимического тестирования в каждом опыте использовали от 30 до 40 икринок.

В икринках, *инкубированных в общей кладке икры*, частотное распределение концентрации гормонов было бимодальным. Поэтому для удобства сравнения среди эмбрионов были выделены группы с высоким (ВСГ) и низким (НСГ) содержанием гормонального вещества. Дифференциация потомства по уровню синтеза и утилизации ДА началась на стадии открепления хвоста эмбриона от желточного мешка. У части потомства достоверно возрастал уровень ДОФА, ДА и ГВК. Различий в концентрации НА и Адр. не наблюдалось (табл. 7).

Кортизол и кортизон были определены только при выходе предличинок. Кортикостерон на эмбриональных стадиях развития обнаружить не удалось. Различия в уровне стероидных гормонов впервые наблюдали только у предличинок. У них происходит дифференцировка по содержанию кортизона.

Таблица 7

Концентрация гормонов (мкг/г) у потомства плотвы в икре и в период выхода предличинки в разных условиях инкубации (Pavlov et al., 2001)

Стадии развития икры	Вещества	В кладке икры		При раздельной инкубации икры
		с ВСГ	с НСГ	
Нейрула	ДОФА	0,295		0,293
	Дофамин	0,195		0,190
	ГВК	0,115		0,112
	Норадреналин	0,195		1,189
Начало открепления хвоста	ДОФА*	0,457	0,445	0,443
	Дофамин*	0,318	0,306	0,224
	ГВК*	0,148	0,137	0,124
	Норадреналин	0,275	0,268	0,254
	Адреналин	0,048	0,048	0,047
Выход предличинки	ДОФА*	0,655	0,630	0,615
	Дофамин*	0,455	0,425	0,414
	ГВК*	0,158	0,145	0,140
	Норадреналин*	0,455	0,437	0,434
	Адреналин	0,089	0,089	0,087
	Кортизол	0,053	0,050	0,048
	Кортизон*	0,064	0,054	0,052

Примечание: * обозначены пробы с достоверно отличающейся концентрацией веществ. Различия между ВСГ и НСГ, ВСГ и икринками, выращенными отдельно от кладки, достоверны при $p \leq 0,05$. ВСГ – группы с высоким содержанием гормонального вещества, НСГ – группы с низким содержанием гормонального вещества, остальные сокращения см. табл. 3.

При раздельной инкубации икринок (по одному экземпляру) не обнаружено их дифференциации по уровню метаболизма исследуемых гормонов. Их концентрация у всех эмбрионов в среднем была ниже, чем в контроле у группы с НСГ, однако эти различия оказались не достоверны.

Проведенное исследование, а также результаты, полученные ранее на представителях других видов рыб (Нечаев, Лабас, 1990; Нечаев и др., 1991), позволяют предположить сходный механизм

ослабления конкурентных отношений в результате взаимодействия икринок в кладке. Происходит дифференцировка поздних эмбрионов на два фенотипа по уровню активности ДА-ергической системы и метаболическим процессам, функционально связанным со стероидными гормонами. Далее, в личиночный период развития происходит углубление биохимической дифференцировки и на ее основе возникают две разные группы. Эти группы личинок имеют различный уровень метаболизма. Резиденты имеют сравнительно низкое общетканевое содержание дофамина и кортикостероидов. Мигранты отличаются высоким уровнем обмена общетканевого дофамина и стероидных гормонов.

Для определения *механизма возникновения дифференцировки* личинок проводили опыты с икрой. Икринки содержали в общей кладке, а также отдельно друг от друга в специальных емкостях, в половине которых периодически подменивали воду, взятую из общей кладки. Подмена воды в емкостях с индивидуально инкубируемыми икринками на воду из общей кладки привела к разделению личинок на две группировки по концентрации гормонов, как и в случае инкубации икры в общей кладке. Однако, в отличие от последней, доля личинок с высокой концентрацией гормонов была значительно меньше. Концентрация исследуемых соединений у рыб из группы икры с заменой воды оказалась достоверно выше, по сравнению с рыбами из группы развития икры без замены воды из кладки (табл. 8). У последних отсутствует дифференцировка рыб на две группы, т.е. бимодальности распределения частот концентраций исследуемых веществ у них не обнаружено.

Проведенное исследование дает представление об общих механизмах эмбрионального и раннего постэмбрионального развития рыб. Результаты экспериментов подтверждают химическую природу межэмбриональных взаимодействий, ответственных за эффект дифференцировки особей на два фенотипа – с высоким и низким уровнем содержания гормонов. По-видимому, гормональный сигнал запускает специфическую для клеток данного типа информацию, закодированную в рецепторном белке. Образованный гормон специфически воздействует на клетки-мишени и, впоследствии, в результате усиления сигнала оказывает многоуровневое влияние на различные подсистемы (Перцева, 1990).

Эксперименты с длительным выдерживанием личинок в аквариуме показали, что по мере их развития и перехода на мальковые этапы исчезает биохимическая дифференцировка на группы. Этот процесс заканчивается к этапам *E-F*. Он характеризуется окончательным формированием организма молоди. У ли-

Таблица 8

Концентрация гормонов (мкг/г) у личинок плотвы при индивидуальной инкубации икры и инкубации икры с заменой воды из общей кладки (в скобках указано среднеквадратичное отклонение от средней)

Вещество	Опыт с заменой воды из общей кладки икры (n = 126 личинок)	Контроль без замены воды из общей кладки икры (n = 30 личинок)
ДОФА	626,1(1,2)	608,8(2,3)
Дофамин	421,6(1,3)	409,5(2,3)
ГВК	141,0(1,0)	131,4(2,3)
Норадреналин	433,5(1,1)	416,5(2,3)
Адреналин	87,3(0,8)	83,7(2,2)

Примечание: различия в уровне концентрации гормонов между опытом и контролем достоверны при уровне значимости $p \leq 0,05$.
Сокращения см. табл. 3.

чинок, принадлежащих ранее к группе с низким уровнем ряда гормональных веществ (резидентов), скорость процесса развития активности гормональных систем выше и к концу формирования дефинитивной формы эти личинки перестают отличаться от другой группы (мигрантов).

Таким образом, в результате проведенных биохимических тестов и исследования поведения молодежи из различных группировок, было установлено:

1. У катехоламинов и тиреоидных гормонов отношение количества гормона к его предшественнику во всех исследованных группах личинок с разным поведением практически одинаковое, и, очевидно, нельзя говорить о направленной активации синтеза определенного гормона. Следовательно, мы имеем дело с двумя уровнями обмена веществ в организмах.

2. В основе различий выявленных группировок личинок плотвы (мигрантов и резидентов) лежит разный уровень синтеза тех гормонов, которые непосредственно регулируют энергетические процессы в организме. К ним, прежде всего, следует отнести катехоламины и кортикостероиды. Установлено, что концентрация этих веществ в организме мигрантов значительно выше, чем у резидентов. Одна из основных функций этих гормонов – регуляция энергетического состояния особи, поэтому резонно предположить, что мигранты, имеющие высокие концентрации гор-

монов, обладают и повышенными энергетическими возможностями, по сравнению с резидентами.

3. Отношение выявленных групп личинок плотвы к повышенной нагрузке и особенности распределения в реке дают нам дополнительные сведения для указанного предположения. Резиденты при содержании на слабом течении в течение 13 ч ответили на предъявленную нагрузку отчетливо выраженной стрессовой реакцией. Такая же нагрузка практически не вызвала изменений в уровне гормонов у мигрантов.

4. Ночью эти группировки рыб пространственно разобщены. Мигранты всю ночь находятся в реоусловиях или в транзитном потоке, а резиденты – в лимноусловиях. Днем они образуют смешанные скопления, обитающие как в рео-, так и в лимноусловиях. Следовательно, мигранты, в отличие от резидентов, большую часть суток проводят на течении, что явно требует от них значительных усилий и должно обеспечиваться повышенными резервами организма.

На основании этих результатов была выдвинута гипотеза о том, что мигранты в отличие от резидентов обладают повышенным энергетическим потенциалом.

4.4. Роль метаболических процессов в миграционном поведении молоди плотвы

Для проверки этой гипотезы были выполнены физиолого-биохимические исследования особенностей метаболизма у личинок плотвы из указанных фенотипических группировок (Павлов, Золотарева и др., 2001).

Симпто-адреналовая система (САС). Как известно, в сложившейся системе регуляции функций организма значительная роль принадлежит САС, физиологическое действие которой состоит в постоянном приспособлении интенсивности обменных процессов и физико-химического состояния клетки к функциональным потребностям организма на данный момент. Ее гормоны и медиаторы (катехоламины) принимают активное участие в регуляторных, трофических и адаптационных процессах организма.

Результаты исследования показали, что, несмотря на однотипную направленность процесса активации тирозингидроксилазы (ТГ-азы) у обеих групп личинок плотвы, различия наблюдались уже при определении начальной активности этого фермента. У резидентов начальная активность ТГ-азы на 24% ниже, чем

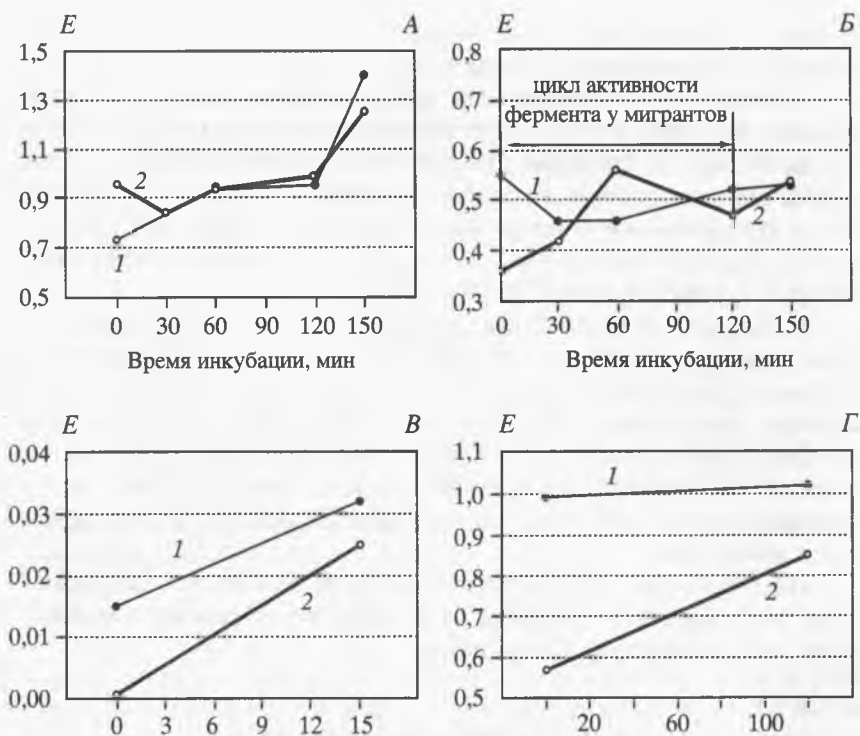


Рис. 20. Динамика активации ферментов в тканях мигрантов (1) и резидентов (2) плотвы (*Rutilus rutilus* (L.))

A – тирозингидроксилаза, Б – фенилэтаноламин-N-метилтрансфераза, В – глюкозо-6-фосфатаза, Г – протеиназы, E – активность фермента в относительных единицах

Fig. 20. Dynamics of ferment activation in tissues of migrants (1) and residents (2) of roach (*Rutilus rutilus* (L.))

A – tyrosine hydroxylase, Б – phenylethanolamine-N- cetyl transferase, В – glucose-6-phosphatase, Г – proteinase, E – enzyme activity given in relative units

у мигрантов (рис. 20 А). Можно предположить, что у мигрантов более высокая активность ТГ-азы в начале инкубации связана либо с большим сродством фермента с внесенным извне субстратом (ℓ -тирозином), либо мы наблюдаем конечный результат активации ТГ-азы из предыдущего цикла ее работы.

Более отчетливо цикличность работы ферментов видна на графике динамики активации фенилэтаноламин-N-метилтрансферазы (рис. 20 Б). Так, у мигрантов мы видим полтора цикла за 2,5 ч наблюдений, а у резидентов – только один цикл. Более короткий цикл работы фермента у мигрантов указывает на боль-

Таблица 9

Биохимические показатели углеводного обмена у личинок плотвы из двух фенотипических группировок (Павлов, Золотарева и др., 2001)

Фенотипическая группа	Концентрация глюкозы, мг%	Содержание гликогена, мг/100 мг	Активность Г-6-Ф-зы, мкмоль св.ф. / г мин
Мигранты	33 (3,1)	1,14 (0,09)	45,8 (3,8)
Резиденты	64 (5,9)	1,14 (0,11)	32 (2,9)

Примечание: в скобках даны среднеквадратичные отклонения от средней. Тестировалось по 80 личинок плотвы из каждой группировки.

шую оперативность их САС и, следовательно, на большие возможности мигрантов поддерживать гомеостаз в изменяющихся условиях среды.

Углеводный обмен. Как известно, основные функции метаболизма у всех организмов направлены на образование высокоэнергетических соединений, необходимых для обеспечения клетки энергией. Главным источником энергии для организма являются углеводы, а центральная роль в обмене углеводов принадлежит процессу образования и превращения глюкозы. В связи с этим в качестве интегральных показателей состояния обмена углеводов нами были исследованы содержание глюкозы и гликогена в тканях личинок плотвы, а также динамика активации глюкозо-6-фосфатазы (Г-6-Ф-зы). Г-6-Ф-за, ключевой фермент, который катализирует терминальные реакции, как гликогенолиза, так и глюконеогенеза, поэтому он не только важен для гомеостаза глюкозы, но и играет важную роль в процессах адаптации (Nordlie, 1976).

Уровень глюкозы в тканях мигрантов почти в 2 раза ниже, чем у резидентов (табл. 9). Такое содержание глюкозы, вероятно, связано с условиями обитания, непосредственно предшествующими поимке личинок. Мигранты 1,5–2 ч перед отловом обитали на течении, в условиях активной мышечной работы, а резиденты, находясь вне течения, проявляли минимум мышечной активности.

Определение содержания гликогена в тканях личинок плотвы из экспериментальных групп показало, что уровень этого метаболита у мигрантов и резидентов был примерно одинаковым.

Определение уровня активности Г-6-Ф-зы в тканях исследованных групп личинок плотвы выявило некоторые различия этого биохимического показателя. Наиболее высокий уровень активности этого фермента был у мигрантов (табл. 9).

Исследование динамики активации этого ключевого фермента в углеводном обмене показало значительные различия в уровне начальной активности Г-6-Ф-зы, который у резидентов был в 30 раз выше, чем у мигрантов. За 15 минут опыта активность фермента у резидентов увеличилась всего лишь в 2 раза, а у мигрантов – в 50 раз (рис. 20 В). Это обусловило и различие в скорости процесса активации Г-6-Ф-зы для мигрантов (0,0016) и для резидентов (0,0011).

Чтобы оценить пластичность метаболических реакций, принимающих активное участие в процессе образования и регуляции энергетического потенциала в период покатной миграции, у исследованных групп личинок плотвы был проведен анализ сопряженности показателей углеводного обмена, выраженный через следующие индексы.

1. Индекс энергетического баланса (отношение гликоген/глюкоза) дает представление об уровне энергетических затрат для поддержания относительного постоянства внутренней среды. У мигрантов он был почти в 2 раза выше (0,034), чем у резидентов (0,018).

2. Индекс энергетического резерва (отношение Г-6-Ф-за/гликоген) определяет возможности организма для существования его на оптимальном уровне. Мигранты обладают более значительным энергетическим потенциалом (40,2), чем резиденты (28,1).

При пониженном содержании глюкозы в тканях у мигрантов могут включаться механизмы, которые способствуют дополнительному поступлению энергии в мышцы. Одним из таких механизмов является глюконеогенез, в ходе которого обеспечение энергоресурсами осуществляется из других источников, в частности, из аминокислот, также участвующих в энергетических процессах.

Белковый обмен. Образование аминокислот происходит в результате протеолиза, т.е. расщепления белков под действием протеолитических ферментов (протеиназ).

Содержание общего белка в тканях мигрантов было почти в 1,5 раза ниже, а уровень активности протеолитических ферментов в 50 раз выше, чем у резидентов (табл. 10). Это может указывать на использование аминокислот для энергетических трат мигрантов.

Динамика активации протеиназ также выявила существенные различия между этими группами личинок. У резидентов активация этих энзимов протекала на более высоком уровне, чем у мигрантов. Сам процесс активации был монотонным, т.е. максимальная активность протеиназ почти не отличалась от ее началь-

Таблица 10

Биохимические показатели белкового обмена у личинок плотвы из двух группировок (Павлов, Золотарева и др., 2001)

Группировка	Содержание общего белка, мкг/100 мг	Коэффициент протеиназной активности
Мигранты	20 (3,1)	0,49 (0,04)
Резиденты	32 (4,0)	0,03 (0,002)

Примечание: в скобках даны среднеквадратичные отклонения от средней величины.

ной активности (рис. 20 Г). Скорость активации протеиназ составляла $V = 2,5 \cdot 10^{-4}$. Вероятнее всего, это обусловлено тем, что резидентам для сохранения гомеостаза вполне хватает тех энерго-ресурсов, которые они получают в процессе гликогенолиза.

Совсем иная картина наблюдалась при исследовании процесса активации протеиназ у мигрантов: начальная активность этих энзимов была более чем на 40% ниже, а скорость достижения максимума активности была на порядок выше ($V = 2,3 \cdot 10^{-3}$), чем в тканях резидентов (рис. 20 Г).

Полученные данные по активности протеолитических ферментов и содержанию общего белка также подтверждают тот факт, что в тканях мигрантов идет интенсивный процесс расщепления белков до аминокислот, необходимых для образования дополнительных энергоресурсов, которые мигранты недополучили в процессе гликогенолиза.

Комплексное исследование систем регулирующих энергетический обмен и образование энергетических запасов в организме личинок из двух группировок плотвы показало, что физиолого-биохимический статус мигрантов и резидентов различен. У мигрантов (по сравнению с резидентами) ниже уровень кратковременных, оперативных запасов энергетических веществ – глюкозы. Ее недостаток компенсируется использованием аминокислот в качестве энергоресурсов. Это связано, на наш взгляд, с резким различием в степени мышечной активности личинок из этих групп непосредственно перед отловом – повышенным у мигрантов и минимальным у резидентов.

Отличительной чертой физиолого-биохимического статуса мигрантов от резидентов является более высокая активность ферментативных систем, участвующих в регуляции энергетического потенциала. Высокая скорость активации протеиназ позволяет мигрантам приспосабливаться быстрее и к повышенным энергетическим тратам, чем это возможно для резидентов при

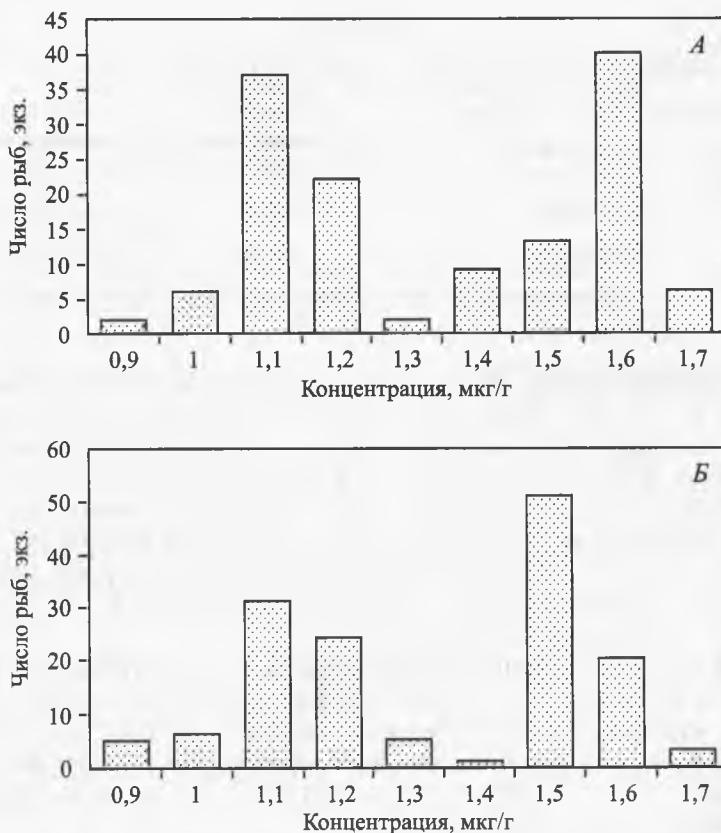


Рис. 21. Распределение концентрации гормонов у личинок окуня (*Perca fluviatilis* (L.)) из Верхневолжского водохранилища

А – диоксифенилаланин (ДОФА), Б – дофамин

Fig. 21. Frequency distribution of concentration of hormones in the roach larvae (*Rutilus rutilus* (L.)) from the Upper Volga River Reservoir

А – dioxypyhenylalanine (DOPA), Б – dopamine

сохранении гомеостаза. Например, мигранты могут дольше резидентов находиться в потоке и удерживаться в нем на больших скоростях течения.

Повышенная активность ферментных систем позволяет мигрантам поддерживать, несмотря на увеличенные энергетические траты, одинаковый с резидентами уровень долговременного энергетического запаса – гликогена.

Поскольку уровень глюкозы в тканях весьма лабильный показатель, тесно связанный с уровнем текущей нагрузки, можно

предполагать, что в одинаковых физиологических условиях (при обитании в лимноусловиях) концентрация как глюкозы, так и общего белка окажется одинаковой у исследованных групп личинок. В то же время активность ферментативных систем значительно более стабильный показатель, что позволяет утверждать, что основным различием мигрантов и резидентов является разная скорость работы основных ферментативных систем, участвующих в регуляции энергетического потенциала.

Биохимические различия и дифференцировка молоди рыб за группировки установлена нами и для молоди окуня из Верхневолжского водохранилища. У личинок и мальков окуня, взятых из водохранилища и вытекающей из него реки, изучали содержание катехоламинов (ДОФА, дофамин, ГВК, норадреналин) в тканях тела. В пелагиали водоема обитают в основном рыбы с пониженным содержанием катехоламинов, а в сублиторали – с повышенным содержанием рассматриваемых веществ. Так, средняя концентрация ДОФА составила 1,10 мкг/гр у личинок из пелагиали, 1,41 мкг/гр у личинок из сублиторали и 1,29 мкг/гр у покатинок. Концентрация дофамина (в среднем) была, соответственно: 1,06, 1,29 и 1,15 мкг/гр, а норадреналина – 1,19, 1,68 и 1,54 мкг/гр. Анализ индивидуальных концентраций гормональных веществ показал наличие у окуня таких же двух фенотипических групп, как и у плотвы. В течение всех трех лет наблюдений для большинства рассматриваемых гормональных веществ была показана бимодальность вариационного ряда их концентраций (рис. 21). Различия средних концентраций гормонов у окуня, как и у плотвы, обусловлены изменением количества значений в классах концентраций, а не изменением границ классов. Все это указывает на то, что в сублиторали и пелагиали обитают особи из разных фенотипических группировок.

* * *

Обнаружены две группы личинок плотвы, стабильно различающиеся по биохимическим показателям, – у мигрантов концентрация катехоламинов и кортикостероидов выше, чем у резидентов. Эти отличия первоначально не связаны с особенностями обитания молоди. Они возникают еще в кладке икры и детерминированы химическими сигналами от соседних икринок. В процессе развития молоди различия между резидентами и мигрантами увеличиваются и достигают максимума в период ранних личинок. В дальнейшем эти различия уменьшаются и на мальковых этапах, когда заканчивается покатиная миграция плотвы, исчеза-

ют. Мигранты и резиденты отличаются не только по уровню концентраций катехоламинов и кортикостероидов. У личинок плотвы из двух группировок имеются существенные различия в обменных процессах – динамике активации ключевых ферментов симпато-адреналиновой системы, углеводного и белкового метаболизма, участвующих в формировании и регуляции их энергетического состояния. Для мигрантов характерен более высокий уровень активности исследованных ферментативных систем, позволяющий им оперативно реагировать на быстро меняющиеся условия внешней среды. Различия в физиолого-биохимическом статусе личинок плотвы, по-видимому, во многом определяют их поведение, связанное с миграциями.

* * *

Two groups of roach larvae clearly distinguished by biochemical parameters were revealed – catecholamine and corticosteroid concentrations were higher in migrants than in residents. Originally these differences were not related to peculiarities of young fish habitats. They had already appeared in the egg clutch and were determined by chemical signals from neighbor eggs. During larval development, these differences between migrants and residents increased and were peaking at the stage of early larvae. Later on these differences decreased, and at the fry stages, when roach downstream migration was over, they disappeared. Migrants and residents were distinguished not only by the level of catecholamine and corticosteroid concentrations. Roach larvae from the two groups were also significantly differed by their metabolism – dynamics of activation of key enzymes of sympathetic adrenalin system; carbon and protein metabolism, participating in the forming and regulation of their energy state. Higher activity of tested enzyme systems, allowing fish quickly react to fluctuating surroundings, was typical for migrants. These differences in physiological and biochemical status of roach larvae mainly determined their behavior during migrations.

МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПРЕДПОСЫЛОК ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ

Предпосылки покатной миграции молоди являются механизмами первого порядка. Они связаны с возникновением этой миграции и поэтому являются определяющими в общей системе существующих механизмов ската молоди. Для выявления и уточнения этих первичных механизмов, связанных, прежде всего, с выходом рыб из прибрежья в русловой поток, было проведено поведенческое тестирование молоди из различных фенотипических группировок плотвы. Первоначально мы провели экспериментальное разделение личинок на группировки, чтобы понять, как и куда они передвигаются при изменении освещенности. В дальнейшем мы изучали двигательную активность молоди из разных природных группировок, их скорость перемещения в потоке, поведение в реоградиентных условиях и суточную динамику плавучести мигрантов и резидентов, а также влияние условий питания рыб на их двигательную активность.

5.1. Экспериментальное разделение личинок плотвы на фенотипические группировки

Для понимания роли поведения рыб в формировании покатной миграции были проведены исследования по экспериментальному разделению личинок плотвы на группировки.

Эксперименты проводили на специальной установке (рис. 22), в которой имитировали разные участки реки – русловой поток и прибрежье с рео- и лимноусловиями. Установку из прозрачного оргстекла, длиной 1,2 м, шириной 0,8 м, размещали в русле реки. Личинок для экспериментов отлавливали в прибрежье в дневное время, когда они образовывали смешанные стаи из мигрантов и резидентов, и помещали в стартовую камеру (1), где содержали до начала эксперимента. Опыт начинали в 20 ч с посадки в стартовую камеру около 500 личинок плотвы. После их адаптации к условиям установки в течение 2 ч, при освещенности порядка тысяч люкс, стартовую камеру открывали, убирая сетку (2). Личин-

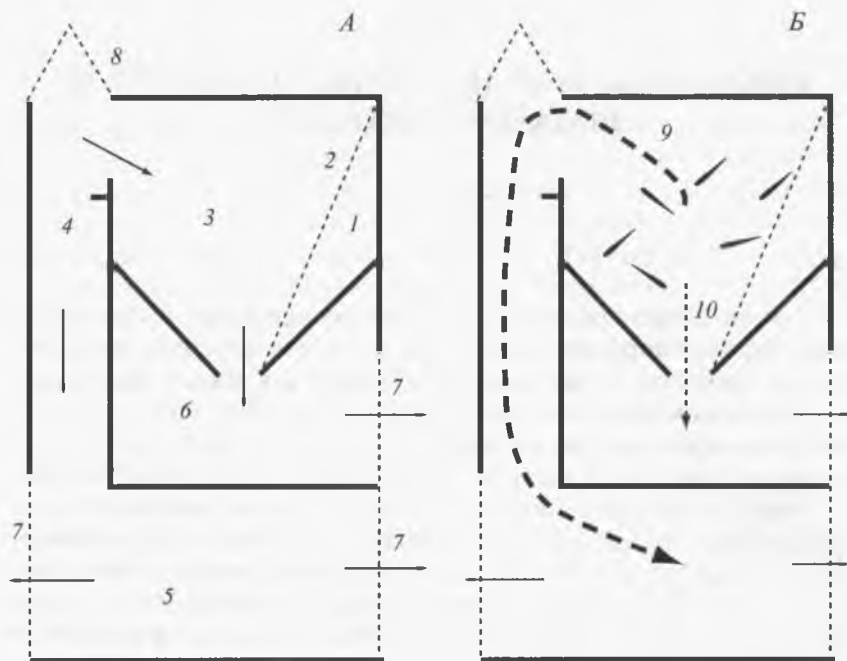


Рис. 22. Схема установки для экспериментального разделения личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) на группировки

А – схема установки, *Б* – схема перемещений рыб

1 – стартовая камера, *2* – съемная сетка, *3* – средняя секция, *4* – проточный канал, *5* – отсек для накопления рыб, вышедших против течения, *6* – отсек для накопления скатившихся рыб, *7* – рыбоудерживающая сетка, *8* – мусорозащитная сетка, *9* – путь мигрантов, *10* – путь резидентов. Стрелками обозначено направление течения

Fig. 22. Scheme of the experimental device for separation of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) larvae into phenotypic groups

A – scheme of the device, *B* – scheme of fish movements

1 – release chamber, *2* – removable protective net, *3* – middle chamber; *4* – flow-through channel; *5* – chamber for accumulation of larvae moving against the current; *6* – chamber for accumulation of larvae moving downstream; *7* – net preventing fish passage; *8* – net preventing debris entering, *9* – movements of migrants, *10* – movements of residents. Arrows indicate current direction

ки могли двигаться против течения, скатиться вниз по течению или остаться в средней секции (3), имитирующей побережье реки с лимно- и реоусловиями. Вышедшие против течения личинки попадали в канал (4), аналог руслового потока, где скорость течения превышала критическую для них (Павлов, 1979). Из этого канала личинки сносились в сетчатый отсек (5), и накапливались в нем. Те рыбы, которые вышли из средней секции (3) вниз по течению, накапливались в секции (6). Следует отметить, что, из-за

низкой скорости течения, молодь могла свободно перемещаться в пространстве секций (3) и (6), а личинки, вышедшие против течения в канал (4) и снесенные в отсек (5), возвратиться в среднюю секцию уже не могли.

Через 3 ч, когда освещенность снижалась до сотых долей люкса, проходы между секциями (4, 3 и 6) перекрывали, рыб наркотизировали электрическим током, отлавливали и помещали в жидкий азот для последующего определения концентрации гормональных веществ.

Результаты экспериментов, моделирующих процессы перемещения молоди в прибрежье и далее в русловой поток, позволили разделить личинок плотвы на три группы. Первую группу (А) составили рыбы, вышедшие на поток и отловленные в отсеке (5). Вторую группу (В) – рыбы, переместившиеся вниз по течению из стартовой камеры и отловленные в секции (6), а третью (С) – рыбы, оставшиеся в стартовой камере секции (3). Биохимическое тестирование личинок из этих групп (по 65–84 экз. из каждой группы) было выполнено по 11 гормональным веществам.

Катехоламины. Для всех веществ этого ряда, кроме ДОФА, наименьший уровень катехоламинов характерен для рыб группы В, скатившихся вниз по течению из стартовой камеры (табл. 11). Содержание ДОФА оказалось минимальным у рыб из группы С. К скатившимся рыбам по концентрации ГВК близки личинки, оставшиеся в стартовой камере, а по концентрации адреналина – вышедшие на поток. Содержание ДОФА, ДА и ГВК было наибольшим у личинок из группы А, а концентрация НА и адреналина – у рыб из группы С.

Серотонин. Наивысший уровень этого гормона наблюдался у рыб из группы А, а наименьший – у особей из группы В (табл. 11).

Кортикостероиды. Для всех анализируемых гормонов наибольшая их концентрация отмечена у личинок, поднявшихся против течения (группа А), а наименьший – у переместившихся вниз по течению (группа В). Только для кортикостерона наблюдалось сходное содержание вещества у рыб из групп В и С (табл. 11).

Тиреоидные гормоны. Минимальный уровень T_3 и T_4 зарегистрирован у личинок из группы В, а максимальный – у рыб из группы А. Концентрация T_3 у личинок группы В оказалась практически одинаковой с рыбами из группы С (табл. 11).

Высокие концентрации большинства исследованных гормональных веществ отмечены у особей, поднявшихся против течения (А), а низкие – у личинок, скатившихся вниз по течению (В).

Сравнение природных и экспериментальных группировок с использованием критерия Стьюдента показало, что во многих

Таблица 11

Средние концентрации гормональных веществ (мкг/г)
у подопытных рыб (Павлов, Нечаев и др., 1998)

Вещество	Группа А	Группа В	Группа С
ДОФА	2,251 (0,014)	2,110 (0,096)	2,075 (0,078)
Дофамин	1,481 (0,027)	1,201(0,022)	1,220 (0,032)
ГВК	3,477 (0,154)	3,330 (0,140)	3,321 (0,045)
Норадреналин	2,234 (0,024)	2,209 (0,026)	2,298 (0,027)
Адреналин	0,478 (0,013)	0,472 (0,031)	0,499 (0,023)
Серотонин	1,387 (0,061)	1,320 (0,025)	1,344 (0,028)
Тирозин	2,518 (0,219)	2,221 (0,031)	2,230 (0,037)
Тироксин	0,192 (0,015)	0,144 (0,018)	0,173 (0,022)
Кортизол	0,080 (0,016)	0,053 (0,003)	0,055 (0,005)
Кортикостерон	0,086 (0,003)	0,041 (0,004)	0,056 (0,024)
Кортизон	1,277 (0,018)	1,173 (0,037)	1,214 (0,034)

Примечание: в скобках даны среднеквадратичные отклонения от средней величины.
Сокращения см. табл. 3.

Таблица 12

Достоверность ($p < 0,05$) различий средних концентраций
гормональных веществ у экспериментальных
и природных группировок личинок плотвы

Вещество	Природные группировки			Экспериментальные группировки		
	Пока- тики	Реос- копле- ние	Лим- носкоп- ление	Группа А	Группа В	Группа С
ДОФА	а б	б	в г	а	г	в
Дофамин	а	а	–	а	–	–
ГВК	а	а	б	а	б	б
Норадреналин	–	–	–	–	–	–
Адреналин	–	–	–	а	а	–
Серотонин	а	–	б	а	–	б
Тирозин	–	а	а	а	–	а
Тироксин	а	а	б	–	б	–
Кортизол	–	–	а	–	–	а
Кортикостерон	–	а б	б	–	а	а б
Кортизон	а	–	а	–	а	–

Примечание: одинаковыми буквами обозначены группы рыб с недостоверными различиями, прочерк – концентрация достоверно отличается от всех других значений.
Сокращения см. табл. 3

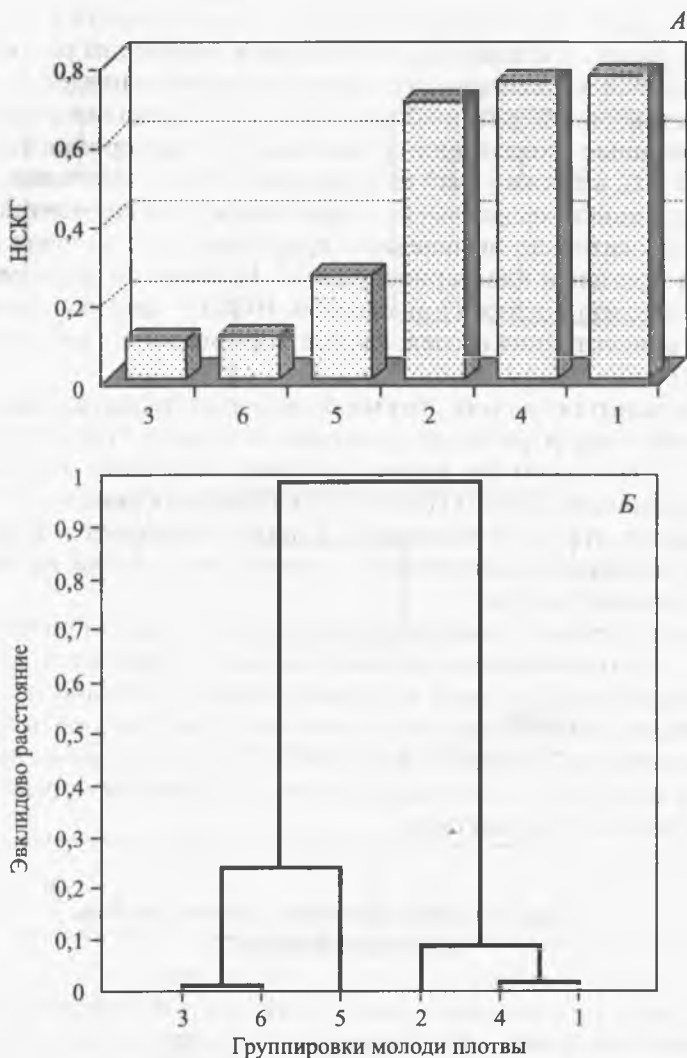


Рис. 23. Нормированная средняя концентрация гормональных веществ (НСКГ) у личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) (А) и результаты кластерного анализа группировок плотвы (Б) (Pavlov et al., 2001)

1 – покатики, 2 – личинки из реоусловий, 3 – личинки из лимноусловий, 4 – личинки из группы А (вышедшие на поток), 5 – личинки из группы С (оставшиеся в средней секции), 6 – личинки из группы В (скатившиеся вниз по течению)

Fig. 23. Standardized average hormone concentration (НСКГ) in roach (*Rutilus rutilus* (L.)) (A) larvae and results of the cluster analysis of fish groups (Б) (Pavlov et al., 2001)

1 – downstream migrants, 2 – larvae from rheo-conditions, 3 – larvae from limno-conditions, 4 – larvae from the group А (entered a stream flow), 5 – larvae from the group С (kept in the release chamber), 6 – larvae from the group В (drifted downstream)

случаях средние концентрации гормональных веществ у личинок из природных группировок (покатников и личинок из реоскоплений) и особей из экспериментальной группы А, вышедших на поток, достоверно не различались (табл. 12). Сходными оказались исследованные показатели у личинок из экспериментальных групп В и С, а также у рыб из природных лимноскоплений.

Для оценки сходства исследованных экспериментальных групп относительно выявленных природных группировок плотвы был применен кластерный анализ. Исходными данными для такого анализа послужил показатель НСКГ – средняя нормированная концентрация исследованных гормональных веществ (см. главу 2).

Результаты показали, что минимально отличаются между собой покатники и рыбы из экспериментальной группировки А (рис. 23). На таком же уровне различия оказались личинки из лимноскопления и рыбы группы В, скатившиеся вниз по течению в экспериментальной установке. К ним примыкают – в первом случае личинки из реоскопления, а во втором – рыбы, оставшиеся в стартовой камере.

Таким образом, экспериментальное разделение прибрежных рыб по их отношению к течению позволяет предположить, что начальный этап покатной миграции связан с активной реакцией личинок на поток. Мигранты в вечерние сумерки, ориентируясь против течения, выходят в русловой поток, а резиденты предпочитают оставаться в местах дневного обитания или перемещаться в затишные участки реки.

5.2. Двигательная активность личинок плотвы в щелевых камерах

Одним из актуальных является вопрос о механизмах начала покатной миграции – попадание рыб в сумеречно-ночное время из прибрежья в поток. Ранее в результате визуальных наблюдений в реке, на качественном уровне было установлено, что при вечернем падении освещенности двигательная активность молоди в прибрежье возрастает (Павлов и др., 1981). Такая активность рыб может способствовать их попаданию в русловой поток и вовлечению в покатную миграцию. Эта рабочая гипотеза и была положена в основу наших исследований, проведенных с целью экспериментально установить роль двигательной активности личинок плотвы в формировании их покатной миграции. Для этого была проведена серия экспериментов, в которых изучали суточ-

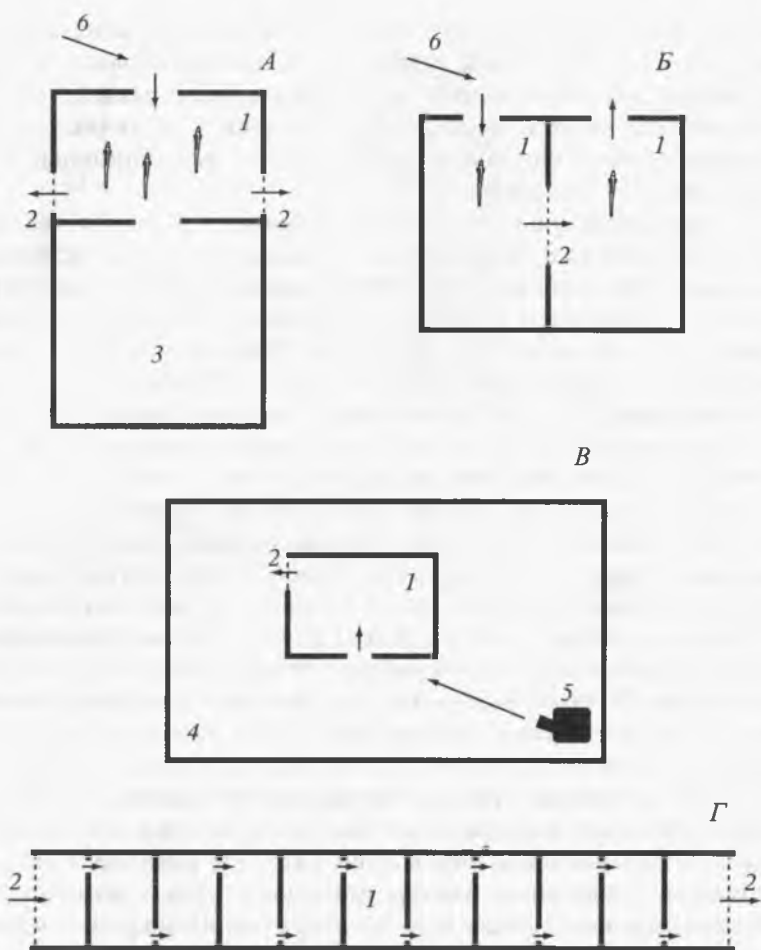


Рис. 24. Схемы экспериментальных установок для изучения двигательной активности личинок рыб

A – двухсекционная щелевая камера, *Б* – спаренная односекционная щелевая камера, *В* – лабораторная модификация односекционной щелевой камеры, *Г* – установка «рыбоход». *1* – стартовая камера, *2* – рыбоудерживающая сетка, *3* – секция, имитирующая прибрежье, *4* – аквариум, *5* – насос для создания течения. Стрелками обозначено направление течения в установках

Fig. 24. Schemes of the experimental devices for the investigation of larvae motor activity

A – two section slot chamber, *B* – a pair of one section slot chambers, *B* – laboratory modification of the one section slot chamber, *Г* – «fishway» device. *1* – release chamber, *2* – protective net, *3* – section imitating a nearshore habitat, *4* – aquarium, *5* – water pump to produce water flow. Arrows indicate current direction.

