

УДК 597.553.2.591.5

ТИП РЕОРЕАКЦИИ РАННЕЙ МОЛОДИ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* В РЕКЕ ОЗЕРНАЯ И ОЗЕРЕ КУРИЛЬСКОЕ

© 2013 г. Д. С. Павлов, А. О. Звездин, В. В. Костин

Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

E-mail: zvezdichkir@mail.ru

Поступила в редакцию 24.08.2012 г.

Представлены результаты экспериментального исследования реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* из разных пространственных группировок (денатантные и контранатантные мигранты; особи, обитающие в заливах и закрытом побережье реки; молодь из побережья озера), проведённого в воде реки, вытекающей из озера, и в воде ручья, впадающего в озеро. Показано, что реореакция (тип реореакции) является одним из поведенческих механизмов осуществления нагульной миграции ранней молоди нерки. У контранатантных мигрантов, достигших нагульного озера, сохраняется положительный тип реореакции, что способствует выходу молоди из зоны изъятия стока и предотвращению выноса молоди в реку в ночные часы при ухудшении условий ориентации. Молодь, перемещённая в воду втекающего в озеро ручья, проявляет резко отрицательный тип реореакции, что способствует её быстрому скату в озеро на нагул. В воде двух водотоков (вытекающего из озера и впадающего в него) наблюдается такой тип реореакции, который обеспечивает миграцию молоди нерки в основной для неё нагульный водоём – оз. Курильское.

Ключевые слова: *Oncorhynchus nerka*, нерка, молодь, покатная миграция, контранатантная миграция, реореакция, тип реореакции.

DOI: 10.7868/S0042875213010104

Пресноводный период жизни молоди нерки *Oncorhynchus nerka* длится от одного до трёх лет и протекает преимущественно в озёрах (Raleigh, 1967; Hensleigh, Hendry, 1998), где она находит оптимальные кормовые условия. У ряда популяций, в том числе и у нерки бассейна р. Озерная (Бугаев и др., 2009), большая часть нерестилищ расположена непосредственно в озёрах, но при этом достаточно велика доля рыб, нерестящихся в притоках озёр и в вытекающих из них реках. Это могут быть как крупные водотоки, так и небольшие ручьи и ключи, в том числе второго порядка (впадающие в притоки озёр и в вытекающие из них реки). Поэтому важным этапом жизненного цикла для молоди нерки становится достижение нагульного водоёма. Происходит это путём миграции как вверх, так и вниз по течению. В результате в водоёмах образуются пространственные группировки молоди. В р. Озерная, вытекающей из оз. Курильское, зарегистрированы следующие группировки нерки в возрасте 0+: рыбы, скатывающиеся вниз по течению (денатантные мигранты) и поднимающиеся вверх по течению (контранатантные мигранты); особи, обитающие в заливах и закрытом побережье реки, и другие. То есть одновременно в реке присутствуют как мигрирующие (в разных направлениях), так и немигриру-

ющие группировки рыб (Павлов и др., 2010а; Кириллова, Павлов, 2011).

В зарубежной литературе отмечены генетически обусловленные направленные реакции на течение личинок нерки, только что вышедших из грунта (Hensleigh, Hendry, 1998). Показано, что большинство личинок из притока озера перемещаются вниз по течению (Hensleigh, Hendry, 1998), а личинки из вытекающей реки – преимущественно против течения (Raleigh, 1967). Однако генетическая направленность перемещения рыб не может объяснить, как рыбы достигают нагульного водоёма, если в ходе миграции необходимо поменять направление своего движения относительно течения. Так, например, ранняя молодь нерки может сначала скатываться из небольших ручьёв в вытекающую из озера реку и затем по ней, двигаясь против течения, подниматься в нагульный водоём. Считают, что в таком случае ориентиром может служить запах озёрной воды. На это указывают эксперименты, выполненные в U-образном лабиринте, в котором опытная молодь предпочитала отсек с озёрной водой, а не с колодезной или водопроводной (Bodznick, 1978). Однако аттрактивная реакция молоди на озёрную воду не объясняет все наблюдаемые в естественной обстановке особенности поведения молоди нерки, в частности, покатную

