

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК НАЛИМА (*Lota lota* L., 1758) В ПОТОКЕ ВО ВРЕМЯ ДЛИТЕЛЬНОЙ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ

© 2019 г. А. Р. Копориков^а, *, В. Д. Богданов^а, **

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

*e-mail: Koporikov@mail.ru

**e-mail: Bogdanov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 01.03.2019 г.

После доработки 30.03.2019 г.

Принята к публикации 17.04.2019 г.

Изучали многолетние (с 1996 г. по 2018 г.) данные по распределению в потоке личинок налима на этапе эндогенного питания во время покатной миграции в нерестовых притоках р. Оби – реках Северная Сосьва (16 лет наблюдений), Сось, Войкар (по одному году наблюдений). Не подтверждено предположение о преобладании личинок в горизонтах потока в зависимости от скорости течения. Выявлено, что распределение зависит от стадии развития. На основании корреляции Спирмена и критерия Манна-Уитни показана зависимость стадии развития покатных личинок на учетном створе, опосредованная протяженностью покатной миграции, от максимального уровня затопления поймы в год преднерестовой миграции производителей. До начала физиологического функционирования плавательного пузыря молодь чаще встречается в нижних горизонтах потока, после – в верхних. Сразу после вылупления, благодаря наличию реореакции и отрицательного геотаксиса, личинки за счет мускульных усилий входят в зону активной турбулентности, которая в первые трое суток жизни является основным фактором, способствующим их поддержанию в толще воды.

Ключевые слова: личинки налима, поведение в потоке, уровень воды, гидродинамические факторы, скорость течения, турбулентность, нерестовая миграция, нерестилища

DOI: 10.1134/S0367059719050068

Налим (*Lota lota* L., 1758) – один из немногих пресноводных видов рыб, нерестящихся в зимний период. Развитие икры происходит подо льдом, при этом в водотоках места инкубации могут располагаться значительно ниже по течению от мест нереста [1]. Вылупление личинок начинается подо льдом при весеннем освежении воды. Массовый скат молоди, как правило, совпадает с началом ледохода [2].

Поведение личинок налима в начале покатной миграции имеет особенность – последовательное чередование вертикальных “свечек” и пассивного погружения вниз головой (поскольку относительная плотность личинок больше плотности воды). Такая приспособительная реакция уменьшает вероятность физических повреждений о субстрат [3]. В нашей работе [1] доказывается несостоятельность гипотезы положительного фототаксиса и оптомоторной реакции у вылупившихся личинок налима. Данная гипотеза [4–7] была выдвинута для объяснения двигательной активности личинок на стадии развития до образования функционирующего воздушного пузыря. Нами экспериментально показано [1], что личинки налима сразу после вылупления не проявляют ни

положительной, ни отрицательной реакции на освещение, а реагируют только на появление течения. При этом они начинают двигаться по вектору, противоположному притяжению Земли (реореакция с отрицательным геотаксисом). В то же время нами не ставится под сомнение наличие фотореакции у молоди налима после перехода на экзогенное питание.

Эксперименты по выявлению особенностей двигательной активности молоди налима показали [8], что в первые двое суток после вылупления при интенсивном освещении в стоячей воде личинки активны чуть более 10% времени, остальное время пассивно лежат на субстрате. Молодь в возрасте до одних суток преодолевает столб воды всего в 0.04 м. Спустя трое суток после вылупления начинает формироваться функционирующий плавательный пузырь, двигательная активность молоди в стоячей воде становится более интенсивной – до 72% времени и до 0.07 м водяного столба. В дальнейшем двигательная активность резко возрастает.

Таким образом, экспериментальные данные показывают, что у ранней молоди налима в есте-

ственной среде во время покатной миграции с мест инкубации икры к местам нагула могут работать два механизма поддержания личинок в толще воды: первый — движение за счет мускульных усилий поперек вектора течения воды, противоположное притяжению Земли (отрицательный геотаксис); второй — физиологические адаптации, реализуемые непосредственно перед этапом перехода на экзогенное питание личинок — выравнивание относительной плотности тела по отношению к плотности воды за счет формирования плавательного пузыря. В этой связи возникает вопрос, какой из механизмов в действительности играет определяющую роль в распределении личинок по горизонтам потока во время покатной миграции (т.е. при постоянном присутствии фактора течения)?

Цель настоящей работы — на основе многолетних исследований покатной миграции в крупнейшем нерестовом притоке нижней Оби выявить факторы, влияющие на распределение в потоке личинок полупроходного налима. Были выдвинуты две гипотезы: 1) распределение личинок налима в потоке зависит от скорости течения; 2) распределение личинок налима в потоке зависит от степени физиологического развития, определяемого периодом времени с момента вылупления.

Вопрос о соотношении пассивных и активных механизмов в покатной миграции молоди рыб был поднят Д.С. Павловым [9]. Наша работа основана на полевых наблюдениях и позволяет оценить изменения, происходящие в поведении личинок налима в природе на этапе эндогенного питания при изменяющихся условиях среды. Результаты работы могут быть использованы при разработке мероприятий по восстановлению численности и естественных мест обитания исчезающих популяций вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили на р. Северная Сосьва — левобережном нерестовом притоке нижней Оби — с 2000 г. по 2018 г. В 2007, 2008 и 2014 гг. наблюдение за поведением ранней молоди налима не осуществляли. Дополнительно был рассмотрен материал, собранный в 1996 г. на р. Сосьва и 2001 г. на р. Войкар.