ную динамику двигательной активности молоди под влиянием освещенности и течения в экспериментальных установках «щелевая камера», расположенных на течении в русле реки. Этот тип экспериментальных установок использовали в различных модификациях – двухсекционные (рис. 24 А) и односекционные спаренные (рис. 24 Б) камеры.

В двухсекционных щелевых камерах большая секция (50 × 40 см) имитировала побережье, а малая (30 × 40 см) использовалась как стартовая камера и имитировала переходный участок реки между побережьем и русловым потоком. Щелевые отверстия шириной 0,6 см располагались по центру торцевых стенок секций. С помощью такой щели, в которой течение отсутствовало, соединяли секции между собой, а щель с течением соединяла стартовую камеру с речным потоком. Камеру в реке ориентировали так, чтобы обеспечить в щели движение воды со скоростью 4–6 см/с. В боковых стенках стартовой камеры оборудовали отверстия шириной 2,0 см, которые закрывали сеткой из капронового сита. Эти отверстия были нужны для создания проточности воды внутри камеры. Опыты проводили как при наличии течения в щелях, так и без него.

Односекционные камеры размером 15 × 20 см представляли собой спаренные стартовые камеры с разным направлением течения в щелях. В таких камерах в двух противоположных стенках имелись щелевые отверстия шириной 0,6 см, одно из которых закрывали сеткой из капронового сита. Такое расположение отверстий было необходимо для обеспечения проточности воды. Камеры ориентировали в потоке реки так, чтобы в открытой щели одной из них течение было направлено в камеру, в другой из нее.

Днем по 20 личинок плотвы помещали в стартовую секцию экспериментальных установок, предварительно закрыв в ней все щелевые отверстия. После 1 ч акклимации личинок к условиям установки щелевые отверстия открывали, создавая в них необходимые гидравлические условия. Каждый час подсчитывали молодь в секциях установок, в темное время суток подсчет производили при кратковременной подсветке фонариком или с помощью прибора ночного видения. Одновременно регистрировали и освещенность люксметром Ю-117 (диапазон измерений от 0,01 до 100000 лк). По изменению численности рыб в стартовой и прибрежной секциях рассчитывали долю рыб, попавших в камеру, имитирующую побережье, и вышедших через щелевое отверстие в русловой поток реки. Эксперимент на одной группе рыб длился от 5 до 20 ч до тех пор, пока в установке не оставалось менее 5 особей. Всего в двухсекционной щелевой установке выполнено 48 экспериментов и использовано 1260 личинок плотвы.

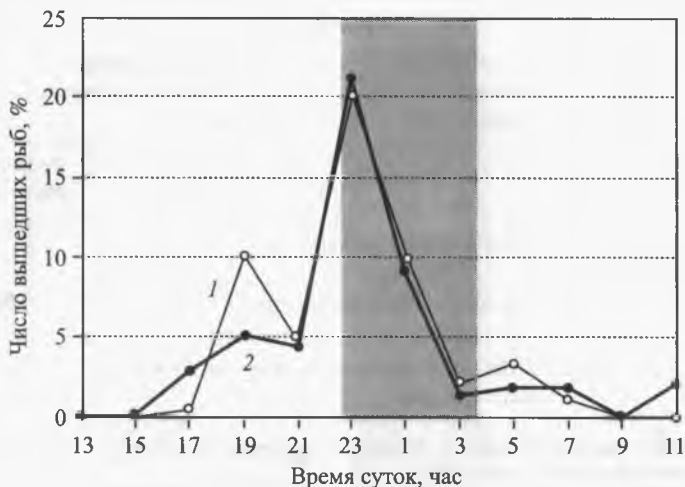


Рис. 25. Суточная динамика выхода личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) на поток из спаренных односекционных щелевых камер

1 – по течению, 2 – против течения. Темный фон – период освещенности менее 1 лк

Fig. 25. Diurnal dynamics of roach larvae (*Rutilus rutilus* (L.)) entering into water flow from a pair of one section slot chambers

1 – larvae moving downstream, 2 – larvae moving upstream. Shadowed part – a period of illumination less than 1 lux

Односекционные щелевые камеры применяли не только в натуральных, но и в лабораторных экспериментах (рис. 24 В). Для этого их помещали в емкость (120 × 80 × 20 см) с водой. Поток в щелях со скоростью 6 см/с создавали помпой, установленной под углом к торцевой стенке камеры. Изучали выход личинок на поток при различном уровне освещенности и направлении течения. Одной группе личинок (20 экз.) предъявляли только одно направление течения и один уровень освещенности из 7 исследованных – 3000; 300; 30; 3; 0,3; 0,03 и 0 лк. В опытах с односекционными камерами использовали более 4000 личинок плотвы. При установленной освещенности в камеру с закрытой щелью помещали рыб. Через 30 мин после посадки щель открывали, и личинки могли выходить из камеры. Еще через 30 мин ее закрывали, подсчитывали рыб в камере, определяли число вышедших из нее рыб и отлавливали их для камеральной обработки.

Результаты экспериментов с односекционной щелевой камерой показали, что в светлое время суток выходы рыб из камер были эпизодическими (рис. 25). В этот период доля рыб, вышедших за 1 ч, не превышала 5% от их общего числа в эксперимен-

Таблица 13

Результаты дисперсионного анализа экспериментов
по исследованию двигательной активности личинок плотвы
в односекционной щелевой камере

Наименование установки	Факторы и условия опытов	Уровень значимости
Односекционная камера	Влияние освещенности:	
	– на выход рыб по течению;	0,021
	– на выход рыб против течения	0,030
	Влияние направления течения на выход рыб из камер	0,767
<i>Примечание:</i> жирным шрифтом выделены уровни значимости, не превышающие нормативное значение, равное 0,05.		

те. При вечерней освещенности порядка 10^1 – 10^{-1} лк доля вышедших из камер личинок, как по течению, так и против него, резко возросла. Дисперсионный анализ показал, что освещенность достоверно влияет на выход молоди плотвы из камер, а направление течения в щели не оказывает влияния на число вышедших из камер личинок (табл. 13).

В опытах с двухсекционной щелевой камерой у личинок было три возможности: остаться в стартовой камере, выйти через

Таблица 14

Результаты дисперсионного анализа экспериментов
по исследованию двигательной активности личинок плотвы
в двухсекционной щелевой камере

Наименование установки	Факторы и условия опытов	Уровень значимости
Двухсекционная камера	Влияние освещенности:	
	– на выход рыб с течением на поток;	0,041
	– на выход рыб в «прибрежье»;	0,634
	– на выход рыб без течения на поток	0,312
	Влияние наличия течения на интенсивность выхода рыб на поток	0,027
	Различия в интенсивности выхода рыб из камер на поток и в «прибрежье»	0,002
<i>Примечание:</i> жирным шрифтом выделены уровни значимости, не превышающие нормативное значение, равное 0,05.		

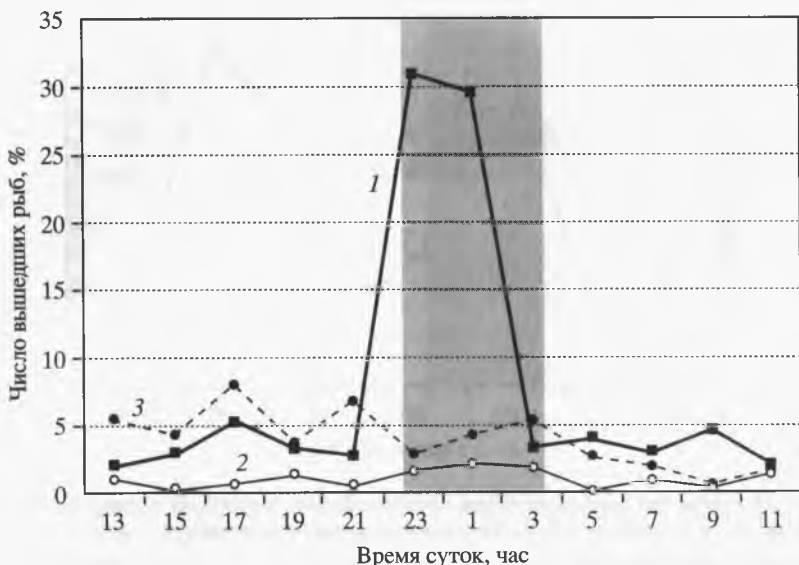


Рис. 26. Суточная динамика выхода личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) на поток из двухсекционных щелевых камер

1 – против течения на поток, 2 – «в прибрежье», 3 – на поток без течения в щели. Темный фон – период освещенности менее 1 лк

Fig. 26. Diurnal dynamics of roach larvae (*Rutilus rutilus* (L.)) entering into water flow from two section slot chambers

1 – larvae moving upstream, 2 – larvae entering a «nearshore» zone, 3 – larvae entering a water flow without water current in the slot. Shadowed part – a period of illumination less than 1 lux

щель в реку на поток или уйти в секцию, имитирующую прибрежье. При наличии течения в щели результаты оказались аналогичны данным, полученным в опытах с односекционными камерами (рис. 26). Оказалось, что интенсивность выхода рыб на поток была связана с освещенностью и достигала максимума в период с 23 до 1 ч при освещенности порядка 10^1 – 10^{-1} лк. Динамика прохода рыб через щель между стартовой камерой и камерой, имитирующей прибрежье, не имела суточного ритма и достоверно отличалась от динамики выхода рыб в реку. При отсутствии течения в щели выходы рыб на поток также носили случайный характер (табл. 14).

Как у мигрантов, так и у резидентов характер изменения двигательной активности в зависимости от освещенности был одинаковым (рис. 27). Наибольшее число личинок, вышедших через щель на поток, наблюдалось у них в темное время суток, но у мигрантов доля вышедших на течение рыб была несколько выше, чем у резидентов.

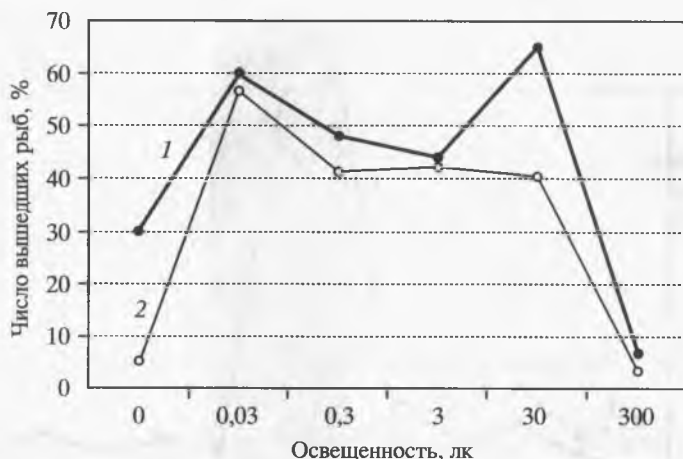


Рис. 27. Динамика выхода личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) из щелевой камеры на поток в зависимости от изменения уровня освещенности

1 – мигранты, 2 – резиденты

Fig. 27. Diurnal dynamics of roach larvae (*Rutilus rutilus* (L.)) entering into water flow from two section slot chambers depending on illumination

1 – migrants, 2 – residents

Дисперсионный двухфакторный неортогональный анализ показал, что количество личинок плотвы, вышедших на течение из щелевой камеры, зависит от освещенности ($p < 0,001$) и от принадлежности подопытных рыб к той или иной группировке ($p = 0,004$). В то же время совместное влияние этих факторов оказалось не достоверным ($p = 0,186$). То есть двигательная активность мигрантов оказалась выше, чем у резидентов, но и у тех и у других она одинаково зависит от освещенности. Парное сравнение активности мигрантов и резидентов показало, что только в темноте число вышедших из камер рыб достоверно различается у исследованных групп плотвы. Уровень значимости различий составил по критерию Манна-Уитни – 0,004.

5.3. Двигательная активность личинок плотвы в установке «рыбоход»

Установка «рыбоход» (рис. 24 Г) – представляла собой лоток из непрозрачного материала шириной 15 см, разделенный поперечными перегородками через 12 см на 11 камер. В перегородках между камерами были сделаны круглые отверстия диаметром

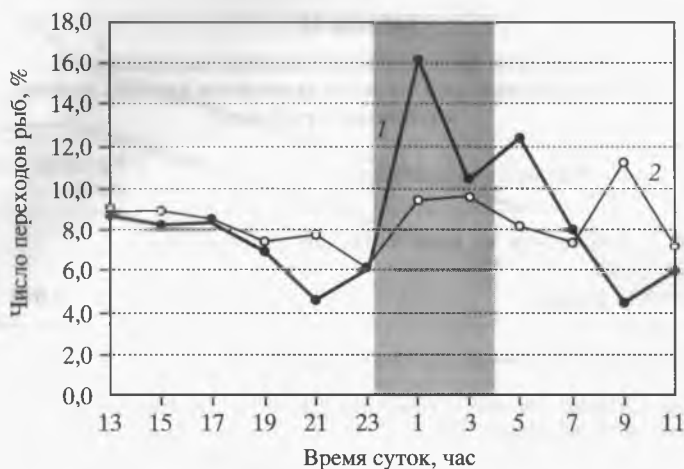


Рис. 28. Динамика переходов рыб из одной камеры «рыбохода» в другую (в процентах от суммы переходов в течение суток)

1 – при наличии течения, 2 – при отсутствии течения. Темный фон – период освещенности менее 1 лк

Fig. 28. Dynamics of the number of roach larvae passages through the chambers of the «fishway» as a percentage of the total number of passages during 24 hours

1 – water current is present, 2 – water current is absent. Shadowed part – a period of illumination less than 1 lux

1,8 см, расположенные в шахматном порядке на расстоянии 2 см от стенок лотка. Эксперименты проводили при наличии и отсутствии течения в рыбоходе. При наличии потока скорость течения в отверстиях рыбохода составляла около 4 см/с. В установке рыбоход проведено 96 опытов и проанализировано 2880 рыб.

В среднюю (стартовую) камеру, предварительно закрыв в ней все отверстия, помещали 30 личинок плотвы, отловленных днем в лимноскоплениях. После 50-минутной адаптации рыб отверстия открывали и через 1 ч подсчитывали количество особей в каждой камере. Затем рыб отлавливали и подвергали камеральной обработке. Следующий опыт проводили с новой группой личинок. За сутки, при разной освещенности, проводили одну серию экспериментов из 12 опытов. По числу пройденных рыбами камер оценивали их двигательную активность. Для этого по результатам каждого опыта рассчитывали суммарное число переходов рыбами отверстий камер рыбохода.

При отсутствии течения личинки свободно перемещались по всем камерам рыбохода. Распределение рыб относительно стартовой камеры было практически симметричным. Число перехо-

Таблица 15

Результаты дисперсионного анализа экспериментов
по исследованию двигательной активности личинок плотвы
в установке «рыбоход»

Факторы и условия опытов	Уровень значимости
Влияние освещенности на количество проходов камер рыбохода:	
– при наличии течения;	0,048
– без течения	0,7
Влияние наличия течения на количество проходов	0,032
<i>Примечание:</i> жирным шрифтом выделены уровни значимости, не превышающие нормативное значение, равное 0,05.	

дов личинок из одной камеры в другую характеризует активность молоди за каждый час наблюдений (рис. 28). Суточного ритма двигательной активности рыб в установке «рыбоход» при отсутствии в ней течения не установлено (табл. 15).

Суточную ритмику двигательной активности молоди наблюдали только при наличии течения. Пик этой активности приходится на темное время суток. Однако следует отметить, что наибольшее число переходов рыб связано с их перемещением вниз по течению. Число рыб, переместившихся против течения, было незначительным.

5.4. Влияние освещенности на скорость перемещения личинок плотвы

Опыты проводили в гидродинамическом лотке, расположенном в русле реки на течении. Лоток имел длину 80 см и ширину 8 см при глубине воды в нем 4 см. В его хвостовой части располагали стартовую камеру, отделенную от рабочего участка лотка съемной сеткой из капронового сита (рис. 29 А). В лотке устанавливали скорость течения – 9 см/с. Опыты проводили на одиночных личинках плотвы при естественном вечернем снижении освещенности от 10^3 до 10^{-3} лк. Личинку помещали в стартовую камеру и адаптировали к условиям опыта в течение 1–2 минут. В это время определяли уровень освещенности. Затем поднимали съемную сетку и замеряли время прохождения рыбой рабочего участка лотка длиной 30 см. С учетом расстояния и времени рассчитывали среднюю скорость перемещения личинки. Всего в этой установке было проведено 288 опытов с одиночными личин-

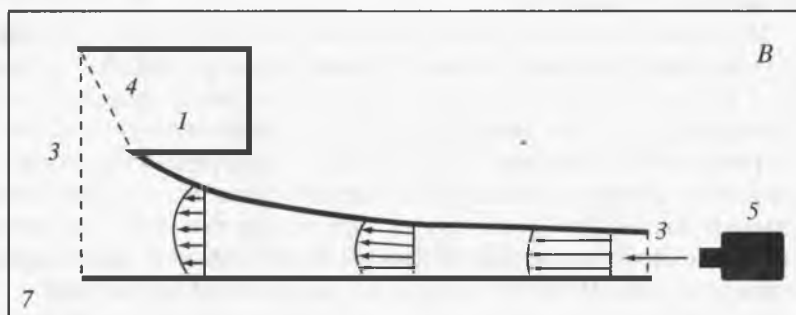
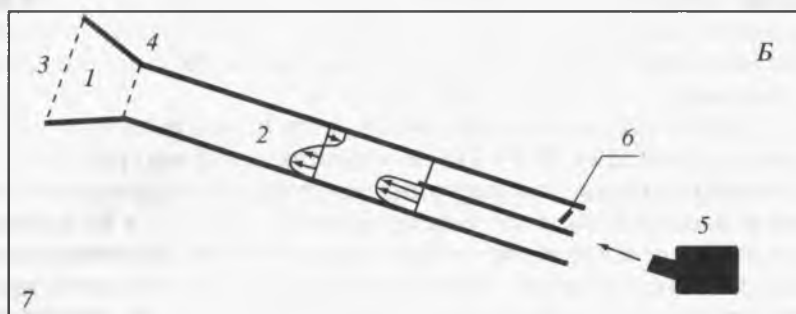
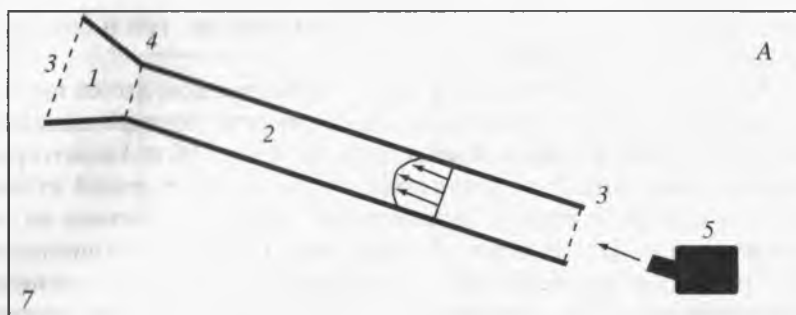


Рис. 29. Схемы экспериментальных гидродинамических лотков, для изучения отношения рыб к течению

A – установка с равномерным течением, *Б* – установка с поперечным реогradientом, *В* – установка с продольным реогradientом

1 – стартовая камера, *2* – рабочая часть лотка, *3* – рыбоудерживающая сетка, *4* – съемная сетка, *5* – помпа, *6* – регулятор скорости течения, *7* – аквариум. Стрелками схематично показаны векторы течения

Fig. 29. Schemes of experimental hydrodynamic chutes

A – device with uniform water current, *B* – device with cross rho-gradient, *B* – device with longitudinal rho-gradient. *1* – release chamber, *2* – working part of the chute, *3* – protective net for fish keeping, *4* – movable protective net, *5* – water pump, *6* – water current speed regulator (faucet), *7* – aquarium. Arrows indicate direction of the current

ками плотвы как для смешанных групп молоди, так и отдельно для мигрантов и резидентов.

Характер движения рыб в гидродинамическом лотке на скорости течения 9 см/с менялся в зависимости от освещенности (рис. 30 А). При высокой освещенности (более 100 лк) некоторые личинки двигались с остановками, переходили от одной стенки лотка к другой, а иногда перемещались вниз по течению на незначительное расстояние. В условиях низкой освещенности (10^0 – 10^{-1} лк) их движение было, как правило, однонаправленным и безостановочным. Наибольшие абсолютные скорости перемещения личинок (1,8–1,9 см/с) отмечены при освещенности от десятков до десятых долей люкса, средние (1,0–1,1 см/с) – при сотнях люкс и менее 0,01 люкса, а минимальные (0,6 см/с) – при тысячах люкс.

Средняя скорость перемещения мигрантов и резидентов оказалась разной (рис. 30 Б). По результатам двухфакторного неортогонального дисперсионного анализа скорость перемещения личинок плотвы зависит от освещенности ($p = 0,007$) и их принадлежности к той или иной группировке ($p = 0,004$). Значимым оказалось и взаимодействие этих факторов ($p = 0,0009$), то есть зависимость исследуемой скорости от освещенности у мигрантов отличается от резидентов.

При освещенности, близкой к нулю, мигранты отказывались перемещаться против течения. У резидентов при такой освещенности только 40% личинок преодолевали рабочий участок лотка. По доле отказов, при данной освещенности, резиденты достоверно отличаются от мигрантов ($p = 0,025$ по критерию Стьюдента). При более высоких уровнях освещенности число отказов значительно меньше, и различия по их доле между мигрантами и резидентами не достоверны. Примерно одинаковая доля мигрантов и резидентов (80–100%) проплывали стандартную дистанцию.

Средняя скорость перемещения резидентов оказалась выше, чем у мигрантов почти при всех исследованных уровнях освещенности (рис. 30 Б), но это различие достоверно по критерию Стьюдента ($p = 0,003$) только при освещенности 0,3 лк. Повышенная скорость их плавания вызвана скорее мотивационным состоянием особей, чем различием в их плавательной способности. Это подтверждается визуальными наблюдениями за поведением личинок в гидродинамическом лотке. Если поведение мигрантов свободное – они переходят от стенки к стенке, могут скатиться вниз по течению и подняться вверх, то поведение резидентов изменялось в зависимости от освещенности. При высоких уровнях освещенности поведение резидентов сходно с поведением мигрантов, а при

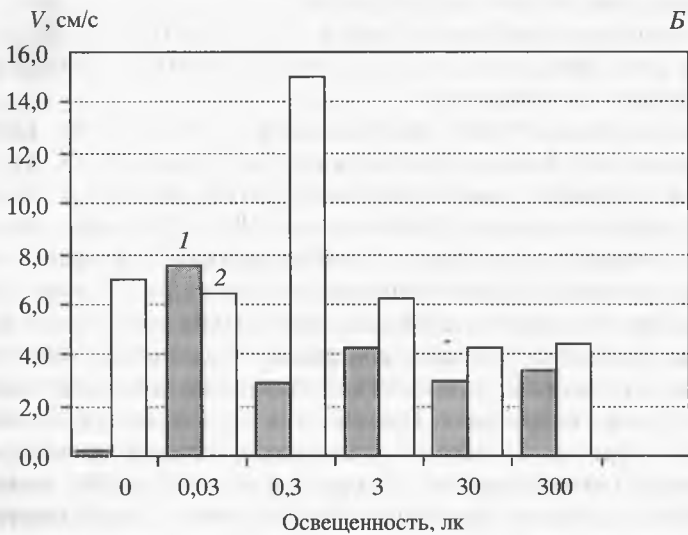


Рис. 30. Изменение скорости плавания личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) в зависимости от освещенности (E)

A – в реке при естественном вечернем падении освещенности (смешанная группировка мигрантов и резидентов); B – в условиях лабораторного эксперимента. 1 – мигранты, 2 – резиденты

Fig. 30. Changes of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) larvae swimming speed depending on illumination (E)

A – in the river at the dusk (mixed group of migrants and residents); B – under conditions of laboratory experiments. 1 – migrants, 2 – residents

низких – они практически по прямой, без задержек, устремляются против течения. Следовательно, замеренная нами скорость, в первую очередь, отражает не локомоторные возможности личинок, а уровень их мотивации к движению. Зависимость скорости плавания резидентов плотвы от освещенности не только подтверждает это положение, но и указывает на изменение мотивации к движению при сумеречной освещенности.

5.5. Суточная ритмика двигательной активности личинок плотвы

Известно (Павлов и др., 1981), что днем личинки держатся в прибрежье в местах со слабым течением. Ночью одна часть молоди перемещается на границу прибрежья с русловым потоком и совершает пассивную покатную миграцию в русле реки, а другая – остается в прибрежье. Выход молоди на поток в начальный период этой миграции, как показывают опыты, обусловлен ее повышенной активностью.

Экспериментальные исследования, выполненные разными методами и при использовании различных показателей, доказали наличие специфического суточного ритма двигательной активности личинок плотвы (Pavlov et al., 1997). Наибольшая активность у мигрантов и резидентов наблюдается в сумеречно-ночной период при уровнях освещенности порядка 10^1 – 10^{-1} люкс. В щелевых камерах наблюдается массовый выход рыб на поток, в установке «рыбоход» личинки совершают большее количество переходов по камерам, а скорость их перемещения в гидродинамическом лотке возрастает. Именно при этих уровнях освещенности наблюдается и массовая покатная миграция молоди в реке (см. рис. 15), что позволяет говорить о связи этих двух явлений.

Наблюдаемая в экспериментах активность рыб изменялась под одновременным воздействием двух факторов – естественного падения освещенности и наличия течения. Было установлено, что каждый из этих факторов в отдельности не влияет на двигательную активность рыб. Так, при отсутствии течения в экспериментальных установках число как выходов рыб из щелевых камер на поток, так и проходов ими камер «рыбохода» практически одинаково в течение суток. Наличие течения в этих установках не изменяет уровень активности личинок в светлое время суток. И только в сумеречно-ночной период при наличии течения резко возрастает количество выходов рыб на поток и число их перемещений по камерам рыбохода. Именно *сочетание определенного*

уровня освещенности с наличием течения приводит к увеличению направленной двигательной активности личинок.

С понижением освещенности от десятков до десятых долей люкса увеличивалась и скорость перемещения рыб. Это должно приводить к увеличению длины прямого пробега личинок и способствовать расширению посещаемого ими участка водотока, что может являться причиной увеличения числа проходов рыб через щелевые отверстия установок, наблюдаемые в экспериментах. Для оценки величины этого эффекта был проведен эксперимент на математической модели, имитирующей броуновское движение точки. В модели изменяли скорость движения объекта при сохранении числа и стохастических характеристик угла поворотов. Всего было проведено по 100000 оценок размеров посещаемой площади для каждой величины средней скорости перемещения рыб, полученной в наших экспериментах.

В среднем посещаемая площадь возрастает в 10 раз при увеличении скорости от 0,6 до 1,9 см/с. Такое изменение скорости перемещения рыб повышает вероятность их появления вблизи отверстий щелевых камер. Это должно приводить к росту числа рыб, прошедших через щелевые отверстия. Однако увеличения числа проходов через отверстия при отсутствии течения не происходит. Следовательно, при падении освещенности в реоусловиях должна меняться не только скорость перемещения рыб, но и направленность их движения. Только при использовании течения в качестве ориентира могут возникнуть наблюдаемые в двухсекционных камерах различия в интенсивности выходов молоди рыб через щели с наличием течения и без него. Результаты экспериментов при наличии и отсутствии течения в отверстиях указывают на то, что течение при снижении освещенности является важным ориентирующим фактором.

Таким образом, при сумеречной освещенности происходит перестройка отношения личинок плотвы к течению – на фоне увеличения их двигательной активности возникает векторизованное перемещение особей относительно направления течения. Выход рыб на поток осуществляется направленно с использованием течения в качестве ориентирующего фактора. Роль течения в этом случае во многом иная, чем при проявлении реореакции. С падением освещенности рыбы начинают активно двигаться в поисках потока, при этом их перемещение может как совпадать с направлением течения, так и быть противоположным ему. При этом реакция рыб на течение не зависит от поперечных размеров самого потока. Выход рыб на поток осуществляется (Попова, Легкий, 1984; Pavlov, 1994) как через большие, так и через

малые отверстия, в которых создается направленное движение воды. Течение в данном случае важно как ориентирующий фактор, несущий информацию о наличии потока, с которым мигрируют мигранты и который избегают резиденты.

Результаты выполненных экспериментов дают основания считать, что начальный этап покатной миграции – выход рыб на поток – есть направленный комплекс поведенческих актов, проявляемый особями только на фоне действия течения при естественном снижении уровня освещенности. Увеличение двигательной активности рыб и использование течения в качестве ориентира являются одним из механизмов реализации покатной миграции.

Наряду с этим в сумерки двигательная активность личинок увеличивается не только у мигрантов, но и у резидентов, следовательно, их ночное пространственное разделение связано с представленными выше особенностями поведения рыб как из одной, так и из другой группировки.

5.6. Реопреферендум личинок плотвы

Реопреферендум является важнейшим показателем отношения рыб к течению. Он характеризует предпочтение рыбами определенных скоростных зон потока в реоградиентных условиях. Эксперименты по выбору таких зон потока проводили в гидродинамическом лотке при поперечном градиенте скорости течения. В этом случае на входе в лоток располагали продольную перегородку, разделяющую его на два одинаковых канала (рис. 29 Б). В этих каналах в зависимости от задач опыта устанавливали необходимые скорости течения – в одном из каналов скорость течения соответствовала скорости потока в реоусловиях 8–9 см/с, а в другом – отражала характерные величины скоростей в лимноусловиях (0,1–0,5 см/с).

Опыты проводили на одиночных особях как с представителями смешанных групп личинок плотвы, так и с представителями разных группировок плотвы. Освещенность в опытах изменяли от 10^3 до 10^{-3} лк. Для исключения артефактов расположение каналов с различными параметрами течения периодически меняли местами. Личинок помещали в стартовую камеру и адаптировали их к условиям опыта в течение 1–2 мин, а затем поднимали съемную сетку и включали секундомер. При освещенности менее 0,3 лк за молодь наблюдали с помощью прибора ночного видения. Опыт заканчивали в следующих случаях:

при проходе особи в один из каналов, при сносе и прижатии личинки к нижней сетке или через 120 с от начала опыта, если рыба не производила выбора. В последнем случае фиксировали отказ рыб в ходе эксперимента. После этого личинку отлавливали для камеральной обработки.

Кроме этого, влияние освещенности на реопреферендум личинок плотвы изучали в условиях непрерывного продольного реоградиента (рис. 29 В). В самой узкой части этой установки максимальная скорость течения составляла 10 см/с, то есть была близка к критической скорости течения для рыб с длиной тела около 10 мм. От узкой к широкой зоне лотка за счет увеличения площади поперечного сечения потока скорость течения плавно понижалась и в стартовой камере, имитирующей залив, она практически отсутствовала.

Группу личинок (30 экз.) при выбранной освещенности адаптировали к условиям эксперимента в течение 30 мин. Затем открывали заслонку стартовой камеры и через 30 мин подсчитывали число рыб в каждой скоростной зоне. При освещенности менее 1 лк для наблюдений за рыбой использовали прибор ночного видения.

Реопреферендум мигрантов и резидентов плотвы в период массовой поклатной миграции изменялся в зависимости от освещенности. При высокой освещенности доля мигрантов, выбравших течение, уменьшалась, а доля резидентов, наоборот, увеличивалась (табл. 16). В темноте, при освещенности менее 1 лк, большинство мигрантов выбирали течение, а большинство резидентов предпочитали находиться в местах без течения. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что реопреферендум различен ($p = 0,0015$) у мигрантов и резидентов и во многом определяется уровнем освещенности ($p = 0,00007$).

Парное сравнение опытных данных для мигрантов и резидентов (по критерию Стьюдента для долей, табл. 16) показало, что при низких и высоких уровнях освещенности различие между мигрантами и резидентами, выбравшими течение, достоверно. Мигранты чаще, чем резиденты, выбирали поток с большими скоростями.

У мигрантов количество рыб, выбравших зону потока без течения, небольшое при низкой освещенности и увеличивается при ее повышении. У резидентов минимальное число рыб, предпочитающих зоны без течения, наблюдалось при сумеречной освещенности: единицы – сотни люкс.

Таблица 16
Реопреферендум личинок плотвы и уровни значимости его различий

Показатель	Освещенность, лк						
	0	0,03	0,3	3	30	300	3000
Мигранты							
Доля рыб, выбравших течение, %	57,9	61,9	60,0	51,1	46,3	26,0	25,0
Доля рыб, выбравших зону без течения, %	36,8	28,6	31,1	42,6	48,1	60,0	45,0
Доля отказов от выбора, %	5,3	9,5	8,9	6,4	5,6	14,0	30,0
Всего, экз.	19	21	45	47	54	50	20
Достоверность отличия от случайной доли							
Для течения	+	+	+	+	+	-	-
Без течения	-	-	-	-	+	+	-
Отказ от выбора	+	+	+	+	+	+	-
Резиденты							
Доля рыб, выбравших течение, %	19,0	33,3	24,0	37,3	45,6	52,8	55,0
Доля рыб, выбравших зону без течения, %	47,6	20,8	52,0	47,1	42,1	32,1	15,0
Доля отказов от выбора, %	33,3	45,8	24,0	15,7	12,3	15,1	30,0
Всего, экз.	21	24	50	51	57	53	20
Достоверность отличия от случайной доли							
Для течения	-	-	-	-	-	+	+
Без течения	-	-	+	+	-	-	-
Отказ от выбора	-	-	-	+	+	+	-
Достоверность различия долей у мигрантов и резидентов							
Доля рыб, выбравших течение	+	-	+	-	-	+	+
Доля отказов от выбора	+	+	+	-	-	-	-
Знаком плюс (+) обозначены достоверные различия по критерию Стьюдента для долей при $p < 0,05$, а знаком минус (-) – недостоверные.							

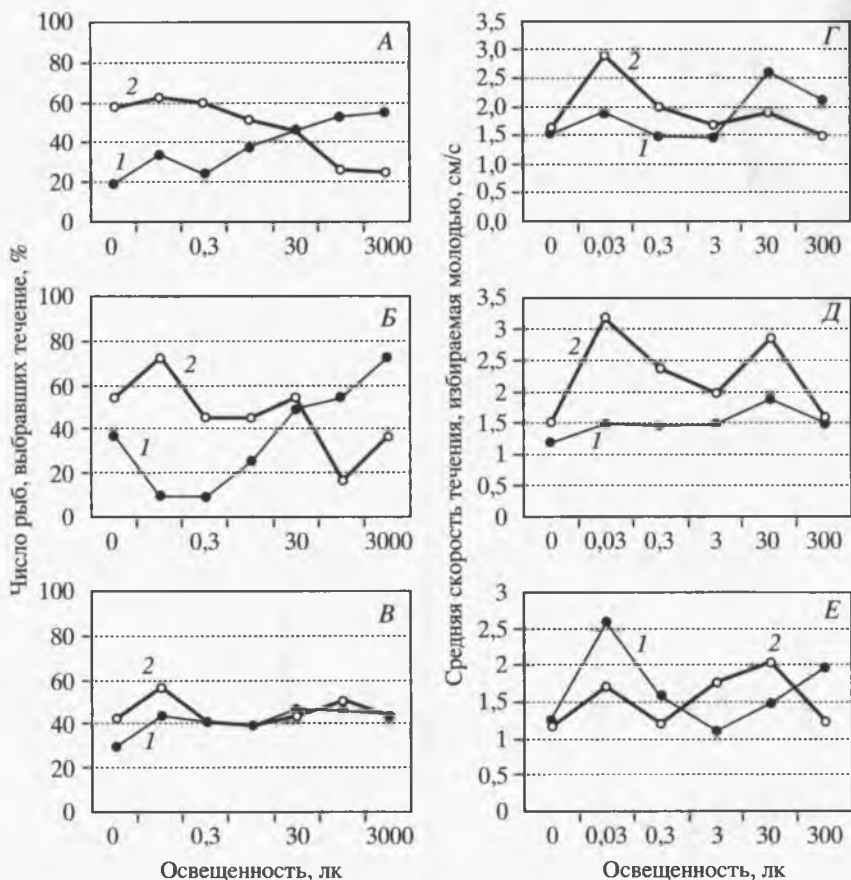


Рис. 31. Реопреферендум личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) в поперечном (А-В) и в продольном (Г-Е) реоградиенте в зависимости от освещенности А, Г - этапы С₁-С₂, Б, Д - переход с этапа D₁ на D₂, В, Е - этап D₂, 1 - резиденты, 2 - мигранты

Fig. 31. Relationship between rheo-preference of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) larvae in a cross - (А-В) and longitudinal (Г-Е) rheogradient and illumination

А, Г - stages С₁-С₂, Б, Д - transformation from the stage D₁ to the stage D₂, В, Е - stage D₂. 1 - residents, 2 - migrants

При освещенности в единицы - десятки люкс изменялся знак реопреферендума как у мигрантов, так и у резидентов (рис. 31 А). Высокая (тысячи люкс) освещенность не вызывала у мигрантов предпочтение течения. При сотнях люкс они также предпочитали зоны потока без течения. При единицах и десятках люкс выбор рыбами течения отличен от случайного, но не определен - у

них нет предпочтения рео- или лимноусловий. Это может быть связано как с индивидуальной разнокачественностью граничного значения освещенности (часть личинок демонстрирует «дневной» реопреферендум, а часть – «ночной»), так и с индивидуальной неопределенностью (нестабильностью) реопреферендума. При освещенностях менее 1 лк большинство мигрантов выбирало течение, характерное для реоусловий.

У резидентов реопреферендум противоположен. При высоких освещенностях они выбирали течение, а при низких – его отсутствие. При ночной освещенности (0–0,03 лк) их отношение к течению индифферентно.

При изменении освещенности и мигранты, и резиденты плотвы начинают перемещаться в прибрежье. Направление перемещения личинок определяется их реопреферендумом. Мигранты в темное время суток предпочитают течение и поэтому находятся в реоусловиях, а резиденты избегают течения и находятся в лимноусловиях. Таким образом, направления перемещения рыб в связи с изменением их реопреферендума при снижении освещенности хорошо согласуется с результатами натуральных наблюдений за распределением фенотипических группировок личинок плотвы в прибрежье.

Предпочтение скоростных зон потока у личинок плотвы в светлое время суток. Для уточнения роли реопреферендума в миграционном поведении плотвы были поставлены опыты в условиях, при которых не наблюдался массовый скат молоди – при дневной освещенности в непрерывном продольном реоградиенте (рис. 29 В). Опыты проведены на личинках плотвы, находящихся на этапах C_2 – D_1 для мигрантов и резидентов, при освещенности порядка 10^4 лк.

Поведение личинок, из рассматриваемых группировок, во всех экспериментах с продольным реоградиентом было одинаковым. Большинство особей держалось в зонах, где отсутствовало течение или его скорости были минимальны ($V = 1$ см/с). Периодически отдельные личинки поднимались вверх по течению до зоны со скоростью потока 5–10 см/с, но через некоторое время в активно-пассивной форме скатывались вниз.

Количественно реопреферендум оценивали по средней избираемой скорости течения в эксперименте. Результаты дисперсионного анализа показали, что в светлое время суток этот показатель реопреферендума был статистически одинаковым ($p = 0,43$) у мигрантов и резидентов (рис. 31 Г). Днем у мигрантов и у резидентов не обнаружено различий в предпочтении определенных гидравлических зон потока.

Реопреферендум личинок плотвы на поздних этапах развития в период прекращения массовой покатной миграции. Когда в процессе онтогенеза плотва достигает периода поздних личинок (D_2), ее покатная миграция в р. Большая Коша обычно прекращается. Исследования проводили в период перехода личинок с этапа D_1 на этап D_2 и в период, когда более 90% личинок уже находилось на этапе D_2 .

В переходный период (этап D_1 – D_2) зависимость реопреферендума от освещенности у мигрантов и резидентов плотвы (рис. 31 Б) сохраняла свои основные черты, отмеченные у молоди на этапах C_1 – C_2 . Однако различия зафиксированного выбора рыб отличались от случайного не достоверно ($p > 0,05$). Результаты тестов в продольном реоградиенте показали, что отношение к течению у мигрантов иное ($p = 0,023$), чем у резидентов (рис. 31 Д). Они предпочитали поток с большими скоростями течения. Реопреферендум у мигрантов достоверно ($p = 0,042$) зависел от освещенности, а у резидентов достоверная зависимость не выявлена ($p = 0,46$).

У личинок плотвы на этапе D_2 реопреферендум существенно отличался от такового у личинок на ранних этапах развития. Дисперсионный анализ результатов экспериментов в поперечном реоградиенте (рис. 31 В) показал, что отношение молоди плотвы к течению не зависит от освещенности ($p = 0,56$) и от ее принадлежности к той или иной рассматриваемой группировке ($p = 0,65$). Анализ тестов в продольном градиенте (рис. 31 Е) привел к таким же результатам – $p = 0,14$ и $p = 0,45$, соответственно.

Во время прекращения массовой покатной миграции реопреферендум молоди плотвы (этапы D_2 и старше) изменяется. Он становится одинаковым у рыб из рео- и лимноскоплений. Это указывает на то, что реопреферендум в сумеречно-ночное время может являться одним из механизмов как попадания рыб в транзитный поток, так и сохранения ими места обитания в прибрежье.