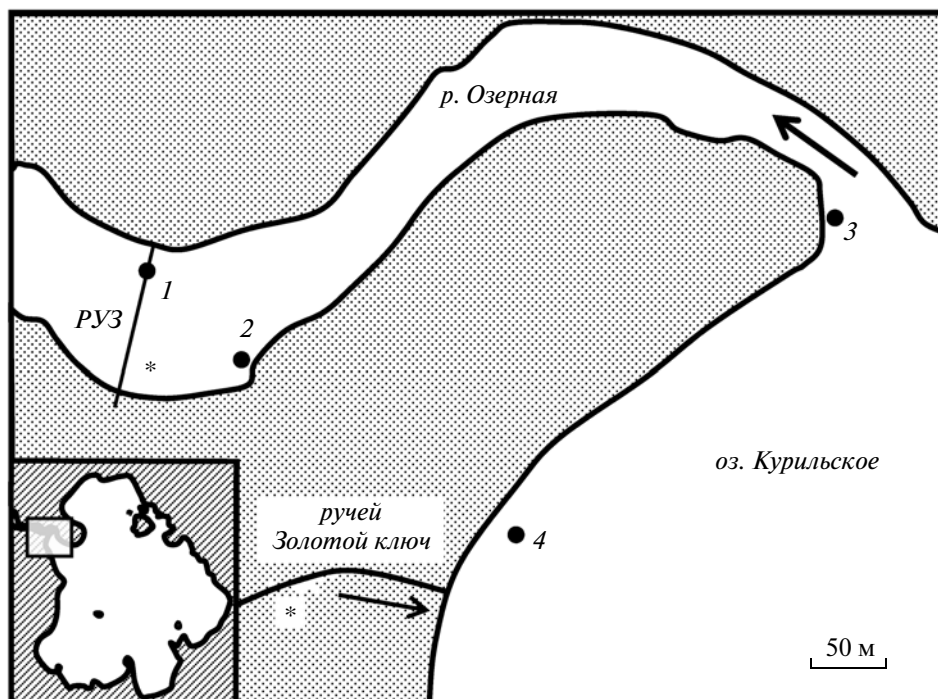


Рис. 1. Карта-схема района проведения исследования. Обозначения: (→) – направление течения, (*) – места проведения экспериментов, ПУЗ – рыбоучётное заграждение; (●) – места отлова: 1 – покатников, 2 – рыб из дневных и ночных прибрежных скоплений, 3 – контранатантных мигрантов, 4 – рыб из литорали озера.

миграцию части молоди, обитающей в вытекающей из озера реке (McCart, 1967; Павлов и др., 2010а; Кириллова, Павлов, 2011).

В осуществлении нагульной и покатной миграций нерки участвуют разнообразные поведенческие механизмы, одним из которых, несомненно, является реореакция – отношение рыб к течению. Эта реакция включает в себя помимо ориентационной и локомоторной компонент ещё и мотивационную составляющую (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2011), которая связана с выбором рыбами направления движения относительно течения или в сохранении ими стационарного положения в потоке. Одним из показателей, позволяющих оценить мотивационную составляющую и направление миграции, является проявляемый рыбами тип реореакции.

Тип реореакции – это предпочитаемый характер движения особи относительно направления течения. Он может быть положительным (ПТР) – рыба движется против течения; статическим, или нейтральным (СТР), – особь сопротивляется сносу потоком и сохраняет своё положение относительно неподвижных ориентиров; отрицательным (ОТР) – рыба перемещается вниз по течению (Павлов и др., 2010б, 2010в, 2011; Pavlov et al., 2010).

Цель работы – выявить тип реореакции ранней молоди нерки из разных пространственно-временных группировок в связи с её нагульными перемещениями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в верхнем течении р. Озерная и в оз. Курильское в районе истока р. Озерная (на базе пункта КамчатНИРО, расположенного на территории Государственного природного заказника федерального значения “Южно-Камчатский”) в июне–июле 2011 г. Для экспериментов использовали молодь нерки из четырёх пространственно-временных группировок, описанных ранее (Павлов и др., 2010а; Кириллова, Павлов, 2011): денатантных мигрантов (покатников), контранатантных мигрантов, молодь из речного прибрежья и из литорали озера (рис. 1). Денатантных мигрантов отлавливали во время их покатной миграции ихтиопланктонными конусными сетями на стрежне реки ночью на расстоянии 550 м от истока. Контранатантных мигрантов ловили в прибрежье у истока реки; скорость течения в месте отлова составляла 0.25–0.90 м/с. В прибрежье реки молодь отлавливали сетью Киналёва и мокрым сачком в дневные и ночные часы на участке с многочисленными заливами, где концентрировалась молодь. Скорость течений,

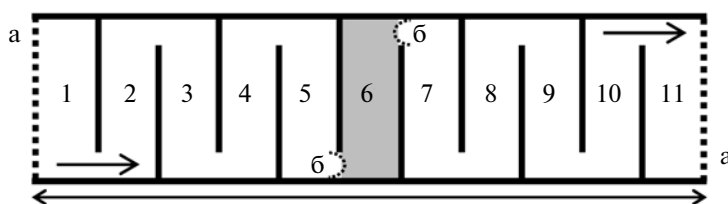


Рис. 2. Схема установки «рыбоход»: 1 – 11 – отсеки установки, отсек 6 – стартовый; а, б – соответственно постоянные и временные заградительные сетки (ограждают стартовый отсек на период акклимации рыб), (→) – направление течения.