Река Северная Сосьва (см. рис. 1) — крупный левый приток Оби длиной 866 км и площадью бассейна 89.7 тыс. км² [10]. В водосборе большую роль играет Уральский хребет. В Северную Сосьву и ее приток Ляпин впадают десятки горных рек, стекающих с Урала на его протяжении около 800 км. Имея в верхней части течения преимущественно осадочное питание, р. Северная Сосьва характеризуется водным режимом, зависимым от выпадения и таяния осадков на Урале. Весеннее

половодье нередко затягивается до августа, а осенью часто наблюдается второй подъем воды от осенних дождей. Наиболее крупные притоки Северной Сосьвы — реки Ляпин и Малая Сосьва. Река Ляпин течет с севера на юг. До ее впадения р. Северная Сосьва течет с юга на север, после — в юго-восточном направлении; ниже р. Малая Сосьва она протекает в долине Оби, приобретая одинаковый с ней характер гидрорежима.

Учетный створ на р. Северная Сосьва оборудован в 195 км от устья, где начинается район поймы с развитой соровой системой (ур. Б. Сабоклонд). Ширина русла в районе учетного створа — 400 м, наибольшая глубина в межень — 6 м, в паводок — 13.8 м. Скорость воды на створе за время наблюдений менялась от 0.4 до 1.1 м/с. Наблюдения за покатной миграцией ранней молоди налима на р. Северная Сосьва проводили с началом паводка (первая декада мая) и заканчивали после прекращения ската (последняя декада мая). В отдельные годы сроки наблюдений сдвигались в соответствии с фенологическими особенностями. Сбор материала по скату личинок осуществляли с использованием метода учета стока [11–14]. Всего за годы мониторинга на р. Северная Сосьва собрано 586 проб.

На р. Войкар (протяженность от истоков ручья Лёк-Хойла — 225 км, площадь бассейна — 8.1 тыс. км²) учетный створ оборудован в 36 км от устья (14 км выше пос. Вершина Войкар). Река Войкар, в отличие от других уральских нерестовых притоков, в предгорной части своего течения протекает через крупное мелководное оз. Варчато, которое отделяет верхние нерестилища (150 км и выше от устья — нерестилища на р. Танью) от средних (70 км от устья — район ур. Антенны) и нижних (35 км и выше от устья — район учетного створа). Отбор проб по распределению молоди в потоке в 2001 г. проводили до ледохода и начала первого пика ската — всего 12 проб. Максимальная глубина на стрежне реки в районе учетного створа в межень — 1.8 м, в паводок — 5.1 м. Скорость воды на створе менялась от 0.1 м/с во время начала ската и до 2.5 м/с во время паводка.

На р. Сосьва (протяженность — 185 км, площадь водосбора — 5.9 тыс. км²) наблюдения за скатом личинок проводили в 38 км от устья (район ур. Тусигорт). Верхняя граница нерестилищ в р. Сосьва расположена в 135 км от устья. Отбор проб по распределению молоди в потоке в 1996 г. проводили до ледохода и начала массового ската — всего 16 проб. За время наблюдений максимальная глубина на стрежне реки в районе учетного створа в межень — 2.4 м, в паводок — 5.3 м. Скорость воды на створе в период покатной миграции менялась от 0.3 до 0.7 м/с.

Для оценки распределения покатной молоди в горизонтах потока независимо от скорости те-