Отсутствие различий в реопреферендуме личинок плотвы на этапе D_2 из ночных рео- и лимноскоплений может быть связано с отсутствием мигрантов в реке в этот период года. Однако обнаруженное отсутствие зависимости реопреферендума у личинок на этапе D_2 от освещенности позволяет предполагать, что в условиях реки у личинок плотвы на этом этапе развития уже перестают существовать группы мигрантов и резидентов, так как именно зависимость реопреферендума от освещенности наиболее характерный поведенческий признак для особей из этих группировок.

Таким образом, по поведенческим показателям, разделение плотвы на мигрантов и резидентов прекращается уже на этапе

*D*₂. Это хорошо согласуется с лабораторными исследованиями, которые показали, что различия в гормональном состоянии молоди плотвы также не наблюдаются на ранних мальковых этапах *E–F* (Нечаев, неопубликованные данные).

5.7. Суточная динамика плавучести молоди рыб

К специфическим реакциям следует отнести и изменение плавучести у рыб, совершающих покатную миграцию. Как показали исследования (Павлов и др., 1996; Тарадина, 1999), рыбы в зависимости от освещенности изменяют свою плавучесть в течение суток.

У мальков большинства видов рыб плавательный пузырь хорошо развит, и они могут регулировать свою плавучесть. Это способствует поддержанию определенной плавучести рыб в зависимости от условий среды и мотивации особей. Нас интересовало, меняется ли плавучесть у молоди рыб в течение суток. Объектом исследований являлись мальки тех видов рыб, у которых наблюдалась массовая покатная миграция (вобла и густера), а также видов (окунь и красноперка), у которых такая миграция отсутствовала (Павлов и др., 1996; Тарадина, 1999).

Прибрежную молодь отлавливали в 6 и 16 ч бреднем из марли и помещали в специальные емкости. Затем партиями по 100 экз. одного вида рыб пересаживали в аквариумы с глубиной 35 см и после двухчасового периода акклимации начинали эксперимент. В течение эксперимента в 18, 20, 22, 24, 2, 4, 6, 10 и 14 ч в одном из аквариумов рыб обездвиживали электрическим током. У обездвиженной молоди определяли плавучесть. Рыбы с положительной плавучестью поднимались к поверхности воды, с нейтральной – зависали в толще, а с отрицательной – погружались на дно.

Для определения плавучести покатников одновременно с 20 до 6 ч с интервалом 1–2 ч в русловом потоке иктиопланктонными конусными сетями с площадью устья 0,5 м² отлавливали мигрирующую молодь на трех горизонтах – поверхность (0,5 м), толща (2,5), дно (4,5 м). Общая глубина на участке исследования составляла 5 м. Для предотвращения прилова покатников из других горизонтов перед поднятием ловушки затягивали шнур впереди иктиопланктонного стакана, перекрывая, таким образом, попадание рыб в стакан при подъеме ловушки. Пойманных рыб, не допуская их контакта с воздухом, помещали в емкости с водой и обездвиживали электрическим током, а затем определяли их плавучесть.

Эксперименты показали, что плавучесть мальков, отловленных в прибрежье, в зависимости от вида изменялась в течение суток неодинаково. У мальков полупроходных рыб – воблы и густеры, выявлена достоверная ($p < 0,01$) зависимость изменения плавучести от времени суток. Днем основная масса мальков этих видов имела отрицательную плавучесть. С наступлением ночи число рыб с положительной плавучестью заметно возрастало с максимумом в 0 ч. Перед утренними сумерками плавучесть мальков вновь становилась отрицательной (рис. 32 А и Б).

Большинство мальков красноперки, которая постоянно в течение суток удерживается в прибрежье, за весь период наблюдений имели отрицательную плавучесть, и доли рыб с положительной и отрицательной плавучестью достоверно не изменялись в течение суток (рис. 32 В).

У окуня плавучесть также не изменялась в зависимости от времени суток, и число рыб с отрицательной плавучестью было заметно больше, чем у других рассматриваемых видов. Практически 100% мальков окуня имели отрицательную плавучесть в темное и светлое время суток.

При высоком уровне освещенности, отрицательная плавучесть мальков способствует их эффективному питанию и успешному избеганию хищников, когда рыбы маскируются на дне или быстро уходят из поверхностных слоев в нижние горизонты. Отрицательная плавучесть не препятствует им осваивать всю водную толщу, поддерживая горизонт своего обитания за счет активного плавания.

С падением уровня освещенности наступает период, когда зрительная ориентация у мальков затруднена, прекращается визуальный контакт с ориентирами (водной растительностью, грунтом, другими особями), ухудшаются условия для питания и возрастает уязвимость молоди для ночных хищников (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981). В этот период суток в прибрежье у мальков красноперки и окуня плавучесть с изменением освещенности не меняется и у большинства особей остается отрицательной. Очевидно, что отрицательная плавучесть мальков красноперки и окуня в темноте, когда зрительная ориентация отсутствует или затруднена, направлена на удержание их в прибрежье. Она способствует обеспечению контакта молоди с грунтом и водной растительностью, т.е. тактильной ориентации, при снижении активности плавания и опускании рыб ко дну в ночной период. Поэтому эти виды практически отсутствуют в русловой части реки, где в это время наблюдается массовая покатная миграция молоди других видов рыб.

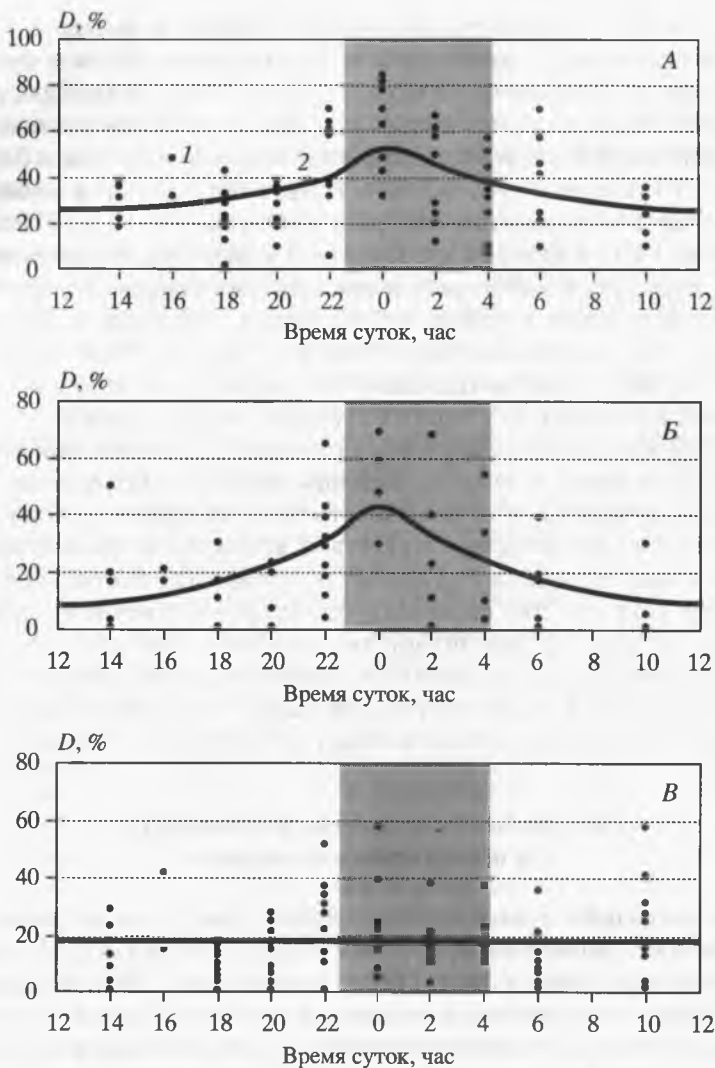


Рис. 32. Динамика изменения числа рыб с положительной плавучестью у молоди воблы (*Rutilus rutilus caspicus* (L.)) (А), густеры (*Blicca bjoerkna* (L.)) (Б) и красноперки (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) (В) в течение суток (по Павлов и др., 1996)

1 – экспериментальные точки, 2 – линия регрессии. Темный фон – освещенность менее 1 лк

Fig. 32. Diurnal dynamics of the change of share of fish with positive buoyancy (D) in young vobla (*Rutilus rutilus caspicus* (L.)) (A), silver bream (*Blicca bjoerkna* (L.)) (B) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) (B) (from Pavlov et al., 1996)

1 – experimental points, 2 – regression line. Shadowed part – a period of illumination less than 1 lux

У мальков полупроходных видов – воблы и густеры, в прибрежье плавучесть изменяется в течение суток. Если в светлое время суток большая часть молоди этих видов рыб имела отрицательную плавучесть, то ночью в темноте число рыб с положительной плавучестью увеличивается у мальков воблы с 24% до 53%, а у густеры с 10% до 43%. В этот период суток наблюдается и массовая покатная миграции молоди (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981), в которой эти виды рыб являются доминирующими.

В русле реки наблюдается аналогичная тенденция, причем у ранних и поздних личинок воблы число рыб с положительной плавучестью увеличивается от дня к ночи с 14,7% до 66,4% и с 28,3% до 84,4%, соответственно. Возрастает доля рыб с положительной плавучестью у молоди густеры, леща и судака.

Положительная плавучесть приводит к перемещению мальков в горизонты потока с меньшим числом неподвижных зрительных ориентиров и, соответственно, ухудшает условия для зрительной ориентации. Отсутствие контакта с дном и водной растительностью также ухудшает и условия для тактильной ориентации молоди. Это способствует беспрепятственному перемещению молоди на транзитное течение реки, так как при такой плавучести молодь оказывается в верхних слоях водной толщи, где, как правило, скорости течения выше, чем в придонных горизонтах. Все это и облегчает выход рыб в русловой поток.

5.8. Особенности питания личинок плотвы в период покатной миграции

В настоящее время сравнительных данных по питанию покатной и остающейся в прибрежье молоди туводных рыб в реках (Коган и др., 1980; Коган, 1981; Павлов и др., 1981; Кириллов, 1997) явно недостаточно для оценки роли трофического фактора (условий питания, накормленности рыб и их пищедобывательного поведения) в их покатной миграции. В своих исследованиях покатной миграции мы всегда обращали внимание на питание молоди рыб. Наибольший интерес вопросы питания личинок приобрели в связи с их пространственным разделением на мигрантов и резидентов.

Как известно, у предличинок плотвы на этапе *B* происходит рассасывание желточного мешка, и они переходят на экзогенное питание. Пищевой спектр личинок плотвы на этапах *B–C₂* включает в себя коловраток, мельчайших кладоцер и копепод (Ланге, 1960; Григораш и др., 1972 и др.). Именно на этих этапах разви-

тия в реке отмечается наиболее интенсивная покатная миграция личинок плотвы, полностью перешедших на экзогенное питание (Попова, Легкий, 1984). Вопрос о том, принимает ли трофический фактор участие в стартовых механизмах покатной миграции молоди или является только исторической причиной возникновения ската, до сих пор остается открытым. Одна из основных причин этого – отсутствие синхронных данных по характеристикам питания ранних личинок плотвы, скатывающихся в потоке и остающихся в прибрежье реки. Поэтому нами было предпринято изучение питания личинок плотвы на этапе развития C_1 в период их интенсивной покатной миграции в реке. В рамках этого исследования (Кириллов, 1997) в течение суток было проведено измерение концентрации потенциальных кормовых объектов личинок плотвы в русловом потоке и в прибрежье реки; сравнение индексов потребления у рыб, отловленных в потоке (покатных) и в прибрежье; оценка роли питания молоди плотвы в их покатной миграции. Всего было взято 56 икhtiопланктонных и 29 зоопланктонных проб в прибрежье реки и 33 и 29 проб на стрежне реки, соответственно. Проанализировано содержимое кишечных трактов 1269 экз. прибрежной и 328 экз. покатной молоди плотвы.

Потенциальные кормовые объекты (длиной от 0,15 до 0,7 мм) личинок плотвы в реке представлены коловратками (*Keratella spp.*), ракушковыми (*Ostracoda gen. sp.*), ветвистоусыми (*Daphnia spp.*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*) и веслоногими (науплии, копенодиты и взрослые *Cyclopoida*) рачками. Также в планктонных пробах отмечены личинки хирономид (*Chironomidae gen. sp.*) I и II возрастных стадий.

Среднесуточная концентрация кормовых объектов в прибрежных заливах реки (3300,2 экз./1 м³) была в 4,5 раза выше таковой на стрежне (715,2 экз./1 м³). Суточная динамика концентрации потенциальных кормовых объектов личинок плотвы представлена на рис. 33. Максимальные концентрации в прибрежье наблюдались в утренние сумерки, а на стрежне – при вечернем снижении освещенности.

Качественно потенциальные кормовые объекты в прибрежье и в русловом потоке реки не отличались. Но количественное соотношение представителей разных систематических групп оказалось различным. В прибрежье вечером по численности преобладали остракоды, хидорусы и дафнии; ночью же отмечалось доминирование дафний. На стрежне основные группы кормовых объектов и днем, и ночью представлены примерно равным количеством, за исключением личинок хирономид I возрастной стадии.

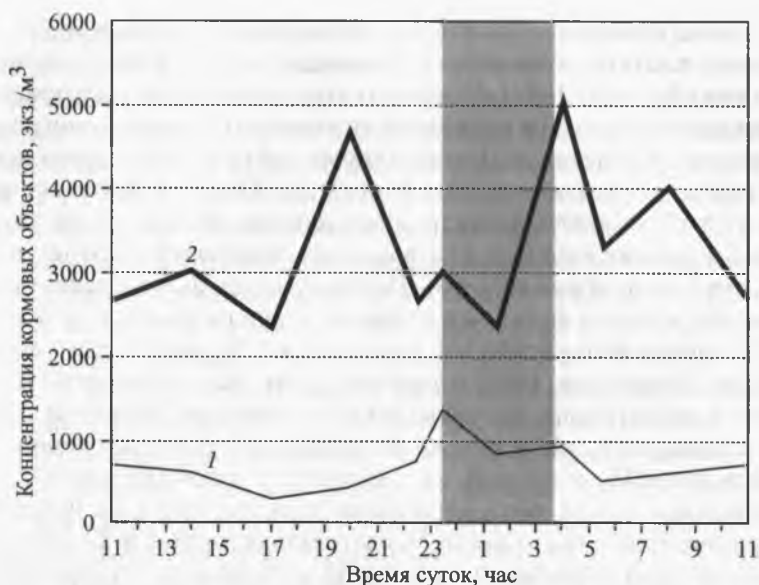


Рис. 33. Суточная динамика концентрации потенциальных кормовых объектов личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) на этапе C_1 в р. Большая Коша в период 29.05–30.05.1996 г. (Кириллов, 1997)

1 – на стрежне, 2 – в прибрежье. Темный фон – период освещенности менее 1 лк

Fig. 33. Diurnal dynamics of potential concentration of food objects for roach (*Rutilus rutilus* (L.)) larvae at the stage C_1 in the Bol'shaya Kosha River in the period from 29.05 up to 30.05 1996 (Kirillov, 1997)

1 – in the main stream, 2 – in the nearshore habitats. Shadowed part – a period of illumination less than 1 lux

Спектры питания (в % по массе) личинок плотвы как у покатников так и у личинок из рео- и лимноусловий сходны. В кишечниках молоди, чаще всего отмечались – мелкие (0,1–0,25 мм) коловратки, остракоды, хидорусы и науплии веслоногих рачков. Частота их встречаемости в кишечниках составляла до 90%. Кроме того, в пищевом комке личинок встречались босмины и мелкие дафнии, но их доля невелика. Оценка содержимого кишечников по массе показала, что основными кормовыми объектами плотвы в 1995 г. являлись хидорусы и босмины, а в 1996 г. – хидорусы и личинки хирономид I возрастной стадии.

Известно (Экологические факторы..., 1993), что коловратки и молодь веслоногих рачков отвечают качественным потребностям личинок рыб в период перехода последних на экзогенное питание. Именно эти организмы, а также близкие им по размер-

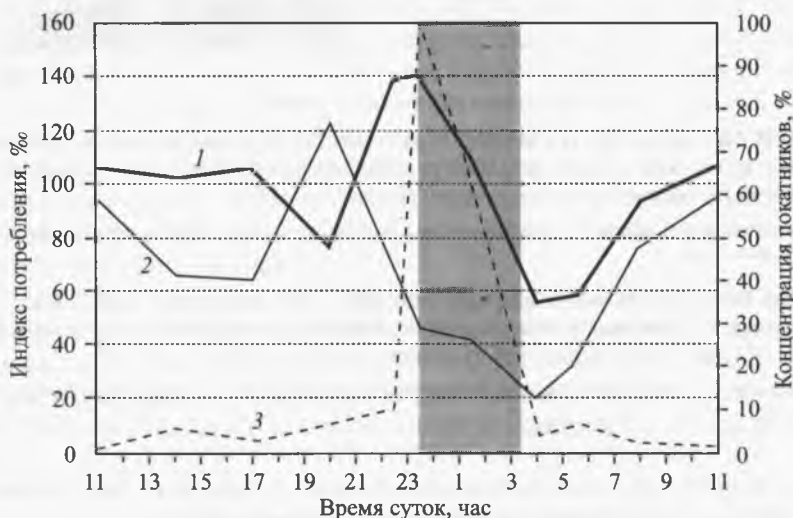
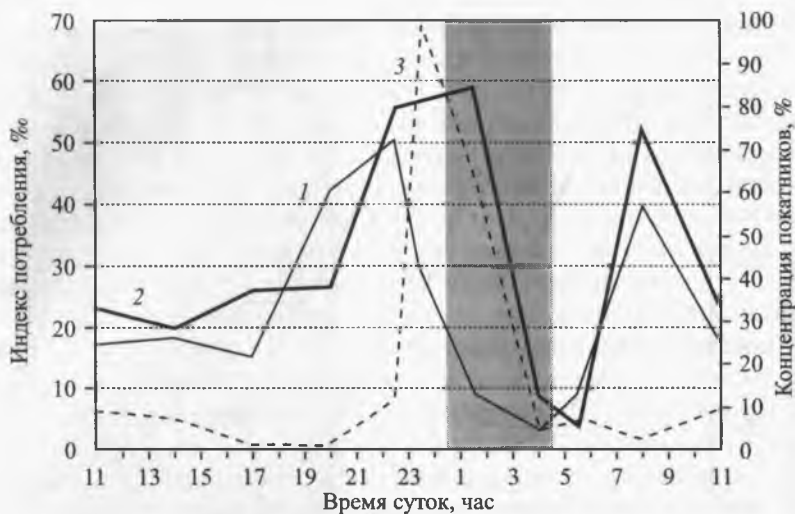


Рис. 34. Суточная динамика индекса потребления корма у ранних личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) на этапе C_1 в р. Большая Коша в разные годы (Кириллов, 1997)

А – 1995 г.; Б – 1996 г. 1 – на стрежне, 2 – в прибрежье, 3 – суточная динамика миграции плотвы. Темный фон – период освещенности менее 1 лк

Fig. 34. Diurnal dynamics of food consumption index in young roach larvae at the stage C_1 in the Bolshaya Kosha River in two consecutive years

А – 1995; Б – 1996. 1 – in the main stream, 2 – in the nearshore habitat, 3 – diurnal dynamics of roach migration. Shadowed part – a period of illumination less than 1 lux

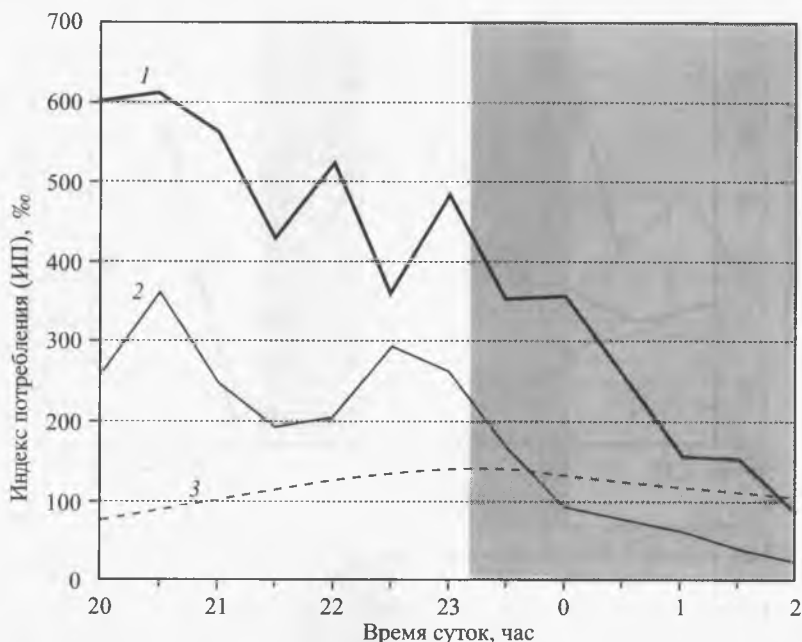


Рис. 35. Динамика индекса потребления корма (ИП) у личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) на этапе C_1 в прибрежье р. Большая Коша в годы с высокой (1, 2) и обычной (3) обеспеченностью кормом (Кириллов, 1997)

1 – мигранты, 2 – резиденты, 3 – мигранты и резиденты. Темный фон – период освещенности менее 1 лк

Fig. 35. Dynamics of food consumption index (ИП) of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) larvae at the stage C_1 from nearshore habitats of the Bol'shaya Kosha River during years with high (1,2) and average (3) levels of food supply (Kirillov, 1997)

1 – migrants, 2 – residents, 3 – migrants and residents. Shadowed part – a period of illumination less than 1 lux

ным характеристикам остракоды и мелкие хидорусы, чаще всего (до 90%) встречались в кишечниках молоди плотвы.

В течение суток питание личинок плотвы неравномерно. Наибольшее значение индекса потребления (ИП) отмечается в вечерние сумерки перед началом массовой покатной миграции (рис. 34). У личинок из обеих группировок наблюдалось устойчивое уменьшение значений ИП по мере снижения освещенности. Наибольшие значения индекса потребления отмечены в 20^{30} , а наименьшие – в 2^{00} . Характер и величина суточного изменения ИП у личинок из рео- и лимноусловий достаточно сходны. Анализ результатов показывает, что покатники практически не питаются во время покатной миграции, а личинки оставшиеся в

прибрежье могут продолжать питаться и в темное время суток. Ночью и в предрассветные часы среди покатников отмечалось до 50 % особей с пустыми пищеварительными трактами. Среди прибрежной молодежи особи с пустыми пищеварительными трактами отмечены только в утренние сумерки (до 12%). На то, что попавшие в поток рыбы других видов перестают питаться, указывают и данные литературы (Reisen, 1972 и др.). Прекращение питания во время ската личинок может быть связано как с внешними условиями, так и с внутренним состоянием – мотивацией.

Данные по питанию прибрежных рыб в годы с высокой и обычной обеспеченностью кормом указывают и на возможность *снижения пищевой мотивации* в ночное время. При высокой обеспеченности кормом скорость снижения ИП оказалась выше, чем при обычной обеспеченности (рис. 35). В первом случае (высокая обеспеченность пищей), основу рациона составляли относительно крупные объекты (личинки хирономид), а во втором – более мелкие (колоوراتки, мелкие остракоды, хидорусы и науплии веслоногих рачков). Если интенсивность питания определяется преимущественно внешними условиями, то скорость ее снижения ночью должна быть выше при питании мелкими объектами, поскольку их труднее увидеть в темное время суток. Однако, наблюдаемая нами картина была противоположной, поэтому мы считаем, что ночное снижение ИП связано, не столько с ухудшающимися условиями добычи корма, сколько со снижением пищевой мотивации личинок.

Значения индекса потребления корма у особей из реоусловий были достоверно ($p < 0,05-0,001$) выше, чем у особей из лимноусловий (рис. 35). В чем причина таких различий и где рыбам выгодней добывать корм в условиях при наличии течения или без него? Такими оказались вопросы наших дальнейших исследований.

5.9. Интенсивность питания рыб в потоке и в стоячей воде

Рыбы в разные периоды своей жизни и даже в течение суток могут обитать в разных гидравлических условиях, которые выбирают в зависимости от их экологии и поведения. Они могут питаться как в прибрежье реки, где течение отсутствует или его скорость мала, так и на границе с русловым потоком, где скорости течения значительно выше и их градиент ярко выражен. Кроме того, сам поток имеет сложную структуру с различным уровнем развития турбулентности. Многие исследователи отмечают,

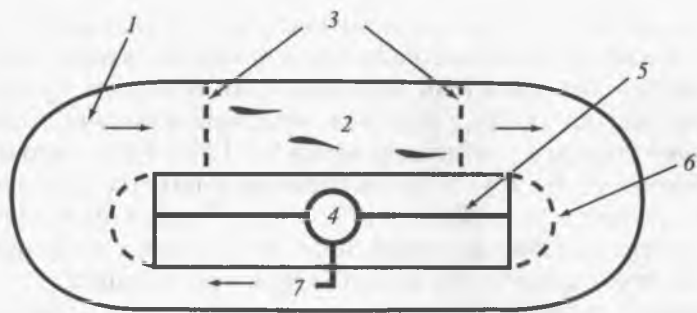


Рис. 36. Схема циркуляционного гидродинамического лотка для изучения условий питания рыб

1 – гидродинамический циркуляционный лоток; 2 – рабочая камера; 3 – рыбоудерживающие решетки; 4 – насос; 5 – всасывающие трубопроводы; 6 – перфорированная стенка; 7 – водоподающий патрубок. Стрелками обозначено направление течения

Fig. 36. Scheme of circulation hydrodynamic chute for the studies of fish feeding conditions

1 – hydrodynamic circulation chute; 2 – experimental chamber; 3 – protective nets preventing fish passage; 4 – pumps; 5 – suction pipes; 6 – perforating wall; 7 – nozzle. Arrows indicate current direction

что питание рыб в потоке энергетически выгодно, так как позволяет им более эффективно добывать пищу (Павлов, 1979; Михеев, 1985, 1986; Шустов, 1983; Веселов, Калюжин, 2001). Однако это положение не было экспериментально подтверждено.

Цель исследований заключалась в экспериментальной оценке эффективности питания рыб в потоке и в стоячей воде. Необходимо было показать как скорость течения, уровень турбулентности и концентрация корма влияют на интенсивность питания рыб.

Нами была разработана экспериментальная установка и методика таких исследований. Опыты проводили в гидродинамическом циркуляционном лотке специальной конструкции (рис. 36), в котором рыбоудерживающими решетками с размером ячеей 8 мм отгораживали рабочий участок, длиной 0,6 м. Лоток заполняли 120 литрами воды, не содержащей кормовых организмов, и накрывали сверху прозрачным пластиком. Подачу воды в лоток осуществляли центробежным насосом через сопло, установленное с противоположной стороны от рабочего участка. Выходящая из сопла струя эжектировала окружающую жидкость и тем самым увеличивала расход воды в установке. Это приводило к росту скорости течения в рабочей части лотка. Забор воды для насоса осуществляли равномерно через перфорированные стенки поворотных отсеков лотка, перекрытых капроновым ситом

№ 12. Расход воды регулировали вентилем, расположенным на напорной линии насоса. Скорость течения в опытах составляла 0, 6, 12 и 20 см/с.

Лоток освещали равномерно. На уровне поверхности воды освещенность составляла около 500 лк. Температуру воды в период проведения исследований сохраняли постоянной, допуская ее колебания не выше 3 °С.

Объектом исследований являлась молодь атлантического лосося (25–30 мм) инкубированная из икры в лабораторных условиях, двухлетки ельца (50–60 мм) и голавля (65–80 мм) из реки Волга (Lupandin et al., 2003, 2004; Лупандин, Кириллов, 2005).

В качестве кормовых объектов использовали искусственно выращенных дафний (*Daphnia magna*). Предъявляемая рыбам концентрация дафний в опытах составляла – 1,6; 6,0; 12,0; 20,0 и 60 экз./л. Используемые нами концентрации кормовых объектов перекрывают диапазон обычных колебаний их значений в русловой и в прибрежной зонах малых рек, например, реки Большая Коша.

Влияние турбулентности на питание голавля оценивали при оптимальной скорости течения 13 см/с и концентрации кормовых объектов 2,0 экз./л. Эти опыты проводили при разном уровне турбулентности в диапазоне от 0,5 до 1,7 см/с. Для создания различных уровней турбулентности использовали пластину установленную под углом к направлению потока. Изменение угла наклона пластины создавало различные уровни турбулентности потока на рабочем участке лотка.

В опытах оценивали количество съеденного корма в течение фиксированного промежутка времени – 10 минут.

Результаты экспериментов показали, что питание рыб во многом определяется скоростью течения и концентрацией корма. Интенсивность потребления рыб корма в потоке воды оказалась выше, чем в стоячей воде (рис. 37), только при минимальной концентрации дафний (1,6 экз./л.). При более высоких концентрациях корма разница в количестве заглоченных жертв в потоке и в стоячей воде оказалась недостоверной.

При концентрации кормовых организмов 1,6 экз./л, которая часто наблюдается в естественных водотоках, рыбы при определенных скоростях течения за одинаковый промежуток времени потребляли больше корма, чем в стоячей воде (рис. 38). При увеличении скоростей течения, более 0,3 $V_{крит.}$ интенсивность питания рыб снижалась.

Полученные различия в питании рыб в потоке и в стоячей воде при низкой концентрации корма можно объяснить различными

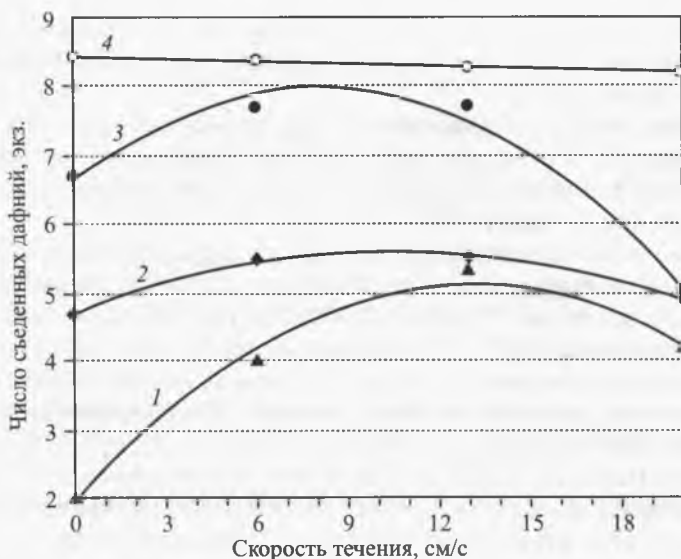


Рис. 37. Интенсивность питания голавля (*Leuciscus cephalus* (L.)) на течении при различной концентрации корма

Концентрация корма: 1 – 1,6 экз./л; 2 – 6 экз./л; 3 – 12 экз./л; 4 – 60 экз./л

Fig. 37. Intensity of chub (*Leuciscus cephalus* (L.)) feeding in the main stream at different levels of food concentration

1 – 1, 6 ind./l; 2 – 6 ind./l; 3 – 12 ind./l; 4 – 60 ind./l

затратами времени на поиск жертв. В стоячей воде для встречи с кормовыми объектами рыбе необходимо проплыть определенное расстояние в нужном направлении и еще найти корм. Находясь в потоке и оставаясь неподвижной, рыба просматривает большой объем воды, захватывает проносящиеся мимо кормовые организмы (Kalleberg, 1958) и при этом затрачивает меньше энергии, чем при добыче корма в стоячей воде. Ей не нужно плавать по большой площади в поисках корма, она делает только бросок за ним.

Перенос потоком в единицу времени большего количества легко доступного корма позволяет рыбам эффективно добывать пищу (Павлов, 1966; Михеев, 1985; Михеев, Пакульская, 1989). Они выбирают такой участок потока, который, с одной стороны, обеспечивает их достаточным количеством корма, а с другой, пригоден для длительного пребывания в нем с учетом плавательной способности рыбы (Шустов, 1983; Веселов, Калюжин, 2001). Питающаяся особь проводит существенную часть времени в определенной зоне реоградиентного потока, где ее траты на локо-

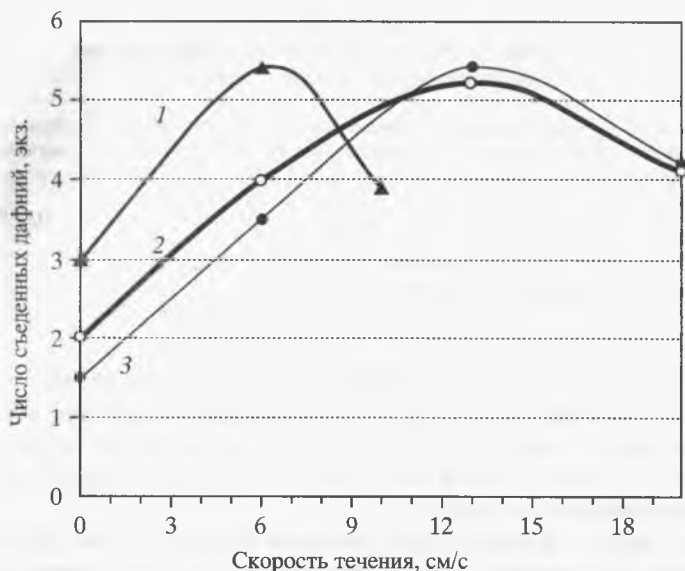


Рис. 38. Интенсивность питания мальков семги (*Salmo salar* (L.)) (1), двухлеток голавля (*Leuciscus cephalus* (L.)) (2) и ельца (*Leuciscus leuciscus* (L.)) (3) при концентрации корма 1,6 экз./л в зависимости от скорости течения (по Лупандин, Кириллов, 2005)

Fig. 38. Intensity of salmon (*Salmo salar* (L.)) alevins feeding (1), two years chub (*Leuciscus cephalus* (L.)) (2) and dace (*Leuciscus leuciscus* (L.)) (3) at food concentration 1,6 ind./l depending on water current velocity (from Lupandin, Kirillov, 2005)

мощию сравнительно невелики. Обнаружив частицу корма, она совершает бросок в ту часть потока, где скорости потока могут соответствовать критическим или бросковым. Траты энергии при этом распределяются не случайным образом, а в соответствии с доступностью жертвы.

При более высоких концентрациях корма, наблюдаемых в прибрежье водотоков (12–60 экз./л), различий в потреблении корма у рыб в стоячей воде и в потоке не установлено. Повышение концентрации кормовых организмов увеличивает вероятность встречи с ними рыб в стоячей воде и нивелирует преимущества их питания в потоке воды. В тоже время рыбам сложнее питаться на течении с большой скоростью. По-видимому, при высоких скоростях потока, помимо больших энергетических затрат рыбами на плавание, снижается результативность охоты, связанная со скоростью проносимых кормовых организмов в поле зрения рыб и наличием турбулентных возмущений в потоке, составляющие которой способствуют хаотическому перемещению кор-

Таблица 17
Результативность охоты у мальков семги при питании
на различных скоростях течения

Скорость течения, см/с	Число бросков за кормом	Число съеденных дафний	Результативность охоты, %	Уровень значимости
6,0	86	34	40	0,017*
10,0	118	17	14	
<i>Примечание:</i> * по критерию Стьюдента для долей.				

ма. Повышение скорости течения приводит к снижению интенсивности питания рыб. Опыты (Лупандин, Кириллов, 2005) на молоди семги показали, что с увеличением скорости течения рыба делает больше бросков за кормом, но результативность охоты при этом снижается (табл. 17).

При оценке влияния турбулентности потока на эффективность питания молоди рыб установлено, что при уровне турбулентности 1,2–1,5 см/с, потребление корма в единицу времени максимально (рис. 39). По-видимому, в турбулентном потоке за счет пульсации поперечной составляющей скорости течения в поле зрения рыб попадает большее количество кормовых объектов, что создает видимость их обилия. Кроме того, мелькание кормовых объектов в турбулентном потоке стимулирует пищевую активность рыб. Это было установлено Д.С. Павловым (1979) при исследовании оптомоторной реакции рыб. Он отмечал, что очень многие виды рыб при движении за оптомоторной ширмой производят хватательные движения даже при отсутствии пищи. Например, даже полностью насытившись кефаль, не обращавшая внимание на корм в стоячей воде, при движении за оптомоторной ширмой совершала хватательные движения. Большинство из этих движений проявлялось в том, что рыба, «клянув», но не схватив корм, плыла дальше. Также известно (Herter, 1953), что для рыб, питающихся подвижной пищей, перемещающиеся объекты вызывают более сильную пищевую реакцию, чем неподвижные. Поэтому перемещение проносящегося мимо рыб корма вызывает у них повышенную пищевую активность, что может делать питание рыб в турбулентном потоке более эффективным (Lupandin et al., 2004).

Все это, при оптимальных уровнях турбулентности, создает благоприятные условия для питания, и рыбы за одинаковое время потребляют больше корма. При повышении уровня турбулентности результативность охоты снижается в результате хаотического перемещения жертв, что приводит к снижению ре-

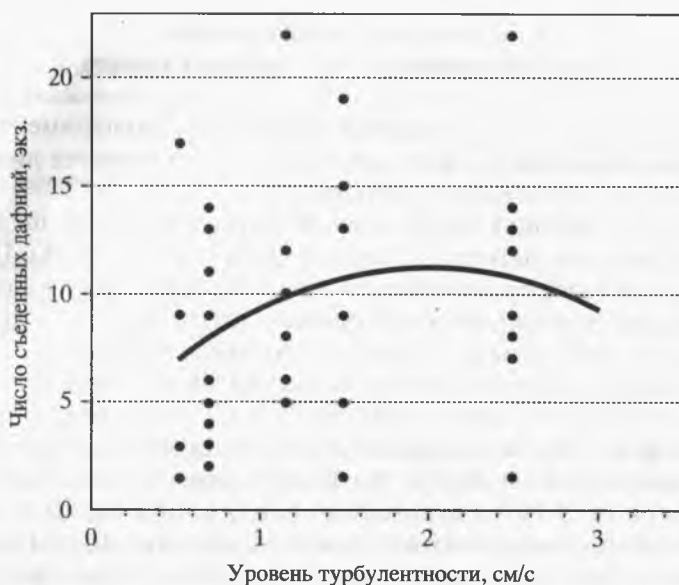


Рис. 39. Интенсивность питания голавля (*Leuciscus cephalus* (L.)) при скорости течения 13 см/с и концентрации корма 2 экз./л в зависимости от уровня турбулентности

Fig. 39. Intensity of chub (*Leuciscus cephalus* (L.)) feeding at water current velocity 13 cm/sec. and food concentration 2 ind./l depending on the level of turbulence

зультативности охоты и, как следствие, к снижению интенсивности питания рыб (Лупандин, Кириллов, 2005).

Полученные результаты позволяют объяснить распределение рыб в реке, их повышенную концентрацию на границе прибрежья и руслового потока. Именно в этой зоне, где существует поперечный градиент скоростей течения и турбулентности, рыбы выбирают зоны потока, в которых их питание наиболее эффективно. Насытившись, они перемещаются на участки прибрежья, где течение отсутствует и им выгодно без затрат энергии на сопротивление потоку переваривать пищу. Так мигранты сменяют резидентов, а резиденты мигрантов в период светлого времени суток.

Питание рыб на течении в вечерние сумерки приводит к тому, что при снижении освещенности они теряют зрительную связь с ориентирами и сносятся течением. Поэтому эти рыбы (как мигранты, так и резиденты) составляют первую волну покатной миграции, которые, как следует из результатов исследований, имеют максимальную накормленность (Кириллов, 1997).

5.10. Поведение личинок плотвы с разной накормленностью в щелевых камерах

В ходе данного исследования выполнены эксперименты по выявлению влияния условий питания и накормленности личинок плотвы на их двигательную активность.

Для исследования использовали двухсекционные щелевые камеры, которые размещали в русле реки (см. рис. 24 А). Помимо скорости течения и изменения освещенности изучали влияние наличия корма на активность личинок плотвы. Кроме этого проводили эксперименты с сытыми и голодными рыбами.

За сутки до начала эксперимента (во второй половине дня) молодь плотвы на этапах развития C_1 и C_2 отлавливали из смешанных прибрежных скоплений реки и содержали в аквариумах, заполненных речной водой, профильтрованной через капроновое сито № 70. В 21 ч в стартовую камеру помещали 20 личинок плотвы и выдерживали их в течение 2 ч для акклимации к условиям опыта при закрытых щелевых отверстиях. При освещенности 10^1 лк отверстия открывали, давая рыбе возможность выбора выйти на поток, переместиться в секцию имитирующую прибрежье или остаться в стартовой камере. В темное время суток (10^{-1} – 10^{-2} лк) производили подсчеты числа рыб в секциях установки.

При исследовании влияния условий питания на двигательную активность личинок плотвы проводили два варианта экспериментальной акклимации: голодных личинок помещали в стартовую камеру, в которой присутствовал или отсутствовал корм (в основном науплии копепод).

При исследовании влияния состояния накормленности на двигательную активность молоди плотвы опыты проводили с голодными и сытыми личинками, при отсутствии корма в стартовой камере щелевой установки.

Для проверки состояния кишечного тракта личинок перед началом эксперимента проводили контрольное вскрытие молоди плотвы. В итоге оказалось, что у голодных личинок, содержащихся без корма, степень наполнения кишечного тракта (СН) составляла от 0 до 1 балла по шестибальной шкале Лебедева (Методическое пособие, 1974), а у сытых личинок, содержащихся при наличии корма, кишечники были целиком заполнены науплиями (СН = 5) и частично деформированы (Кириллов, 2001). При этом следует отметить, что при проведении натурных исследований, степень наполнения кишечника у личинок, отловленных в реке, редко была максимальной.