преимущественно ветровых, в них не превышала 0.1 м/с. Рыбы из дневных и ночных прибрежных скоплений в экспериментах использованы как отдельные группы. В озере молодь отлавливали в дневное время сетями Киналёва и мокрым сачком на литорали на расстоянии около 400 м от истока р. Озерная. Здесь нерка в возрасте 0+ держалась многочисленными стаями у уреза воды либо двигалась вдоль береговой линии против течения от истока р. Озерная. Скорость течения варьировала в пределах от 2 до 10 см/с, течение в основном было направлено к истоку реки. Ночью на литорали мы не видели ни одного сеголетка нерки. Измерения скорости потока проводили при помощи акустического доплеровского портативного ручного измерителя скорости течения ADV FlowTracker.

После отлова всех рыб в течение суток содержали в садках, установленных непосредственно в том водотоке, где затем проводили эксперименты с данной группой рыб.

Эксперименты выполнены в двух водотоках – в р. Озерная, вытекающей из оз. Курильское, и в ручье Золотой ключ, впадающем в озеро (рис. 1). В этих водотоках, вблизи садков для отловленных рыб, были размещены две одинаковые гидродинамические установки (рыбоходы) для определения типа реореакции размером 2.0×0.4 м, состоявшие из 11 отсеков (40×16 см, с шириной проходов 7 см) каждая (рис. 2). Все опыты выполнены при двух уровнях освещённости: дневной (десятки тыс. лк) и ночной (<1 лк). Скорость течения в проходах между отсеками составляла 14 см/с, а в самих отсеках была различной – от указанной величины в проходах и до нуля в углах отсеков.

Методика исследований соответствовала использованной нами ранее (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2011), с некоторыми модификациями. В стартовый отсек, предварительно изолированный сетками, помещали группу из 20 особей. Первые 10 мин продолжалась их адаптация к условиям опыта без течения, вторые 10 мин – с течением. Далее сетки стартового отсека медленно убрали, чтобы предотвратить испуг рыб. Длительность эксперимента составляла 1 ч. После

этого подсчитывали число рыб в каждом отсеке, затем их отлавливали и измеряли длину тела по Смитту (АС). В работе использованы сеголетки нерки АС 23–46 мм (1000 экз.). Всего проведено 50 опытов.

Для статистической оценки различий использовали *t*-критерий Стьюдента, критерий Стьюдента для долей и критерий χ^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поведение рыб

Река Озерная. В садке денатантные и контранатантные мигранты и рыбы из дневных прибрежных скоплений (группы по 150 особей) держались плотными стаями у верхней по течению стенки садка, ориентированными против потока. Молодь нерки из ночных прибрежных скоплений и литорали озера в садке держалась разрозненными скоплениями.

В установке покатники находились преимущественно у самого дна. Во время адаптации в стартовом отсеке рыбохода они скапливались у нижней по течению временной заградительной сетки. После начала эксперимента они устремлялись в места с минимальным течением – в углы отсеков и к нижней по течению заградительной сетке установки. В стартовом отсеке контранатантные мигранты во время адаптации, как и покатники, держались стаями у верхнего по течению прохода. После открытия заградительных сеток рыбы покидали стартовый отсек и двигались как вверх, так и вниз по течению. В дневных экспериментах большинство рыб постепенно перемещались против течения в первый отсек, где оставались до конца опыта и держались компактной стайкой. Ночью рыбы концентрировались в крайних отсеках (№ 1–2, 10–11). Молодь из дневных прибрежных скоплений всегда сначала сносилась в последние отсеки (№ 9–11). Это перемещение проходило в активно-пассивной форме, головой против течения. Далее в течение эксперимента днём большая часть рыб оставалась в нижних отсеках, тогда как ночью большинство особей поднималось против течения в верхние отсеки. В