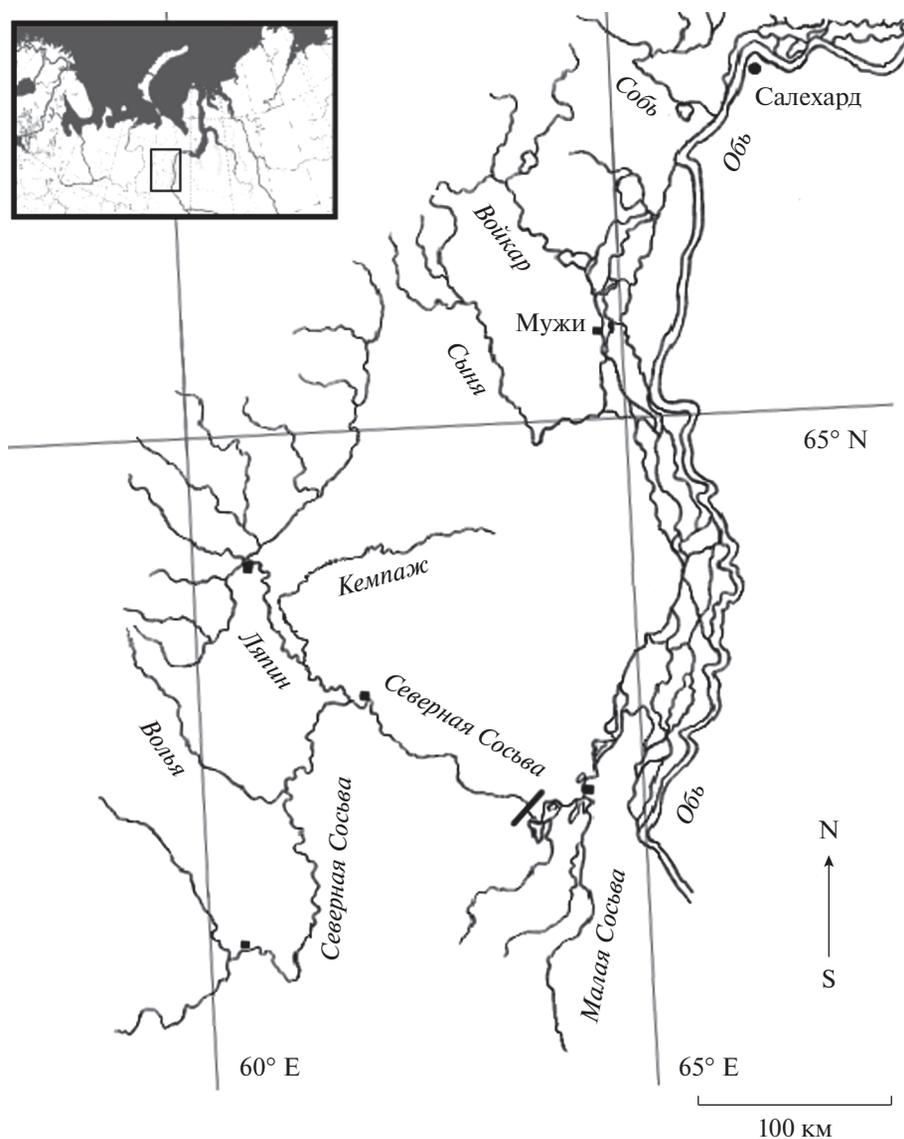


Рис. 1. Карта-схема района работ: учетный створ на р. Северная Сосьва отмечен поперечной линией, пересекающей русло реки в нижнем течении.

чения пользовались формулой, предложенной Д.С. Павловым [11, 13, 14]:

$$C_{100} = \frac{n}{tS_{IN}V_{river}k_{IN}} \times 100, \quad (1)$$

где C_{100} – концентрация рыб в потоке, прошедшем через ихтиопланктонную сеть (экз/100 м³); n – среднее число рыб (экз.) в пробах за время лова t ; t – время лова (с); S_{IN} – площадь входного отверстия ихтиопланктонной сети (ichthyoplankton net – IN) (м²); V_{river} – скорость течения в реке на месте установки ихтиопланктонной сети (м/с); k_{IN} – коэффициент эффективности фильтрации ихтиопланктонной сети, равный V_{IN}/V_{river} ; V_{IN} – скорость течения внутри ихтиопланктонной сети (м/с).

Экспериментально было установлено [11, 12], что эффективность фильтрации ихтиопланктонной сети меняется в зависимости от скорости потока, времени экспозиции и количества выносимых взвесей от 1.0 до 0.7. Применение коэффициента k_{IN} позволило при расчетах использовать только скорость течения в реке на месте установки ихтиопланктонной сети, подбирая величину коэффициента по эмпирическим графикам. Общая погрешность применяемого метода не превышала 40%, чаще была близка к 30% [12].

Пробы дрифта по открытой воде отбирали с поставленной в стандартных точках на якорь лодки (рис. 2). Применяемые для сбора конусные ихтиопланктонные сети были изготовлены из капронового мельничного газа № 21 и имели стан-

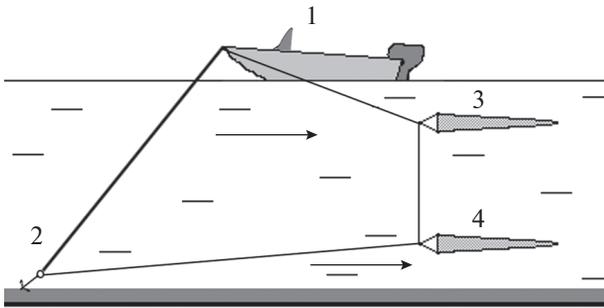


Рис. 2. Схема взятия проб покатной молоди налима в разных горизонтах потока: 1 – лодка, закрепленная с помощью якоря (2) на стандартной точке взятия проб; 3, 4 – конусные икhtiопланктонные сети в потоке; стрелками показано направление течения реки.

дартную площадь входного отверстия 0.25 м². Если в течение суток брали несколько проб для оценки вертикального распределения молоди, то данные усредняли отдельно для каждого горизонта. То же самое происходило с показателями скоростей течения. В исследовании были использованы данные по максимальному уровню затопления поймы, зафиксированные на гидропосту в пос. Мужы (ЯНАО).