Таблица 18

Доля личинок плотвы, вышедших из стартовой камеры двухсекционной щелевой установки, в зависимости от условий питания

Условия эксперимента	Число опытов	Средняя доля вышедших рыб (среднеквадратичное отклонение)	
		на поток, %	в «прибрежье», %
Без корма	15	33,1 (18,2)	25,3 (17,9)
С кормом	15	16,7 (11,1)	15,0 (12,4)
Голодавшие сутки до опыта	12	81,7 (6,5)	10,4 (6,6)
Питавшиеся сутки до опыта	12	57,9 (7,2)	14,2 (7,0)

Всего было проведено 27 экспериментов – 15 экспериментов при исследовании влияния условий питания и 12 экспериментов при изучении влияния состояния накормленности на активность выхода молоди плотвы на поток. Двигательную активность личинок оценивали по доле рыб, покинувших стартовую камеру, от числа посаженных в нее личинок.

При отсутствии корма в экспериментальной установке (табл. 18) молодь плотвы достоверно ($p < 0,05$) более активно выходит на поток (около 33,1%), чем при наличии пищевых объектов (около 16,7%). Число рыб, выходящих в секцию, имитирующую прибрежье, достоверно не различалось ($p > 0,05$). Также, и при наличии корма, и при его отсутствии, наблюдается тенденция к более высокой активности выхода на поток, чем в прибрежье, но достоверных различий здесь не отмечено. Таким образом, в присутствии кормовых объектов в стартовой камере экспериментальной установки снижается активность выхода личинок плотвы на поток.

При исследовании влияния состояния накормленности на активность выхода ранних личинок плотвы на поток и в прибрежье было выявлено достоверное ($p < 0,01$) различие в активности выхода на течение. Более 80% голодных особей покидали стартовую камеру и перемещались на поток реки. У сытых рыб такие перемещения отмечены только у менее, чем 60% особей. В прибрежье голодные особи уходили менее активно, чем сытые, но здесь достоверной разницы не выявлено (табл. 18). Также отмечается достоверно высокий процент молоди, вышедшей на поток, по сравнению с долей рыб, вышедшей в прибрежье. Это свойственно как для голодных, так и для сытых личинок. В итоге можно сказать, что сытые личинки плотвы выходят на поток с меньшей активностью, чем голодные.

Нами была отмечена тенденция снижения активности выхода ранних личинок плотвы из стартовой камеры на поток, если они до или во время эксперимента обильно питались (табл. 18). По-видимому, достаточная обеспеченность рыб кормом, либо временное снижение потребности в нем (состояние «сытости») способствуют снижению двигательной активности, не зависимо от действия течения и снижения освещенности.

Таким образом, проведенные эксперименты показывают, что наличие корма и предшествующее голодание в течение суток изменяют двигательную активность личинок плотвы, индуцированную снижением освещенности и течением. То есть, условия питания (трофический фактор) модифицируют эту специфическую поведенческую реакцию личинок, обуславливающую (наряду с прочими) начало их покатной миграции. Можно предполагать, что обилие корма снижает вероятность перехода мигрантов в покатное состояние, а голодание вызывает появление среди покатников не только мигрантов, но и части резидентов плотвы.

5.11. Суточная динамика перемещений мигрантов и резидентов плотвы в прибрежье реки

Согласно биохимическим тестам, принадлежность личинок плотвы к мигрантам и резидентам определяется уровнем концентрации гормональных веществ в их организме. Учитывая тот факт, что различия в концентрации этих веществ у рыб из разных фенотипических групп сохраняются в течение суток (см. раздел 4.2), то нормированная средняя концентрация исследованных гормонов (НСКГ) может служить естественной меткой принадлежности личинок к той или иной группировке.

Известно (Павлов и др., 1981; Попова, Легкий, 1993; Павлов и др., 1990), что покатная молодь в отличие от прибрежной имеет несколько большие размеры. Кириллов (2001) в 1996 г. по результатам ночных ловов в р. Большая Коша установил, что личинки из лимноскопления по длине и по массе ($6,9 \pm 0,2$ мм, $2,2 \pm 0,1$ мг) достоверно меньше ($p < 0,001$) личинок из реоскопления ($7,1 \pm 0,2$ мм, $2,6 \pm 0,1$ мг) и покатной молоди ($7,1 \pm 0,2$ мм, $2,4 \pm 0,1$ мг). В 1997 г. мигранты ($7,9 \pm 0,2$ мм, $3,2 \pm 0,2$ мг) также оказались достоверно ($p < 0,001$) крупнее резидентов ($7,8 \pm 0,3$ мм, $3,0 \pm 0,3$ мг). Это позволило предполагать, что различие в длине мигрантов и резидентов также может являться естественной меткой этих фенотипических групп.

Выявление суточной динамики различий отдельно по биохимическому (нормированная средняя концентрация гормонов) и

отдельно по морфометрическому (длина тела рыб) показателем у личинок плотвы из лимно- и реоусловий явилось основным методическим приемом изучения суточной динамики перераспределения молоди плотвы в прибрежье.

Для этих экспериментов личинок плотвы отлавливали на 4–5 участках реки, расположенных на разных берегах или на расстоянии более 50 м друг от друга. Формировали две группы рыб – отловленных в лимно- и реоусловиях. Расстояние между местами лова выбирали так, чтобы предотвратить случайное попадание особей из одной станции в другую. Обычно оно составляло не менее 1 метра.

В качестве естественной «метки» рыб использовали нормированную среднюю концентрацию гормональных веществ (S) и длину тела личинок.

Пробы для биохимических и морфологических исследований у подопытных групп рыб брали в разные периоды суток: ночью (в 0–1 ч) при освещенности менее 0,1 лк, в утренние сумерки (4 ч) при освещенности от 100 до 1000 лк, днем (в 8, 12 и в 16 ч) при освещенности более 10000 лк и в вечерние сумерки (21–22 ч) при освещенности от 1000 до 100 лк.

Для контроля за суточным изменением концентраций гормонов, личинок отлавливали ночью на участке прибрежья без течения и помещали на 12 ч в садок, размещенный в этом же участке реки. В полдень из этих рыб формировали пробу, которую использовали для оценки концентрации гормонов у личинок в дневное время.

Всего на биохимический анализ отловлено и исследовано 4186 личинок плотвы. Для определения длины тела проведено 7 суточных съемок, взято 52 пробы и проанализировано около 4000 рыб.

Биохимический показатель. У личинок плотвы, отловленных в реоусловиях в разное время суток, нормированная средняя концентрация исследованных гормонов (НСКГ) достоверно уменьшалась от ночи ко дню. В лимноусловиях наибольшая величина этого показателя зафиксирована днем, а ночью и в сумерки она была существенно меньше (рис. 40). Различия НСКГ у личинок, отловленных в прибрежье на течении и в местах без него, во все исследованные периоды суток достоверны при уровне значимости $p < 0,01$. Аналогичные результаты дал и двухфакторный дисперсионный анализ. Он показал, что при $p < 0,001$ величины показателя НСКГ отличаются в течение суток у личинок из рео- и лимноусловий.

Для контроля ночью были отловлены резиденты (в прибрежье в лимноусловиях) и посажены в садок, установленный в мес-

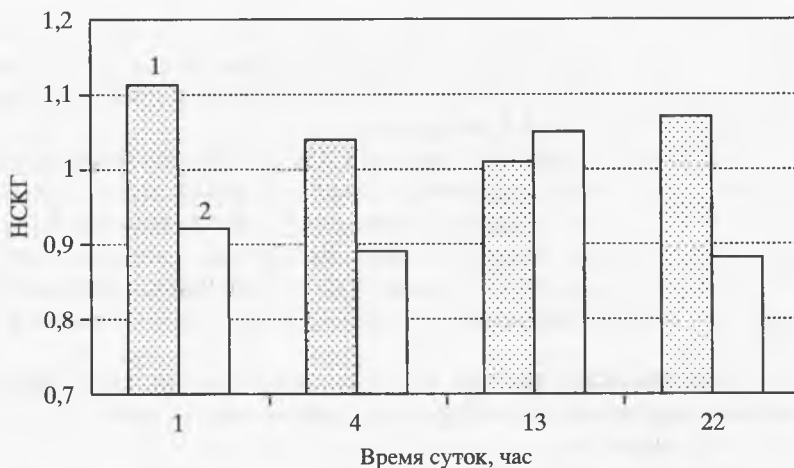


Рис. 40. Изменение показателя нормированной средней концентрации гормональных веществ (НСКГ) у личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) из рео- (1) и лимноусловий (2) в течение суток

Fig. 40. Changes of the index of standardized average hormone concentration (НСКГ) in roach (*Rutilus rutilus* (L.)) larvae from rheo- (1) and limno-conditions (2) during 24 hours

те отлова личинок и проницаемый для кормовых организмов. У этих рыб, выдержанных в садке от ночи до середины дня, показатель НСКГ практически не изменился – он, соответственно, составил 0,94 ночью и 0,95 днем. Различия в концентрации исследованных веществ были статистически не достоверны ($p > 0,05$). В то же время НСКГ у рыб, отловленных днем в лимноусловиях (0,98), был достоверно выше ($p < 0,001$), чем у выдержанных в садке резидентов.

Морфометрический показатель. Почти во всех ночных пробах длина мигрантов была больше, чем резидентов. Однако только в трех из семи проб эти различия были достоверны (рис. 41). Очевидно, при выбранном объеме отдельных проб (40–50 экз.), только в эти сутки (12.06.98, 31.05.99 и 3.06.99) длину рыб также можно использовать в качестве естественной метки мигрантов и резидентов плотвы. В оставшиеся четверо суток длина мигрантов и резидентов отличалась не достоверно, и поэтому она в эти сутки не является меткой этих фенотипических группировок. На этом основании пробы, взятые 9.06.98, 25.05.99, 5.06.99 и 10.06.99 исключены из анализа. Для исключения влияния процесса роста рыб при объединении результатов разных суточных съемок в качестве морфометрического показателя использовали среднюю нормированную длину личинок плотвы в выборке (СНД). Для ее

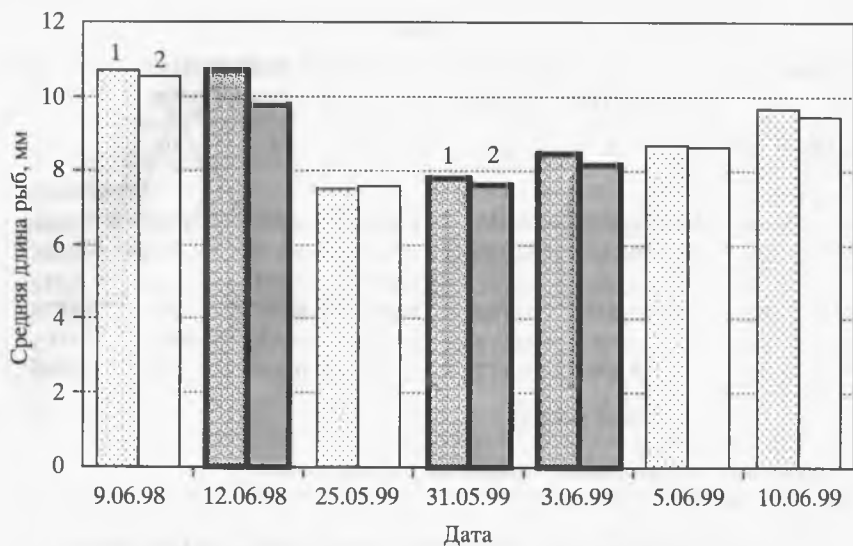


Рис. 41. Средняя длина мигрантов (1) и резидентов (2) в ночных пробах (выделены пробы с достоверным ($p < 0,05$) различием средней длины мигрантов и резидентов)

Fig. 41. Mean body length of migrants (1) and residents (2) from samples taken at night (samples with significant difference $p < 0,05$ of the mean body length are marked)

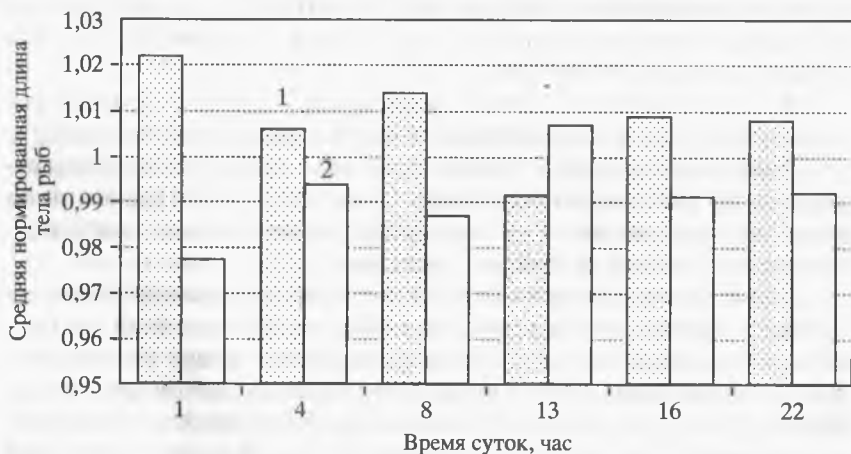


Рис. 42. Изменение средней нормированной длины у личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) из рео- (1) и лимноусловий (2) в разное время суток

Fig. 42. Changes of the index of the mean standardized body length in roach larvae (*Rutilus rutilus* (L.)) from rheo- (1) and limno-conditions (2) in different time of diurnal cycle

Таблица 19

Уровни значимости (p) различий средних нормированных длин (СНД) личинок плотвы из рео- и лимноусловий в разное время суток

Время суток (ч)	1	4	8	12	16	22
	Реоусловия					
1	0,000	0,043	0,344	0,000	0,105	0,064
4	0,030	0,048	0,143	0,057	0,638	0,696
8	0,186	0,291	0,000	0,004	0,356	0,254
12	0,000	0,120	0,016	0,047	0,030	0,023
16	0,078	0,617	0,538	0,058	0,003	0,904
22	0,038	0,777	0,418	0,059	0,829	0,005
	Лимноусловия					
<i>Примечание: * жирным шрифтом выделены значения $p < 0,05$.</i>						

расчета индивидуальные значения длины рыб делили на ее среднее значение по всем пробам на данный час наблюдений. По полученным данным вычисляли средние значения для проб из рео- и лимноусловий.

В реоусловиях максимальное значение средней нормированной длины (СНД) личинок отмечено ночью (рис. 42). К 4 ч величина этого показателя уменьшилась, а к 8 ч опять увеличилась, и достигла минимума к середине дня. Во второй половине дня она оставалась достаточно стабильной. Уровни значимости различий СНД приведены в табл. 19.

В лимноусловиях величина показателя СНД тоже изменяется в течение суток. Она максимальна днем и минимальна ночью.

Длина плотвы в рео- и лимноусловиях в одно и то же время суток всегда достоверно различалась (см. табл. 19). Причем днем длина личинок из лимноусловий достоверно больше, чем личинок из реоусловий, а ночью – наоборот.

Выше было показано отсутствие влияния условий обитания личинок плотвы на их принадлежность к той или иной группировке. Разделение на мигрантов и резидентов у них возникает в конце эмбрионального периода, и эти группы рыб окончательно формируются еще до начала покатной миграции. Их гормональное состояние не меняется в течение суток. Для подтверждения этого был проведен анализ частотного распределения концентрации гормонов в организме рыб (рис. 43). Типичным для них является бимодальное распределение индивидуальных концентраций исследованных гормональных систем. Близкие к модальным значениям концентраций исследуемых веществ, соответствуют

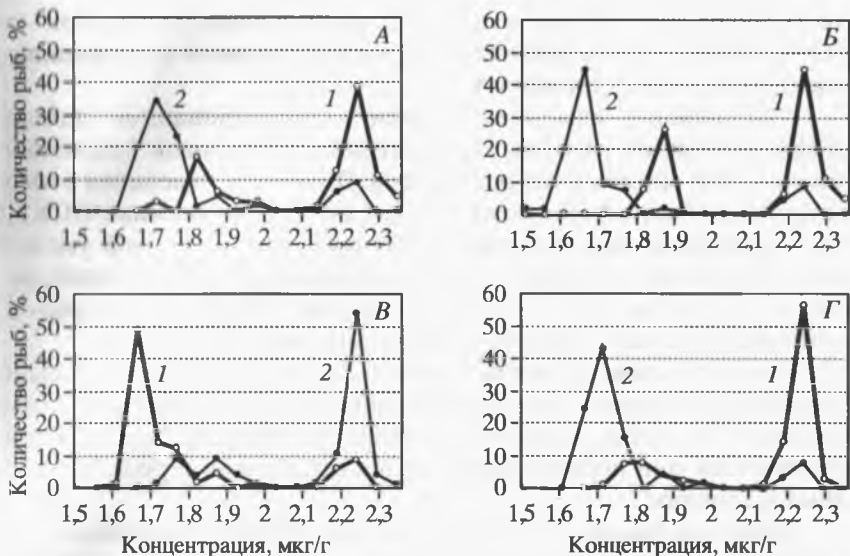


Рис. 43. Распределение концентраций диоксифенилаланина (ДОФА) у личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) из реоусловий (1) и лимноусловий (2) в разное время суток

A – ночь, Б – утро, В – день, Г – вечер

Fig. 43. Frequency distribution of concentrations of dioxiphyenylalanine (DOPA) in roach (*Rutilus rutilus* (L.)) larvae from rheo- (1) and limno-conditions (2) in different time of diurnal cycle

A – at night, Б – in the morning, В – in the daytime, Г – in the evening

принадлежности рыб к одной из группировок. Например, особи с концентрацией ДОФА более 2,15 мкг/г являлись мигрантами, а с концентрацией 1,6–1,9 мкг/г – резидентами (рис. 43). Содержание гормонов в организме – это метрический признак. Поэтому при его изменении обязательно происходит сдвиг моды или границ распределения по оси абсцисс. Из рисунка видно, что в нашем случае границы групп стабильны, а изменяется только количество особей с данной концентрацией вещества. То есть, в течение суток меняется соотношение мигрантов и резидентов, находящихся в рассматриваемых участках побережья, но стабильной остается концентрация веществ в организме отдельных особей.

Поэтому суточные изменения нормированной средней концентрации гормонов у личинок плотвы в пробах можно объяснить только процессом их перераспределения по исследованным участкам побережья реки в течение суток. Анализ динамики НСКГ показал, что в светлое время суток, в отличие от ночи,

часть мигрантов обитает в лимноусловиях, а часть резидентов – в реоусловиях, то есть происходит пространственное перемешивание рыб из этих группировок.

Направление изменений средней нормированной длины (СНД) у личинок плотвы, также отражает суточные изменения численности мигрантов и резидентов. Динамика изменения этого показателя полностью соответствует суточной динамике НСКГ. Средняя нормированная длина у личинок из реоусловий уменьшается от ночи к середине дня, а у личинок из лимноусловий наоборот возрастает. Разница в показателях СНД у рыб из рео- и лимноусловий максимальна ночью и минимальна днем.

Таким образом, двумя разными методами – биохимическим и морфометрическим – получен одинаковый результат. Ночью мигранты и резиденты пространственно разобщены, а в светлое время суток они перемешиваются и обитают как в рео-, так и в лимноусловиях.

Динамика такого перераспределения мигрантов и резидентов в прибрежье объясняется их различным реопреферендумом (см. рис. 31). В темное время суток мигранты предпочитают зоны прибрежья с течением, а резиденты – без него. Днем реопреферендум у личинок из этих группировок меняется. Мигранты предпочитают зоны прибрежья без течения и поэтому перемещаются в лимноусловия, а резиденты предпочитают зоны с течением, и поэтому перемещаются в реоусловия.

Поведение личинок плотвы меняется в течение суток. Если в светлое время суток добывание пищи и оборонительное поведение являются ведущими, то в темное время суток главным становится поведение, связанное с миграцией молоди. Мигранты и резиденты в этот период пространственно разобщены в результате противоположно направленных реакций, связанных с покатной миграцией у мигрантов и с сохранением места обитания у резидентов.

* * *

Предпосылки покатной миграции представляют собой комплекс морфологических адаптаций и поведенческих реакций (неспецифических и специфических) направленных на перемещение рыб в пелагиаль водоема или русловой поток. К специфическим поведенческим реакциям отнесены: повышение двигательной активности личинок при снижении освещенности, изменение реопреферендума и плавучести молоди в течение суток. Эти реакции наблюдаются только при снижении освещенности ниже 10 лк, и

свойственны как мигрантам, так и резидентам, но имеют у них разную направленность. Мигранты к ночи перемещаются в реоусловия и далее в транзитный поток, а резиденты – к берегу, в лимноусловия. Реопреферендум играет ключевую роль в этом процессе, когда с понижением освещенности мигранты выбирают зоны потока с течением, а резиденты – без него. Трофические условия могут корректировать проявление специфических поведенческих реакций, и, следовательно, изменять количество рыб принимающих участие в покатной миграции, и сохраняющих место обитания. Наличие личинок в реоусловиях в светлое время суток связано с лучшими условиями питания в них, по сравнению с лимноусловиями.

* * *

Prerequisites of downstream migration are presented by a complex of morphological adaptations and behavioral reactions, nonspecific and specific, that serve for fish movement to pelagial of a reservoir or main stream of a river. The increase of larvae movement activity at the decrease of illumination, the change of rheo-preference and buoyancy of young fish during a daily cycle can be classified as specific behavioral reactions. These reactions could be observed only at the decrease of illumination lower than 10 lux. They were typical of both migrants and residents, but differently directed. By night, migrants moved to the rheo-conditions and later to a transit water flow, while residents – to a nearshore zone into limno-conditions. Rheo-preference played the key role in this process, when with the decrease of illumination, migrants chose zones with water currents, while residents – zones with a calm water. Trophic conditions could modify characteristics of specific behavioral reactions and change the number of fish, participating in the downstream migration, and those that maintained their habitat. Presence of larvae in rheo-conditions in the day time was related to better foraging there in comparison with limno-conditions.

МЕХАНИЗМЫ НЕЙТРАЛИЗАЦИИ РЕОРЕАКЦИИ

Реализация покатной миграции осуществляется с помощью механизмов второго порядка. Как было указано выше (см. главу 1), к ним относятся механизмы нейтрализации реореакции, которая имеет ориентационную и локомоторную компоненты. В данном разделе рассматривается оптомоторная реакция, которая у исследованных личинок является основной ориентационной компонентой реореакции, и плавательная способность мигрантов и резидентов плотвы, отражающая их локомоторные возможности.

6.1. Оптомоторная реакция мигрантов и резидентов

Оптомоторная реакция (ОМР) для личинок плотвы является основой ориентационной компоненты их реореакции (Павлов, 1979). Мы исследовали различия в проявлении ОМР у мигрантов и резидентов плотвы (этапы C_2-D_1) по двум параметрам – пороговой освещенности для оптомоторной реакции и по оптомоторной активности личинок.

Параметры оптомоторной реакции личинок плотвы определяли в экспериментальной установке (рис. 44), состоящей из двух одинаковых оптомоторных барабанов, представляющих собой стеклянные цилиндрические емкости (1) диаметром 35 см, установленные неподвижно, вокруг которых вращались, соединенные одним приводом ширмы (2), выполняющие роль подвижных оптических ориентиров. На внутренней белой стороне ширм были нанесены через 3 см черные полосы шириной 1 см. Для синхронизации ширмы были соединены приводным ремнем (3) с электромотором (4), который обеспечивал их вращение с постоянной скоростью 4 об./мин. Необходимый уровень освещенности создавали осветителем (5), расположенным над емкостями. Эксперименты с личинками из разных группировок проводили одновременно в каждом из двух оптомоторных барабанов. При повторных опытах эти группы рыб из разных емкостей меняли местами.

Определение *пороговой освещенности* оптомоторной реакции, т.е. минимальной освещенности, при которой проявляется

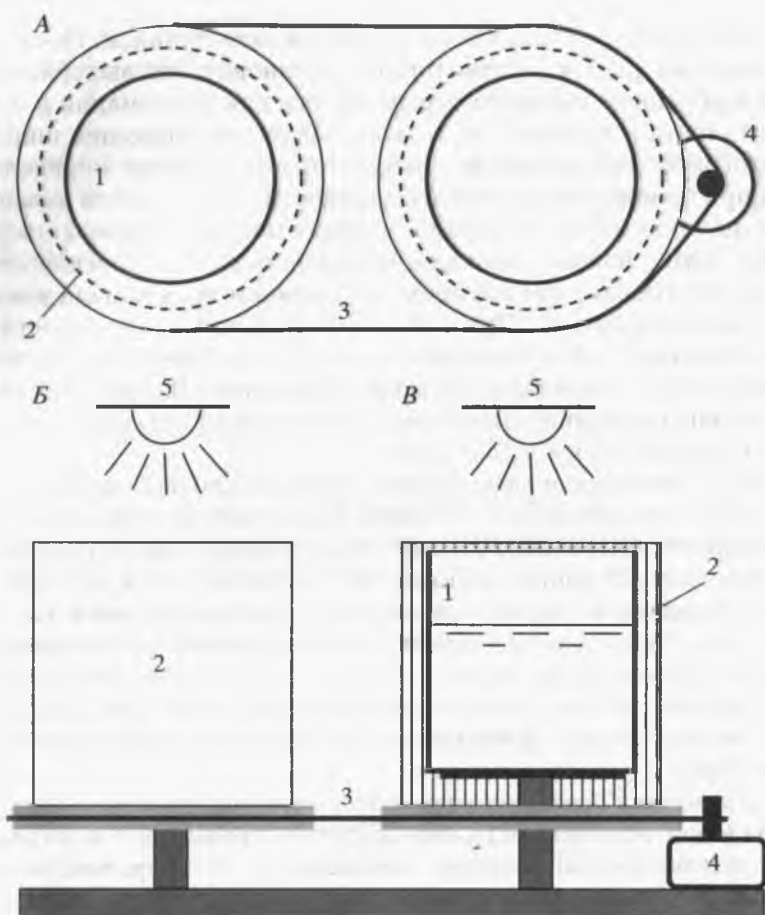


Рис. 44. Схема двойной оптомоторной установки

A – в плане, *Б* – вид сбоку, *В* – в разрезе. 1 – цилиндрическая емкость, 2 – оптомоторная ширма, 3 – пассив для вращения оптомоторных ширм, 4 – электромотор, 5 – осветитель

Fig. 44. Scheme of a paired optomotor rotating cylinder

A – from above, *B* – side view, *В* – cross-section. 1 – cylindrical tank, 2 – moving optomotor screen, 3 – transmission, 4 – electric motor, 5 – lamp

движение рыб за ширмой, проводили при предварительной адаптации рыб к различной освещенности (0¹, 3, 30, 300 и 1400 лк).

¹ Здесь и далее для удобства изложения под нулевой освещенностью понимается освещенность в специально затемненном помещении, на которую не реагирует люксметр Ю-117 с точностью 0.01 лк, а глаза человека даже после 30 минут адаптации ничего не видят.

В каждом опыте участвовала группа из пяти личинок. После перемещения рыб в оптомоторную установку, их выдерживали при выбранном варианте освещенности для акклимации к условиям опыта в течение 1 ч, а затем запускали движение ширмы. Пороговую освещенность оптомоторной реакции определяли как при понижении уровня освещенности, так и при его повышении, начиная с 0 лк. В первом случае с момента проявления рыбами ОМР, плавно снижали освещенность с интенсивностью 1 лк/с до уровня, при котором все личинки прекращали движение за ориентирами. При начальной нулевой освещенности ее увеличивали с той же интенсивностью, до тех пор, пока хотя бы одна особь не начинала движение за ширмой. В зависимости от величины освещенности в период акклимации опыт продолжался от десятков секунд до 1–2 мин.

Оптомоторная активность личинок плотвы отражает долю рыб, проявивших эту реакцию. Ее изучали при различной освещенности (0,3; 3; 30; 300; 1400 лк), в каждом опыте участвовала группа из 15 личинок. После перемещения рыб в оптомоторную установку их выдерживали в ней для акклимации к условиям опыта (при одном из вариантов освещенности) в течение 1 ч, а затем запускали движение ширмы. С начала момента проявления первой рыбой оптомоторной реакции через каждые 2 мин в течение 30 мин фиксировали количество рыб, проявляющих ОМР.

Пороговая освещенность оптомоторной реакции – это минимальная освещенность, при которой происходит прекращение оптомоторной реакции (движение рыб за оптомоторной ширмой). Результаты проведенных экспериментов показали, что величина пороговой освещенности ОМР у мигрантов ниже, чем у резидентов (рис. 45). Дисперсионный анализ данных показал, что принадлежность особей к определенной группировке ($p = 0,0015$) и освещенность, при которой адаптировали рыб к условиям опыта, ($p = 0,042$) достоверно влияют на указанный показатель.

Наименьшая пороговая освещенность для ОМР наблюдается у рыб при темновой адаптации (Павлов, 1970, 1979).

При уровне освещенности от десятков до единиц люкс наблюдали не только изменения в величине пороговой освещенности ОМР, но и в поведении мигрантов и резидентов не только во всех используемых экспериментальных установках, но и в природных условиях. У них меняется знак реопреферендума, возрастает двигательная активность и происходит смена места обитания в прибрежье. То есть, при освещенности порядка 10^1 лк

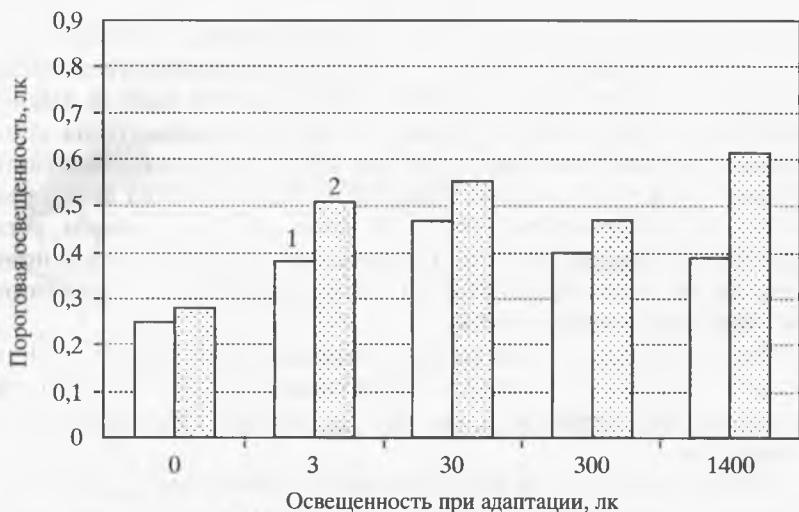


Рис. 45. Пороговая освещенность для оптомоторной реакции у мигрантов (1) и резидентов (2) плотвы (*Rutilus rutilus* (L.))

Fig. 45. Threshold illumination for optomotor reaction in roach (*Rutilus rutilus* (L.)) migrants (1) and residents (2)

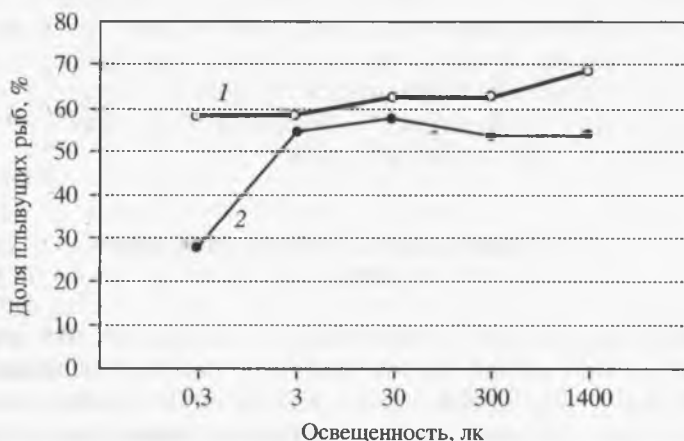


Рис. 46. Соотношение мигрантов (1) и резидентов (2) плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)), проявляющих оптомоторную реакцию при разных освещенностях

Fig. 46. Proportion of migrants (1) and residents (2) of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) demonstrated optomotor reaction depending on illumination

происходит перестройка в поведении молодежи. Обычно такие смены поведения рыб при изменении освещенности связывают с физиологическими особенностями зрения рыб, а именно переходом от рецепторов дневного зрения на рецепторы сумеречного зрения. Освещенность, при которой происходит такой переход, может составлять для молодежи большинства видов рыб от 1 до 10 лк (Протасов, 1968), что соответствует данным, установленным в наших опытах. Следовательно, изменение в поведении личинок плотвы связаны с возможностями их ориентации при снижении освещенности.

Оптомоторная активность мигрантов и резидентов. В качестве показателя оптомоторной активности рыб использовали среднюю долю личинок, плывущих за ширмой при заданной освещенности.

Резкое различие средних величин оптомоторной активности мигрантов и резидентов при освещенности 0,3 лк (рис. 46) связано с разными пороговыми освещенностями ОМР у этих групп плотвы. Анализ оптомоторной активности мигрантов и резидентов при надпороговых освещенностях (3 лк и выше) показал, что у мигрантов она достоверно ($p < 0,001$) выше, чем у резидентов.

Таким образом, способность зрительного восприятия, оцениваемая по величине пороговой освещенности для оптомоторной реакции, и оптомоторная активность лучше выражена у мигрантов, чем у резидентов. Мигранты, в отличие от резидентов, способны проявлять реореакцию и оставаться на течении в реоусловиях при более низкой освещенности.

6.2. Плавательная способность мигрантов и резидентов

В результате исследований было установлено, что концентрация катехоламинов и кортикостероидов в организме мигрантов значительно выше, чем у резидентов. Одна из основных функций этих гормонов – регуляция энергетического обмена особи, поэтому можно предположить, что мигранты, обладают повышенными энергетическими возможностями по сравнению с резидентами. Отношение этих групп личинок плотвы к повышенной нагрузке и особенности распределения их в реке дают для этого дополнительные основания. Так, резиденты, при содержании в потоке (4 см/с) в течение 13 ч, ответили на предъявленную нагрузку отчетливо выраженной

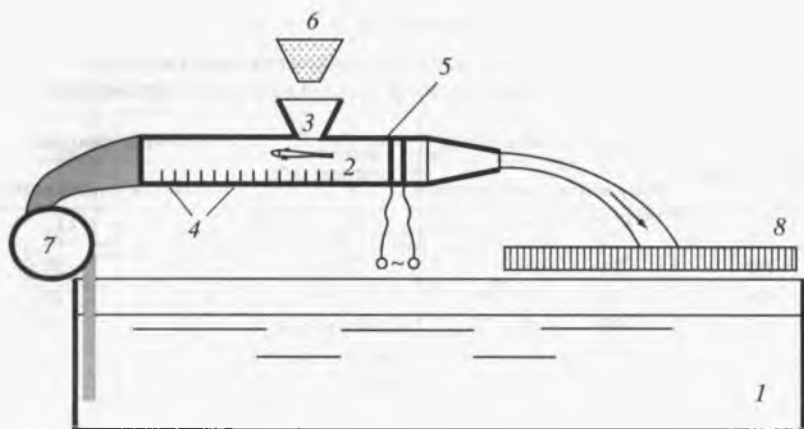


Рис. 47. Схема гидродинамической трубы для определения плавательной способности личинок

1 – емкость с водой, 2 – рабочая часть трубы, 3 – воронка для посадки личинок, 4 – ориентиры, 5 – электроды, 6 – пробка, 7 – насос с регулятором расхода воды, 8 – линейка для замера скорости течения. Стрелкой обозначено направление течения

Fig. 47. Scheme of hydrodynamic flow-through tank for measurements of larvae swimming performance

1 – tank with water, 2 – experimental part of the flow-through tank, 3 – funnel for larvae entering into the flow-through tank, 4 – reference points, 5 – electrodes, 6 – plug, 7 – pump with a water discharge controller, 8 – ruler to measure water current velocity. Arrow indicates current direction

стрессовой реакцией. Такая же нагрузка практически не вызвала изменений в концентрации гормонов у мигрантов. В природных условиях мигранты большую часть суток, но в отличие от резидентов, проводят на течении, что требует значительных усилий и должно обеспечиваться повышенными энергетическими резервами организма.

Выполненные биохимические исследования особенностей метаболизма личинок из указанных группировок плотвы (см раздел 4.4) показали, что повышенная активность глюкозо-6-фосфатазы и протеиназ позволяет мигрантам, несмотря на увеличенные энергозатраты поддерживать на одном и том же уровне гликоген, являющийся долговременным энергетическим резервом клетки. Кроме того отличительной чертой метаболизма мигрантов является более высокий уровень активности и скорости активации ферментных систем, участвующих в образовании энергоресурсов и регуляции энергетического потенциала. Эти различия в физиолого-биохимическом статусе мигрантов и резидентов могут сказаться на их поведении и, в частности, на плавательной способности.

Таблица 20

Объем собранного материала по определению критической скорости течения и плавательной способности личинок плотвы из разных группировок

Скорость течения, см/с	Использовано рыб		Скорость течения, см/с	Использовано рыб	
	мигрантов	резидентов		мигрантов	резидентов
7,0	15	21	10,0	20	21
7,9	24	5	10,9	20	20
8,8	41	39	11,8	20	20
9,53	32	33	Критическая скорость течения, $V_{\text{крит}}$	60	49

Для проверки этого предположения были изучены некоторые показатели плавательной способности мигрантов и резидентов плотвы. Их определяли в гидродинамической трубе (рис. 47). Отличие данной установки от ранее использованных (Павлов, 1979) заключалось в наличии устройства для принудительной стимуляции плавания рыб, которое представляло собой два кольцевых электрода, расположенных в нижнем по течению конце гидродинамической трубы. Расстояние между электродами составляло 1 см. Величина подаваемого, переменного напряжения на электроды подбиралась экспериментально так, чтобы зона избегания личинками электрода составляла 3–4 см перед верхним по течению электродом. В нашем случае напряжение составляло 3–5 В. Большинство рыб при приближении к электроду, получали удар током и одним, тремя бросками перемещались в среднюю часть гидродинамической трубы.

Каждый эксперимент начинался с адаптации личинок в течение 2 мин к условиям установки при скорости течения в ней 2–3 см. После адаптации личинок, скорость потока равномерно повышали до момента перехода рыб на «бросковый» тип плавания. В каждом опыте использовали одну рыбу.

Изучение плавательной способности личинок (время плавания рыб на различных скоростях течения) проводили при семи различных скоростях течения. В каждом опыте в гидродинамическую трубу одновременно запускали по пять личинок. После адаптации скорость потока в установке повышали до заданной величины за 15–40 с и определяли интервал времени, в течение которого каждая рыба удерживалась в потоке (от момента установления заданной скорости потока до момента попадания рыб

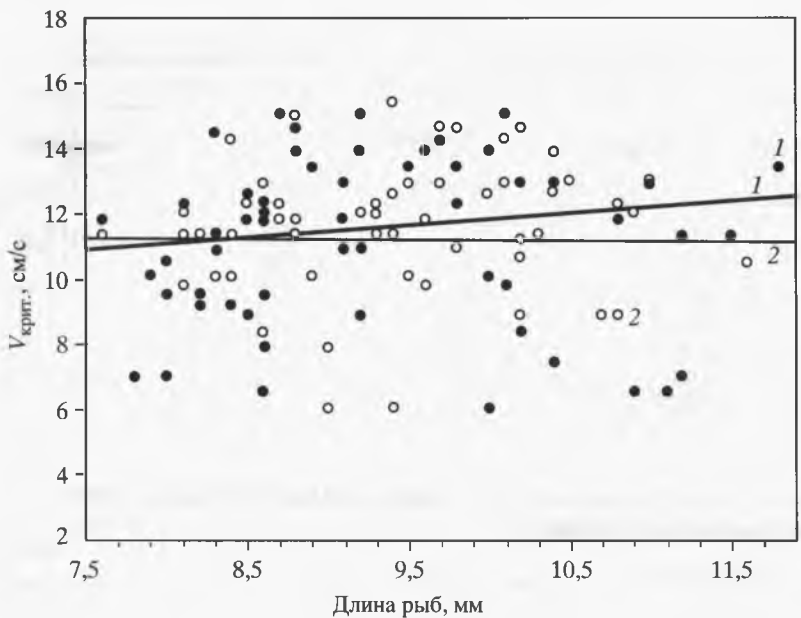


Рис. 48. Критическая скорость течения для личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) разной длины
1 – мигранты, 2 – резиденты

Fig. 48. Critical current velocity for roach (*Rutilus rutilus* (L.)) larvae of different body length

1 – migrants, 2 – residents

на первый электрод). Температура воды в опытах изменялась в диапазоне от 11 до 16 °С. Для уменьшения влияния неконтролируемых в эксперименте факторов, опыты на выбранной скорости течения проводили попеременно на мигрантах и резидентах (табл. 20).

Для оценки плавательной способности личинок использовали два параметра. Исходным являлось время плавания особи на заданной скорости. Поскольку ранее было установлено (Павлов, 1979), что плавательная способность рыб связана с длиной их тела, другим показателем мы избрали относительную длину пути пройденного рыбой при заданной скорости. Ее величину определяли как произведение скорости потока на время плавания особи, отнесенное к длине тела рыбы.

Критическая скорость течения для мигрантов и резидентов плотвы (рис. 48) удовлетворительно аппроксимируются линейными уравнениями, при этом коэффициенты регрессии при

Таблица 21

Зависимость средней длительности плавания личинок плотвы
с длиной тела 8,4–11,3 мм от скорости течения

Скорость течения, см/с	Длительность плавания, с		Температура воды, °С
	мигрантов	резидентов	
7,00	880	823	11–13
7,90	389	362	12–13
8,85	62	39	13–14
9,53	32	12	14
10,05	125	51	15
10,90	50	37	16
11,80	25	12	16

длине тела рыб (l) и температуре воды (t^0) оказались разными у мигрантов и резидентов:

$$\text{для мигрантов} - V_{\text{крит.}} = 0,93l + 0,17t^0,$$

$$\text{для резидентов} - V_{\text{крит.}} = 0,74l + 0,24t^0,$$

где $V_{\text{крит.}}$ – критическая скорость течения для личинок плотвы, см/с.

Хотя все коэффициенты регрессии достоверны ($p < 0,018$), вариабельность данных не позволяет на этом материале сделать уверенный вывод о том, что критические скорости течения для мигрантов имеют большую величину, чем для резидентов.

Плавательная способность личинок плотвы. Длительность плавания мигрантов во всем исследованном диапазоне скоростей течения была больше, чем у резидентов (табл. 21).