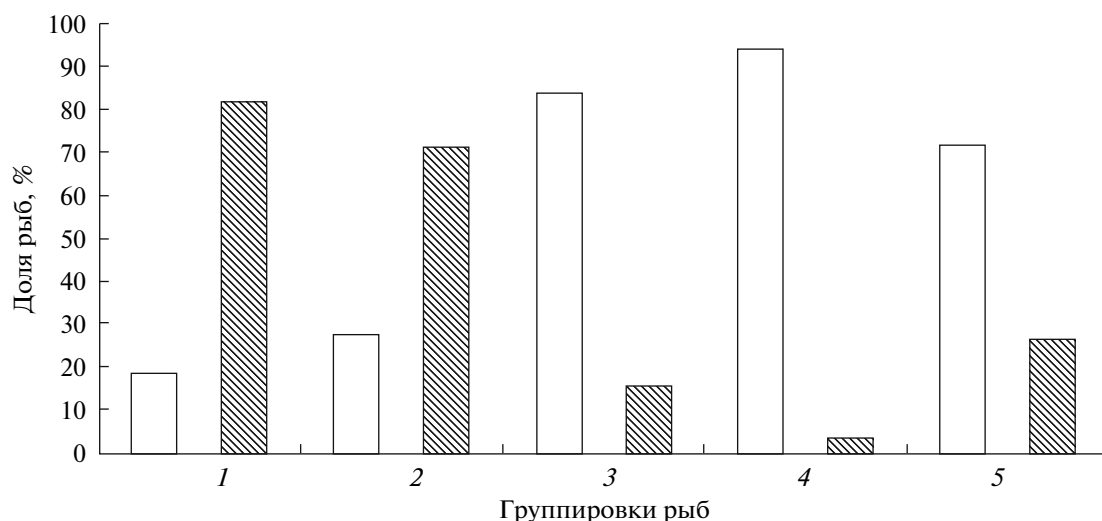


Рис. 3. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* при дневном уровне освещённости в речной воде. Группировки молоди и число рыб: 1 – денатантные мигранты (50 экз.), 2 – прибрежные дневные скопления (120 экз.), 3 – прибрежные ночные скопления (80 экз.), 4 – контранатантные мигранты (120 экз.), 5 – молодь из литорали озера (80 экз.). Типы реореакции: (□) – положительный, (▨) – отрицательный.

первом отсеке рыбы компактной стайкой держались против течения.

Молодь нерки из ночных прибрежных скоплений и из литорали озера во время акклимации (в садке) и эксперимента (в установке) держалась разрозненным скоплением. Большая часть рыб из литорали, поднявшихся в первый отсек, оставалась не ориентированной относительно потока.

Ручей Золотой ключ. В садке поведение контранатантных мигрантов и рыб из дневных прибрежных скоплений р. Озерная было одинаковым. Рыбы держались в двух–четырёх стаях, ориентируясь против течения. Некоторые из них располагались у верхней по течению стенки садка, а другие – у нижней, что не наблюдалось в садке, расположенном в р. Озерная.

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

Тип реореакции

Эксперименты в реке Озерная. У ранней молоди нерки из всех исследованных группировок тип реореакции различался при дневном и ночном уровнях освещённости.

Днём рыбы из разных группировок в установке демонстрировали различное поведение (рис. 3). Большинство покатников (82%) скатывалось в нижние отсеки установки. Практически все контранатантные мигранты (95%) двигались в противоположном направлении. В группировке прибрежных дневных скоплений 71.5% рыб показывали ОТР. У рыб из прибрежных ночных скоплений днём преобладал ПТР. Рыбы из литорали озера сохранили ПТР, но их доля (73%) была достоверно меньше (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.05$), чем у контранатантных мигрантов из реки.

Ночью у рыб из всех группировок преобладал ПТР (рис. 4). У контранатантных мигрантов и рыб из ночных прибрежных скоплений ночью по сравнению с дневными опытами доля особей с ПТР достоверно уменьшалась, а у молоди из литорали озера – достоверно возрастала ($p < 0.05$). У остальных группировок отличия в доле рыб с ПТР ночью и днём были недостоверными ($p < 0.05$).

Кроме того, ночью больше рыб, чем днём, сохраняли своё положение в потоке: появлялись особи с СТР среди рыб из литорали; у рыб из истока, а также из прибрежных дневных и ночных скоплений доля особей с СТР достоверно возрастала ($p < 0.05$). Только среди покатников, как и днём, отсутствовали рыбы с СТР.

Эксперименты в ручье Золотой ключ. В отличие от разного поведения контранатантных мигрантов и рыб из прибрежных дневных скоплений в реке, при проведении экспериментов в ручье Золотой ключ мы наблюдали у этих групп практически абсолютное преобладание ОТР (рис. 5). И ес-

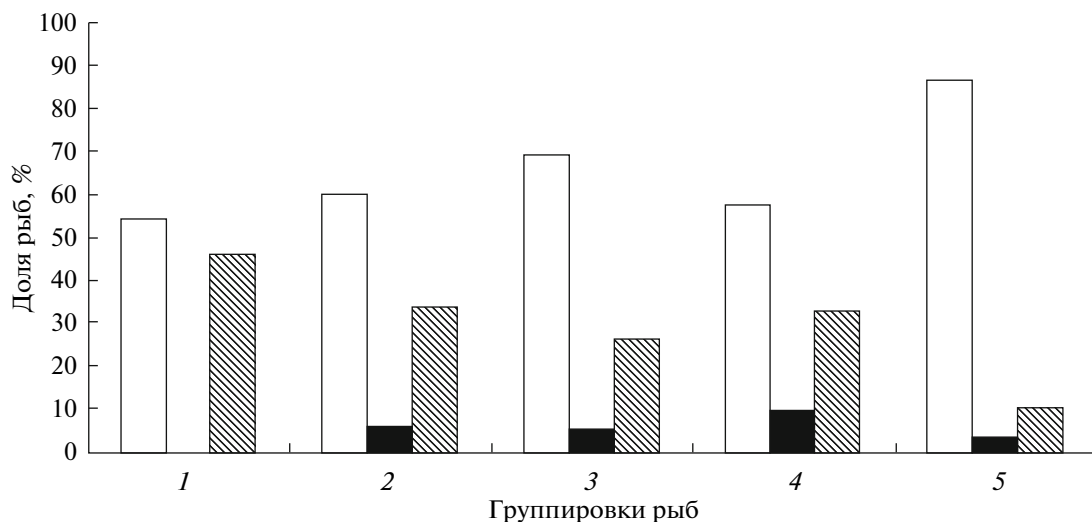


Рис. 4. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* при ночном уровне освещённости в речной воде. Число рыб, экз.: 1 – 50, 2 – 80, 3 – 60, 4 – 80, 5 – 60. Тип реакции: (■) – статический, остальные обозначения см. на рис. 3.