Статистический анализ выполнен с использованием программы SPSS Statistics 17.0. Зависимость соотношения численности покатных личинок в горизонтах потока от средней скорости течения оценивали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена. За единицу измерений принимали одни сутки в год наблюдений или один год за весь период исследований. Оценку многолетних различий встречаемости покатных личинок в горизонтах потока на учетном створе, в зависимости от максимального уровня затопления поймы в год преднерестовой миграции производителей, проводили с помощью критерия Манна-Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение личинок налима в потоке в разные годы может сильно различаться (см. табл. 1). В отдельные годы (2006, 2011–2013, 2015, 2017, 2018 гг.) на учетном створе р. Северная Сосьва молодь преобладала в верхних слоях потока, но чаще (9 из 16 лет наблюдений) встречалась в придонных слоях. В 1996 г. на р. Собь и в 2001 г. на р. Войкар покатная молодь также чаще встречалась в придонных слоях потока.

Исходя из анализа распределения личинок по горизонтам воды, можно выделить несколько стандартизированных вариантов поведения покатной молоди налима в потоке:

- 1) на протяжении всей покатной миграции молодь преобладает в придонном горизонте потока (рис. 3а);
- 2) на протяжении всей покатной миграции молодь больше концентрируется в поверхностном горизонте (рис. 3б);
- 3) молодь чаще встречается в поверхностном горизонте в конце покатной миграции (3в);
- 4) молодь преобладает в поверхностном горизонте в начале миграции (3г) или середине.

Для проверки первой выдвинутой гипотезы было проанализировано распределение по горизонтам потока личинок и скоростей течения (см. табл. 1). При этом мы исходили из предположений, что чем выше скорость потока, тем активнее личинки должны двигаться в толще воды [1]. Таким образом, в годы, когда скорость воды была выше среднеемноголетних показателей (быстрое поступление талой воды в русло реки из водосборного бассейна в результате активного снеготаяния), большее число личинок должно встречаться в верхних слоях потока. В период открытого русла скорость течения, как правило, всегда выше в поверхностных слоях (см. табл. 1), что объясняется увеличенным сопротивлением о неровности субстрата водного потока [15]. На основании этой закономерности можно предположить, что в верхних горизонтах, где скорость воды больше, активнодвигающиеся личинки должны встречаться чаще.

Проведенный анализ материала показал, что: 1) корреляция многолетних показателей среднего соотношения численности покатных личинок в потоке в горизонтах поверхность/дно от средней скорости течения в соответствующий год очень слабая, статистически незначимая – $r_{sp} = 0.25$, $p = 0.340$, $n = 17$; 2) корреляции среднесуточных показателей численности личинок в поверхностном слое (в % от суммы двух горизонтов) от среднесуточной скорости течения в потоке за годы наблюдений, как правило, не имеют ярко выраженных и статистически значимых закономерностей в распределении молоди в толще воды (см. табл. 1).

Таким образом, объяснить особенности распределения личинок налима в потоке (в отдельные годы молодь может чаще встречаться в верхнем или нижнем горизонтах) только поведенческой реакцией на изменение скорости течения не представляется возможным. Первая выдвинутая гипотеза отклоняется.

Проверка второй гипотезы о связи возраста и встречаемости молоди в соответствующем горизонте потока нами была основана на экспериментальных наблюдениях за поведением личинок налима в течение нескольких первых суток после вылупления [8]. Физиология и поведение молоди резко меняются после третьих суток жизни: в возрасте до трех суток большую часть времени ли-