Статистический анализ средних величин длительности плавания и относительного пути перемещения личинок, рассчитанного по величине скорости течения и времени плавания рыб, по непараметрическому критерию Вилкоксона для сопряженных пар показал, что плавательная способность у мигрантов выше, чем у резидентов. Для наглядности результатов, на рис. 49 приведена разность относительных путей плавания мигрантов и резидентов, выраженная в процентах, от длины пути перемещения мигрантов. Минимальная разница в плавательной способности мигрантов и резидентов наблюдается при высоких и низких скоростях течения, а максимального значения она достигает при скоростях течения 9–10 см/с.

Причина таких различий в плавательной способности мигрантов и резидентов заключается в их разных энергетических возможностях, связанных, как мы предполагаем, с процессами

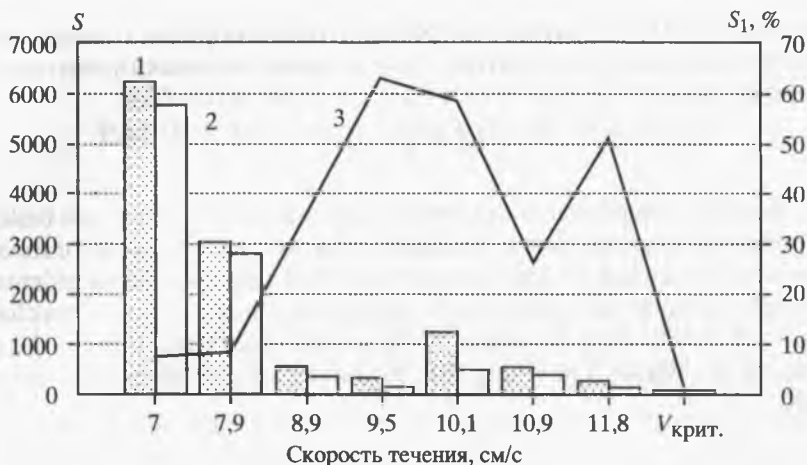


Рис. 49. Относительная длина пути, пройденного мигрантами (1) и резидентами (2) плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)), до прекращения плавания при заданной скорости течения

S – пройденный путь в длинах тела рыб, $S_1 = (S_{\text{мигрантов}} - S_{\text{резидентов}}) / S_{\text{мигрантов}}$, в %, $V_{\text{крит.}}$ – критическая скорость течения

Fig. 49. Relative distance traveled by migrants (1) and residents (2) of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) registered when fish ceased their swimming at a given value of water current velocity

S – traveled distance measured in fish body lengths, $S_1 = (S_{\text{migrants}} - S_{\text{residents}}) / S_{\text{migrants}}$, in %, V_{crit} – critical current velocity

метаболизма. Преимущества мигрантов, при одинаковых с резидентами долговременных энергоресурсах (уровень гликогена), обусловлены, как было показано выше (см. главу 4), лишь лучшим их использованием мигрантами, за счет повышения скорости активации ферментов.

Выполненное исследование показало, что плавательная способность мигрантов несколько выше, чем у резидентов. Достоверные различия наблюдаются только при определенных скоростях течения. Они минимальны при высоких и низких скоростях плавания и максимальны при средних.

* * *

Установлено, что и ориентационные и локомоторные возможности у мигрантов выше, чем у резидентов. Однако, нейтрализация реореакции в темное время суток в большей степени характерна для мигрантов, чем для резидентов. Это указывает на то, что внутренняя мотивация имеет большее значение в реализа-

ции механизмов покатной миграции второго порядка (прекращение реореакции у мигрантов), чем внешние условия ориентации молоди рыб.

* * *

It is determined that both orientational and motor abilities are better expressed in migrants than in residents. However, neutralization of rheoreaction in the dark period is more typical of migrants than residents. The internal motivation has greater significance in realization of mechanisms of downstream migration of the second order (inhibition of rheoreaction in migrants) in young fish, than external conditions of orientation.

МЕХАНИЗМЫ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОКАТНОЙ МОЛОДИ

Пространственное распределение покатной молоди как уже было отмечено выше (см. раздел 1,3) в большинстве случаев определяется действием комплекса физических и биологических механизмов. Среди физических механизмов до сих пор оставалась неизученной роль плавучести рыб и турбулентности потока. По-видимому, они имеют ведущее значение на ранних этапах онтогенеза, когда молодь еще энергетически не способна активно сопротивляться потоку и проявлять весь комплекс свойственных рыбам реакций. В этом случае, гидравлическая структура потока (скорость течения, турбулентность и гидростатическое давление) в сочетании с плавучестью рыб может определять поведение и распределение мигрантов в реке. Как это происходит, мы и рассмотрим в данной главе.

7.1. Гидравлическая неоднородность среды и ее роль в пространственном распределении рыб

Важное место среди абиотических факторов среды обитания гидробионтов занимают гидравлические факторы. Их изменение в пространстве и во времени формирует гидравлически структурированную среду, которая характеризуется гидродинамической и гидростатической неоднородностью. Гидродинамическая неоднородность проявляется в различном по направлению и интенсивности движении водных масс. Ее показателями являются скорость течения и турбулентность потока. Гидростатическая неоднородность связана с плотностью жидкости, которая создает градиент давления по глубине потока.

Течения существуют в самых различных по своему типу водоемах. В реках течения обусловлены уклоном свободной поверхности воды, а в бессточных водоемах – ветровыми, приливно-отливными и конвекционными явлениями. В зависимости от причин, вызывающих движение водных масс, изменяются и скорости течения, формируя среду обитания рыб. В водотоках

скорости течения изменяются не только вдоль русла, но и в его поперечном сечении. Величина скорости течения больше на стрежне и меньше вблизи прибрежья. Наибольший градиент скорости течения имеет на границе прибрежья и руслового потока (Великанов, 1954; Павлов и др., 2002). Скорость течения всегда больше у поверхности и меньше у дна. Такая *пространственная* неравномерность скоростей течения во многом определяет характер распределения рыб и формирует их поведение. Изучение влияния реоградиентных условий потока на распределение покатной молоди, проведенное в экспериментальных лотках, показало, что наибольшие концентрации покатников наблюдаются в зоне повышенных скоростей течения (Павлов, Штаф, 1981). Это указывает на важную роль этого фактора в формировании пространственного распределения пассивно скатывающейся молоди.

В каждой произвольно взятой точке водного пространства скорость течения и давление изменяются во времени – пульсируют. Такое изменение параметров потока называют «турбулентностью». Этот фактор определяет *пространственно-временную* неоднородность водной среды.

Известно (Великанов, 1954; Гринвальд, 1974; Лойцянский, 1987; Гринвальд и Никора, 1988), что турбулентный поток обладает сложной вихревой структурой, содержащей различные вихревые образования. Эти вихри по-разному ориентированы в пространстве и отличаются как по форме, так и по размерам. Говоря о размерах вихрей, подразумевают их средние параметры, при этом различают мелкомасштабные и крупномасштабные вихревые системы. В процессе турбулентной диффузии происходит распад крупных вихрей на более мелкие. Именно с такими вихревыми системами и приходится встречаться рыбам при их перемещении в потоке. Турбулентность в реках имеет свои закономерности. Она всегда выше на границах раздела водной среды – наибольшая у дна и вблизи преград на пути движения воды. Для равнинных рек она в наибольшей степени проявляется на границе прибрежья и руслового потока. Именно здесь при изменении рельефа дна, наличия зарослей макрофитов и градиента скоростей течения в большей степени развивается речная турбулентность (Великанов, 1954; Imamoto H., 1977; Фидман Б.А., 1991; Bouckaert, Davis, 1998; Sand, Pedersen, 1999).

Наши исследования впервые показали, что турбулентность не только влияет на показатели реореакции рыб (Павлов и др., 1982; Штаф и др., 1983; Павлов, Лупандин, Скоробогатов, 1994;

Лупандин, 1997; Павлов и др., 1999; Pavlov, Lupandin, Skorobogatov, 2000; Лупандин, 2005), но также и на выбор рыбами различных уровней турбулентности. Рыбы способны выбирать лотки с наиболее благоприятными для них гидравлическими режимами (Павлов, Лупандин, 1996; Skorobogatov, Лупандин, Павлов, 1996; Павлов, Лупандин, 1997, 1998; Skorobogatov и др., 2000).

За рубежом исследования по влиянию турбулентности на поведение морских гидробионтов связаны в основном с построением моделей их питания в возмущенной среде, создаваемой ветровыми явлениями (MacKenzie, Leggett, 1991; Landry et al., 1993; MacKenzie et al., 1994; MacKenzie, Kiorboe, 1995; Dover et al., 2001).

Эти исследования показали, что турбулентность является важным компонентом среды обитания рыб и ее нельзя не учитывать при рассмотрении их поведения в потоке. Поэтому мы и обратили внимание на этот фактор среды при изучении его роли в распределении пассивно скатывающейся молоди при ее покатных миграциях.

Гидростатика изучает равновесие тел в жидкости. У рыб равновесие возможно только при нейтральной плавучести, когда все силы, действующие на рыбу, уравновешены (Mc Cutcheon, 1966; Fahlen, 1971; Цветков, 1974; Алеев, 1976). Гидростатическое давление, равномерно возрастающее от поверхности ко дну, создает пространственную гидростатическую неоднородность среды обитания. Поэтому любые вертикальные перемещения рыб связаны со сжатием или с расширением плавательного пузыря под действием изменяющегося давления. Это приводит к нарушению нейтральной плавучести, а, следовательно, и равновесия рыб.

Регуляция плавучести очень важна для рыб. Для этого они обладают специальными морфологическими, физиологическими и поведенческими адаптациями, позволяющими восстанавливать или изменять плавучесть при смене давления. Например, у открытопузырных рыб морфологические адаптации связаны с тем, что плавательный пузырь соединен с пищеводом специальным протоксом, позволяющим осуществлять газорегуляцию пузыря за счет выпуска излишков газа или заглатывания воздуха в него (Berg, 1940; Fahlen, 1971). Физиологические адаптации связаны с наличием у рыб специальных органов («чудесной сети» и «охла»), позволяющих изменять объем газа в плавательном пузыре (Marshall, 1960; Alexander, 1966). Этот процесс занимает много времени, поэтому для быстрого изменения плавучести рыбы могут совершать компенсаторно-двигательную реакцию (стадию

барореакции), перемещаясь на другой горизонт плавания, где их плавучесть оптимальна (Alexander, 1966; Mc Cutcheon, 1966).

Факторы гидравлической неоднородности не только формируют поведение рыб, во многом оказывают воздействие на пассивно дрейфующие в потоке водные организмы и, особенно, на покатную молодь рыб, определяя ее пространственное распределение в потоке воды. Так, скорость течения обуславливает протяженность ночных миграций молоди, вихревая структура турбулентности способствует рассредоточению покатников в объеме воды, а плавучесть корректирует возможности вертикального переноса рыб турбулентными составляющими потока.

Таким образом, речные рыбы обитают в гидравлически неоднородной среде, которая характеризуется пространственной (изменением скорости течения и гидростатического давления) и пространственно-временной (турбулентность потока) изменчивостью. Для понимания поведения рыб в таких условиях необходимо иметь представление об их реакции как на отдельные факторы гидравлической неоднородности, так и на их комплексное воздействие. Без этого невозможно прогнозировать сложные формы поведения рыб и управлять этим поведением в потоке воды. Особенно это важно при рассмотрении механизмов формирования пассивно скатывающейся молоди при ее покатных миграциях. Только действие всех этих факторов позволяет понять пространственное распределение покатников, имеющих ограниченный энергетический потенциал и поэтому неспособных сопротивляться сносящему их потоку воды.

7.2. Турбулентность потока как механизм горизонтального распределения покатной молоди

Выявление роли турбулентности потока в формировании горизонтального распределения ранних личинок покатной молоди проводили методом сравнения данных, полученных по распределению доз радиоактивного излучения изотопов золота, с данными по распределению молоди, в потоках с разной шириной и турбулентностью.

Особенности горизонтального распределения покатной молоди. Как показали результаты ихтиологических исследований, выполненные В.И. Жидовиновым и Н.Н. Дегтяревой, горизон-

тальное распределение ранних личинок рыб при их покатной миграции различается в широких и в узких участках рек Нижней Волги (Жидовинов, 1982; Жидовинов и др., 1985; Дегтярева, 1991). Среди покатников массовыми видами являлись представители трех семейств – карповые, окуневые и сельдевые. Карповые были представлены воблой, плотвой и лещом; окуневые – судаком и окунем, а сельдевые – сельдью черноспинкой и тюлькой. Различия в горизонтальном распределении молоди внутри семейств оказались весьма незначительны, поэтому дальнейшие результаты анализа приводятся по семействам рыб.

В широких водотоках (ширина 860 м, глубина 8,7 м, скорость течения 0,5 м/с) личинки различных видов карповых и сельдевых рыб мигрировали вдоль берегов. Максимальные концентрации покатников отмечены на расстоянии около 100 м от берега (рис. 50–52). Личинки окуневых мигрировали ближе к берегу, чем карповые и сельдевые. В узких водотоках (ширина 200 м, глубина 6,8 м, скорость течения 0,6 м/с) максимальная концентрация покатников из всех семейств отмечается также на расстоянии близком к 100 м от берега. Однако здесь это стрежень потока, а не близкая к побережью часть реки, как это наблюдалось в широких водотоках (рис. 51–53). Интересно отметить, что карповые и окуневые мигрируют в основном в темное время суток. Днем небольшое количество этих рыб в русле отмечалось значительно ближе к берегам, чем в ночные часы. Сельдевые скатываются в течение круглых суток. Отношение средней концентрации их покатников в ночное время к средней концентрации в дневное время составило 1,2. У молоди этого семейства горизонтальное распределение днем и ночью оказалось примерно одинаковым.

Существенно, что неравномерность горизонтального распределения рыб выше на узких водотоках. Для всех исследованных семейств рыб эта закономерность выражена примерно одинаково – в узких водотоках разность между максимальным и минимальным значениями концентраций существенно больше, чем в широких водотоках.

Если в широких водотоках личинки мигрируют вдоль берегов, то в узких их максимальные концентрации наблюдаются на стрежне реки. Учитывая, что уровень турбулентности потока различен для русел разной ширины, была предложена гипотеза о переносе мигрирующих личинок поперечными турбулентными составляющими потока. Для проверки этой гипотезы были проведены исследования по мечению водных масс радиоактивным изотопом золота (Павлов и др., 1995).

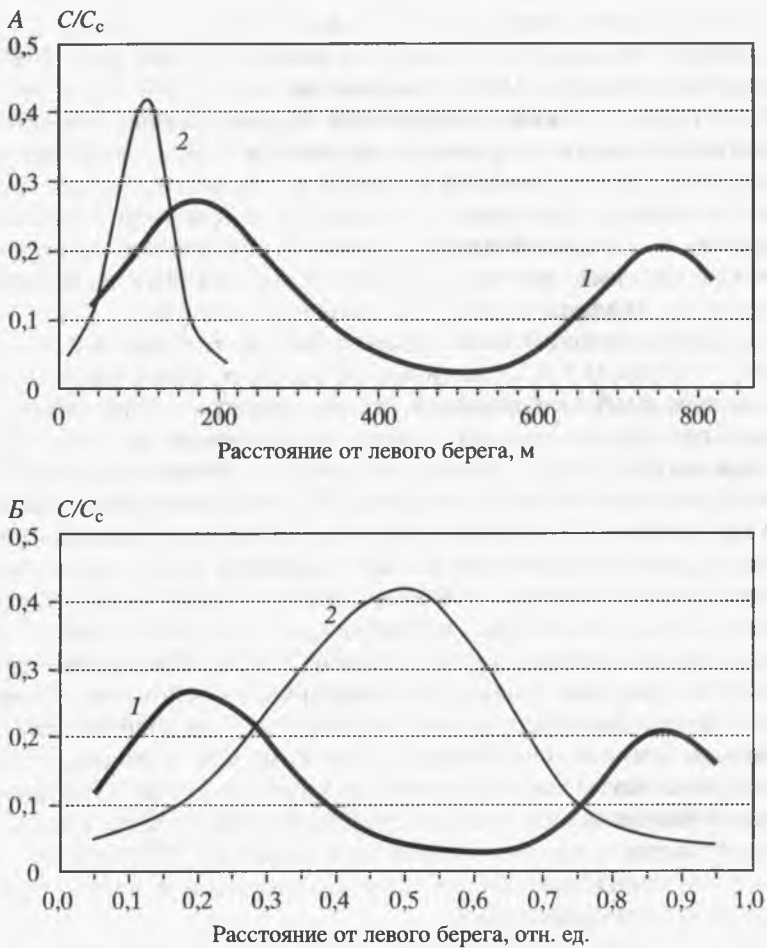


Рис. 50. Распределение покатников карповых рыб (ранние личинки) в широких (1) и узких (2) водотоках Нижней Волги (по Павлов и др., 1995)

А – при ширине водотока, выраженной в абсолютных единицах измерения, Б – при ширине водотока, выраженной в относительных единицах. C/C_c – отношение концентрации рыб в пробе (С) к суммарной концентрации по всем пробам (C_c)

Fig. 50. Distribution of downstream migrants of *Cyprinidae* fish (early larvae) in wide (1) and narrow (2) water channels of the Lower Volga River (from Pavlov et al., 1995)

А – at the width of the water channel expressed in absolute units, Б – at the width of the water channel expressed in relative units. C/C_c – ratio of fish concentration in the sample (С) to total fish concentration in all samples (C_c)

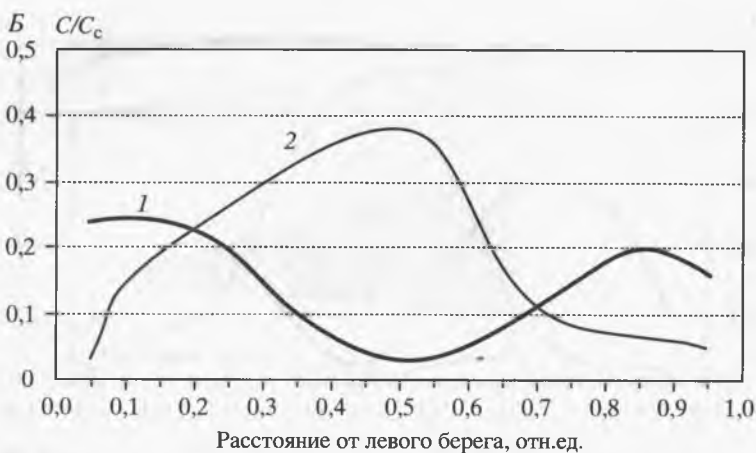
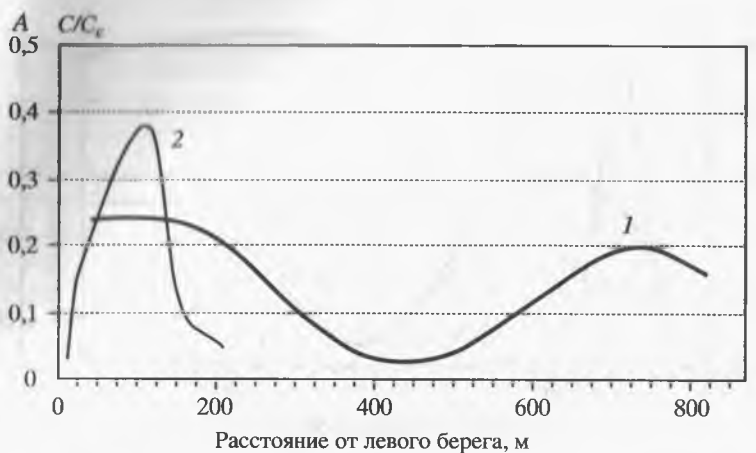


Рис. 51. Распределение покатников окуневых рыб (ранние личинки) в широких (1) и узких (2) водотоках Нижней Волги (по Павлов и др., 1995)
Обозначения см. на рис. 50

Fig. 51. Distribution of downstream migrants of percid fish (early larvae) in wide (1) and narrow (2) water channels of the Lower Volga River (from Pavlov et al., 1995)
Other designations as in Fig. 50

Роль турбулентности потока в горизонтальном распределении покатников. В широком водотоке выпущенные в различных точках по ширине русла изотопы на расстоянии 1,5 км образовали пятно радиоактивного излучения шириной всего 8–15 м. Распределение доз радиоактивности соответствовало распределению рыб вдоль берегов реки. В узком русле на расстоянии 1,5 км ширина пятна радиоактивности от выпущенных в прибре-

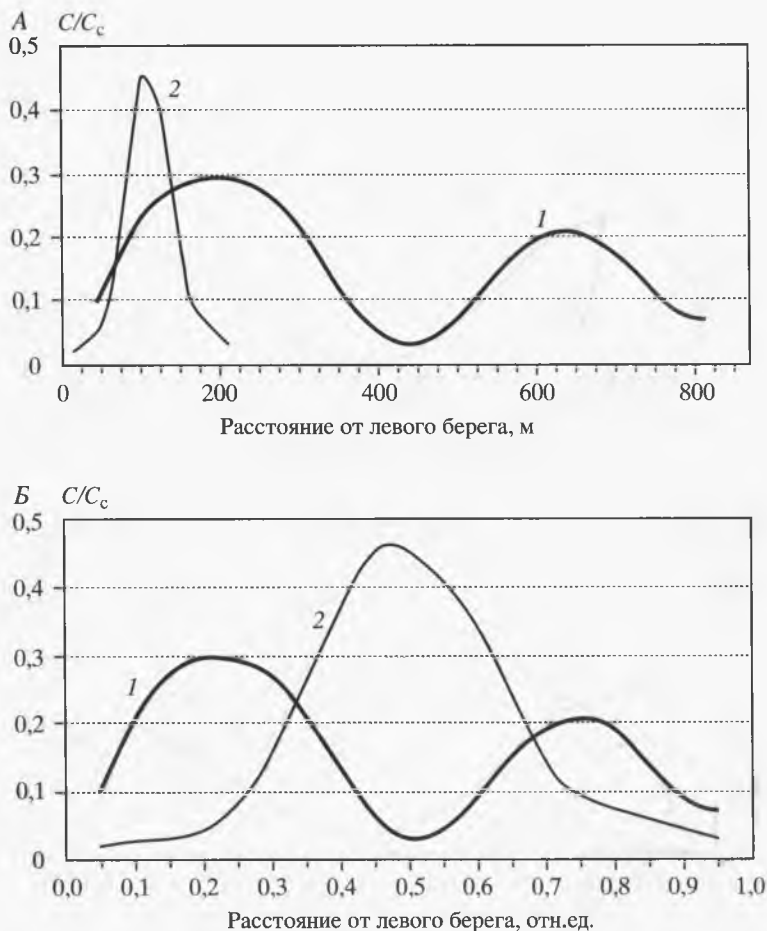


Рис. 52. Распределение покатников сельдевых рыб (ранние личинки) в широких (1) и узких (2) водотоках Нижней Волги (по Павлов и др., 1995)

Обозначения см. на рис. 50

Fig. 52. Distribution of downstream migrants of Clypeidae (early larvae) in the wide (1) and narrow (2) water channels of the Lower Volga River (from Pavlov et al., 1995)

Other designations as in Fig. 50

жье изотопов составила 95–145 м и достигла стрежня реки (рис. 53). Скорость поперечного турбулентного переноса на исследованных участках рек для широкого русла составила 0,005 м/с, а узкого – 0,02 м/с.

Как следует из данных эксперимента, на узких участках русла поперечная пульсационная составляющая скорости течения

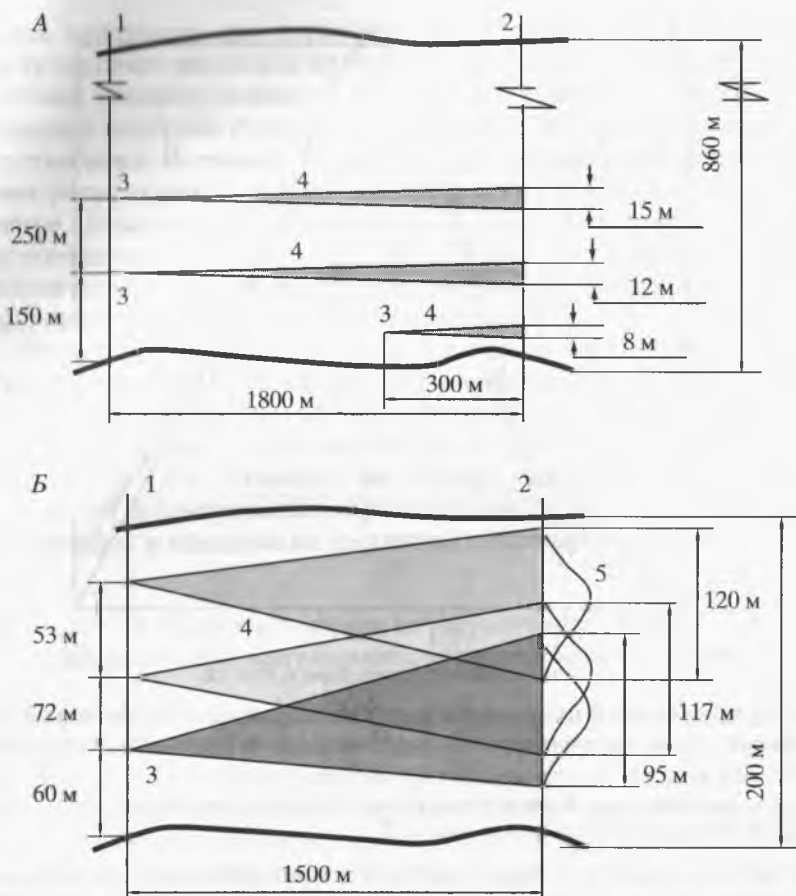


Рис. 53. Распределение изотопов в широком (А) и узком (Б) водотоках Нижней Волги (по Павлов и др., 1995)

1 – точка запуска изотопов; 2 – створ наблюдений за их распределением; 3 – шлейф изотопов; 5 – эпюры распределения изотопов

Fig. 53. Dispersion of isotopes in the wide (A) and narrow (B) water channels of the Lower Volga River (from Pavlov et al., 1995)

1 – point of isotopes release; 2 – transect where isotope dispersion were recorded; 3 – isotopes plume; 5 – patterns of isotope dispersion

имеет наибольшие значения. Здесь ее величина вполне достаточна для переноса личинок в течение 1,5 ч на стрежень реки, где и идет накопление покатников.

Для широкого русла, в связи с незначительным рассеиванием радионуклидов (в створе измерений пятна излучения не перекрываются), получить суммарную эпюру распределения concentra-

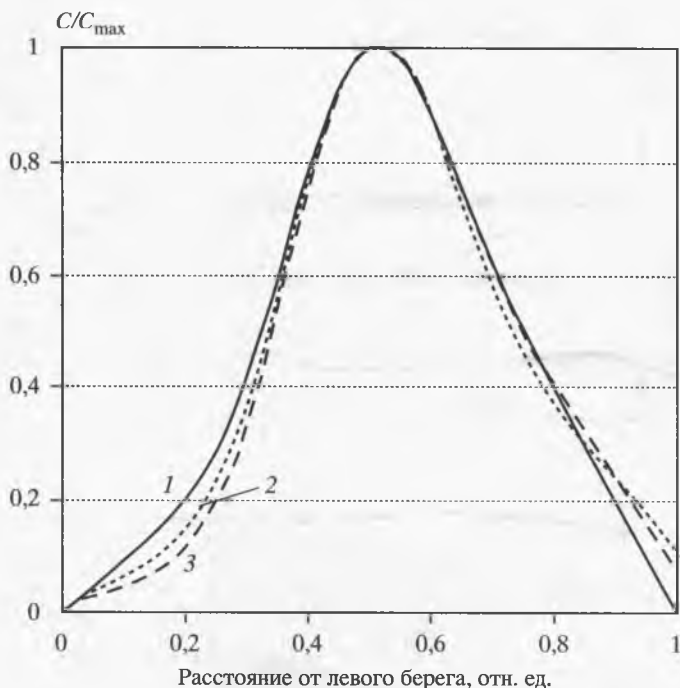


Рис. 54. Распределение (суммарная эпюра) изотопов (1), личинок карповых (2) и окуневых (3) рыб по ширине узкого водотока Нижней Волги (по Павлов и др., 1995)

C/C_{\max} – отношение концентрации личинок (или изотопов) в точке наблюдения к максимальной. Остальные обозначения см. на рис. 50

Fig. 54. Averaged pattern of isotope dispersion (1), distribution of cyprinid (2) and percid fish (3) across the narrow water channel of the Lower Volga River (from Pavlov et al., 1995)

C/C_{\max} – ratio of concentrations of larvae (or isotopes) in the point of observation to their maximal concentration. Other designations as in Fig. 50

ций изотопов и сравнить ее с аналогичной эпюрой для распределения рыб не представляется возможным. Однако для узкого русла реки такое сопоставление выполнить можно.

Оказалось, что эпюры распределения концентраций молоди и суммарной активности изотопов по ширине узкого водотока имеют сходный характер (рис. 54). Коэффициент корреляции значений интегральной кривой импульсов изотопов и концентраций молоди составил для карповых и окуневых рыб – 0,97, а для сельдевых – 0,94.

Таким образом, сравнение распределения покатников с распределением доз радиоактивности, показало следующее. В ши-

роких водотоках, где горизонтальная составляющая скорости турбулентного переноса на порядок меньше, а радиоактивные изотопы распределялись узкой полосой, покатная молодь, вышедшая в вечерние сумерки из прибрежья, распределялась вдоль берегов реки. В темное время суток, когда покатники не проявляют реореакции, смещение молоди рыб от берега вызвано действием пульсационной составляющей скорости потока. При этом дистанция этого смещения (до 150 м) хорошо согласуется с экспериментальными данными по распределению горизонтальных составляющих скорости турбулентного переноса.

Хорошая сходимость данных ихтиологических и гидравлических исследований подтверждает определяющую роль турбулентных характеристик потока в формировании горизонтального распределения личинок при их покатных миграциях в темное время суток. Это указывает на ведущую роль физических процессов при формировании горизонтального распределения ранних личинок в процессе их пассивной покатной миграции.

7.3. Плавуемость молоди и турбулентность потока как механизмы вертикального распределения покатников

Вертикальное распределение мигрирующей молоди отличается разнообразием и связано с видом и возрастом покатников, и в разных по размеру водотоках формируется не одинаково. Например, по материалам Д.Г. Тарадиной (1999) вертикальное распределение рыб отличается в малых и больших водотоках. В малых реках предличинки карповых мигрируют в толще потока и у дна, ранние личинки – у поверхности, поздние личинки – в толще, а мальки – у дна. Ранние личинки окуневых рыб мигрируют у поверхности, а их поздние личинки и мальки – в придонном горизонте. В больших водотоках ранние и поздние личинки карповых мигрируют у поверхности воды, а ранняя молодь окуневых преобладает в толще потока.

Плавуемость молоди рыб из различных горизонтов водной толщи. Закономерности вертикального распределения покатной молоди во многом определяются ее плавуемостью. Наибольшая доля покатников, как правило, имеет положительную плавуемость в поверхностных горизонтах потока и отрицательную у дна. Различия в плавуемости молоди из разных семейств в основном связаны с особенностями формирования плавательного пузыря и изменением массы тела рыб.

Таблица 22

Плавучесть покатной молоди из разных горизонтов водной толщи малых водотоков в темное время суток в % от общей численности рыб в облавливаемом слое (по Тарадина, 1999)

Семейство	Горизонт обитания	Плавучесть	Этапы онтогенеза молоди			
			<i>B</i>	<i>C</i> ₁ - <i>D</i> ₁	<i>D</i> ₂ - <i>F</i>	<i>G</i>
Карповые	Поверхность	Положительная	18,2	77,6	82,2	55,7
		Нейтральная	—	4,4	2,0	3,4
		Отрицательная	81,8	18,0	15,8	40,9
		Всего, экз.	33	183	304	472
	Дно	Положительная	18,5	62,1	63,8	49,9
		Нейтральная	—	10,3	1,6	0,4
		Отрицательная	81,5	27,6	34,7	49,7
		Всего, экз.	27	29	127	1030
Окуневые	Поверхность	Положительная	—	60,6	83,3	—
		Нейтральная	—	—	—	—
		Отрицательная	—	39,4	16,7	—
		Всего, экз.	—	33	6	—
	Дно	Положительная	—	27,8	25,0	36,1
		Нейтральная	—	5,5	—	—
		Отрицательная	—	66,7	75,0	63,9
		Всего, экз.	—	18	32	72
Сельдевые	Поверхность	Положительная	—	—	3,8	—
		Нейтральная	—	—	—	—
		Отрицательная	100	100	96,2	—
		Всего, экз.	12	73	80	—
	Дно	Положительная	—	—	10,3	23,3
		Нейтральная	—	—	—	—
		Отрицательная	100	100	89,7	76,7
		Всего, экз.	11	70	126	73

Было установлено, что во всех рассматриваемых горизонтах потока присутствовали рыбы с положительной, нейтральной и отрицательной плавучестью.

Большинство предличинок карповых (этап *B*) имело отрицательную плавучесть как у поверхности (81,25%), так и в придонном горизонте (84,62%). Величины этих долей мало отличались на исследованных широких и узких водотоках (табл. 22 и 23). С переходом личинок к более старшим возрастным группам (этап *C*₁ - *F* и *G*) наблюдалось увеличение числа рыб с положительной

Таблица 23

Плавучесть покатной молоди из разных горизонтов водной толщи больших водотоков в темное время суток в % от общей численности рыб в облавливаемом слое (по Тарадина, 1999)

Семейство	Горизонт обитания	Плавучесть	Этапы онтогенеза молоди			
			<i>B</i>	C_1-D_1	D_2-F	<i>G</i>
Карповые	Поверхность	Положительная	16,7	73,0	88,4	82,6
		Нейтральная	6,7	0,7	—	4,3
		Отрицательная	76,6	26,3	11,6	13,1
		Всего, экз.	30	448	267	23
	Дно	Положительная	—	62,5	78,0	64,7
		Нейтральная	—	0,6	0,2	2,0
		Отрицательная	100	36,9	21,8	33,3
		Всего, экз.	12	490	460	51
Окуневые	Поверхность	Положительная	13,8	30,1	87,5	—
		Нейтральная	—	0,5	—	—
		Отрицательная	86,2	69,4	12,5	—
		Всего, экз.	29	209	16	—
	Дно	Положительная	7,3	23,5	78,6	—
		Нейтральная	—	2,0	—	—
		Отрицательная	92,7	74,5	21,4	—
		Всего, экз.	41	196	14	—
Сельдевые	Поверхность	Положительная	—	1,6	7,2	83,3
		Нейтральная	—	—	1,2	—
		Отрицательная	100	98,4	91,6	16,7
		Всего, экз.	13	127	83	6
	Дно	Положительная	—	1,2	24,6	45,4
		Нейтральная	—	0,3	0,9	2,3
		Отрицательная	100	98,5	74,5	52,3
		Всего, экз.	30	333	118	86

плавучестью, при этом доля таких рыб у поверхности потока всегда больше на 11–15%, чем у дна.

У ранних личинок окуня (этап C_1-D_1) число рыб с положительной плавучестью у поверхности составляло в малых водотоках 60%, а в больших – 30%. У дна доля рыб с отрицательной плавучестью, соответственно, достигала 66,7% и 74,5%. У поздних личинок (этап D_2-F) наблюдался дальнейший рост числа рыб с положительной плавучестью в поверхностном горизонте, а с отрицательной – в придонном.

Покатники сельдевых в большей степени характеризовались отрицательной плавучестью. Доля этих рыб уменьшалась в процессе их роста. Если на этапе *B* у дна 100% предличинок имели

Таблица 24

Скорость погружения обездвиженной молоди из малых

Водотоки	Горизонт	Положение оси тела рыб	Карповые			
			Этапы онтогенеза			
			A-B	C ₁ -D ₁	D ₂ -F	G
Малые	Поверхность	Вертикальное	0,96	0,44	0,55	0,75
		Горизонтальное	0,46	0,24	0,33	0,58
	Дно	Вертикальное	1,05	0,65	0,80	0,94
		Горизонтальное	0,54	0,31	0,38	0,76
Большие	Поверхность	Вертикальное	0,81	0,58	0,69	-
		Горизонтальное	-	0,36	0,39	0,54
	Дно	Вертикальное	1,14	0,75	0,79	0,85
		Горизонтальное	-	0,46	0,66	0,70

Примечание: * этапы онтогенеза сельдевых указаны по Брагинской, 1957

отрицательную плавучесть, то на этапах D_2-F она была несколько меньше и для малых и больших водотоков, соответственно, составляла 89,7% и 74,5%, а на этапе G доля рыб с отрицательной плавучестью уменьшилась до 76,7% в малом водотоке и до 52,3% в большом. На этапах развития D_2-F велика доля рыб с отрицательной плавучестью в поверхностных горизонтах. Для малых водотоков она составляла 96,2%, а для больших – 91,6%.

Доля рыб с положительной плавучестью выше у ранних личинок карповых и окуневых рыб, что и обеспечивает их миграцию у поверхности воды. Освоение нижних горизонтов потока поздними личинками окуневых и мальками карповых связано с их отрицательной плавучестью.

Для характеристики плавучести использовали такой показатель как гидравлическая крупность – скорость погружения или подъема обездвиженных рыб в столбе воды (табл. 24). Эти опыты проводили с обездвиженными рыбами, которых опускали в стеклянный цилиндр и определяли время прохождения участка высотой 10 см.

Скорость осаждения рыб в столбе воды определяется не только их плотностью, но и сопротивлением формы тела. Поэтому эта скорость достоверно меньше у рыб, погружающихся в горизонтальном положении, чем в вертикальном (головой или хвостом вниз). Заметно и изменение средней скорости погружения в

и больших водотоков Нижней Волги в ночное время, см/с (по Тарадина, 1999)

Окуневые			Сельдевые*		
Этапы онтогенеза					
C_1-D_1	D_2-F	$A-B$	C_1-D_1	D_2-F	G
0,94	—	0,46	0,71	1,24	—
0,27	—	0,22	0,69	0,94	—
1,21	1,71	0,75	0,81	1,46	2,36
0,43	1,13	0,25	0,69	1,01	1,89
0,80	—	0,49	0,78	1,22	2,10
0,49	—	—	0,74	1,08	—
0,88	—	0,60	0,79	1,58	2,35
0,56	—	—	0,75	1,11	1,86

онтогенезе рыб. У карповых величина этого параметра уменьшалась от этапов $A-B$ к этапам C_1-D_1 и несколько увеличивалась от этапов C_1-D_1 к этапам D_2-G , но, для последних, практически во всех случаях, была меньше, чем для этапов $A-B$. У окуневых и сельдевых наоборот наблюдалось увеличение скорости погружения от ранних этапов развития к поздним.

Самая большая скорость погружения была у предличинок карповых (0,96–1,05 см/с). На последующих периодах онтогенеза она выше у окуневых (0,94–1,71 см/с), что и определяет более низкий горизонт их ската по сравнению с одновозрастной молодью карповых (0,44–0,75 см/с).

Роль плавучести рыб в вертикальном распределении покатной молоди. Способность рыб поддерживать свое тело во взвешенном состоянии в толще воды связано с их плавучестью. Известно, что она различна у рыб разных видов и может изменяться в онтогенезе (Крыжановский и др., 1953; Васнецов, 1948; Еремеева, 1960; Дмитриева, 1960; Алеев, 1966). Физической компонентой изменения плавучести является плотность тела рыбы, которая зависит от относительных количеств и плотности его отдельных компонентов. На предличиночных и первых личиночных этапах плавучесть рыб во многом связана с рассасыванием желточного мешка и наличием жировых включений в тканях рыбы.

На последующих этапах развития с началом функционирования плавательного пузыря плотность рыб, а, следовательно, и их плавучесть может меняться в зависимости от изменения его объема. Способность рыб к активной регуляции плавучести и перемещению по глубине потока возрастает по мере их развития, формирования плавательного пузыря, системы органов чувств и увеличения энергетических возможностей.

В наших опытах наиболее заметные изменения плавучести наблюдались при сравнении предличинок с ранними личинками. Так, среди предличинок карповых большинство рыб имело отрицательную плавучесть и большую, по сравнению с другими возрастными группами этого семейства, скорость погружения. Характерно, что желточный мешок предличинок карповых не содержит жировой капли, а объем плавательного пузыря, заполняющегося на этапе *B* еще не способен обеспечить им достаточно высокую плавучесть. С рассасыванием желточного мешка и дальнейшим развитием плавательного пузыря, плотность ранних личинок рыб этого семейства уменьшается, что существенно увеличивает их плавучесть. У рыб с отрицательной плавучестью уменьшался показатель скорости погружения. Повышению плавучести на этапе D_1 способствует и заполнение газом передней камеры плавательного пузыря, что, в свою очередь, приводит также к уменьшению скорости погружения.

Для покатников сельдевых характерно позднее наполнение плавательного пузыря (Крыжановский, 1956; Брагинская, 1957). Поэтому основная масса предличинок, а также личинок на этапах C_1-D_1 имеет отрицательную плавучесть. Однако и после наполнения плавательного пузыря, на этапах *E* и *F*, у рыб этого семейства по-прежнему сохраняется в основном отрицательная плавучесть. При переходе от предличинок к ранним, а затем и к поздним личинкам, скорость погружения у рыб возрастает. Это связано с морфологическими изменениями формы тела: увеличением его высоты, толщины, нарастанием массы при еще сравнительно небольшом объеме газа в плавательном пузыре.

Ранние личинки окуневых с наполненным плавательным пузырем эффективно осваивают всю водную толщу потока, имея на этапах C_1-F как положительную, так и отрицательную плавучесть. Их гидравлическая крупность на этих этапах онтогенеза среди рыб рассматриваемых семейств имеет наибольшее значение. При этом она увеличивается с возрастом за счет роста массы тела молоди.

Наряду с возрастными изменениями плавучести прослеживается и ее связь с горизонтом ската: в поверхностном слое число рыб с положительной плавучестью больше, чем в придонном, а

средняя величина гидравлической крупности рыб у поверхности меньше, чем у дна. Полученные результаты позволяют рассматривать плавучесть в качестве одного из механизмов вертикального распределения покатной молоди.