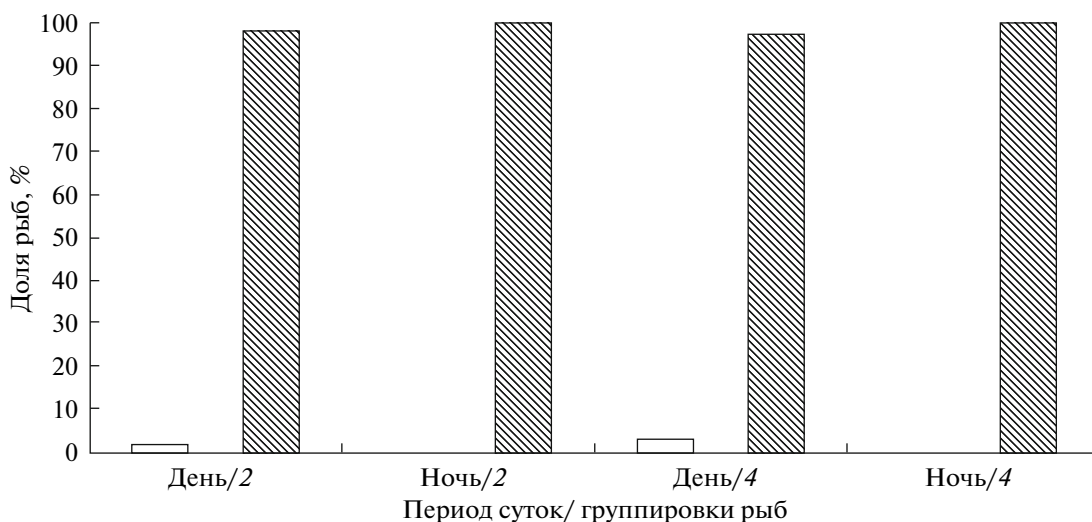


Рис. 5. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* из истока и прибрежных дневных скоплений р. Озерная при проведении экспериментов в ручье Золотой ключ при дневном и ночном уровнях освещённости. Число рыб (день и ночь), экз.: 2 – 60 и 40, 4 – 80 и 40 (обозначения см. на рис. 3).

ли при дневной освещённости отдельные особи проявляли ПТР, то ночью 100% рыб оказывались в нижних по течению камерах.

Размеры экспериментальных рыб. Измерение длины тела рыб после экспериментов показало, что денатантные и контранатантные мигранты характеризуются наименьшим разбросом показателей и имеют достоверно ($p < 0.05$) меньшие размеры (таблица). Средние значения длины контранатантных мигрантов и рыб из прибрежных дневных скоплений не различаются, тогда как прибрежные ночные скопления состоят из досто-

верно более крупных особей. Наибольшая средняя длина тела отмечена у рыб из литорали озера, при этом их размеры статистически не отличаются от таковых у рыб из ночных скоплений реки.

Анализ размерного состава выявил бимодальное распределение по длине рыб из прибрежных ночных скоплений (рис. 6). Первый максимум совпадает с таковыми у молоди из прибрежных дневных скоплений и контранатантных мигрантов. Второй максимум – это самые крупные особи, которых нет среди мигрантов, перемещающихся и вверх, и вниз по течению, а среди днев-

Размеры сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka*, использованных в экспериментах 16–21.07.2011 г.

Показатели	Группировки рыб				
	покатники	прибрежные скопления		контранатантные мигранты	из литорали озера
		дневные	ночные		
Число рыб, экз.	46	63	63	64	59
Средняя длина, мм	29.2	32	35.5	31.8	36.1
Min, мм	26	23	26	28	27
Max, мм	32	46	46	35	41
σ	1.3	4.3	4.5	1.8	2.7

Примечание. Все средние достоверно отличаются друг от друга (t -тест, $p < 0.05$), за исключением двух пар: рыб из прибрежных дневных скоплений и контранатантных мигрантов, а также рыб из прибрежных ночных скоплений и литорали озера; σ – среднее квадратическое отклонение.

ных скоплений встречаются отдельные рыбы такого размера.

В трёх группировках отмечены особи с остатками желточного мешка. Наиболее велика доля таких особей среди покатников (6.81%) и значительно меньше среди дневных и ночных прибрежных рыб (соответственно 1.42 и 1.62%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Тип реореакции. Полученные результаты следует рассматривать исходя из наличия у молоди разных видов рыб двух стереотипов миграционного поведения: покатной (денатантной) и контранатантной миграций (Костин, Павлов, 2012).