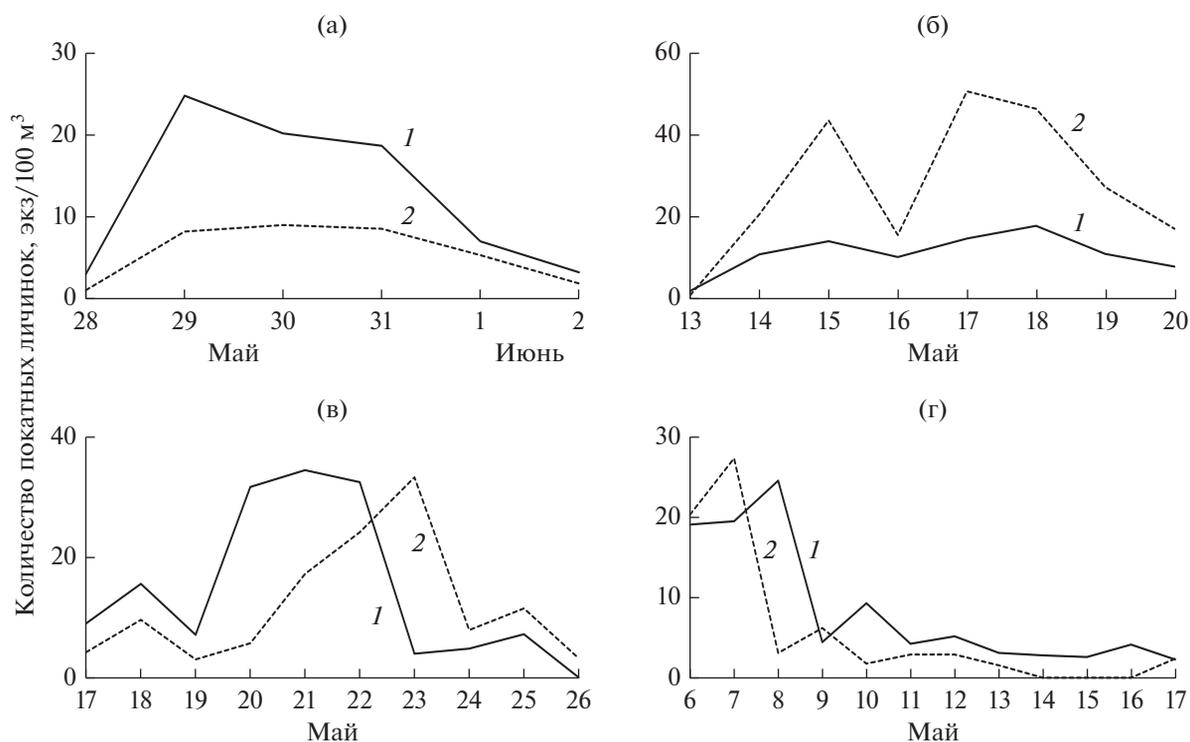


Рис. 3. Варианты распределения покатных личинок по горизонтам потока (1 – поверхность, 2 – дно): а – 2004 г.; б – 2012 г.; в – 2005; г – 2001 г.

чинки находятся в пассивном состоянии, после – в активном. На основании этого предположили, что если соотношение количества личинок в горизонтах поверхность/дно меньше единицы (см. табл. 1), то большая часть молоди имеет возраст до трех суток включительно; если соотношение количества личинок в горизонтах потока поверхность/дно больше единицы, то большая часть молоди имеет возраст от трех суток и больше. Такой подход делает более понятным смену преобладающего типа поведения личинок во время покатной миграции: чем дальше находятся от учетного створа используемые в конкретный год места нереста и места инкубации икры, тем дальше скатываются личинки налима и у них появляется физиологическая возможность для смены поведенческой реакции в потоке.

Нами было показано [2, 16], что если условия летнего нагула в пойме близки к оптимальным (высокий уровень затопления поймы и низкая температура воды), то производители имеют достаточные запасы жира (высокие значения гепатосоматического индекса – HSI), а их массовый подъем к местам нереста осуществляется уже после ледостава, ближе к сезону размножения. Производители при этом поднимаются только до ближайших доступных нерестилищ. Если условия летнего нагула в пойменной системе близки к норме или немного хуже (максимальный уровень

затопления поймы средний или ниже среднего, вода прогревается до нижних горизонтов), то HSI производителей к концу летнего нагула значительно снижается, а сами производители относительно рано покидают пойменную систему и поднимаются вверх по руслу нерестовых притоков, имеющих более низкую температуру воды. В ходе преднерестовой миграции происходит увеличение запасов жира, а производители осваивают верхние участки нерестилищ.

Между HSI налима и максимальным уровнем затопления поймы Оби есть положительная сильная статистически значимая корреляция ($r_{sp} = 0.71$, $p = 0.047$, $n = 8$) [16]. Гидрологический режим поймы в районе пос. Мужы и районе нижнего течения р. Северной Сосьвы сходный [10]. С учетом этого для определения степени удаленности потенциальных нерестилищ использовали показатель максимального уровня затопления поймы Оби в год преднерестовой миграции производителей. Температурный режим в период летнего нагула производителей в районе гидропоста пос. Мужы и пойменной системе р. Северная Сосьва (расстояние с севера на юг около 260 км) может существенно различаться. Из-за различий в температуре воды на местах нагула в р. Северная Сосьва и северных нерестовых притоках (реки Сыня, Войкар, Сось) HSI, время и протяжен-

Таблица 1. Распределение в потоке личинок налима на учетном створе в уральских нерестовых притоках нижней Оби

Место и год наблюдения	Среднее соотношение в потоке (поверхность/придонный слой)		Корреляция средней численности личинок за сутки наблюдений в поверхностном слое (в % от суммы двух горизонтов) со средней скоростью течения в потоке			
	покатных личинок	скоростей течения	количество наблюдений, сут	r_{Sp}	p	
р. Сосьва, 1996	0.58	1.13	5	-0.30	0.624	
р. Войкар, 2001	0.67	1.09	6	0.37	0.468	
р. Северная Сосьва	2000	0.59	1.14	15	-0.11	0.692
	2001	0.68	1.40	12	-0.57	0.055
	2002	0.53	1.43	6	-0.12	0.816
	2003	0.77	1.30	10	0.0	1.000
	2004	0.44	1.18	6	0.17	0.742
	2005	0.89	1.22	10	0.32	0.372
	2006	1.13	—	11	—	—
	2009	0.68	1.29	5	0.53	0.361
	2010	0.65	1.14	12	0.21	0.511
	2011	1.56	1.15	5	0.31	0.614
	2012	2.47	1.11	8	0.12	0.772
	2013	1.08	1.16	9	-0.12	0.754
	2015	1.23	1.09	21	-0.002	0.993
	2016	0.97	1.09	17	0.30	0.244
	2017	2.25	1.15	21	-0.06	0.803
	2018	1.82	1.04	12	-0.19	0.556
Среднее за годы наблюдений (медиана), разброс	1.06 (0.83), 0.44–2.47	1.18 (1.15), 1.04–1.43	10.6 (10), 5–21	0.05 (0.0), -0.57–0.53	0.610 (0.624), 0.055–1.000	

ность нерестовой миграции производителей могут не совпадать.