Характерной особенностью вертикального распределения ранней молоди в темный период суток, во время ее покатной миграции на Нижней Волге является наличие основной массы карповых и окуневых в верхних, а сельдевых в нижних горизонтах потока (Павлов, 1979; Жидовинов, 1985). Соответственно, в верхних слоях потока наблюдается преобладание покатников карповых и окуневых с положительной плавучестью, а большинство сельдевых имеет отрицательную плавучесть, и поэтому мигрирует ближе ко дну.

Общей закономерностью для покатной молоди является то, что рыбы с отрицательной плавучестью, отловленные у дна, имели более высокую скорость погружения по сравнению с покатниками из поверхностного горизонта. А у молоди с положительной плавучестью скорость подъема оказалась выше у покатников из поверхностных горизонтов. Полученные результаты указывают на то, что закономерности вертикального распределения покатной молоди тесно связаны с их плавучестью.

Влияние турбулентности потока на вертикальное распределение покатной молоди. Тем не менее, как у поверхности, так и у дна присутствуют рыбы и с отрицательной, и с положительной плавучестью. Этот факт указывает на то, что на рыб воздействует некий внешний фактор, способствующий их перемещению по слоям потока. Таким фактором, по нашему мнению, может являться турбулентное перемешивание водных масс. Только с учетом турбулентного перемешивания водных масс можно объяснить появление личинок рыб с отрицательной плавучестью у поверхности потока, а с положительной – у дна. Следовательно, различия в вертикальном распределении покатной молоди в водотоках разной величины в значительной мере связаны с неодинаковыми показателями турбулентности потока.

По результатам исследований и данным литературы (Дегтярева, 1991; Павлов и др., 1995), в малых реках уровень турбулентного перемешивания водных масс выше, чем в больших. Поэтому можно предполагать, что и перенос молоди по глубине потока в малых реках должен быть более интенсивным. Для сравнения степени турбулентного переноса молоди в рассматриваемых водотоках был введен коэффициент переноса (K_n), который оп-

ределяли по формуле:

$$K_{\text{п}} = \frac{N_{\text{п}}^- N_{\text{д}}^+}{N_{\text{п}}^- + N_{\text{д}}^+},$$

где $N_{\text{п}}^-$ – количество рыб с отрицательной плавучестью в поверхностном горизонте,

$N_{\text{д}}^+$ – количество рыб с положительной плавучестью в придонном горизонте,

$N_{\text{п}}^-$ – количество рыб с любой плавучестью в поверхностном горизонте,

$N_{\text{д}}^+$ – количество рыб с любой плавучестью в придонном горизонте.

Было установлено, что коэффициент переноса выше в малых водотоках. Величины $K_{\text{п}}$ в малых и в больших водотоках соответственно составили для ранней молоди карповых – 0,59 и 0,42, окуневых – 0,44 и 0,32 и для сельдевых – 0,43 и 0,35. У поздней молоди карповых и сельдевых рыб коэффициент переноса был также выше в малых водотоках.

Такой перенос способствует рассредоточению покатной молоди по глубине потока. То есть при большей турбулентности эпюра распределения концентраций должна быть более равномерной. Наблюдения подтверждают, что в малых водотоках Нижней Волги распределение рыб по горизонтам потока носит более равномерный характер. Если в больших водотоках соотношение максимальной концентрации рыб к средней концентрации по вертикали ($C_{\text{max}}/C_{\text{сред}}$) у карповых, окуневых и сельдевых рыб, соответственно, составляет 1,79, 1,68 и 1,32, то в малых оно было равно 1,63, 1,50 и 1,10. Это указывает на более равномерное распределение концентраций молоди по глубине потока в малых водотоках. Такие различия в показателях вертикального распределения покатной молоди в разных по ширине русел рек можно объяснить, только учитывая турбулентное перемешивание водных масс и перенос ими рыб из одного горизонта в другой.

Для проверки этой гипотезы были проведены исследования по мечению водных масс изотопом золота (Тарадина, Павлов, Лупандин, 1997). Радиоактивный изотоп выпускали на разных глубинах потока и в конечном створе, расположенном в 300 м от исходного, определяли размер пятна излучения, по которому судили о величинах составляющих скоростей турбулентного переноса (табл. 25).

Полученные данные показывают, что в потоке наблюдается вертикальный турбулентный перенос изотопов, а, следовательно-

Таблица 25

Плотность потока радиоактивных изотопов в точках измерения

Условия запуска изотопов	Глубина погружения датчика, м	Средняя плотность потока изотопов, гамма-квант
Запуск изотопов на поверхности	0,50	35,60
	2,50	15,90
	4,50	4,60
	0,50	28,30
	2,50	8,10
	4,50	3,00
Запуск изотопов у дна	0,50	10,20
	2,50	— *
	4,50	39,10

Примечание: * датчик не работал

но, и масс воды. Размер пятна радиоактивного излучения в контрольном створе при запуске изотопов у поверхности и у дна в среднем составил величину около 4,0 м (с учетом диапазона чувствительности датчиков). При этом по величине дозы излучения, зафиксированной датчиками, удаленными от места запуска изотопов, можно предполагать, что восходящие токи воды на полигоне имели большую скорость, чем нисходящие. При средней скорости водного потока 45 см/с, вертикальная составляющая скорости турбулентного переноса составила около 1,2 см/с. Измеренные показатели турбулентности оказались выше в малых водотоках, чем в больших. Это связано с более интенсивным перемешиванием в них водных масс.

Механизм действия плавучести рыб и турбулентности потока на вертикальное распределение покатников. Находясь в воде, рыба постоянно испытывает как действие силы тяжести, которая обусловлена плотностью ее тела и направлена вниз, так и действие гидростатической выталкивающей силы, которая направлена вверх. В состоянии статического равновесия, когда сила тяжести и выталкивающая сила равны, рыба почти без всяких усилий «зависает» в толще и имеет нейтральную плавучесть. При отрицательной плавучести сила тяжести больше гидростатической силы, и обездвиженная рыба погружается в столбе воды со скоростью, равной ее гидравлической крупности, которая в основном обусловлена результирующей действия этих двух сил.

При положительной плавучести выталкивающая сила превалирует над силой тяжести. Таким образом, действие этих сил способствует перемещению рыб, соответственно, вверх или вниз водной толщи.

В условиях турбулентности сила тяжести и гидростатическая сила взаимодействуют с гидродинамической, вызванной турбулентной вертикальной составляющей скорости потока. В этом случае при отрицательной плавучести молоди возможны следующие результирующие перемещения рыб. Если действие вертикальной составляющей скорости турбулентного переноса направлено вверх и по величине равно скорости погружения, то молодь зависает в потоке. Если вертикальная составляющая скорости больше величины этой скорости, то молодь будет перемещаться в верхние слои. Если скорость погружения превысит вертикальную скорость турбулентного перемещения, то молодь будет опускаться в нижние слои. При положительной плавучести рыб выталкивающая сила превышает силу тяжести, но если величина нисходящей скорости турбулентного переноса по своему воздействию больше, чем разность этих двух сил, то рыба будет опускаться в нижние горизонты. Таков механизм взаимодействия плавучести и турбулентности при формировании вертикального распределения покатной молоди.

Полученная в наших опытах величина вертикальной составляющей скорости превышает значения скорости погружения, установленные нами для карповых и окуневых рыб, и соизмерима со скоростью погружения для поздних личинок сельдевых. Это указывает на возможность переноса молоди с отрицательной плавучестью восходящими турбулентными токами воды в верхние горизонты потока. Очевидно и то, что для молоди с положительной плавучестью также возможен ее перенос турбулентными составляющими потока из верхних слоев в нижние, когда плотность рыбы близка к плотности воды.

* * *

Из большого числа механизмов покатной миграции третьего порядка рассмотрены влияние турбулентности потока и плавучести рыб на горизонтальное и вертикальное распределение покатников. Турбулентное перемешивание водных масс играет ведущую роль в формировании горизонтального распределения уже мигрирующих рыб. В темное время суток покатники не проявляют реореакцию, поэтому их горизонтальное распределение полностью определяется структурой течений. В широких водотоках

(860 м), где турбулентное перемешивание незначительно, основные трассы миграции проходят вблизи берегов, а в узких водотоках (200 м), где такое перемешивание выражено сильнее, большинство покатников скатываются в центре руслового потока. В формировании вертикального распределения мигрантов наряду с турбулентностью, важную роль играет и такой физический фактор, как плавучесть рыб. Чем ниже уровень турбулентного перемешивания водных масс, тем вероятнее будут проявляться закономерности вертикального распределения покатной молоди, обусловленные их плавучестью.

Плавучесть определяет основные видовые и возрастные особенности распределения, а турбулентность корректирует его в зависимости от гидрологических условий водотоков. Плавучесть и турбулентность в большей степени формируют пространственное распределение покатников на ранних стадиях онтогенеза, а на более поздних – возрастает роль поведения рыб (гидростатическая компенсаторно-двигательная реакция, фотореакция, пищевое и оборонительное поведение).

* * *

From a variety of mechanisms of the downstream migration of the third order, the effects of turbulence and fish buoyancy on horizontal and vertical distribution of young fish have been discussed. Turbulent mixing of water masses may play crucial role in the forming of horizontal distribution of young fish, migrating downstream. In the dark period, migrating fish do not demonstrate photo-reaction, so their horizontal distribution is completely determined by a structure of water currents. In wide water flows (860 m), where turbulent mixing is weak, main migration routes are passing closer to the shore, while in narrow water flows (200 m), where such mixing is stronger, most young fish migrating downstream move along the main stream. Vertical distribution of migrants is also determined by such physical factor as fish buoyancy that plays an important role in this process together with the turbulence. The lower the level of turbulent mixing of water masses, the clearer the regularities of vertical distribution of young fish determined by their buoyancy will be expressed.

Buoyancy determines main species-specific and age-specific peculiarities of fish distribution while turbulence modifies it in accordance with hydrological conditions of water flows. Spatial distribution of drifting fish at early stages of their ontogenetic development is mainly formed by buoyancy and turbulence. At older developmental stages, the role of fish behavior (hydrostatic compensatory movement reaction, photoreaction, foraging and defensive behavior) increases.

МЕХАНИЗМЫ ПРЕКРАЩЕНИЯ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ МОЛОДИ

Известно, что покатная миграция молоди наблюдается в темное время суток. Утром молодь опять оказывается в прибрежье. Каждый сутки здесь начинается и заканчивается эта миграция. Механизмы прекращения миграции покатников в утренние часы до сих пор не были известны. Для того чтобы понять эти механизмы потребовалось проведение специальных исследований, связанных с суточной динамикой перемещения рыб в прибрежье и русловом потоке, а также с выявлением факторов, контролирующих весь процесс покатной миграции.

8.1. Суточная динамика перемещения рыб из руслового потока в прибрежье

Исследования суточной динамики перемещения рыб в прибрежье проводили на притоках Верхней Волги (р. Большая Коша и р. Держа). В этих реках изучали миграцию молоди плотвы (этапы C_1-D_1) путем лова покатников в центральной части русла и вблизи прибрежья. В малых реках скат проходил наиболее интенсивно вдоль берега – максимальные концентрации покатной молоди плотвы различались на стержне и у берега почти в 100 раз (рис. 16). В вечерние сумерки первые покатники появлялись сначала в прибрежной части потока (при освещенности порядка десятков люкс), а затем и на стержне реки (при освещенности порядка единиц люкс). Максимальные концентрации покатной молоди наблюдались в период от 0 до 1 часа при освещенности менее одного люкса. В 3 ч ночи (0,11 лк) покатная миграция на стержне реки прекращалась, а у берега достигала локального минимума. В 4 ч – утренние сумерки (3,5 лк) – возрастало количество покатников вблизи берега, а при дальнейшем повышении освещенности до тысяч люкс покатная миграция прекращалась и вблизи прибрежья.

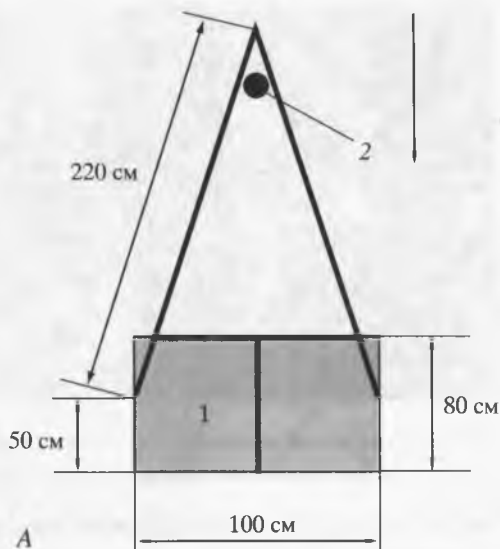
На нижней Волге в утренние сумерки было установлено, что утром с повышением освещенности трассы миграции молоди пе-

Рис. 55. Схема (А) и общий вид (Б) модели прибрежья

1 – учетная площадка, 2 – точка крепления модели ко дну реки. Стрелкой обозначено направление течения

Fig. 55. Scheme of the model of the «nearshore habitat» (А) and its overall view (Б)

1 – observation site, 2 – point of the model anchoring



ремещались ближе к берегу и численность рыб в прибрежье возрастала (Фомичев, 2001). Затем покатная миграция прекращалась и вся молодь оказывалась в прибрежье.

Для выявления закономерностей перехода покатной молоди из руслового потока в прибрежье были проведены исследования с использованием моделей прибрежья, которые представляли собой искусственные острова в виде равнобедренного треугольника, установленные в русле реки Большая Коша (рис. 55). Параметры острова были подобраны так, чтобы в нем задерживалось



Рис. 56. Размещение моделей побережья в реке

▽ – место отлова покатников на стрежне. Стрелками обозначено направление течения

Fig. 56. Positions of the models of the «nearshore habitats» in the river

▽ – sampling point of downstream migrants in the main stream. Arrows indicate current direction

максимальное число рыб, а особи, попавшие или посаженные на учетную площадку, не покидали ее. Модель побережья крепили к дну реки. При этом борта острова были выше уровня воды, а ось модели совпадала с направлением течения.

Эти модели были установлены вблизи стрежня и побережья реки. Использовали два метода исследования. Первый метод заключался в ежечасной оценке количества переместившихся в модель побережья рыб, после чего их удаляли. С помощью второго метода оценивали накопление рыб в модели побережья – каждый час проводился подсчет рыб без их изъятия.

Изучение поведения естественных покатников проводили в период массовой покатной миграции плотвы (этапы C_1-D_1) в режиме суточных и сумеречно-ночных съемок (с 20–22 ч до 7–8 ч). Две одинаковые модели побережья были установлены в реке в различных местах: одна – на расстоянии 1,5–2 м от береговой растительности, а другая – в 2–4 м от стрежня потока (рис. 56). Перед каждой съемкой корректировали размещение моделей в реке для поддержания постоянной скорости обтекающего потока 18–19 см/с и 33–34 см/с. В течение съемки каждый час фиксировали освещенность, подсчитывали количество личинок на учетной площадке модели побережья и проводили стандартный 20 мин отлов покатников на стрежне реки и у берега.

На основном этапе исследований проведено шесть съемок с ежечасным (после подсчета) отловом всех личинок из модели

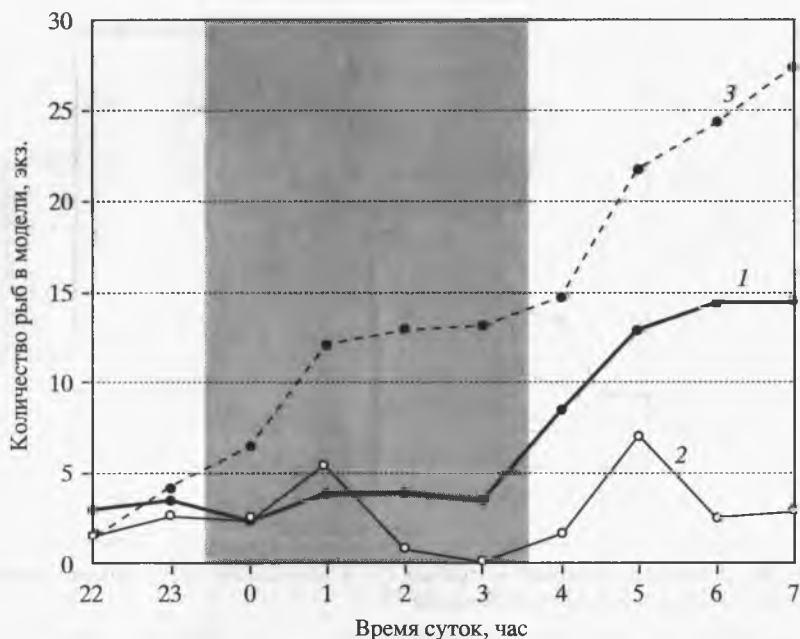


Рис. 57. Оценка количества покатников плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)), задерживающихся в модели «прибрежья»

Методы учета: 1 – без вылова рыб из модели, 2 – с выловом рыб из модели каждый час, 3 – кумулята для числа рыб в экспериментах с выловом. Темный фон – период освещенности менее 1 лк

Fig. 57. Assessment of the number of downstream roach (*Rutilus rutilus* (L.)) larvae staying in the «nearshore habitat» model

Registration methods: 1 – without removal from the «nearshore habitat» model; 2 – with fish removal from the «nearshore habitat» model every hour; 3 – cumulate for the fish number in tests with fish removal from the «nearshore habitat» model. Shadowed part – a period of illumination less than 1 lux

прибрежья и две съемки без отлова – рыбы оставались в модели до конца съемки. Всего в моделях прибрежья было учтено 490 личинок и в это же время поймано 487 покатников, из которых 450 экз. составляла плотва.

Естественный остров, близкий по своему очертанию и размерам к используемой модели, располагался в 6 метрах ниже по течению и омывался той же водой, что и прибрежная модель. В пяти суточных станциях на естественном острове было зафиксировано в среднем по 93, а на модели – 98 личинок за сутки. Различия между средними величинами были не достоверны по критерию Стьюдента ($p \geq 0,05$). Сходной оказалась и суточная динамика задержки покатников на острове и на модели – коэффициент

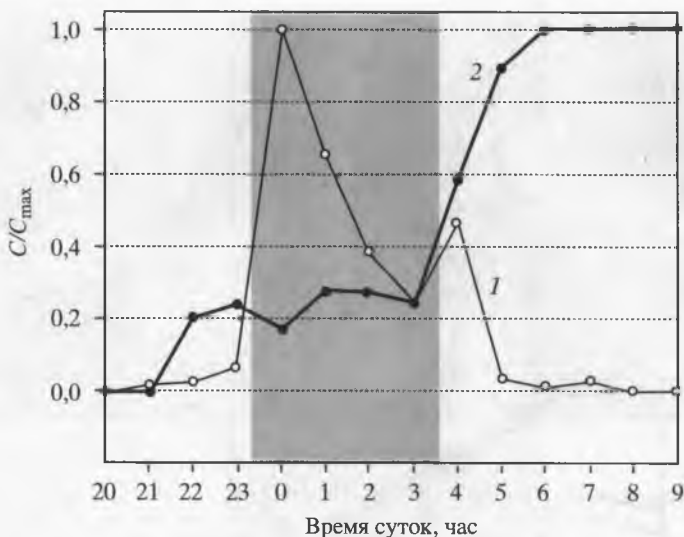


Рис. 58. Динамика покатной миграции (1) и накопление покатников плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) в модели прибрежья (2)

C/C_{\max} – отношение концентрации покатников (или числа рыб в модели) за данный час к их максимальному значению за сутки. Зарегистрировано покатников плотвы: в реке – 304 экз., в модели прибрежья – 780 экз. Темный фон – период освещенности менее 1 лк

Fig. 58. Dynamics of downstream migration (1) and accumulation of downstream migrants of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in the «nearshore habitat» model (2)

C/C_{\max} – ratio of concentrations of downstream migrants (or number of fish in the model) to their maximal concentration for 24 hours. Downstream migrants of roach registered in the river – 304 ind., and 780 ind. – in the «nearshore habitat» model. Shadowed part – a period of illumination less than 1 lux

корреляции количества личинок, обнаруженных на них за каждый час наблюдений, составил +0,78. Это указывает на адекватность условий в модели естественному прибрежью и корректность использования данной конструкции для целей исследования.

Результаты, полученные разными методами учета (рис. 57) оказались почти одинаковыми. Коэффициент корреляции накопленного количества (кумуляты) рыб в модели при ежечасной очистке и без очистки был равен +0,91. Поскольку отлов рыб с учетных площадок обеспечивает большую точность подсчета личинок, особенно в ночное время, то в основном мы использовали этот метод.

У естественных покатников в модели прибрежья было отмечено два периода накопления (рис. 58) – в ночные часы (22–03 ч) и в утренние сумерки (4 ч) при освещенности 10^1 – 10^3 лк. Интенсивность ночного накопления была мала, по сравнению с утренними

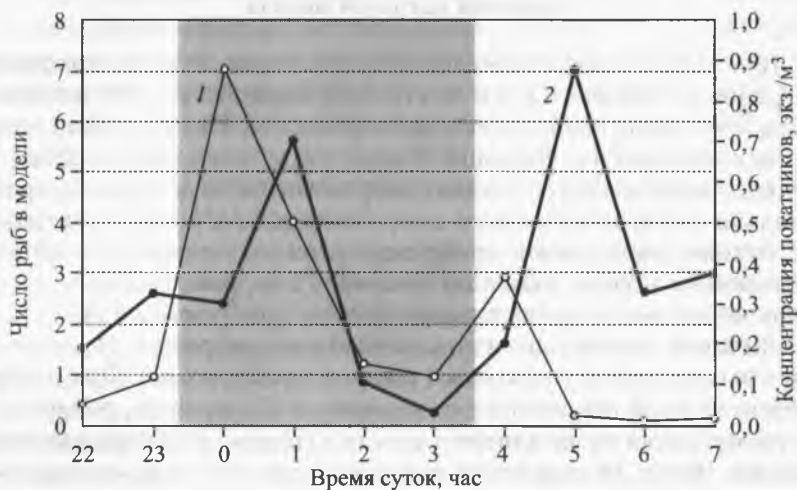
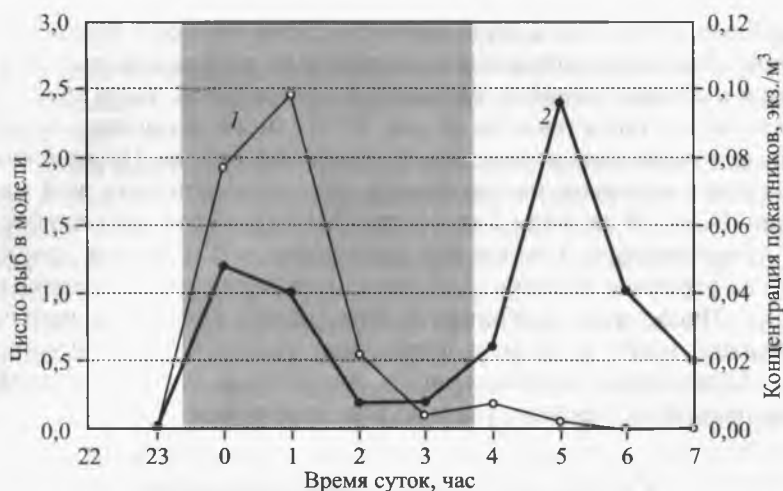


Рис. 59. Динамика покатной миграции молоди плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) и почасовое накопление мигрантов в модели прибрежья, расположенной вблизи стрежня (А) и вблизи прибрежья (Б)

1 – концентрация покатников плотвы, 2 – число покатников, накопившихся в модели прибрежья за 1 час. Остальные обозначения см. на рис. 58

Fig. 59. Dynamics of downstream migration of young roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and accumulation of downstream migrants in the «nearshore habitat» model located closer to the main stream (A) and to the nearshore zone of the river (B) registered every hour

1 – concentration of downstream migrants of roach, 2 – number of downstream migrants accumulated in the «nearshore habitat» model registered every hour. Other designations as in Fig. 58

сумерками, когда после ночи скорость этого процесса резко возрастала. Динамика попадания покатников из потока в модель прибрежья и концентраций покатников в центральной части русла и вблизи берега представлены на рис. 59. В сумеречно-ночное время отмечаются два пика попадания покатников в модель. Первый пик совпадает с периодом максимальной интенсивности покатной миграции (0–1 ч). В период с 2 до 4 ч попадание рыб в модель прибрежья незначительно. Второй пик попадания рыб в модель приходился на утренние сумерки (5 ч), когда покатная миграция прекращалась. Число рыб, попавших в этот период времени в модель прибрежья, почти в два раза превышает их количество в ночные часы. Отмеченная закономерность характерна как для модели, размещенной на стрежне, так и вблизи прибрежья.

8.2. Факторы, вызывающие прекращение покатной миграции молоди

Для выявления механизмов и причин прекращения покатной миграции в утренние часы и факторов, влияющих на этот процесс, были проведены специальные эксперименты. Их проводили в натурных условиях в р. Большая Коша по оригинальной методике, с использованием искусственных островов. Рыбы в опытах, представляли собой естественную смесь мигрантов и резидентов плотвы, отловленных днем в прибрежье. Молодь выпускали в поток, омывающий модель, выше по течению (2 м), равномерно распределяя по ширине участка влияния модели прибрежья на рыб.

Личинок плотвы днем отлавливали в прибрежье. В течение 3–8 ч выдерживали в емкостях, установленных в реке. При наступлении нужной освещенности выпускали 50 личинок, равномерно распределяя их по ширине участка гидравлического влияния модели. Через 15 мин после выпуска подсчитывали количество личинок на учетной площадке модели прибрежья.

На предварительных стадиях экспериментов визуальными наблюдениями было установлено, что личинки плотвы реагируют на зрительные и тактильно-гидравлические ориентиры искусственного острова только в том случае, когда течение их проносит на расстоянии не более 10 см от границы острова. Первые попытки подойти к острову личинки начинают проявлять через 2–3 с после того, как течение их пронесло мимо его вершины. При дневных (более 10 000 лк) и сумеречных (2–5 лк) освещенностях до 80–90% попавших в модель особей активно перемещались из транзитного потока в прибрежье, а 10–20% заносились в него пассивно. С таким пассивным заносом рыб может быть связан,

отмеченный выше, ночной пик попадания личинок в модель. В это время количество покатников в потоке, омывающем остров, максимально, поэтому максимальным должен быть и пассивный занос рыб в него.

Были исследованы основные факторы, влияющие на попадание и задержку рыб в прибрежье. К числу таких факторов относились: освещенность, уровень турбулентности потока вблизи модели и скорость течения, определяющая время информационного контакта молоди с границей острова.

Эксперименты проводили при двух скоростях течения и трех уровнях турбулентности обтекающего потока. Скорость потока определялась местом установки модели – вблизи прибрежья она была 18 см/с, а вблизи стрежня – 33 см/с. Разные уровни турбулентности обтекающего модель потока создавались искусственно. Для этой цели внешние части острова делали различной шероховатости с помощью поперечных планок, дели с ячейей 10 мм и гладкой поверхности доски. Скорость потока и уровни турбулентности измеряли при помощи специального устройства, разработанного в лаборатории (Лупандин, 2006). При скорости потока 0,18 м/с уровень турбулентности составлял в разных сериях опытов 1,0, 2,0 и 4,0 см/с, а при скорости потока 33 см/с – 1,8; 3,7 и 7,3 см/с. На основном этапе исследований проведено 125 опытов, в которых было использовано 6550 личинок.

Дисперсионный анализ результатов опытов с выпуском личинок плотвы показал, что доля рыб попавших в модель прибрежья (табл. 26) достоверно ($p \ll 0,001$) зависит от указанных факторов.

При скорости течения 0,33 м/с, характерной для центральной части русла реки, личинки плотвы больше привлекались в прибрежье при среднем уровне турбулентности (3,7 см/с). Доля попавших в залив рыб уменьшалась с понижением освещенности. При более низкой скорости течения (0,18 м/с) доля попавших в залив рыб также зависела от уровня турбулентности и освещенности. При высокой освещенности эта доля была максимальна для наибольшего в опыте уровня турбулентности (4,0 см/с), но, в утренние сумерки она наблюдалась при среднем уровне турбулентности (2,0 см/с). Скорость течения в данном случае только корректирует количество покатников – чем больше время тактильно-гидравлического контакта с элементами модели, тем больше число переместившихся в нее рыб (табл. 26). Следовательно, рыбы в зависимости от условий среды не только различают, но и могут выбирать зоны потока с определенным уровнем турбулентности.

В реке показатели турбулентности повышаются от руслового потока, где мигрирует молодь, к прибрежью, а скорость те-

Таблица 26

Доля личинок (%), попавших в модель прибрежья
при различных гидравлических условиях и уровнях освещенности

Скорость течения, см/с	Уровень турбулентности, см/с	Число опытов	Уровень освещенности, лк		
			>20000	2-0,1	0,1-0,01
0,18	1,0	18	39,7	31,7	13,0
	2,0	21	36,2	39,3	19,3
	4,0	21	43,6	33,7	9,7
0,33	1,8	21	13,7	10,3	5,0
	3,7	20	20,8	14,3	9,3
	7,3	24	10,4	5,3	3,3

чения снижается (см. раздел 7,1). С ростом освещенности, молодь, попавшая на границу руслового потока и прибрежья, начинает проявлять реореакцию и активно перемещается в прибрежье, где держится в дневное время. При этом турбулентность способствует стимуляции реореакции не только в утренние сумерки, но и в темное время суток. Так наши наблюдения на реке и опыты в гидродинамическом лотке показывают, что рыбы, находящиеся в состоянии покатной миграции, попав в зону повышенной турбулентности, начинают проявлять реореакцию даже при освещенности менее 0,1 лк (Тюрюков, Лупандин, неопубликованные данные).

Как было сказано выше, некоторая часть покатников перемещается из потока в прибрежье и в ночные часы. Опыты с выпуском прибрежных рыб показали, что при ночной освещенности доля задерживающихся в модели рыб существенно меньше, чем в утренние сумерки. Это связано, прежде всего, с плохими условиями для зрительной ориентации. Кроме того, часть рыб заносится в модель прибрежья пассивно под воздействием течений. То есть незначительное ночное перемещение рыб из потока в модель может быть связано с худшими, чем в сумерки, условиями ориентации покатников и/или их пассивным попаданием на учетные площадки искусственных островов. Отсюда возникает гипотеза, что состояние покатной миграции у каждой особи прекращается, как только появляются условия для восстановления реореакции. Если это предположение правильно, то доля естественных покатников, прекративших миграцию, должна быть одинаковой с долей выпущенных рыб, задержавшихся в модели.

Альтернативная гипотеза заключается в том, что в основном покатники находятся в состоянии покатной миграции в течение

всего темного времени суток, не зависимо от условий для восстановления реореакции.

В рамках первой гипотезы освещенность только изменяет условия для восстановления реореакции, не изменяя мотивации поведения покатников, а в рамках второй, альтернативной – она является стимулом к прекращению покатной миграции (изменяет мотивацию покатников), наряду с изменением условий для восстановления реореакции. Если верна последняя гипотеза, то доля естественных покатников, задерживающихся в модели прибрежья, должна отличаться от доли запускаемых рыб. Ночью естественные покатники должны попадать в модель в меньшем количестве, а в утренние сумерки – в большем.

Для оценки процесса прекращения покатной миграции была разработана математическая модель. Сравнение фактического и расчетного числа личинок, переместившихся в модель прибрежья, позволяло оценить мотивацию молоди к прекращению покатной миграции.

На основании полученных данных рассчитывали количество рыб, которые должны были накопиться в модели прибрежья на расчетный час:

$$N_r = ND_i = CS_v VtD_i, \quad (8.1)$$

где N_r – расчетное число рыб, накопившееся в модели прибрежья;

N – число покатной молоди, прошедших вблизи модели за время наблюдений;

D_i – доля задержавшихся в модели прибрежья выпущенных рыб при данной освещенности;

C – концентрация покатников в данный час наблюдений, экз./м³;

S_v – площадь участка влияния модели на покатников, м²;

V – скорость течения, м/с;

t – время наблюдений, 3600 с (1 ч).

Эта модель позволяла рассчитать численность естественных покатников, которые переместились бы в модель прибрежья при условии, что уровень мотивации к этому перемещению у них и у искусственно запускаемых рыб одинаковый. Расчет произведен по данным учета концентрации покатников, объема потока, в котором личинки реагируют на модель прибрежья, и числу попавших в модель рыб. В результате сравнения фактического и расчетного числа рыб (рис. 60) было установлено, что в ночные часы доля покатников, прекращающих покатную миграцию, была меньше, чем соответствующая доля запускаемых рыб, а в утрен-

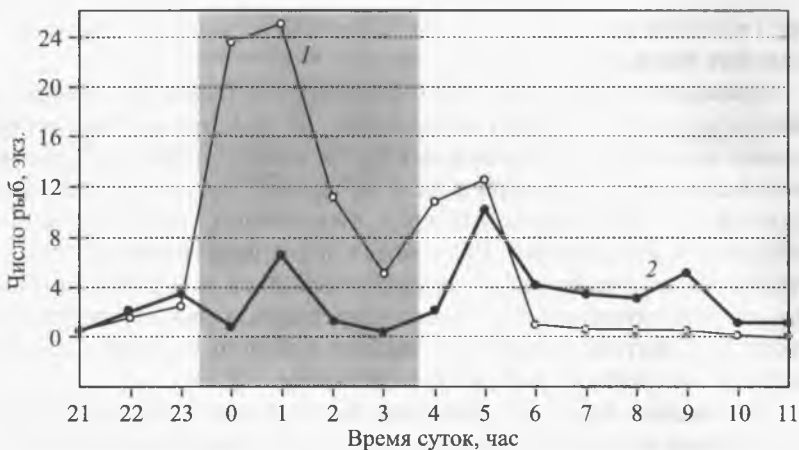


Рис. 60. Прогнозируемое (1) и фактическое (2) число рыб, прекративших покатную миграцию

Темный фон – период освещенности менее 1 лк

Fig. 60. Expected (1) and recorded fish number that ceased their downstream migration (2)

Shadowed part – a period of illumination less than 1 lux

ние сумерки – наоборот. Кроме различия в количестве рыб существенным является также не совпадение абсолютных максимумов расчетного и фактического материала.

Полученные результаты указывают на то, что при освещенность $\leq 10^1$ лк молодь поддерживает состояние покатной миграции даже при контакте с побережьем – когда она может прекратить эту миграцию. Такой процесс в большей степени связан с внутренней мотивацией рыб, чем с внешними условиями их ориентации. Утреннее повышение освещенности до величин 10^1 – 10^2 лк не только улучшает условия для восстановления реореакции, но и является стимулом, включающим активные элементы поведения (реореакцию и реакцию рыб на турбулентность потока), направленные на прекращение покатной миграции молоди плотвы и ее перемещение в прибрежье.

* * *

Покатная миграция, обусловленная соответствующей мотивацией, длится у большинства особей в течение всего темного времени суток (при освещенности менее 10^1 лк). Увеличение освещенности утром создает условия для зрительной ориентации

молоди, а также является стимулом, включающим активные элементы поведения, направленные на прекращение миграции. В процессе активного перемещения в прибрежье ранняя молодь плотвы использует как зрительные, так и гидродинамические ориентиры (в том числе турбулентность, уровень которой закономерно увеличивается от стрежня к границе прибрежья). Турбулентность потока не только стимулирует проявление реореакции у молоди при утренней освещенности, но и ориентирует рыб в направлении прибрежья.

* * *

In most individuals, downstream migration, determined by appropriate motivation, can be observed during the whole dark period (illumination less than 10^1 lux). In the morning, the increase of illumination creates conditions for visual orientation of young fish and also it is triggering the active elements of fish behavior that causes the ceasing of the downstream migration. During their active movement to a nearshore zone, young roach uses both visual and hydrodynamic landmarks, such as turbulence. The level of turbulence usually increases from the main stream towards the border of a nearshore zone. Turbulence of a water flow not only stimulates the rheo-reaction of young fish at morning illumination but also orientates fish movements towards a nearshore zone.

СТРАТЕГИИ ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ РЕЧНЫХ РЫБ И МЕХАНИЗМЫ РЕАЛИЗАЦИИ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ

Наличие пространственно разобщенных группировок личинок плотвы в прибрежье реки, их разделение по биохимическим и поведенческим признакам, позволили вплотную подойти к рассмотрению механизмов возникновения и реализации покатной миграции. Эти механизмы изменяются в онтогенезе рыб и тесно связаны со стратегиями расселения молоди, которые мы рассмотрим в данной главе.

9.1. Покатная миграция молоди плотвы в разные периоды онтогенеза

Анализ биохимических, поведенческих и энергетических особенностей, характерных для представителей двух фенотипических группировок плотвы (мигрантов и резидентов), показал, что эти группировки рыб различаются как на качественном, так и на количественном уровне. Эти знания позволили нам представить общую картину проявления механизмов покатной миграции молоди плотвы на ранних периодах онтогенеза.

Начало покатной миграции отмечается у личинок плотвы на первых постэмбриональных этапах развития, при переходе на экзогенное питание (этап *B*). После вылупления личинки плотвы некоторое время держатся вблизи нерестилищ. Реореакция, как и оптомоторная реакция, проявляется недолго и только на свету. Эти две реакции имеются на всех последующих этапах развития молоди, причем с увеличением пороговой чувствительности и плавательной способности эти реакции проявляются при все более низкой освещенности и в более широком диапазоне скоростей течения (Дислер, 1960; Ланге, 1960; Павлов, 1970; Бабурина, 1972; Павлов и др., 1981).

При переходе к активному плаванию и внешнему питанию личинки плотвы на этапе *B*, имея положительную фотореакцию, в темное время суток поднимаются к поверхности воды для за-

полнения воздухом плавательного пузыря (Павлов и др., 1981; Легкий, Павлов, 1987; Попова, Легкий, 1993). Молодь на этом этапе характеризуется низкой плавательной способностью и не имеет возможности для проявления реореакции, поэтому большая часть личинок попадает в поток и скатывается вниз по течению, осваивая в дальнейшем удаленные от нерестилищ участки побережья. Таким образом, первичное расселение личинок плотвы с нерестилищ связано с их неспецифическими поведенческими реакциями, к которым можно отнести положительную фотореакцию и реакцию, связанную с подъемом к поверхности воды для заполнения воздухом плавательного пузыря. Такое поведение личинок относится к механизмам покатной миграции первого порядка и создает предпосылки для покатной миграции, которая и реализуется при наличии течения в местах расположения нерестилищ. Эта миграция носит, как правило, кратковременный характер и регистрируется только вблизи нерестилищ.

Массовая покатная миграция личинок плотвы наблюдается на этапах C_1-D_1 . В этом возрасте молодь населяет все пригодные для ее обитания участки реки. Более высокая пороговая чувствительность зрения и возросшая плавательная способность личинок позволяют им более уверенно осваивать различные станции побережья. Именно на этих этапах развития наблюдается ночная пространственная разобщенность группировок плотвы на рео- и лимно- скопления, которые состоят, соответственно, из мигрантов и резидентов.

Распределение личинок по участкам побережья и их покатная миграция приобретают относительную динамическую стабильность, которая сохраняется в течение всего периода развития личинок от этапа C_1 до этапа D_1 включительно. Эта стабильность выражается в ежедневном присутствии молоди в определенных станциях побережья и покатной миграции в темное время суток.

Изменения поведения и распределения плотвы в течение этого периода имеют определенную суточную ритмику. Днем, при высокой освещенности, в поведении личинок плотвы как мигрантов, так и резидентов доминирует пищедобывательное и оборонительное поведение. В это время суток отсутствуют качественные различия в поведении мигрантов и резидентов. Их отношение к течению индифферентно. Личинки выбирают рео- или лимно- условия в зависимости от текущего состояния энергетических запасов, накопленности и наличия корма.

В реоусловиях питание личинок планктоном, как правило, энергетически более выгодно, чем в лимноусловиях, поэтому и

мигранты и резиденты плотвы периодически появляются здесь. Они выбирают эти условия в зависимости от уровня своей плавательной способности и находятся в них до момента насыщения. После заполнения пищеварительного тракта личинкам энергетически более выгодно находиться в лимноусловиях, где не надо тратить энергию на удержание в потоке, а переваривание пищи при более высокой температуре мелководья идет быстрее. Восстановив запасы энергии и переварив пищу, личинки снова переходят в реоусловия и цикл «питание–отдых» повторяется. Наши исследования по суточной динамике перераспределения молоди показали, что в дневное время в рео- и лимно- скоплениях можно встретить как мигрантов, так и резидентов.

В дневное время в малых реках покатная миграция практически отсутствует. Единичные покатники попадают в транзитный поток вероятнее всего по случайным причинам – неудачный бросок за пищей, испуг и т.п.

Вечером у личинок повышается интенсивность питания, но при снижении освещенности до 10^1 лк и ниже пищевое поведение сменяется миграционным поведением молоди.

В этот период суток возрастает двигательная активность, как мигрантов, так и резидентов. Количественные различия в показателях их поведения, вероятно, обусловлены разными энергетическими возможностями особей из разных группировок. Качественное отличие в поведении мигрантов и резидентов заключается в равной направленности их перемещений. Мигранты предпочитают находиться на течении и перемещаются в реоусловия и далее в русловой поток, а резиденты избегают течения, и поэтому перемещаются в лимноусловия.

Ночью у резидентов наступает фаза покоя – снижается двигательная активность. Личинки зависают в толще воды или опускаются на дно. Однако и в лимноусловиях могут существовать слабые течения, которые при таком поведении способствуют пассивному выносу личинок из прибрежья в русловой поток. В качестве противодействия этому выносу примерно у части резидентов сохраняется реореакция даже при очень низких величинах освещенности.