Стереотип покатной миграции у молоди рыб проявляется в сумеречно-ночное время суток и

характерен: 1) для части ранней молоди, только что покинувшей место откладки икры после вылупления; 2) для рыб, испытывающих кратковременное ухудшение условий обитания; 3) для части рыб, длительное время лишённых необходимых ресурсов (пищи, индивидуальной территории). Для молоди, находящейся в прибрежье, данный поведенческий стереотип реализуется в два этапа. Первый из них – выход молоди из прибрежья против течения (ПТР) в русловой поток. Второй этап реализуется при попадании рыб в русловой поток, т. е. в среду, в которой гидравлические условия (скорость течения, её градиент, турбулентность) и условия ориентации резко отличаются от таковых в прибрежье реки. В этом случае мигранты проявляют ОТР и в результате сносятся течением.

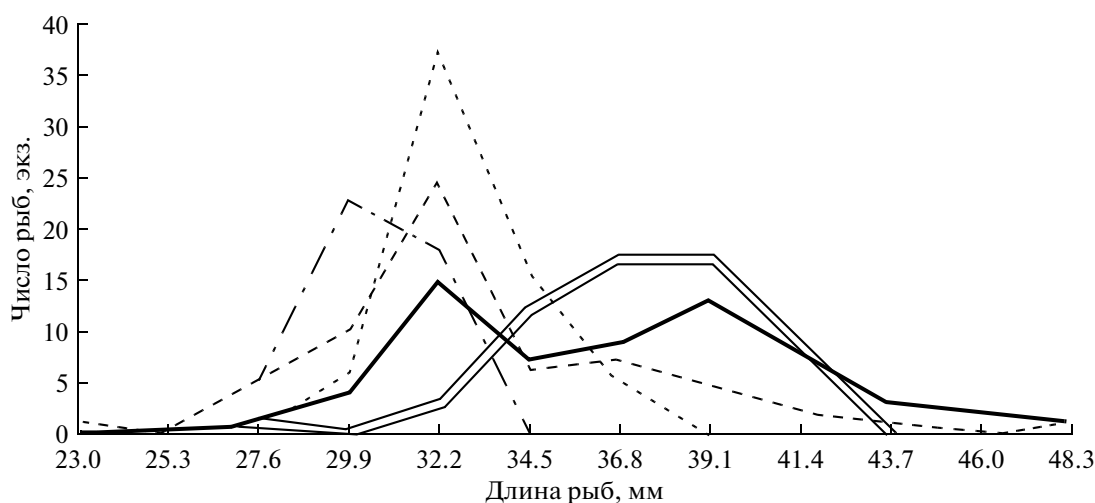


Рис. 6. Длина (AC) сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka*, использованных в экспериментах 16–21.07.2011 г. Группировки рыб: (· · · ·) – покатники, (· · · · ·) – контранатантные мигранты, (- - -) – прибрежные дневные скопления, (—) – прибрежные ночные скопления, (—) – рыбы, из литорали озера.

Стереотип контранатантной миграции проявляется в светлое время суток и характерен: 1) для части ранней молоди, только что вышедшей из нерестовых бугров; 2) для молоди при миграции к местам нагула (например, в озеро из вытекающей из него реки).

Обсуждая полученные результаты, касающиеся типа реореакции, можно выделить ряд общих черт, характерных для молоди нерки исследованных группировок. Так, для особей из всех группировок было характерно преобладание одного из динамических типов реореакции (положительного или отрицательного) и полное отсутствие или минимальная доля рыб со статическим типом. Вероятности проявления указанных типов реореакции, оцениваемые по численности рыб (Pavlov et al., 2010), различаются у рыб из всех исследованных пространственно-временных группировок.

Покатники — денатантные мигранты — в эксперименте при дневной освещенности преимущественно проявляют ОТР, тогда как в естественных условиях днём они находятся в прибрежье и не скатываются. Причина этого несоответствия была выявлена при разработке методики изучения типа реореакции (Павлов и др., 2010б, 2010в, 2011; Pavlov et al., 2010). Условия в установке “рыбоход” не копируют полностью естественные условия обитания рыб: так, например, в установке отсутствовала растительность. Поэтому и после акклимации рыб к условиям эксперимента у них наблюдается стресс, связанный с чужеродностью, непривычностью окружающего пространства. Это особенно характерно для визуально воспринимаемых компонентов среды. Видимо, непривычность зрительных раздражителей и вызывает у рыб с ведущим зрительным механизмом ориентации (нерка) стремление покинуть данное место (отсек установки). Направление этого движения определяется мотивацией, которая возникла в естественных условиях, т.е. той устойчивой мотивацией к скату или к движению против потока, которая у молоди уже была на момент вылова и сохранилась к моменту проведения опытов. Наши исследования (Павлов и др., 2010в; Pavlov et al., 2010) показали, что и у лососевых (Salmonidae), и у карповых (Cyprinidae) рыб преобладающий тип реореакции, выявленный с использованием той же методики, соответствует направлению миграций рыб в природных водотоках.