Проведенный корреляционный анализ ($r_{Sp} = -0.63, p = 0.009, n = 16$) показал отрицательную среднюю статистически высокосignificant зависимость концентрации покатных личинок в горизонтах потока на учетном створе в р. Северной Сосьве за годы наблюдений от максимального уровня затопления поймы в год преднерестовой миграции производителей. При сравнении максимальных уровней затопления поймы выявлено статистически значимое различие ($U_{эмп} = 8.5, p = 0.015, n = 9.7$) между годами, когда личинки преобладали в придонном или поверхностном горизонтах потока (см. рис. 4). Отсюда следует, что в годы с высоким максимальным уровнем затопления поймы производители, имеющие высокие показатели HSI, поздно поднимаются к местам нереста и нерестятся на нижних участках нерестилищ, в результате чего скатывающиеся весной личинки в районе учетного створа чаще встречаются в нижних горизонтах потока и имеют воз-

раст до трех суток. Наоборот, при низком уровне весеннего паводка HSI производителей в конце летнего периода имеет низкие значения, производители рано начинают подъемную нагульно-нерестовую миграцию и осваивают верхние нерестилища, как результат — весной следующего года покатные личинки на учетном створе большей частью скатываются в верхних горизонтах потока и имеют возраст более трех суток с момента вылупления.

Таким образом, вторая рабочая гипотеза получила подтверждение: концентрация личинок в том или ином горизонте потока в низовьях р. Северной Сосьвы зависит от степени физиологического развития личинок, которая определяется периодом времени с момента вылупления.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Зависимости изменения концентрации личинок в горизонтах воды от скорости потока не выявлено. Исходя из экспериментальных данных

[8], молодь налима возрастом до трех суток (возраст начала физиологического функционирования плавательного пузыря) должна отсутствовать в слоях потока с водяным столбом до нескольких метров, даже с учетом того, что в потоке активность личинок резко возрастает. Однако в наших полевых наблюдениях с самого начала покатной миграции личинки налима присутствовали во всех горизонтах потока (верхний горизонт имел глубину более 10 м), что свидетельствует о влиянии факторов, не связанных с поведением. Имеются наблюдения [9], что в потоке вертикальное распределение покатных рыб определяется не только степенью их плавучести, но и уровнем турбулентности потока.

На реках Собь (1996 г.) и Войкар (2001 г.) наблюдения за распределением личинок налима по горизонтам потока проводили до начала ледохода и начала массового ската. Исходя из анализа вероятных мест инкубации икры на этих нерестовых притоках и динамики покатной миграции личинок [2] можно утверждать, что учтенная в исследовании молодь вылупилась в непосредственной близости от учетного створа (0–10 км вверх по течению), и, таким образом, ее возраст составляет менее одних суток. Если принять в среднем скорость потока в момент наблюдений около 0.5 м/с, то возраст личинок будет не более 6 ч ($10^4 \text{ м}/0.5 \text{ м/с} \times 60 \times 60 = 5.6 \text{ ч}$). Не менее трети покатных личинок на учетном створе находились в верхнем горизонте потока (см. табл. 1). Исходя из физической невозможности личинок этого возраста преодолевать водяной столб в несколько метров (для рек Собь и Войкар до 5 м) единственным объяснением встречаемости в верхних горизонтах потока становится влияние турбулентности.

На р. Северная Сосьва наблюдения за распределением личинок налима в горизонтах потока проводили по открытой воде значительно ниже мест инкубации икры. Возраст личинок, находящихся на этапе эндогенного питания, мог отличаться до нескольких суток. При этом концентрация личинок в горизонтах потока могла быть как стабильной на протяжении всего ската, так и меняться в любом соотношении от его начала к концу (см. рис. 3). Для того чтобы определить, с каких инкубационных участков скатились личинки налима в каждый конкретный год наблюдений, нам необходимо рассчитать удаленность участков реки, поток воды с которых достигает учетного створа за трое суток.

Для р. Северная Сосьва средний показатель скорости течения на учетном створе за годы наблюдений составил 0.80 м/с. Выше по руслу реки в ее предгорной части скорость течения может быть больше. Но, используя приведенную скорость как минимальный показатель, мы можем утверждать, что личинки налима в возрасте стар-

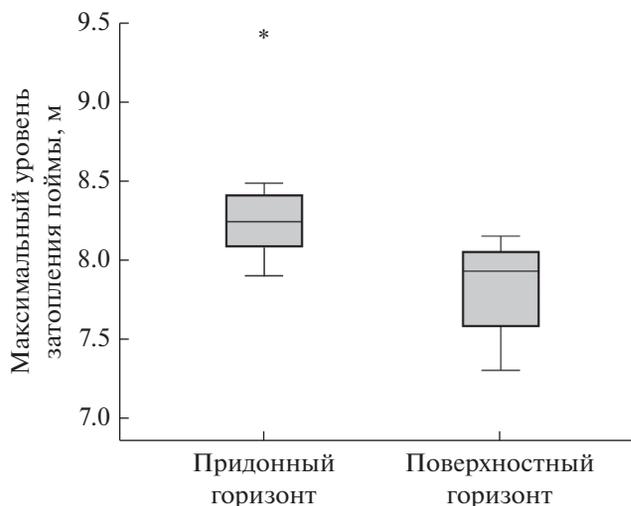


Рис. 4. Встречаемость покатных личинок налима в горизонтах потока на учетном створе р. Северная Сосьва в зависимости от максимального уровня затопления поймы Оби в год, предшествующий наблюдениям.