У мигрантов фаза покоя отсутствует. К ночи большинство этих личинок перемещается в реоусловия, откуда легко попасть в русловой поток. Оказавшиеся в нем мигранты прекращают проявлять реореакцию и скатываются вниз по течению. В реке переносимые потоком личинки легко могут снова оказаться в прибрежье. Однако ночью мигранты в нем долго не задерживаются. Выход из прибрежья обратно в русловой поток происходит, по-видимому, за счет положительного реопреферендума, на-

блюдаемого в условиях градиента скоростей течения, существующего в прибрежье.

Но миграционное поведение проявляется не у всех личинок или не в течение всей ночи. Питание личинок продолжается с пониженной интенсивностью и в темное время суток, поэтому часть личинок остается в реоусловиях, где питается вблизи ориентиров и укрытий.

Весьма вероятно, что взаимоотношения миграционного и трофического поведения строятся по схеме перемежающейся активности в режиме разделения времени (time sharing) (Мак-Фарленд, 1988), поэтому одновременно наблюдается появление особей из группировки мигрантов как в реоусловиях (в момент проявления пищедобывательного поведения), так и в русловом потоке (в момент проявления миграционного поведения).

Обеспеченность кормом может изменять долю личинок плотвы, участвующих в покатной миграции. Обильная кормовая база уменьшает количество покатников в реке. Сытые рыбы снижают двигательную активность в вечерние сумерки, что предотвращает у них покатную миграцию. В то же время голод может вызвать у личинок стремление покинуть данный участок прибрежья. Двигательная активность у голодных личинок значительно повышается, благодаря чему среди покатников могут быть обнаружены не только мигранты, но и резиденты.

При утреннем повышении освещенности до уровня 10^0 – 10^1 лк и выше у рыб из обеих группировок повышается двигательная активность, мигранты восстанавливают реореакцию, у резидентов реопреферendum становится положительным. Это позволяет мигрантам прекратить покатную миграцию, а резидентам переместиться в реоусловия для питания. Миграционное поведение у личинок затухает до следующей ночи, уступая место пищедобывательному и оборонительному поведению.

Прекращение массовой покатной миграции у личинок плотвы в малой реке на Верхней Волге наблюдается на этапе D_2 , хотя известно (Павлов и др., 1981; Жидовинов, 1985; Дегтярева, 1991; Фомичев, 2001), что на Нижней Волге у большинства видов рыб она прекращается на более поздних этапах. Начиная с этого этапа онтогенеза, интенсивность покатной миграции плотвы снижается, уменьшается и численность рыб в реке как в результате покатной миграции, так и в результате естественной гибели молоди. Личинки в дневное и ночное время предпочитают реоусловия – в лимноусловиях встречаются только единичные особи. Только в закрытом прибрежье большой протяженности в лимноусловиях можно обнаружить стаи плотвы.

Прекращение покатной миграции на этапе D_2 не связано с низкой численностью молоди в реке. В это время исчезают различия между мигрантами и резидентами в показателях их реопреферендума, изменение которого является основным механизмом реализации или предотвращения покатной миграции. Реопреферендум становится одинаковым у личинок, отловленных ночью в рео- и лимноусловиях. Это может объясняться тем, что все мигранты уже скатились из района исследований. Однако основным изменением реопреферендума является исчезновение зависимости его показателей от освещенности, характерной для представителей обеих рассматриваемых фенотипических группировок. Вместе с тем, происходит и снижение биохимических различий между мигрантами и резидентами, которые полностью исчезают к мальковому периоду онтогенеза. Исходя из этого, можно сделать вывод о том, что среди поздних личинок плотвы уже нет ни мигрантов, ни резидентов. Вероятно, биохимическое и поведенческое разделение плотвы на две фенотипические группировки (мигрантов и резидентов) исчезает к концу этапа D_2 , в результате чего прекращается и массовая покатная миграция молоди.

9.2. Стратегии поведения мигрантов и резидентов

В поведении личинок плотвы в период массовой покатной миграции наблюдаются две стратегии – стратегия мигрантов, направленная на осуществление покатной миграции; и стратегия резидентов, направленная на сохранение места обитания. Сочетание этих стратегий способствует расселению личинок и наиболее полному использованию трофической части ареала. Выбор этих стратегий связан с разным физиологическим состоянием (активностью гормональных систем и ферментов) особей из двух фенотипических группировок плотвы, а также с их различными энергетическими возможностями.

В результате исследований выявлено три составляющих миграционного поведения молоди.

Первая составляющая поведения связана с повышением двигательной активности личинок при уровне освещенности 10^1 – 10^{-1} лк и при наличии течения. Такое поведение свойственно и мигрантам и резидентам.

Вторая составляющая поведения связана с изменением реопреферендума личинок при низких ночных уровнях освещенности. Эта реакция личинок на течение определяет ночное пространственное разделение мигрантов и резидентов и их разное

участие в покатной миграции. Резиденты при освещенности 10^0 – 10^{-1} лк предпочитают участки прибрежья без течения и перемещаются в лимноусловия, предотвращая тем самым попадание в русловой поток и участие в покатной миграции. Мигранты, наоборот, предпочитают течение и перемещаются в реоусловия и далее в русловой поток, то есть реопреферендум является основополагающим механизмом реализации выявленных стратегий поведения личинок плотвы. Кроме того, у мигрантов изменение реопреферендума в зависимости от освещенности является механизмом еще одного процесса – прекращения покатной миграции в утренние часы. Причем при перемещении рыб из руслового потока в прибрежье ориентирующим фактором является не только скорость течения, но и уровень турбулентности.

И первая и вторая составляющие миграционного поведения личинок плотвы относятся к механизмам покатной миграции первого порядка – к специфическим поведенческим реакциям.

Третья составляющая поведения связана с нейтрализацией реореакции личинок при низких уровнях освещенности. Часть резидентов в темноте продолжает проявлять реореакцию, тогда как практически у всех мигрантов она полностью отсутствует. Учитывая, что ориентационная компонента реореакции (оптомоторная реакция) у мигрантов развита лучше, чем у резидентов, можно считать, что отсутствие реореакции у мигрантов определяется не столько внешними условиями, сколько внутренним (мотивационным) подавлением данной реакции. Это позволяет покатникам не прерывать состояние покатной миграции, а резидентам (или, по крайней мере, их части) позволяет противодействовать случайному выносу из прибрежья в русловой поток. Для мигрантов это механизм покатной миграции второго порядка.

Обнаруженная суточная динамика изменения плавучести молоди является физиологической адаптацией, способствующей реализации этих стратегий. У мигрирующих особей в вечерние сумерки плавучесть изменяется с отрицательной на положительную. Это облегчает выход рыб на поток и их миграцию. А утром с прекращением покатной миграции у них восстанавливается отрицательная плавучесть. У резидентов плавучесть остается постоянно отрицательной, что способствует в темное время суток контакту с тактильными ориентирами и удержанию в прибрежье.

Указанные элементы поведения позволяют мигрантам плотвы найти русловой поток и реализовать стратегию покатной миграции. Те же самые элементы поведения, но другой направленности, обеспечивают уход резидентов в участки прибрежья без

течения и позволяют им реализовать свою стратегию поведения – сохранение места обитания (рис. 61).

Различия в поведении резидентов и мигрантов связаны с разной концентрацией гормонов у рыб из этих группировок. Поэтому следует признать, что гормональные изменения, возникающие еще в икре, первичны, а поведенческие и физиологические различия вторичны и являются следствием разного гормонального состояния особей из этих группировок.

Реализация стратегии мигрантов, направленная на осуществление покатной миграции, требует существенных энергетических затрат, поэтому она возможна только у тех особей, в организме которых уже произошла физиологическая подготовка к миграции – формирование *миграционного состояния*. В миграционном состоянии рыб можно выделить стабильную и лабильную компоненты. К стабильной компоненте относятся повышенное содержание гормонов и интенсификация обменных процессов в организме рыб. К лабильной – изменение плавучести в течение суток и степени накормленности рыб.

Стратегия резидентов направлена на сохранение места обитания в прибрежье. Для реализации этой стратегии им требуются меньшие энергетические затраты, чем мигрантам для осуществления покатной миграции, поэтому у резидентов не наблюдается повышенного содержания гормонов, интенсификации обменных процессов и изменения плавучести.

Основным признаком, по которому отличаются мигранты от резидентов плотвы, является разный уровень гормонов, отвечающих за процессы метаболизма. Это различие проявляется уже в период эмбриогенеза, что позволяет уточнить понятие о рассматриваемых группировках личинок плотвы. Указанные группы отличаются разными концентрациями гормонов и, как следствие, разными стратегиями поведения, связанными с расселением молоди. Эти биохимические различия обуславливают возникновение в процессе онтогенеза различий в энергетических и ориентационных возможностях, а также в размерах особей из рассматриваемых фенотипических группировок.

Обратим внимание на то, что обсуждаемые стратегии поведения личинок плотвы проявляются не постоянно как в онтогенезе, так и в течение суток. В онтогенезе проявление стратегий поведения мигрантов и резидентов начинается у личинок плотвы на этапе C_1 и заканчивается на этапе D_2 . Следовательно, разделение туводной плотвы на фенотипические группировки (мигранты и резиденты) носит временный характер и завершается по прекращению массовой покатной миграции.

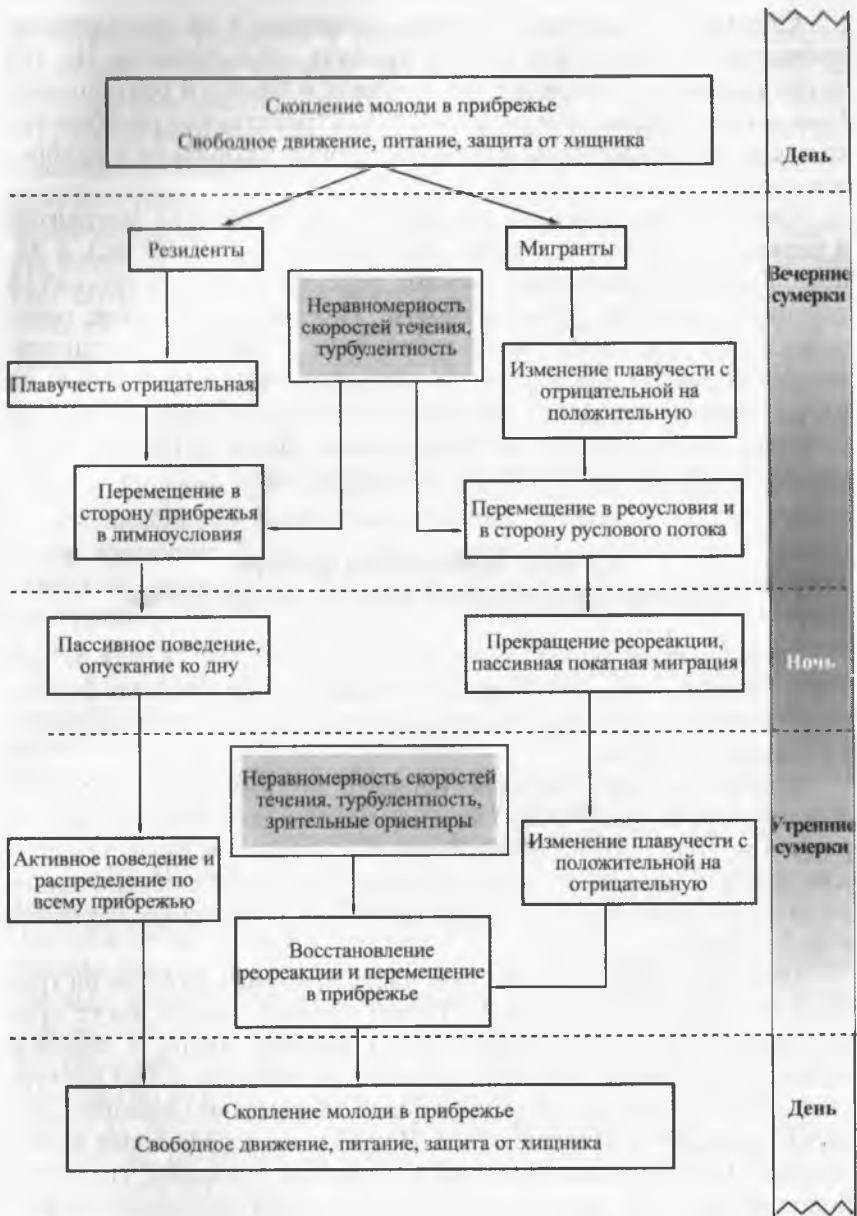


Рис. 61. Стратегии поведения мигрантов и резидентов в течение суток

■ – действие фактора; □ – изменение поведения молоди

Fig. 61. Behavioral strategies of migrants and residents observed during 24 hours

■ – effect of the factor, □ – change of young fish behavior

Стратегии поведения личинок, связанные с их расселением, проявляются только при низких уровнях освещенности. На это четко указывает распределение личинок в лимно- и реоусловиях. Если ночью мигранты и резиденты пространственно разобщены, то днем они перемешаны и образуют общие скопления в прибрежье реки.

Сигнальным стимулом для проявления стратегий мигрантов и резидентов является уровень освещенности (10^1 – 10^0 лк), а направляющими стимулами – вектор течения, градиент скоростей течения и уровней турбулентности. Утреннее повышение освещенности прекращает проявления этих стратегий поведения. Весьма вероятно, прежде всего, для мигрантов, что и ночью их миграционное поведение чередуется с пищедобывательным, и, поэтому, часть мигрантов на некоторое время остается в реоусловиях и не совершает покатную миграцию.

9.3. Роль трофического фактора в формировании покатной миграции молоди плотвы

Проведенный ранее группой исследователей (Коган и др., 1980; Павлов и др., 1981) сравнительный анализ питания скатывающихся и прибрежных мальков плотвы не выявил различий в их накормленности.

Влияние условий питания (наряду с другими биотическими и абиотическими факторами) на вовлечение в покатную миграцию ранней молоди плотвы необходимо рассматривать в связи со сложившейся на данный момент в водоеме ситуацией с обеспеченностью ее кормом. Можно предложить два возможных варианта такого влияния.

Обычно прибрежная молодь часть времени питается на границе с транзитным течением. Таким образом, рыбы могут просматривать большие объемы воды в поисках пищи. А перенос потоком в единицу времени большего количества легко доступного корма позволяет личинкам более эффективно добывать пищу (Павлов, 1966; Михеев, 1985). Нашими исследованиями на половозрелых особях плотвы, ельца и голавля показано, что особи более интенсивно питаются в потоке при определенных скоростях течения, чем в стоячей воде (Lupandin et al., 2003, 2004; Lupandin, Кириллов, 2005). Такие же результаты получены и на молоди семги (Лупандин, Кириллов, 2005). Михеев (1985) на ранней молоди окуня показал, что питание в потоке для нее энергетически выгодно. Ухудшение условий питания личинок в местах

их скопления приводит к рассредоточению молоди по большей акватории. Более крупные личинки перемещаются при этом на большие расстояния. Аналогичное распределение личинок плотвы разных размеров отмечено и в работе Кузнецовой (1980). При удалении от берега концентрация личинок снижается, а количество доступных кормовых объектов увеличивается, поэтому наиболее вероятно попадание в скат более крупных личинок плотвы, которые в силу своей большей подвижности и больших пищевых потребностей оказываются дальше от берега и в большей степени подвержены влиянию течения. Возможно, что и в наших условиях у личинок плотвы проявляется аналогичное поведение.

Отдельные особи могут вовлекаться в скат, если попадают в зону с течением, которому не способны сопротивляться, или когда теряют ориентацию при питании на границе с транзитным течением. По этим причинам в скат могут попасть личинки плотвы, скатывающиеся в светлое время суток, а также вечерние покатники, имеющие более высокие значения индекса потребления корма по сравнению с прибрежными особями. Но общая их концентрация в потоке еще мала. С наступлением сумерек концентрация скатывающихся личинок увеличивается, достигая своего пика в полночь. Эту группу покатников могут составлять особи, активно выходящие на транзитное течение, но часть покатников может попадать в скат и пассивным путем, в результате потери зрительной ориентации при снижении освещенности. Во время ската молодь плотвы не питается, а прибрежная молодь продолжает питаться и в сумеречно-ночное время (Кириллов, 1997).

Более крупные особи в период естественного снижения освещенности продолжают питаться на границе с русловым потоком. Так как концентрация потенциальных кормовых объектов в прибрежье выше, чем в потоке реки, то для личинок более эффективным является питание на границе прибрежья с русловым потоком. Это подтверждается более высокими значениями индекса потребления корма у особей из реоскоплений по сравнению с особями из лимноскоплений (Кириллов, 1997). В то же время активность выхода на течение при достаточном количестве корма у личинок, по-видимому, снижена, и этим можно объяснить малое число покатников в реке.

Полученные данные позволяют сделать предположение о том, что во время улучшения условий питания в малой реке интенсивность покатной миграции может снижаться. Это подтверждено проведенными нами экспериментами по выявлению влияния состояния накормленности и условий питания молоди рыб на их активный выход в транзитный поток (см. раздел. 5.10). Отме-

чено снижение активности выхода на поток личинок плотвы, если до эксперимента или во время него они обильно питались. Видимо, в данном случае высокая обеспеченность кормом способствует уменьшению двигательной активности молоди плотвы.

Таким образом, благоприятные условия питания и хорошая накормленность ранних личинок плотвы могут служить причинами снижения их двигательной активности. Это может привести к уменьшению вероятности попадания молоди в русловой поток и, как следствие, – к понижению интенсивности покатной миграции.

9.4. Детерминизм, механизмы и типы покатной миграции молоди речных рыб

Миграции рыб развились в процессе эволюции, как и все другие адаптации. Поэтому при рассмотрении причинности этого явления необходимо разграничивать «вопрос о возникновении миграций в процессе исторического развития и вопрос о факторах, вызывающих миграции и обуславливающих их характер в настоящее время» (Васнецов, 1953). Установление «действительных причин миграций» связано с выяснением их адаптивного значения (Мантейфель, 1959). Для того чтобы избежать несогласованности в определениях, приводимых разными авторами, мы предложили (Павлов, 1979) рассматривать все непосредственные причинно-следственные связи, способствующие осуществлению миграций как механизмы миграций, а под общим детерминизмом миграции понимать ту историческую причину, которая в процессе естественного отбора привела к появлению такого приспособления, как миграции.

Рассматривая адаптивное значение покатных миграций, укажем на то, что они способствуют расселению и увеличению площадей нагула молоди и, в эволюционном плане, ведут к увеличению численности вида. Многие исследователи отмечали, что покатные миграции обеспечивают рассредоточение молоди порой на огромных площадях и тем самым способствуют наилучшему использованию кормовой базы водоемов (Чугунов, 1928; Шмидт, 1947; Марти, 1948, 1967; Коблицкая, 1958; Никольский, 1961; Woodhead, 1963; Гербильский, 1965; Harden Jones, 1968; Павлов, 1970, 1979; Павлов и др., 1981, 1988, 1999 и др.). Таким образом, покатные миграции молоди рыб – это адаптации, направленные на освоение и увеличение трофического ареала вида, а в конечном счете – на сохранение и увеличение численности популяции (вида). Основная эволюционная (историческая) причина их возникновения – недостаток пищи в районах нереста производителей.

Покатные миграции молоди рыб представляют собой сложное экологическое явление. Рассматривая причинно-следственные связи их осуществления, можно, как уже указывалось, выделить механизмы разных уровней (порядков). Механизмы первого порядка создают предпосылки миграции, второго – реализуют их, а третьего – лишь корректируют распределение уже скатывающихся рыб. Фактически, осуществление покатной миграции определяется, прежде всего, механизмами первого и второго порядков. Каждый из этих уровней механизмов включает в себя множество отдельных конкретных частных механизмов – поведенческих реакций и морфологических адаптаций. Взаимодействуя между собой, эти отдельные механизмы разных уровней формируют три типа покатных миграций. Для каждого типа характерен свой комплекс как предпосылок к покатной миграции, так и механизмов нейтрализации реореакции. Рассмотрим подробнее причинно-следственные взаимодействия и характеристики покатных миграций этих типов (табл. 27).

Первый тип не связан с возникновением у рыб какого-либо миграционного состояния, и поэтому мы условно назвали его *немотивированной покатной миграцией*. Ее механизмами являются неспецифические морфологические адаптации (обводнение икры, выросты плавниковой каймы, жировая капля в желточном мешке и др.) и поведенческие реакции (заполнение воздухом плавательного пузыря, положительная фотореакция, «свечки», отрицательный тигмотаксис, предпочтение участков водоема с небольшим количеством визуальных и тактильных ориентиров). Указанные адаптации полифункциональны, они связаны с дыханием, питанием, защитой от хищников. Эти адаптации приводят к пелагическому распределению ранней молоди, а нейтрализация реореакции связана с физической невозможностью рыб сопротивляться потоку, что и обуславливает покатную миграцию при наличии течения.

Морфологические особенности и поведенческие реакции одинаковы в пределах данного вида (популяции) и, поэтому все особи принимают участие в покатной миграции этого типа. Факторы среды служат непосредственными сигнальными стимулами для проявления неспецифических поведенческих реакций. Эти реакции жестко запрограммированы, в результате миграция наблюдается в каждом поколении рыб. На ранних (предличиночных) этапах развития ориентационные и локомоторные возможности молоди еще не полностью развиты, поэтому такая покатная миграция при наличии течения носит массовый характер

Таблица 27

Классификация механизмов и типов покатной миграции молоди речных рыб

Тип покатной миграции	Механизмы	Отношение молоди к покатной миграции	Факторы, вызывающие миграцию	Период покатной миграции		
				у разных поколений	в онтогенезе	в течение суток
1. Немотивированная покатная миграция	Неспецифические морфологические адаптации и поведенческие реакции (заполнение воздухом плавательного пузыря, положительная фотореакция, «свечки», отрицательный тигмотаксис, предпочтение участков с небольшим количеством ориентиров). Нейтрализация реореакции вследствие попадания в поток со скоростью течения выше критической	Равновероятно участие в покатной миграции всех особей нового поколения	Миграционное состояние отсутствует. Сигнальные факторы разные в зависимости от конкретной поведенческой реакции	Обязательна в каждом поколении	У предличинок (этапы А, В) миграция носит массовый характер. По мере роста и развития интенсивность миграции этого типа резко снижается	В зависимости от конкретной поведенческой реакции (чаще в темное время суток)

2. Мотивированная покатная миграция	Специфические физиологические и поведенческие реакции. Нейтрализация реореакции в связи с миграционным состоянием	Дифференцированное. Еще в икре молодь нового поколения разделяется на две фенотипических группы (мигранты и резиденты) с разными стратегиями расселения. Мигрируют только мигранты	Миграционное состояние имеется. Сигнальный фактор комплексный – уровень освещенности (менее 10^1 лк) и наличие течения	Обязательна в каждом поколении	У ранних личинок (этапы C_1-D_1) миграция носит массовый характер. Закачивается на этапах (E-G)	В темное время суток
3. Внешне обусловленная покатная миграция	Не изучены. Предположительно, как и при втором типе	Мигрируют особи, обитающие в пределах участков, на которых ухудшились условия обитания	Миграционное состояние не изучено. Миграция обусловлена ухудшением условий жизни молоди, вызывающим стресс (дискомфорт)	Не обязательно в каждом поколении	Поздние личинки и мальки	В разное время суток в зависимости побуждающего фактора. Чаще в темное время

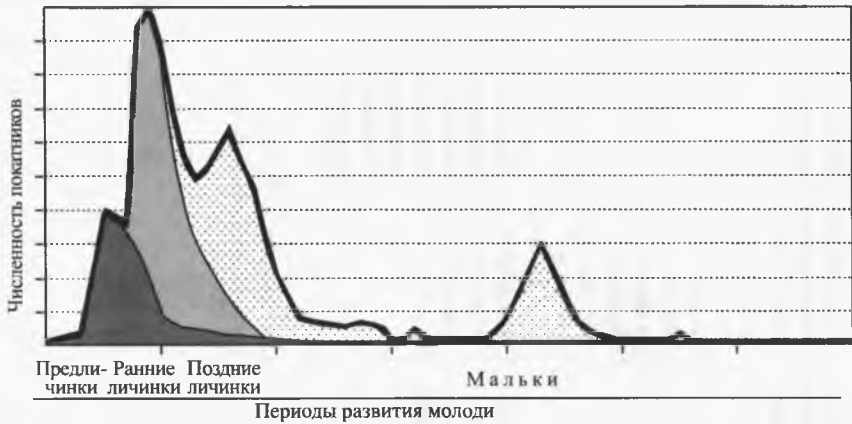


Рис. 62. Проявление типов покатной миграции у молоди плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) в ходе ее онтогенетического развития.

- – немотивированная покатная миграция,
- – мотивированная покатная миграция,
- ▨ – внешне обусловленная покатная миграция,
- – суммарная численность мигрирующих рыб

Fig. 62. Temporal changes of patterns of downstream migration in young roach (*Rutilus rutilus* (L.)) during its ontogenetic development

- – non-motivated downstream migration,
- – motivated downstream migration,
- ▨ – externally controlled downstream migration,
- – total number of migrating fish

(рис. 62). В процессе онтогенеза у рыб возрастают ориентационные и локомоторные возможности, что позволяет им сохранять место обитания, поэтому, начиная с личиночных этапов, интенсивность миграции уменьшается.

Второй тип – это мотивированная покатная миграция. Ее 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. Сигнальным фактором к началу миграционного поведения является снижение освещенности до единиц люкс и меньше в сочетании с наличием течения. Специфические пове-

денческие реакции (повышение двигательной активности и появление векторизованности перемещений рыб относительно течения при уровне освещенности около единиц люкс, изменение знака реопреферендума при указанной освещенности) обуславливают активный выход части молоди в поток. Здесь покатная миграция молоди и реализуется за счет нейтрализации реореакции миграционным состоянием. Одновременно эти же специфические поведенческие реакции, но противоположной направленности, приводят к перемещению другой части молоди в прибрежье, что предотвращает их участие в покатной миграции. Наблюдается разделение молоди на две фенотипические группы – мигранты и резиденты. Специфичность поведенческих реакций и наличие миграционного состояния у мигрантов позволяют утверждать, что покатная миграция этого типа мотивирована.

Миграция данного типа проявляется только на ранних личиночных этапах развития (C_1-D_1) (рис. 62). Дифференцировка молоди на фенотипические группы с разными стратегиями расселения закреплена генетически, поэтому миграция этого типа неизбежно наблюдается в каждом поколении рыб.

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, Легкий, 1984), снижение уровня воды в полуйных системах (Павлов, 1979), возможно воздействие паразитов (Моог, 2002) и др.

Наиболее часто проявляется влияние недостатка пищи. Можно предположить, что пищевая конкуренция, возникающая в районах нерестилищ, вследствие высокой плотности молоди, обуславливает покатную миграцию не только мигрантов, но и резидентов плотвы. В результате такой миграции, наблюдается быстрое заселение удаленных от нерестилищ биотопов реки представителями обеих группировок. В более поздние периоды онтогенеза значение недостатка пищи в местах обитания молоди может усиливаться. Возможно, именно с этим связано присутствие ночью некоторой части резидентов среди покатников плотвы, а также часто отмечаемая миграция молоди судака из водохранилищ и выростных прудов (Павлов и др., 1988).

Массовая контрнатантная (против течения) миграция хищников (мальков окуня) в реку Большая Коша, которая наблюдается не каждый год, вызывает практически полное исчезновение личинок плотвы из участков реки, занятых окунем (Павлов и др., 1981; Попова, Легкий, 1984). При этом скат плотвы наблюдается

не днем, когда масса хищников перемещается по местам обитания плотвы, а в темное время суток, когда миграция окуня прекращается. В это время окунь неподвижен и находится в тактильном контакте с дном и прибрежной растительностью.

Массовая покатная миграция наблюдается и в период «угасания» ильменно-полойной системы, когда уровень воды и кислородный режим в полоях становятся неблагоприятными для жизни молоди.

Наличие паразитов, по-видимому, может также вызвать покатную миграцию. Известно (Moore, 2002), что паразиты не только сильно влияют на хозяина и изменяют его физиологическое состояние, но и радикально меняют поведение.

В миграции третьего типа принимают участие все особи нового поколения, обитающие в тех частях водоемов, в которых произошло ухудшение условий жизни рыб. Среди покатников могут быть представители обеих фенотипических групп, рассмотренных в данной работе. Побуждающими факторами миграции являются различные факторы внешней среды, которые вызывают ухудшение условий жизни молоди. Они вызывают стресс (дискомфорт), который приводит как к пассивным, так и активным перемещениям молоди вниз по течению. Мы предполагаем, что их механизмами являются специфические поведенческие реакции на экстремальные значения отдельных факторов внешней среды. Эти реакции ведут и к торможению реореакции у покатников. Возникновение миграционного состояния в ответ на воздействие указанных факторов к настоящему времени не подтверждено какими-либо исследованиями. Теоретически миграция этого типа может проходить во все периоды онтогенеза, но пока наблюдалась нами только у поздних личинок и мальков (рис. 62).

Различные типы покатной миграции позволяют личинкам рыб гибко реагировать на любые изменения, как стабильных, так и лабильных условий среды, что повышает вероятность выживания популяции.

* * *

В целом, покатная миграция молоди речных рыб представляет собой сочетание трех ее типов, отличающихся причинно-следственными связями (механизмами) ската: немотивированная покатная миграция, мотивированная покатная миграция и внешне обусловленная покатная миграция.

Немотивированная покатная миграция в основном преобладает на ранних этапах онтогенетического развития (предличин-

ки). Она осуществляется за счет полифункциональных поведенческих и морфологических адаптаций.

Мотивированная покатная миграция наблюдается у ранних личинок. Она возникает в результате физиолого-биохимической и поведенческой дифференцировки потомства на две фенотипических группы, различающихся разными стратегиями расселения. Одна группа рыб (мигранты) реализует стратегию покатной миграции, а другая (резиденты) – стратегию сохранения места обитания. *Первая* составляющая поведения этих стратегий (характерная как для мигрантов, так и для резидентов) связана с повышением двигательной активности личинок, детерминированной освещенностью и течением. *Вторая* составляющая связана с изменением реопреферендума личинок при сумеречно-ночных уровнях освещенности (менее 10^0 лк). Резиденты при этих освещенностях предпочитают участки без течения и перемещаются ближе к берегу в лимноусловия. Мигранты – предпочитают течение, поэтому вечером перемещаются в реоусловия и далее в русловой поток. При дневных освещенностях (более 10^0 лк) мигранты выбирают участки без течения, поэтому утром возвращаются из потока в прибрежье. *Третья* составляющая связана с нейтрализацией реореакции у мигрантов, которая вызвана их миграционным состоянием. С завершением личиночных этапов развития интенсивность миграции этого типа резко снижается.

Внешне обусловленная покатная миграция наибольшее значение приобретает у поздних личинок и мальков. Она наблюдается как ответ на эпизодически возникающие во времени (не каждый год и в разные периоды онтогенеза) и в пространстве (не на всем ареале обитания) ухудшения условий существования молоди рыб.

* * *

Three types of the downstream migration of young freshwater fish are distinguished. They differ by cause-and-effect relations (mechanisms) of fish drift: not motivated downstream migration, motivated downstream migration and externally controlled downstream migration.

Not motivated downstream migration can be mainly observed at early stages of fish ontogenetic development (pre-larvae). It is bringing about through multifunctional behavioral and morphological adaptations.

Motivated downstream migration is observed in young larvae. It appears as the result of physio-biochemical and behavioral differentiations of a new generation into two phenotypic groups that can be distinguished according to the strategies of their settlement. One group of fish

(«migrants») uses a strategy of the downstream migration while another group («residents») – a residential strategy, i.e. to maintain their habitats. *The first* behavioral component of these two strategies (typical of both migrants and residents) is related to the increase of larvae motor activity determined by illumination and water current. *The second* behavioral component is related to the change of larvae rheo-preference at twilight-night levels of illumination (less than 10^0 lux). At these levels of illumination, residents prefer zones without water currents and move closer to a nearshore zone into limno-conditions. Migrants prefer zones with water currents, so at night they move to rheo conditions and then enter the main stream of the river. During the day time at illumination (more than 10^0 lux), migrants choose zones without water currents, so in the morning they move from the main stream to a nearshore zone. *The third* behavioral component is related to neutralization of rheo-reaction in migrants caused by their migrational state. The intensity of the migration of this type sharply decreases, when larval development completed.

Externally controlled downstream migration is of greater significance at older larval and fry stages. This migration appears as a response of young fish to episodic deteriorations of their environment arising temporally (not every year and in different periods of fish ontogeny) and spatially (not in all parts of fish range).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Главной целью данной работы было раскрытие механизмов покатной миграции и роли поведенческих реакций в ее проявлении у речных рыб. Ранее нами уже неоднократно рассматривался весь комплекс причинно-следственных связей (механизмов), реализующих покатные миграции рыб (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981, 1988, 1991, 1999; Pavlov, 1994). Покатные миграции молоди рыб представляют собой сложное экологическое явление, в реализации которого участвуют механизмы разных уровней (порядков). Новые данные существенно углубили наше представление о механизмах покатной миграции.

В рамках механизмов первого порядка (создающих предпосылки покатной миграции) были выявлены физиологические адаптации, обуславливающие фенотипическую дифференцировку молоди на группы с разными стратегиями расселения. Раскрыты поведенческие механизмы, реализующие эти стратегии. Были уточнены механизмы покатной миграции, относящиеся ко второму (нейтрализация реореакции) и третьему (коррекция распределения уже скатывающихся рыб) порядкам. Используя экспериментальные физические модели прибрежного биотопа, мы впервые выявили механизмы прекращения покатной миграции в утренние сумерки и установили, что покатники в течение всей ночи избегают попадания в прибрежные биотопы, или не остаются в них, при случайном заносе течением.

Анализ накопленных данных позволил выделить три типа покатной миграции. Немотивированная покатная миграция (первый тип) характерна, прежде всего, для предличинок рыб и осуществляется за счет полифункциональных неспецифических поведенческих и морфологических адаптаций. Мотивированная покатная миграция (второй тип) проявляется у ранних личинок и связана с физиолого-биохимической и поведенческой дифференцировкой потомства на две фенотипических группы, различающиеся стратегиями расселения. Стратегию покатной миграции реализует только одна группа рыб – мигранты. Внешне обусловленная покатная миграция (третий тип) наибольшее значение

приобретает у поздних личинок и мальков, и наблюдается в ответ на эпизодически возникающие ухудшения условий существования молоди рыб как во времени (наступающие не каждый год и в разные периоды онтогенеза), так и в пространстве (не во всей области обитания новой генерации).

Наиболее интересным и значимым результатом работы является обнаружение дифференцировки ранних личинок речных рыб на фенотипические группы – «мигранты» и «резиденты». Хорошо известно, что среди взрослых особей у многих видов рыб, даже внутри одних и тех же популяций, встречаются группировки с анадромной и резидентной жизненными стратегиями. Особенно большой материал по этому вопросу имеется для лососевых рыб (Wootton, 1984, 1998; Gross, 1987, 1991; Thorpe, 1987, 1989; Jonsson B., Jonsson W., Савваитова, 1975, 1989; Павлов и др., 1999, 2001 б; Klemetsen et al., 2003 и многие другие).

Помимо двух основных типов стратегий – анадромной и резидентной – можно выделить и промежуточную – транзитивную (Павлов и др., 1999, 2001 б). Каждый из этих типов представляет собой набор отдельных стратегий, связанных с расселением по ареалу. Так, например, для камчатской микижи (*Parasalmo mykiss*) нам удалось выделить (Павлов и др., 2001 б; Павлов и др., 2006) следующие стратегии: анадромные – типично проходная, проходная β со стадией полуфунтовика; транзитивные – эстуарная, речная-эстуарная; резидентные – речная, и, видимо, стратегия карликовых самцов.

В отличие от широко известных альтернативных стратегий для половозрелых рыб, о таких стратегиях для молоди известно значительно меньше. Наибольшее внимание исследователей, в этом отношении, привлекала молодь лососевых рыб. Обычно сравниваются стратегии пестряток и смолтов (Павлов, 1979; Sharovalov, Taft, 1954; Hoar, 1988; Metcalfe et al., 1992; Wedemeyer, 1996; Казаков, Веселов, 1998; Кузищин и др., 2002; Н. Пустовит, О. Пустовит, 2005; Pavlov et al., 2005; Quin, 2005; Павлов, Маслова, 2006 и многие другие). Но, несмотря на хорошую изученность процесса перехода от оседлых пестряток к мигрирующим смолтам, несмотря на установление участия в нем многих абиотических и биотических факторов, механизмы, лежащие в основе различий между смолтами и пестрятками, пока до конца не выяснены.

Проблема возникновения альтернативных стратегий расселения, их становления, развития и механизмов их реализации остается одной из самых актуальных и интересных областей исследования в экологии рыб. В этой связи, полученные нами данные

по дифференцировке личинок речных рыб на «мигрантов» и «резидентов» заслуживают специального обсуждения.

Было установлено, что эти две группы личинок плотвы стабильно отличаются по уровню концентрации катехоламинов и кортикостероидов. Эти отличия возникают еще в икре при ее инкубации и детерминированы химическими сигналами от соседних икринок. Биохимические различия обусловили и становление различных стратегий расселения. У мигрантов это стратегия покатной миграции, а у резидентов – локализации места обитания в прибрежных биотопах реки. Существенным оказалось и то, что биохимическая и поведенческая дифференцировка исчезает в позднеличиночный период развития.

Исследования по развитию гормональных систем в раннем онтогенезе рыб с иными, чем у плотвы, особенностями экологии – цихлиды (Нечаев, Лабас, 1990; Нечаев и др., 1991; Nechaev, 1992), окунь (см. раздел 4.4) показали, что и у них наблюдается дифференцировка по уровню синтеза кортикостероидов и катехоламинов, связанная с процессом расселения. Подобная дифференцировка ранее была отмечена и у других позвоночных, а также и у беспозвоночных животных (Faure, 1932; Ellis, 1953; Бигон и др., 1989; Kuzmin, 1991; Лабас, 1992). Известен также и полиморфизм семян у растений, обеспечивающий разную длительность и дистанцию их рассеивания (Бигон и др., 1989). То есть у многих видов живых организмов существует полиморфизм у расселяющегося потомства и его разделение на группировки с разными стратегиями «поведения»: одни особи быстро покидают место размножения – «бродяги», а другие задерживаются на некоторое время на этих участках – «домоседы». Причем исследователи часто указывают, что эта фенотипическая дифференцировка, возникает под воздействием условий среды даже у потомства одной пары (одного) родителей (Бигон и др., 1989). Аналогичная дифференцировка потомства от одной пары производителей отмечена нами и у личинок плотвы.

Широкое распространение среди животных разделения нового поколения на две группировки с противоположными стратегиями поведения в период расселения указывает на их закономерный, адаптивный характер. Эволюционное преимущество существования именно двух таких стратегий заключается в расширении области обитания генерации. Благодаря наличию мигрантов и резидентов личинки плотвы расселяются на большей акватории, чем в случае существования любой одной из этих группировок. Одни рыбы (резиденты) расселяются вблизи мест нереста, а другие (мигранты) в результате покатной миграции перемеща-

ются на отдаленные участки водоема, значительно увеличивая трофический ареал обитания. Резиденты хорошо знакомы с условиями обитания – размещением укрытий и кормных участков в местах их длительного пребывания. Мигранты, в результате своих перемещений, имеют возможность найти более выгодные условия для своей жизни. Расширение области обитания уменьшает плотность личинок в прибрежье, что в свою очередь резко снижает внутривидовую конкуренцию. Это способствует увеличению численности популяции. Кроме того, чем шире область обитания животных, тем меньше вероятность уничтожения всего поколения в результате локальных фатальных изменений внешних условий. Таким образом, существование двух фенотипических группировок, реализующих как стратегию покатной миграции, так и стратегию сохранения места обитания, увеличивает вероятность выживания новой генерации у речных рыб. Поэтому эти стратегии являются двумя взаимно дополняющими сторонами единого для популяции процесса расселения.

Известно, что один и тот же генотип в зависимости от условий развития приводит к формированию фенотипов, различающихся по комплексу морфофизиологических признаков, то есть вид может существовать в разных фенотипических проявлениях (Серебровский, 1973; Шмальгаузен, 1968; Медников, 1987), и быть представлен в зависимости от внешних условий одной, двумя и более «адаптивными нормами». Каждый организм получает в наследство целый пакет генетических программ развития фенотипа, из которых в данных конкретных условиях реализуется только одна. При этом среда действует лишь как сигнал, включающий или выключающий соответствующий механизм, заложенный в геноме организма (Медников, 1987).

Развитие, становление и реализация указанных адаптивных норм может происходить на разных этапах онтогенеза и под контролем разных механизмов. Выявленные нами три типа покатных миграций, отличающиеся по своим причинно-следственным связям, отражают существование различных адаптивных норм.

Первый тип покатной миграции представляет собой единую адаптивную норму, характерную для вида в целом. Она представлена жесткой генетической программой у предличинок.

Второй тип покатной миграции связан с фенотипическим полиморфизмом и разделением особей на мигрантов и резидентов. Эти адаптивные нормы проявляются в период ранних личинок. Мы предполагаем, что возможность разделения популяции на фенотипические группировки существует всегда, но баланс стратегий мигрантов и резидентов в этот период может быть разли-

чен в разных популяциях одного вида, а факторы отбора, связанные с конкретными условиями среды, здесь могут быть определяющими. Так ли это – вопрос будущих исследований.

Третий тип покатной миграции связан с проявлением адаптивной нормы или норм на более поздних этапах развития. У речной плотвы – это поздние личинки и мальки, а у проходных рыб – также и молодь старших возрастных групп в возрасте от нескольких месяцев до нескольких лет в зависимости от условий конкретной реки и года. Механизмы реализаций миграции этого типа пока наименее изучены. Видимо, они чрезвычайно разнообразны и некоторые из них (например, смолтификация лососевых) связаны с достижением миграционного состояния.

При рассмотрении причин и механизмов покатных миграций могут быть использованы различные подходы – эволюционный и экологический. С помощью эволюционного подхода можно проследить возникновение и развитие самого явления в ходе эволюции, а также проявление адаптивных норм, заложенных в ряде генетических программ фенотипа, с которыми связаны немотивированная и мотивированная покатные миграции. Экологический подход позволяет рассматривать явление в более узком временном диапазоне. С его помощью можно изучать проявление внешне обусловленной покатной миграции, непосредственной причиной которой является ухудшение условий внешней среды.