При ночной освещенности молодь нерки проявляет как ПТР, так и ОТР, у неё снижается стресс, вызванный визуальной чужеродностью среды экспериментальной установки. В результате поведение молоди становится таким же, как и у молоди в естественной среде, — покатники проявляют не только ОТР, характерный для второго этапа реализации стереотипа покатной миграции, но и ПТР, характерный для первого этапа ре-

ализации данного стереотипа в естественных условиях.

Контранатантные мигранты при дневной освещенности, когда в естественных условиях и осуществляется миграция против течения, почти все проявляют ПТР. При ночной освещенности, когда контранатантная миграция в естественных условиях прерывается, наибольшая часть особей тем не менее демонстрирует ПТР, характерный для их доминирующей мотивации. Ориентация рыб в потоке при этом происходит за счёт органов боковой линии и полукружных каналов лабиринта (Павлов, 1979). Увеличение доли особей с ОТР при ночной освещенности может быть обусловлено проявлением в ночное время стереотипа покатной миграции.

В целом для однородных группировок (покатники и контранатантные мигранты) молоди нерки, как и для других ранее исследованных видов рыб (Павлов и др., 2010в; Pavlov et al., 2010), тип реореакции соответствует направлению их перемещений в естественных условиях. Это указывает на то, что реореакция имеет значение для осуществления перемещений этих групп рыб — с помощью этой реакции обеспечивается выбор направления миграции.

Группировки денатантных и контранатантных мигрантов различаются не только по типу реореакции, но и по длине рыб (таблица, рис. б). Покатники — это самые мелкие особи среди исследованных, кроме того, среди них наиболее высокая доля рыб с остатками желточного мешка. Это указывает на то, что рыбы данной группы недавно вышли из нерестовых гнёзд и не смогли занять биотопы с хорошими кормовыми условиями. Контранатантные мигранты — это рыбы средних размеров в сравнении с покатниками и молодь из прибрежных ночных скоплений.

Рыбы, пойманные на литорали озера вблизи истока р. Озерная (контранатантные мигранты из реки и молодь из озера), демонстрировали преобладание положительного типа реореакции, что предотвращало их снос в реку.

Прибрежные рыбы. Заливы реки занимают смешанные скопления: кроме покатников и контранатантных мигрантов среди них, возможно, присутствуют и резиденты — особи, которые временно проявляют поведение, направленное на сохранение местообитания в прибрежье реки. Соотношение в прибрежных скоплениях рыб каждой из указанных групп неодинаково при разных уровнях освещенности. Дневные прибрежные скопления состоят из покатников и резидентов, а также периодически заходящих в заливы контранатантных мигрантов. Ночные прибрежные скопления состоят преимущественно из контранатантных мигрантов и резидентов, поскольку в это время суток покатники покидают прибре-

жье и начинают скатываться. У рыб как из ночных, так и из дневных прибрежных речных скоплений тип реореакции и его изменение при разной освещённости во время опытов соответствует типу реореакции наиболее активных в миграционном отношении рыб — соответственно контранатантных мигрантов и покатников. Этому способствует стайное поведение молоди, отмеченное в садках и в установке. Предполагаемые резиденты, скорее всего, проявляли тот или иной тип реореакции в результате имитационного поведения (реакции подражания мигрантам). Покатная миграция, вызванная таким поведением, ранее была описана для карповых рыб (Павлов, 1979).

Кроме того, среди рыб из прибрежных группировок ночью, когда из-за условий освещённости стайное поведение и реакция подражания затруднены, обнаружены особи с СТР. Наличие особей с СТР указывает на присутствие резидентов среди опытных рыб. Дополнительным подтверждением присутствия резидентов является бимодальное распределение рыб из прибрежных группировок по длине тела (рис. 6): особи $AC \geq 39.1$ мм (вторая мода) не отмечены нами ни среди покатников, ни среди контранатантных мигрантов. Они не мигрируют и задерживаются в реке в прибрежье, хотя их локомоторные возможности выше, чем у контранатантных мигрантов. Резидентное поведение может быть результатом временного прекращения миграции, которое наблюдается при хороших условиях питания (Кириллов 1997, 2001; Павлов и др., 2007). Мы предполагаем, что такие условия питания тормозят не только покатную, но и контранатантную миграцию. Однако материалы работы не позволяют говорить о наличии фенотипической группы резидентов, аналогичной ранее зафиксированной у карповых и окунёвых (Percidae) рыб (Павлов и др., 2007). Для доказательства её наличия необходимы дальнейшие исследования.