ше трех суток с момента вылупления инкубировались на расстоянии не менее 200 км от учетного створа ($0.8 \text{ м/с} \times (60 \times 60 \times 24 \times 3) \text{ с}/1000 \approx 207 \text{ км}$).

Географически отметка в 200 км от учетного створа для р. Северная Сосьва расположена в 50 км ниже устья левобережного притока Волья и в районе устья левобережного притока второго порядка Кемпаж (впадает в р. Ляпин) (см. рис. 1).

Рассчитав условную теоретическую границу мест инкубации икры для трехсуточных личинок, мы можем интерпретировать графики распределения покатной молоди по горизонтам потока в течение ската (см. рис. 3):

1. В 2004 г. (см. рис. 3а) молодь чаще встречалась в нижнем горизонте потока, следовательно, большая часть личинок вылупилась на участках ниже границы зоны “200 км”, а производители не поднимались на нерест высоко по руслу.

2. В 2012 г. (см. рис. 3б) молодь концентрировалась в верхнем горизонте потока, следовательно, большая часть икры инкубировалась выше зоны “200 км”, а производители на нерест поднимались на верхние участки нерестилищ. При этом первый пик численности дала молодь, родившаяся в южной части р. Северной Сосьвы, так как ледоход здесь проходит раньше, а второй – р. Ляпин (расположенная севернее, характеризующаяся более поздним началом ледохода и пиком вылупления личинок).

3. В 2005 г. (см. рис. 3в) в начале ската большая часть личинок, отмеченных на учетном створе, родилась ниже устья р. Кемпаж, а в конце покатной миграции стали преобладать личинки, родившиеся в горных притоках р. Ляпин, расположенных севернее.

4. В 2001 г. (см. рис. 3г) на учетном створе в начале покатной миграции отмечены личинки, скатившиеся из р. Северной Сосьвы (южный нерестовый участок), а затем стала скатываться молодь из р. Ляпин, ниже устья р. Кемпаж.

Известно, что производители пеляди и сига-пыжьяна нерестятся исключительно в р. Ляпин и ее притоках, а тугун может нереститься также и в р. Северной Сосьве [17]. Во время наших наблюдений за дрейфом молоди рыб на учетном створе мы отмечали, что скат личинок налима может начинаться или одновременно со скатом личинок тугуна (в этом случае предполагается расположение мест инкубации в верховьях р. Северная Сосьва), или одновременно с личинками пеляди и сига-пыжьяна (в этом случае предполагается расположение мест инкубации в р. Ляпин с притоками). Таким образом, наши теоретические рассуждения согласуются с полевыми наблюдениями.

Общая схема поведения ранней молоди налима в потоке во время длительной покатной миграции с мест инкубации икры к местам нагула выглядит следующим образом.

Вылупившиеся из икры личинки налима для распределения в потоке при начале покатной миграции должны войти в зону турбулентности. Несмотря на то, что субстрат может существенно снижать скорость течения в придонном слое, скорость у дна на практике никогда не равна нулю [15], что создает дополнительный стимул для начала двигательной активности личинок. Сразу после вылупления личинки налима, не имеющие положительного фототаксиса и оптомоторной реакции, но обладающие реореакцией и отрицательным геотаксисом, отрываются от дна и входят в зону активной турбулентности, которая помогает им оставаться в потоке и не опускаться на дно, тем самым увеличивая эффективность миграции. Спустя трое суток, с началом функционирования плавательного пузыря, большая часть молоди встречается в верхнем горизонте потока, переходя от вертикального перемещения в пространстве к горизонтальному. Через пять суток после вылупления личинки переходят на экзогенное питание [8], начиная второй этап развития. Почему с началом функционирования плавательного пузыря молодь придерживается верхних горизонтов потока, а не распределяется равномерно по всему водному столбу (чему способствует турбулентность), можно объяснить или формированием к этому возрасту положительного фототаксиса, или терморцепцией. Ответ на данный вопрос требует дополнительных исследований.

По нашему мнению, полученные ранее данные по преднерестовой миграционной активности производителей налима на р. Войкар [2], зависящие от условий летнего нагула в пойменной системе, полностью подтверждаются на более

южном нерестовом притоке р. Оби. При этом на р. Войкар анализировали зависимость длительности покатной миграции и количества пиков численности личинок от HSI производителей и условий их летнего нагула. На р. Северная Сосьва оценивали зависимость наблюдаемого на учетном створе возраста личинок, определяемого по поведению в потоке, от максимального уровня весеннего паводка в год преднерестовой миграции производителей. В обоих случаях были обнаружены высокозначимые уровни корреляции, что опосредованно указывает на сходную реакцию производителей налима на условия среды в период летнего нагула в разных частях пойменной системы Оби.

ВЫВОДЫ

1. Механизм поведения в потоке личинок налима на этапе эндогенного питания во время длительной покатной миграции с мест инкубации икры к местам нагула – сложный процесс, меняющийся в зависимости от физиологического развития покатной молоди. Этот процесс включает в себя как адаптивные поведенческие механизмы, так и физиологические приспособления.