Выявленные три типа покатных миграций и обеспечивающие их причинно-следственные механизмы определяют реализацию этих миграций в различном масштабе времени – макро-масштабе (от поколения к поколению), мезо-масштабе (в онтогенезе) и микро-масштабе (в течение суток).

Разнообразие адаптивных норм и конкретных причинно-следственных механизмов их реализации обеспечивает адаптивную пластичность процесса расселения и, в том числе, покатных миграций молоди рыб (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981).

Следует подчеркнуть, что недостаточная обеспеченность пищей молоди на участках нереста производителей действует не только как эволюционная (историческая) причина возникновения покатных миграций, но и как одна из ведущих экологических причин, определяющая существование (сохранение) этих миграций в настоящее время. При низкой обеспеченности пищей происходит изменение физиологического состояния рыб, повышение поисковой активности и выход за пределы участка их постоянного местообитания. Это особенно характерно для третьего типа покатной миграции. Именно недостаточная обеспеченность

пищей служит основной причиной внешне обусловленных покатных миграций у мальков и молоди старших возрастных групп и является причиной альтернативных жизненных стратегий.

С пониманием механизмов покатной миграции молоди связано решение целого ряда прикладных вопросов (Павлов, Пахуров, 1973; Pavlov, 1989; Павлов и др., 1999). К ним следует отнести: предотвращение попадания молоди в водозаборные сооружения, турбины ГЭС и водосбросы плотин; определение оптимального времени и этапов онтогенеза при выпуске рыб в естественные водоемы из рыбхозов и рыбоводных заводов; управление уровнями режимами полонной системы и др. Все эти вопросы так или иначе связаны с управлением поведением рыб. Естественно, что знание механизмов покатной миграции, в том числе и представленных в этой работе, является весьма полезным для разработки методов этого управления.

Хотя нам и удалось вскрыть ряд механизмов реализации покатных миграций остается еще очень много вопросов, которые представляют интерес для будущих исследований. Связан ли ранний полиморфизм стратегий расселения молоди с мест нереста с полиморфизмом жизненных стратегий вида в целом? Каков баланс стратегий мигрантов и резидентов у разных видов туводных рыб или у популяций одного вида, обитающих в различных экологических условиях (река, приток, озеро, водохранилище)? Есть ли ранний полиморфизм и разделение на мигрантов и резидентов у видов, которые не имеют кладок икры и влияния метаболитов одних эмбрионов на другие, например, у пелагофилов? Каково соотношение различных типов миграций у рыб различных экологических групп? Эти и другие вопросы, уже отмеченные ранее в тексте, представляют собой задачу будущих исследований. Мы полагаем, что на этом пути нас ждут интересные открытия.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю.Г.* Плавучесть и гидродинамическая функция корпуса nektonных животных // Зоол. журн. 1966. Т. 45. Вып. 4. С. 575–584.
- Асатиани В.С.* Определение глюкозо-6-фосфатазы в тканях // Биохимический анализ. Тбилиси: Изд-во Тбил. ун-та. 1951. Ч. 2. С. 170–179.
- Бабурин Е.А.* Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М.: Наука, 1972. 145 с.
- Баканов А.И.* Обзор существующих подходов к районированию водохранилищ // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. 1990. Вып. 62(65). С. 3–16.
- Баранникова И.Л.* О нейрогуморальной регуляции миграций проходных рыб в связи с их поведением в условиях гидростроительства // Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений. Л.: Наука, 1967. С. 99–106.
- Баранникова И.Л.* Функциональные основы миграций рыб. Л.: Наука, 1975. 210 с.
- Белоголова Л.А.* Динамика численности и распределения молоди воблы, леща и судака в Северном Каспии // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 6. С. 924–935.
- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К.* Экология: Особи, популяции и сообщества. В 2 т. Т. 1. М.: Мир, 1989. 546 с.
- Брагинская Р.Я.* К вопросу о развитии черноспинки и волжской сельди // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1957. Вып. 16. С. 171–180.
- Васнецов В.В.* Особенности движения и деятельности плавников леща, воблы и сазана в связи с питанием // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана. М.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 7–53.
- Васнецов В.В.* Происхождение нерестовых миграций проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 227–241.
- Веселов А.Е., Калюжин С.М.* Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
- Герасимов Ю.А., Поддубный С.А.* Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. ИБВВ. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. 1999. 172 с.
- Гербельский Н.Л.* Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб // Биологическое значение и функциональная детерминация поведения животных. М.: Наука, 1965. С. 23–31.
- Горин А.Н.* Распределение ранней молоди рыб в Воткинском водохранилище // Покатная миграция рыб. М., 1985. С. 155–171.
- Граевская Б.М., Золоторева Н.Н.* Различия в метаболизме диких и лабораторных больших песчанок // Экология. 1985. № 4. С. 54–58.

Григораш В.А., Спановская В.Д., Лебедева Т.Ф. Обеспеченность пищей сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Можайского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 3 (74). С. 504–512.

Дегтярева Н.Г. Покатная миграция и распределение молоди карповых, окуневых и сельдевых рыб в реке Волге ниже плотины Волгоградского гидроузла. Дис. ... канд. биол. наук. 1991. 258 с.

Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишнев: Молд. сов. энц. 1989. 408 с.

Дислер Н.Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Наука, 1960. 228 с.

Дмитриева Е.Н. Сравнительный анализ этапов развития судака *Lucioперca lucioперca* Linne Волги, Дона и Кубани // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1960. Вып. 25. С. 99–136.

Еремеева Е.Ф. Сравнение этапов развития леща *Abramis brama* (L.) кубанских лиманов, Волги и Дона // Там же. 1960. Вып. 25. С. 25–36.

Жадин В.И. Жизнь пресных вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 540 с.

Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз. 1961. С. 156–195.

Жидовинов В.И. К вопросу о продольном распределении молоди рыб в период покатной миграции в Волге // Науч. тр. Гидропроекта. 1982. № 80. С. 94–102.

Жидовинов В.И. Особенности покатной миграции молоди карповых, окуневых и сельдевых рыб как основа экологических способов их защиты в дельте р. Волги: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 238 с.

Жидовинов В.И., Дегтярева Н.Г., Тарадина Д.Г., Хара Р. Экологические особенности распределения молоди рыб в прибрежье. // Охрана и воспроизводство рыбных запасов бассейна Каспийского моря. М., 1986. С. 90–96.

Жидовинов В.И., Орлова Э.Л., Дегтярева Н.Г. Некоторые особенности распределения покатной молоди рыб в дельте р. Волги // Комплексное использование водных ресурсов и охрана окружающей среды. Сб. науч. трудов Гидропроекта. М.: 1985. Вып. 99. С. 147–149.

Зернов С.А. Общая гидробиология. М.: Изд-во АН СССР. 1949. 312 с.

Казаков Р.В., Веселов А.Е. Закономерности смолтификации атлантического лосося // Атлантический лосось. СПб.: Наука, 1998. С. 195–241.

Казанчев Е.Н. Рыбы Каспийского моря. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 168 с.

Кириллов П.И. Суточная динамика питания личинок плотвы в период их покатной миграции в реке Б. Коша // Вопросы морфологии и экологии животных. Тверь, 1997. С. 34–39.

Кириллов П.И. Питание личинок плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) в период интенсивной покатной миграции // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. Вып. 6. С. 828–834.

Киселев И.А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 4, ч. 1. С. 183–265.

Коблицкая А.Ф. Сезонные миграции молоди рыб в низовьях дельты Волги в период, предшествующий зарегулированию стока // Тр. Астрахан. гос. заповедника. 1958. Вып. 4. С. 209–235.

Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 208 с.

Коган А.В. Сравнительная характеристика питания молоди окуня Верхней Волги в условиях разного течения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 4. С. 19–30.

Коган А.В., Некрасова Н.П., Попова И.К. Особенности питания плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и окуня *Perca fluviatilis* (L.) в период покатной миграции в реке // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 3. С. 508–517.

Конобеева В.К., Поддубный А.Г. К прогнозированию распределения ранней молоди рыб в водоеме // Там же. 1982. Т. 22, вып. 4. С. 619–625.

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высш. шк., 1986. Вып. 16. 472 с.

Крыжановский С.Г. Материалы по развитию сельдевых рыб // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1956. Вып. 17. С. 1–254.

Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н., Смирнова Е.Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidae) // Там же. 1953. Вып. 10. С. 3–139.

Кузицин К.В., Пустовит О.П., Павлов Д.С., Савваитова К.А. Морфобиологические особенности покатной молоди микижи *Parasalmo mykiss* из некоторых рек Западной Камчатки в связи со смолтификацией // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42, вып. 6. С. 751–762.

Кузнецова В.М. Закономерности распределения молоди промысловых рыб в районах водозаборных сооружений на Чардарьинском водохранилище // Распределение и экологические способы защиты молоди рыб. М., 1980. С. 77–89.

Лабас Ю.А. Сенсорно-этологические основы пищевой избирательности у рыб – эврифагов // Распределение и поведение рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1992. С. 165–216.

Ланге Н.О. Этапы развития плотвы в различных экологических условиях // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1960. Вып. 28. С. 5–40.

Легкий Б.П., Павлов Д.С. Индивидуальная изменчивость фотореакции личинок плотвы в связи с их покатной миграцией // Экология. 1987. № 5. С. 53–58.

Липин А.Н. Пресные воды и их жизнь. М.: Учпедгиз, 1950. 408 с.

Лунандин А.И. Влияние турбулентности на локомоторные показатели рыб // Тез. докл. I конгр. ихтиологов Росси (г. Астрахань). М.: ВНИРО, 1997. С. 197–198.

Лунандин А.И. Роль гидравлической неоднородности среды в поведении и распределении пресноводных рыб // Поведение рыб: Материалы докладов Междунар. конф. Борок, Россия, 2005 г. М.: АКВАРОС, 2005. С. 291–298.

Лунандин А.И., Кириллов П.И. Питание рыб в потоке при различных скоростях течения // Там же. 2005. С. 298–302.

Мак-Фарленд Д. Поведение животных, психобиология, этология и эволюция. М.: Мир, 1988. 519 с.

Мантейфель Б.П. Адаптивное значение периодических миграций подводных организмов // Вопр. ихтиологии. 1959. Вып. 13. С. 3–15.

Марти Ю.С. Промысловая разведка рыбы. М.: Пищепромиздат, 1948. 140 с.

- Мартин Ю.С. Некоторые итоги изучения миграций рыб советскими ихтиологами // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7, вып. 5. С. 906–916.
- Матлина Э.Ш., Вайсман С.М., Быховская К.М., Васильев В.Н. Механизмы нарушения синтеза катехоламинов в надпочечниках крыс при физическом утомлении // Бюл. эксперим. биологии и медицины. 1975. Т. 79, № 5. С. 34–36.
- Медников Б.М. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 15–26.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Митанс А.Р. Условия смолтификации, динамика ската и численность покатников лосося в реке Салаца// Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1967. Вып. 2. С. 35–52.
- Михеев В.Н. Связь питания с распределением и покатной миграцией у сеголетков рыб в водохранилище // Покатная миграция рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. С. 87–108.
- Михеев В.Н. Повышение доступности для молодых рыб водных беспозвоночных при нарушении их поведения // Поведение водных беспозвоночных: Материалы IV Всесоюз. симп., Борок, 1983 / ИБВВ АН СССР. Андропов, 1986. С. 18–22.
- Михеев В.Н., Пакульская Д.С. Двигательная активность в пищедобывательном поведении личинок *Hemigrammus caudovittatus* // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 6. С. 1007–1013.
- Михеев В.Н., Пакульская Д.С. Изменчивость характеристик пищевого поведения рыб // Экспериментальные и полевые исследования поведения и распределения рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989. С. 5–24.
- Нездолий В.К., Кириллов П.И. Покатная миграция и распределение ранней молодежи карповых рыб в реках Держе и Шоше // Вопросы морфологии и экологии животных. Тверь: гос. ун-т, 1997. С. 12–34.
- Нестеров В.Д. Поведение молодежи атлантического лосося *Salmo salar* в период покатной миграции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.
- Нечаев И.В., Лабас Ю.А. Динамика и роль биогенных моноаминов в процессе развития икры, личинок и мальков костистых рыб // Докл. АН СССР. 1990. Т. 29, № 2. С. 500–504.
- Нечаев И.В., Легкий Б.П., Попова И.К. Динамика катехоламинов и поведение в раннем онтогенезе личинок *Rutilus rutilus* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1994. Т. 30, № 1. С. 96–100.
- Нечаев И.В., Павлов Д.С., Глухова Е.В. Эффект взаимодействия эмбрионов плотвы в кладке и постэмбриональные последствия этих взаимодействий // Докл. РАН. 2000. Т. 374, № 6. С. 839–842.
- Нечаев И.В., Павлов Д.С., Лабас Ю.А., Легкий Б.П. Динамика катехоламинов в раннем онтогенезе и развитие некоторых поведенческих реакций у молодежи *Acquidens pulcher* (Cichlidae) // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. С. 822–838.
- Никольский Г.В. Экология рыб. 3-е изд. М.: Высш. шк., 1974. 366 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л.: Гидрометеоздат, 1977. 511 с.
- Павлов Д.С. Особенности миграций молодежи полупроходных рыб // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6, вып. 3(40). С. 528–539.

- Павлов Д.С. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука, 1970. 148 с.
- Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.
- Павлов Д.С., Барекян А.Ш., Рипинский И.И. и др. Экологический способ защиты рыб на повороте струй открытого потока. М.: Наука, 1982. 112 с.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. и др. Покатная миграция молоди лососевых рыб и круглоротых в бассейне реки Утхолок // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII Междунар. науч. конф., посвящ. 25-летию организации Камчат. отд. Ин-та биологии моря. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2006. С. 112–115.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Островский М.П. Влияние расположения зоны изъятия стока на покатную миграцию рыб (на примере Шекснинского водохранилища и Лозско-Азатского озера). М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1991. 142 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И. Влияние освещенности на отношение личинок плотвы (*Rutilus rutilus*) к потокам с различной турбулентностью // Докл. РАН. 1998. Т. 358, № 5. С. 710–712.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Дегтярева Н.Г., Дедов А.М. Роль турбулентности в формировании распределения покатной молоди рыб (ранних личинок) на широких и узких участках водотока // Там же. 1995. Т. 341, № 6. С. 842–845.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 1999. 256 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Механизмы покатной миграции рыб // Поведение рыб: Материалы докл. Междунар. конф., Борок, Россия, 2005 г. М.: АКВАРОС, 2005. С. 420–426.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В., Золотарева Н.Н. Физиолого-биохимический статус молоди плотвы (*Rutilus rutilus* L.) из двух фенотипических группировок // Докл. РАН. 2001а. Т. 381, № 5. С. 713–717.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Тарадина Д.Г. Связь вертикального распределения молоди рыб при покатной миграции с их плавучестью и турбулентностью потока // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, вып. 4. С. 532–538.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Тарадина Д.Г., Хара Р. Суточная динамика плавучести молоди карповых и окуневых рыб в связи с их покатной миграцией в дельте реки Волги // Там же. 1996. Т. 36, вып. 6. С. 847–850.
- Павлов Д.С., Маслова Е.А. Покатная миграция и питание молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в северной части ареала на Камчатке // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 3. С. 314–326.
- Павлов Д.С., Михеев В.Н., Василев М.В. и др. Питание, распределение и миграция молоди рыб из водохранилища «Александр Стамболийски» (НРБ). М.: Наука, 1988. 120 с.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоровская Р.П., Островский М.П. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
- Павлов Д.С., Нечаев И.В., Лупандин А.И. и др. Гормональные механизмы покатной миграции личинок плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38, вып. 2. С. 257–266.

- Павлов Д.С., Пахоруков А.М. Биологические основы защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения. М.: Пищ. пром-сть, 1973. 208 с.
- Павлов Д.С., Попова И.К., Легкий Б.П. Размерные отличия молоди плотвы из прибрежных и русловых участков реки в период ее покатной миграции // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 2. С. 255–263.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир, 2001б. 200 с.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А., Штаф Л.Г. Влияние степени турбулентности потока на величину критической скорости течения для рыб // Докл. АН СССР. 1982. Т. 267, № 4. С. 1019–1021.
- Павлов Д.С., Тюрюков С.Н. Гидродинамический механизм ориентации рыб в потоке воды // Рыбоводство. 1986. № 1. С. 32–33.
- Павлов Д.С., Тюрюков С.Н. Роль гидродинамических стимулов поведения и ориентации рыб вблизи препятствий // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 3. С. 303–314.
- Павлов Д.С., Штаф Л.Г. Распределение покатной молоди рыб в реке градиентном потоке // Докл. АН СССР. 1981. Т. 260, № 2. С. 509–512.
- Перцева М.Н. Молекулярные основы развития гормонокомпетентности. Л.: Наука, 1990. 250 с.
- Попова И.К., Легкий Б.П. Покатная миграция молоди плотвы и гольяна, влияние на нее абиотических и биотических факторов среды и особенностей поведения каждого вида // Поведение и распределение рыб. М.: Наука, 1984. С. 48–74.
- Попова И.К., Легкий Б.П. Дифференциация молоди плотвы *Rutilus rutilus* и гольяна *Phoxinus phoxinus* на прибрежные и русловые группировки // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, вып. 3. С. 437–441.
- Протасов В.Р. Зрение и близкая ориентация рыб. М.: Наука, 1968. 204 с.
- Пустовит Н.С., Пустовит О.П. Некоторые гематологические показатели молоди камчатской микижи *Parasalmo mykiss* // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45, вып. 5. С. 680–688.
- Радаков Д.В. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука, 1972. 174 с.
- Савваитова К.А. Популяционная структура вида *Salmo mykiss* Walb. в пределах естественного ареала // Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15, вып. 6. С. 987–997.
- Савваитова К.А. Арктические гольцы: (Структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат. 1989. 224 с.
- Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 168 с.
- Скоробогатов М.А., Лунандин А.И., Павлов Д.С. Влияние скорости течения и интенсивности турбулентности на распределение плотвы *Rutilus rutilus* в потоке воды // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36, вып. 5. С. 687–692.
- Скоробогатов М.А., Павлов Д.С., Лунандин А.И., Скоробогатов А.М. Особенности поведения плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) в условиях градиента интенсивности турбулентности по глубине потока // Докл. РАН. 2000. Т. 370, N 2. С. 281–285.

Танасийчук В.С. Миграция мальков воблы и леща через култучную зону и авандельту Волги // Тр. КаспНИРО. 1950. Т. 11. С. 167–200.

Тарадина Д.Г. Роль плавучести рыб и турбулентности потока в формировании вертикального распределения покатной молоди в реках: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 238 с.

Тарадина Д.Г., Лунандин А.И. Плавучесть молоди рыб как один из механизмов их вертикального распределения при покатных миграциях // Сб. тез. докл. II Всерос. совещ. по поведению рыб. Борок. ИБВВ РАН, 1996. С. 98.

Тарадина Д.Г., Лунандин А.И., Дегтярева Н.Г. О механизме вертикального распределения молоди рыб при их покатной миграции на Нижней Волге // Биологические ресурсы Каспийского моря: Тез. докл. Первой Междунар. конф. (сентябрь, 1992). Астрахань, 1992. С. 412–414.

Тарадина Д.Г., Павлов Д.С., Лунандин А.И. Связь вертикального распределения молоди рыб при покатной миграции с их плавучестью и турбулентностью потока // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, вып. 4. С. 532–537.

Тимм В.Я., Тимм Т.Э. О терминологии озерной бентали // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 6. С. 40–45.

Ткачук В.А. Введение в молекулярную биологию. М.: Изд-во МГУ, 1983. 256 с.

Фомичев О.А. Анализ биотопного распределения молоди рыб в прибрежной зоне разнотипных водотоков дельты Волги // Охрана и возобновление гидрофлоры и ихтиофауны. Новочеркасск: НГМА, 1999. С. 22–34. (Тр. Акад. водохранилищ; Вып. 2).

Фомичев О.А. Распределение молоди рыб в прибрежной зоне водотоков дельты Волги и его связь с покатной миграцией: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 238 с.

Фортунов М.А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатель его режима // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1959. Т. 2. № 5. С. 123–141.

Цветков В.И. Реакция рыб на изменение давления и некоторые особенности их гидростатики // Основные особенности поведения и ориентации рыб. М.: Наука, 1974. С. 188–222.

Чугунов Н.Л. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района // Тр. Астрахан. науч. рыбохоз. станции. 1928. Т. 6, вып. 4. С. 1–282.

Чурунов В.Н., Тарадина Д.Г., Фомичев О.А. и др. Методика сбора и обработки материалов по пространственно-временной структуре распределения молоди рыб в водотоках Нижней Волги. Астрахань: КаспНИРХ, 1999. 12 с.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: Теория стабилизирующего отбора. 2-е изд. М.: Наука, 1968. 451 с.

Шмидт П.Ю. Миграция рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1947. 361 с.

Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1972. 368 с.

Шустов Ю.А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 1983. 152 с.

Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 336 с.

- Arnold G.P. Rheotropism in fishes // Biol. Rev. 1974. Vol. 49. P. 515–576.
- Clay C.H. Design of fishways and other fish facilities / Dep. of Fish. Ottawa, 1961. 301 p.
- Clay C.H. Design of fishways and other fish facilities. 2nd ed. Boca Raton (Florida): Lewis, 1995. 248 p.
- Cunjak R.A. Comparative feeding, growth and movements of Atlantic salmon parr from riverine and estuarine environments // Ecol. Freshwater Fish. 1992. Vol. 1. P. 26–34.
- Dijkgraaf S. The functioning and significance of the lateral line organs // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1962. Vol. 38, N 1. P. 51 – 105.
- Dijkgraaf S. Über die Bedeutung der Weberschen Knochel für die Wahrnehmung von Schwankungen des hydrostatischen Druckes // Ztschr. vergl. Physiol. 1941. Bd. 28. S. 389–401.
- Ellis P.E. Social aggregation and gregarious behaviour in hoppers of *Locusta migratoria* – Migratorioides (R. and F.) // Behaviour. 1953. Vol. 5. P. 225–256.
- Ellis P.E. Changes in the social aggregation of locust hoppers with changes in rearing conditions // Anim. Behaviour. 1964. Vol. 11. P. 1071–1072.
- Faure J.C. The phases of locusts in South Africa // Bull. Entomol. Res. 1932. Vol. 23. P. 293–405.
- Fontaine M. Du déterminisme physiologique de migrations // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1954. Vol. 29, N 4.
- Gray J. Pseudo-rheotropism in fishes // J. Exp. Biol. 1937. Vol. 14. P. 95–103.
- Gross M.R. Evolution of diodromy in fishes // Amer. Fish. Soc. Symp. 1987. Vol. 1. P. 14–25.
- Gross M.R. Evolution of alternative reproductive strategies frequency-dependent sexual selection in male bluegill sunfish // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1991. Vol. 332. P. 59–66.
- Harden J.F.R. Fish migrations. L.: Arnold, 1968. 325 p.
- Herter K. Fischdressuren und ihre sinnesphysiologische Grundlagen. B.: Akad.-Verl., 1953.
- Hoar W.S. The physiology of smolting salmon // Fish Physiol. B. 1988. Vol. 11. P. 275–343.
- Jonsson B., Jonsson N. Partial migration niche shift versus sexual maturation in fishes // Rev. Fish. Biol. and Fisheries. 1993. Vol. 3. P. 348–365.
- Kalleberg H. Observation in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.) // Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. 1958. N 39. P. 55 –98.
- Kazakov R.V. Juvenile atlantic salmon in the Varzuga River // J. Fish Biol. 1994. Vol. 45. P. 467–477.
- Klemetsen A., Amundsen P-A., Dempson J.B. et al. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): A review of aspects of their life histories // Ecol. of Freshwater Fish. 2003. N. 12. P. 1–59.
- Kuzmin S.L. The Ecology and Evolution of amphibian cannibalism // J. Bengal Natur. Hist. Soc. 1991. Vol. 10, N 2. P. 11–27.
- Loury O.H., Resenbrough N.Y., Far F.L., Randall R.J. Protein measurement with the Folin fenol reagent // J. Biol.Chem. 1951. Vol. 193. P. 265–267.
- Lupandin A.I., Kirillov P.I., Pavlov D.S. Experimental study of feeding of the dace *Leuciscus leuciscus* at different current velocities // J. Ichthyol. 2003. Vol. 43, suppl. 2. P. 255–258.

Lupandin A.I., Kirillov P.I., Pavlov D.S. Effectiveness of chub' feeding *Leuciscus cephalus* under effect of different water current velocities and food concentration // *Ibid.* 2004. Vol. 44, suppl. 2. P. 170–174.

Lyon E.P. On rheotropism. 1. Rheotropism in fishes // *Amer. J. Physiol.* 1904. Vol. 12, N 2. P. 149–161.

Lyon E.P. Rheotropism in fishes // *Biol. Bull.* 1905. Vol. 8. P. 38–52.

Meek A. The migration of fishes. L., 1916. 427 p.

Metcalfe N.B., Huntingford F.A., Thorpe J.E. Social effects on appetite and development in atlantic salmon // *World Aquaculture Workshops.* 1992. N 2. P. 29–40.

Moore J. Parasites and the behaviour of animals. Oxford: (Oxford Univ. press), 2002. 295 p.

Nechaev I.V. Ontogenetic aspects of social behaviour in fish // *Comparative physiology and biochemistry.* Tokyo, 1992. P. 348.

Nelson N. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose // *J. Biol. Chem.* 1944. Vol. 153, N 2. P. 375–380.

Nordlie R.C. Multifunctional hepatic glucose-6-phosphatase and the «tuning» of blood glucose levels // *Trends. Biochem. Sci.* 1976. Vol. 9, N 11. P. 199–202.

Northcote T.G. Migratory strategies and production in freshwater fishes // *Ecology and freshwater fish productivity.* Oxford etc., 1978. P. 326–359.

Pavlov D.S. Structures assisting the migration of non-salmonid fish, USSR // *FAO Fish. Techn. Pap.* 1989. Vol. 308. P. 1–97.

Pavlov D.S. The downstream migration of young fishes in river: (Mechanisms and distribution) // *Folia zool.* 1994. Vol. 43, N 3. P. 193–208.

Pavlov D.S., Kostin V.V., Lupandin A.L. Development of downstream migration in roach larvae (*Rutilus rutilus* L.): The role of locomotor activity // *Russ. J. Aquatic Ecol.* 1997. Vol. 7, N 1. P. 75–82.

Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I. et al. Downstream migration of juveniles of kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utholok and Kol Rivers (Western Kamchatka) // *J. Ichtyol.* 2005. Vol. 45, suppl. 2. P. S185–S198.

Pavlov D.S., Lupandin A.I., Fomichev O.A. Distribution of fish juveniles in the coastal zone of water courses of the Volga Delta and its relationship to downstream migration // *Ibid.* 2002. Vol. 42, suppl. 2. P. 234–256.

Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V. et al. Downstream migration and behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from twp phenotypic groups // *Ibid.* 2001. Vol. 41, suppl. 2. P. 133–179.

Power G. Estimating production, food supplies and consumption by juvenile atlantic salmon (*Salmo salar*): Production of juvenile atlantic salmon in natural waters // *Fish. Aquat. Sci.* 1993. N 1118. P. 163–174.

Power G., Power M.V., Dumas R., Gordon A. Marine migrations of atlantic salmon from rivers in Ungava Bay // *Amer. Fish. Soc. Symp.* 1987. N 1. P. 364–376.

Quin T.P. The behavior and ecology of pacific salmon trout. Ottawa: Univ. of Wash. press, 2005. 232 p.

Reisen W.K. The influence of organic drift on food habits and life history of the yellow shiner, *Notropis lutipinnis* (Jordan and Brayton) // *Amer. Midland Natur.* 1972. Vol. 88, N 2. P. 376–383.

Ruthener F. Grundris der Limnologie. B., 1962. 212 S.

Scheuring L. Die Wanderung der Fische. I // *Ergebn. Biol.* 1928. Bd. 3. S. 405–691.

Shapovalov L., Taft A.C. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management // *Fish. Bull. Calif. Dep. Fish. Game.* 1954. N 98. P. 375.

Sweatman H.P.A. Influence of conspecifics on choice of settlement sites by larvae of two pomacentrid fishes (*Dascyllus aruanus* and *D. reticulatus*) on coral reefs // *Mar. Biol.* 1992. Vol. 75. P. 225–229.

Thorpe J.E. Downstream movements of juvenile salmonids: a forward speculative view // *Mechanisms of migration in fishes.* N.Y.; L.: Plenum press, 1982. P. 387–395.

Thorpe J.E. Smolting versus residency developmental conflicts in salmonids // *Amer. Fish. Soc. Symp.* 1987. N 1. P. 244–252.

Thorpe J.E. Developmental variation in salmonid populations // *J. Fish Biol.* 1989. Vol. 35, supp. A. P. 295–303.

Trefethen P. Man's impact on the Columbia River // *River ecology and man.* N.Y.; L.: Acad. press, 1972. P. 77–98.

Van der Kleij B.J. A rapid determination of glycogen in tissues // *Biochim. et biophys. acta.* 1951. Vol. 7. P. 481–482.

Wedemeyer G.A. 1996. *Physiology of fish in intensive culture systems* N.Y.: Thompson: Chapman and Hall, 232 p.

Woodhead A.D. The migration of fish // *World Fish.* 1963. Vol. 2, N 4. P. 36–38.

Wootton R.J. Introduction tactics and strategies in fish reproduction // *Fish reproduction Strategies and tactics* / Ed. G.W. Potts and R.J. Wootton. L.: Acad. press, 1984. P. 1–12.

Wootton R.J. *Ecology of teleost fishes.* 2nd ed. L.: Kluwer, 1998. 386 p.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1	
ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МЕХАНИЗМАХ ПОКАТНЫХ МИГРАЦИЙ МОЛОДИ РЫБ	10
1.1. Предпосылки покатной миграции молоди рыб	10
1.2. Механизмы реализации покатной миграции	1
1.3. Механизмы формирования пространственного распределения покатной молоди	17
Глава 2	
МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	21
2.1. Объекты исследований	23
2.2. Методы наблюдений и сбора ихтиологического материала	24
2.3. Методика исследований поведения молоди рыб	25
2.4. Методика биохимических исследований икры и личинок	25
2.5. Объем материала	28
Глава 3	
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛОДИ РЫБ В РЕКЕ	31
3.1. Экологическая зональность рек	31
3.2. Динамика распределения молоди рыб в прибрежье водотоков Нижней Волги	34
3.3. Распределение и поведение личинок плотвы в одной из малых рек Верхней Волги	49
Глава 4	
ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ МОЛОДИ ПЛОТВЫ И ИХ СВЯЗЬ С ПОКАТНОЙ МИГРАЦИЕЙ (БИОХИМИЧЕСКИЙ АСПЕКТ)	54
4.1. Биохимические индикаторы группировок молоди плотвы	55
4.2. Устойчивость фенотипических группировок молоди плотвы	62
4.3. Механизмы ранней дифференцировки в популяции плотвы	65
4.4. Роль метаболических процессов в миграционном поведении молоди плотвы	69

Глава 5

МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПРЕДПОСЫЛОК ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ	77
5.1. Экспериментальное разделение личинок плотвы на фенотипические группировки	77
5.2. Двигательная активность личинок плотвы в щелевых камерах ..	82
5.3. Двигательная активность личинок плотвы в установке «рыбоход»	88
5.4. Влияние освещенности на скорость перемещения личинок плотвы	90
5.5. Суточная ритмика двигательной активности личинок плотвы	94
5.6. Реопреферendum личинок плотвы	96
5.7. Суточная динамика плавучести молоди рыб	103
5.8. Особенности питания личинок плотвы в период покатной миграции	106
5.9. Интенсивность питания рыб в потоке и в стоячей воде	111
5.10. Поведение личинок плотвы с разной накормленностью в щелевых камерах	118
5.11. Суточная динамика перемещений мигрантов и резидентов плотвы в прибрежье реки	120

Глава 6

МЕХАНИЗМЫ НЕЙТРАЛИЗАЦИИ РЕОРЕАКЦИИ	128
6.1. Оптомоторная реакция мигрантов и резидентов	128
6.2. Плавательная способность мигрантов и резидентов	132

Глава 7

МЕХАНИЗМЫ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОКАТНОЙ МОЛОДИ	139
7.1. Гидравлическая неоднородность среды и ее роль в пространственном распределении рыб	139
7.2. Турбулентность потока как механизм горизонтального распределения покатной молоди	142
7.3. Плавучесть молоди и турбулентность потока как механизмы вертикального распределения покатников	149

Глава 8

МЕХАНИЗМЫ ПРЕКРАЩЕНИЯ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ МОЛОДИ	160
8.1. Суточная динамика перемещения рыб из руслового потока в прибрежье	160
8.2. Факторы, вызывающие прекращение покатной миграции молоди	166

Глава 9

СТРАТЕГИИ ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ РЕЧНЫХ РЫБ И МЕХАНИЗМЫ РЕАЛИЗАЦИИ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ	172
9.1. Покатная миграция молоди плотвы в разные периоды онтогенеза	172
9.2. Стратегии поведения мигрантов и резидентов.....	176
9.3. Роль трофического фактора в формировании покатной мигра- ции молоди плотвы	180
9.4. Детерминизм, механизмы и типы покатной миграции молоди речных рыб	182
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	191
ЛИТЕРАТУРА	197

CONTENT

Introduction	5
Chapter 1	
GENERAL MECHANISMS OF YOUNG FISH DOWNSTREAM MIGRATION	10
1.1. Prerequisites of young fish downstream migration	10
1.2. Mechanisms bringing about downstream migration	11
1.3. Mechanisms forming spatial distribution of young fish during their downstream migration	17
Chapter 2	
MATERIALS AND METHODS	21
2.1. Objects of the investigation	23
2.2. Methods of ichthyological sampling	24
2.3. Methods of the investigation of young fish behavior	25
2.4. Methods of biochemical analysis of roach eggs and larvae	25
2.5. Collected data (totalsum)	28
Chapter 3	
DISTRIBUTION OF YOUNG FISH IN THE RIVER	31
3.1. Ecological zones of rivers	31
3.2. Dynamics of young fish distribution in a nearshore zone of the Lower Volga River	34
3.3. Distribution and behavior of roach larvae in one of the tributaries of the Upper Volga River	49
Chapter 4	
PHENOTYPIC GROUPS OF YOUNG ROACH RELATED TO THEIR DOWNSTREAM MIGRATION (BIOCHEMICAL ASPECTS) ...	54
4.1. Biochemical characteristics of spatially segregated groups of young roach	55
4.2. Stability of phenotypic groups of young roach	62
4.3. Mechanisms of early differentiation within a roach population	65
4.4. Role of metabolic processes in migration behavior of young roach	69

Chapter 5	
MECHANISMS FORMING PREREQUISITES OF DOWNSTREAM MIGRATIONS	77
5.1. Experimental splitting of roach larvae into phenotypic groups	77
5.2. Motor activity of roach larvae in the experimental «Slot chamber»	82
5.3. Motor activity of roach larvae in the «Fishway» device	88
5.4. Effect of illumination on the swimming speed of roach larvae	90
5.5. Diurnal dynamics of motor activity of roach larvae	94
5.6. Rheo-preference of roach larvae	96
5.7. Diurnal dynamics of young fish buoyancy	103
5.8. Feeding of the roach larvae during their downstream migration	106
5.9. Intensity of fish feeding in the running and still water	111
5.10. Behavior of roach larvae with different satiation within the «Slot chambers»	118
5.11. Diurnal dynamics of movements of migrant and resident roach within a nearshore zone of the river	120

Chapter 6	
MECHANISMS OF NEUTRALIZATION OF RHEO-REACTION	128
6.1. Optomotor reaction of migrants and residents	128
6.2. Swimming performance of migrants and residents	132

Chapter 7	
MECHANISMS OF THE SPATIAL DISTRIBUTION OF YOUNG FISH DURING THEIR DOWNSTREAM MIGRATION	139
7.1. Hydraulic heterogeneity of fish habitats and its role in the forming of spatial distribution of young fish	139
7.2. Turbulence of the water flow as a mechanism of horizontal distribution of young fish during their downstream migration	142
7.3. Buoyancy of young fish and turbulence of the water flow as mechanisms of vertical distribution of young fish during their downstream migration	149

Chapter 8	
MECHANISMS OF CEASING OF THE YOUNG FISH DOWNSTREAM MIGRATION	160
8.1. Diurnal dynamics of fish transition from the main stream to the nearshore zone	160
8.2. Factors inducing the ceasing of the young fish downstream migration ...	166

Chapter 9	
BEHAVIORAL STRATEGIES OF FRESHWATER YOUNG FISH AND MECHANISMS BRINGING ABOUT THEIR DOWNSTREAM MIGRATION	172
9.1. Downstream migration of young roach in different periods of the ontogeny	172

9.2. Strategies of migration behavior of the roach larvae	176
9.3. The role of the trophic factor in the forming of the downstream migration of young roach	180
9.4. Determinism, mechanisms and types of downstream migration of freshwater young fish	182
CONCLUSION	191
REFERENCES	197

Pavlov D.S.

Mechanisms of Downstream Migrations of Young Fish Living in Rivers / D.S. Pavlov, A.I. Lupandin, V.V. Kostin ; [Ed. V.N. Mikheev] ; A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS. – Moscow : Nauka, 2007. – 213 p. – ISBN 978-5-02-034191-3.

The monograph is devoted to mechanisms of downstream migrations of young fish in rivers and based on long-term observations and experimental studies. Effects of abiotic and biotic environmental factors determining fish behavior during their migrations were investigated. Complex of behavioral and biochemical tests allowed to distinguish two phenotypic groups among young fish differed by their migrational state and behavioral strategies. New behavioral and physiological mechanisms controlling young fish downstream migration were revealed. Classification of the mechanisms is suggested. New factors and mechanisms determining diurnal dynamics of fish downstream migration are investigated. Underlying causes and types of downstream migrations were analyzed. Evolutionary and ecological significance of the downstream migration is discussed.

The book could be interesting for ichthyologists, hydrobiologists, specialists in the field of nature conservation and fishery, for lecturers and students.

Научное издание

Павлов Дмитрий Сергеевич
Лупандин Александр Иванович
Костин Василий Викторович

**МЕХАНИЗМЫ
ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ
МОЛОДИ РЕЧНЫХ РЫБ**

*Утверждено к печати
Ученым советом
Института проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
Редактор *Н.В. Протасова*
Художник *Ю.И. Духовская*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *Э.Б. Павлюк*
Корректоры *А.Б. Васильев, Р.В. Молоканова*

Подписано к печати 20.11.2007
Формат 60 × 90¹/₁₆. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 13,5. Усл.кр.-отг. 14,0. Уч.-изд.л. 13,0
Тип. зак. 4507

Издательство «Наука»
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90
E-mail: secret@naukaran.ru
www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП «Типография «Наука»
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА" РАН**

Магазины "Книга-почтой"

121099 Москва, Шубинский пер., 6; (код 495) 241-02-52 Сайт: www.LitRAS.ru
E-mail: info@litras.ru

197110 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 7 "Б"; (код 812) 235-40-64
ak@akbook.ru

**Магазины "Академкнига" с указанием букинистических отделов
и "Книга-почтой"**

690002 Владивосток, Океанский проспект, 140 ("Книга-почтой");
(код 4232) 45-27-91 antoli@mail.ru

620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой");
(код 343) 350-10-03 kniga@sky.ru

664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 ("Книга-почтой"); (код 3952) 42-96-20
aknir@irlan.ru

660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45; (код 3912) 27-03-90 akademkniga@bk.ru
220012 Минск, просп. Независимости, 72; (код 10375-17) 292-00-52, 292-46-52,
292-50-43 www.akademkniga.by

117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; (код 495) 124-55-00 akadkniga@nm.ru;
(Бук. отдел 125-30-38)

117192 Москва, Мичуринский проспект, 12; (код 495) 932-74-79

127051 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; (код 495) 621-55-96
(Бук. отдел)

117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90; (код 495) 334-72-98
akademkniga@naukaran.ru

105062 Москва, Б. Сапоглинищевский пер., 8 строение 4; (код 495) 624-72-19
(Бук. отдел)

630091 Новосибирск, Красный проспект, 51; (код 383) 221-15-60
akademkniga@mail.ru

630090 Новосибирск, Морской проспект, 22 ("Книга-почтой");
(код 383) 330-09-22 akdmn2@mail.nsk.ru

142290 Пушкино Московской обл., МКР "В", 1 ("Книга-почтой");
(код 49677) 3-38-80

191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57; (код 812) 272-36-65
ak@akbook.ru (Бук. отдел)

199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9-я линия, 16;
(код 812) 323-34-62 (Бук. отдел)

634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18;
(код 3822) 51-60-36 akademkniga@mail.tomsknet.ru

450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой"); (код 3472) 23-47-62,
23-47-74 akademkniga@ufacom.ru

450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 72-91-85 (Бук. отдел)

Коммерческий отдел, Академкнига. г. Москва

Телефон для оптовых покупателей: (код 495) 241-03-09

Сайт: www.LitRAS.ru

E-mail: info@litras.ru

Склад, телефон (код 499) 795-12-87

Факс (код 495) 241-02-77



Павлов Дмитрий Сергеевич – академик, профессор, доктор биологических наук, директор Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, заведующий кафедрой ихтиологии биофака МГУ. Область научных интересов: общая экология, поведение и миграции рыб. Автор более 350 работ, включая 24 монографии.



Лупандин Александр Иванович (1947–2006) – доктор биологических наук, специалист в области поведения рыб в гидравлически неоднородной среде, автор ряда важных разработок в рыбохозяйственной гидротехнике. Автор более 120 работ, включая шесть монографий.



Костин Василий Викторович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории поведения низших позвоночных Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Область научных интересов: миграционное поведение и распределение рыб. Автор более 30 работ, включая четыре монографии.

ISBN 978-5-02-034191-3



9 785020 341913 >

НАУКА