2. В возрасте до трех суток, когда плавательный пузырь личинок еще не функционирует, а их относительная плотность больше плотности воды, поддержанию плавучести способствует наличие реореакции и отрицательного геотаксиса. Мускульное усилие личинок, направленное на движение, противоположное гравитации, является стартовым для входа в зону активной турбулентности. Основным механизмом поддержания в толще воды в этом возрасте является пассивное использование турбулентности потока.

3. В возрасте старше трех суток, когда плавательный пузырь начинает физиологически функционировать, распределению молоди в горизонтах потока способствуют нулевая плавучесть и, возможно, положительный фототаксис или терморцепция.

4. В результате исследования было подтверждено наличие общих закономерностей в преднерестовом поведении производителей налима из разных нерестовых притоков в ответ на условия летнего нагула в пойменной системе. Показано, что особенности гидрологии реки (в частности, весенний уровень максимального затопления поймы Оби), определяющие успешность летнего нагула производителей (величина HSI), позволяют прогнозировать миграционные возможности производителей в преднерестовый сезон. Продолжительность ската и поведение личинок в потоке на учетном створе также дают возможность оценить удаленность мест инкубации.

Работа выполнена при поддержке Государственной программы № 1201356804. Авторы признательны научному сотруднику ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН Л.Н. Степанову за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Богданов В.Д., Копориков А.Р. Воспроизводство налима нижней Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 156 с.
2. Копориков А.Р., Богданов В.Д. Зависимость продолжительности покатной миграции личинок налима (*Lota lota*) от гепатосоматического индекса производителей // Экология. 2019. № 2. С. 125–132. [Koporikov A.R., Bogdanov V.D. The dependence of the duration of downstream migration of burbot (*Lota lota*) larvae on the hepatosomatic index of spawners // Rus. J. of Ecology. 2019. V. 50. № 2. P. 138–145. doi: 10.1134/S1067413619020073.] <https://doi.org/10.1134/S0367059719020070>
3. Копориков А.Р. Полупроходной налим бассейна р. Обь: миграция и места нагула молоди до момента полового созревания // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2008. № 6. С. 43–46.
4. Ryder R.A., Pesendorfer J. Food, growth, habitat, and community interactions of young-of-the-year burbot, *Lota lota* L., in a Precambrian Shield lake // Hydrobiologia. 1992. V. 243/244. P. 211–227.
5. Harzevili A.S., De Charleroy D., Auwerx J. et al. Larval rearing of burbot (*Lota lota* L.) using *Brachionus calyciflorus* rotifer as starter food // J. of Appl. Ichthyol. 2003. V. 19. P. 84–87.
6. Miler O., Fischer P. Distribution and onshore migration behaviour of burbot larvae in Lake Constance, Germany // J. of Fish Biology. 2004. № 64. P. 176–185. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2004.00300.x>
7. Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 413 с.
8. Palińska-Żarska K., Żarski D., Krejszef S. et al. Dynamics of yolk sac and oil droplet utilization and behavioural aspects of swim bladder inflation in burbot, *Lota lota* L., larvae during the first days of life, under laboratory conditions // Aquacult. Int. 2014. V. 22. № 1. P. 13–27. <https://doi.org/10.1007/s10499-013-9663-4>
9. Pavlov D.S., Mikheev V.N. Downstream migration and mechanisms of dispersal of young fish in rivers // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2017. V. 74. № 8. P. 1312–1323. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0298>
10. Кеммерих А.О. Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 139 с.
11. Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П. и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
12. Богданов В.Д. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. 60 с.
13. Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Звездин А.О. и др. Покатная миграция ранних личинок европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Докл. РАН. 2014. Т. 459. № 2. С. 248–251. [Pavlov D.S., Nazarov D.Y., Zvezdin A.O. et al. Downstream migration of early larvae of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* // Dokl. Biol. Sci. 2014. V. 459. № 1. P. 344–347. doi: 10.1134/S0012496614060039.] <https://doi.org/10.7868/S0869565214320231>
14. Kirillova E., Kirillov P., Kucheryavyy A. et al. Common behavioral adaptations in lamprey and salmonids // Jawless Fishes of the World. 2016. V. 2. P. 196–213.
15. Давыдов Л.К., Дмитриева А.А., Конкина Н.Г. Общая гидрология. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 463 с.
16. Копориков А.Р., Богданов В.Д. Влияние условий среды в период открытого русла на изменение относительной упитанности полупроходного налима (Lotidae) реки Обь // Экология. 2014. № 6. С. 417–421. [Koporikov A.R., Bogdanov V.D. The effect of environmental conditions of the open channel period on the relative body condition of semianadromous burbot, *Lota lota* L. (Lotidae), in the Ob river // Rus. J. of Ecology. 2014. V. 45. № 6. P. 463–466. doi: 10.1134/S1067413614060071.] <https://doi.org/10.7868/S0367059714060079>
17. Богданов В.Д. Экологические аспекты размножения сиговых рыб в уральских притоках Нижней Оби // Экология. 1985. № 6. С. 32–37.