Влияние “неозёрной”¹ воды на тип реореакции. Изменения типа реореакции контранатантных мигрантов и рыб из дневных скоплений наблюдали не только при разных уровнях освещённости, но и в воде разного качества — из р. Озерная и из впадающего в оз. Курильское ручья Золотой ключ. В воде ручья практически все рыбы, выловленные в реке, независимо от исходного типа реореакции (ОТР или ПТР) проявляли ОТР. И если при дневной освещённости всё же наблюдались отдельные особи, двигавшиеся против течения, то ночью все рыбы скатывались. Рыбы с СТР не обнаружены.

¹ Неозёрная вода — аналогия термина non-lake water (Bodznick, 1978), использованного им для обозначения колодезной воды и воды притоков озера в противоположность озёрной воде (lake-water).

Известно, что в ручье Золотой ключ молодь нерки обитает непродолжительное время и вскоре после выхода из грунта скатывается в озеро для нагула (Кириллова, Павлов, 2011). Такое поведение можно объяснить генетическим детерминированием первичных реакций на течение (Hensleigh, Hendry, 1998). Однако в опытах мы использовали рыб из вытекающей реки (р. Озерная) с преобладанием противоположной первичной реакции на течение, и достаточно долго обитавших в этих условиях.

Экспериментально показано (Bodznick, 1978), что если молодь нерки, выращенную в озёрной воде, пересадить в чистую колодезную воду, то предпочтение воды из озера практически у всех рыб сохраняется в течение 7 сут., а затем оно начинает медленно снижаться. В наших экспериментах рыбы находились в ручьеваой воде немногим более 1 сут. Таким образом, можно предполагать, что в воде с запахом озера наблюдается контранатантная миграция у физиологически готовых к ней особей, а в воде без запаха озера эта миграция прерывается и начинается покатная миграция. В результате рыбы, обитающие и в притоках озера, и в вытекающей из него реке, избирают такое направление миграции, которое приводит их в нагульный водоём. Полученные данные указывают на то, что запах нагульного водоёма вполне может быть не прямым ориентиром при миграции молоди, как считает Бодзник (Bodznick, 1978), а опосредованным — запахом изменяет тип реореакции, что и определяет направление миграции рыб. Этот механизм может предохранять контранатантных мигрантов нерки не только от захода в притоки вытекающей из озера реки (Bodznick, 1978), но и в притоки самого озера (ручей Золотой ключ), поскольку в его литорали вблизи истока рыбы ещё сохраняют ПТР.

Отличия в поведении ранней молоди нерки в озёрной и неозёрной воде могут быть вызваны как различием в химическом составе воды (в том числе и разным запахом), так и разным составом и количеством обитающих в водоёме кормовых организмов или других видов рыб. В вытекающей из озера реке молодь нерки питается планктонными низшими ракообразными — своим основным и наиболее калорийным кормом (Акулин, 1968; Введенская, 2009). В ручье Золотой ключ планктонные ракообразные отсутствуют, и экспериментальные рыбы во время акклимации питались личинками хирономид, которые также являются одним из кормовых объектов молоди нерки этого возраста, но менее калорийным (Козлов, 2012). Изменение условий питания могло вызвать у нерки мотивацию к смене местообитания и привести к движению вниз по течению, как это отмечено для ряда других видов рыб (Павлов и др., 2007, 2010б). Выяснение причин, вызвавших различия в поведении молоди нерки в озёр-

ной и неозёрной воде должно стать предметом специальных исследований.

ВЫВОДЫ

1. Реореакция является одним из поведенческих механизмов осуществления нагульной миграции ранней молоди нерки. Тип реореакции, зарегистрированный в эксперименте, хорошо согласуется с наблюдающимися направлениями перемещений рыб в естественных условиях: по течению — у покатников, против течения — у контранатантных мигрантов.

2. У контранатантных мигрантов, достигших нагульного озера, сохраняется ПТР, что способствует выходу молоди из зоны изъятия стока и предотвращению выноса молоди в реку в ночные часы при ухудшении условий ориентации.

3. Молодь, перемещённая в воду втекающего в озеро ручья, проявляет резко ОТР, что способствует её быстрому скату в озеро на нагул.

4. В воде водотоков, как вытекающего из озера, так и впадающего в него, наблюдается такой тип реореакции, который обеспечивает миграцию молоди нерки в основной для неё нагульный водоём — оз. Курильское.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность Кроноцкому государственному биосферному заповеднику за предоставленную возможность работы на территории Южно-Камчатского заказника и техническое обеспечение работ и КамчатНИРО за предоставленную возможность проведения работ на базе н/п “Озерновский”. Авторы благодарят П.И. Кириллова, Е.А. Кириллову, А.О. Касумяна за помощь в работе и ценные замечания к тексту рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ №11–04–00686а, Программы Президиума РАН “Живая природа”, Федерального агентства по науке и инновациям (госконтракты 02.740.11.0280, 14.740.11.0165, 16.740.11.0174, 16.740.11.0617), Программы Президента РФ “Ведущие научные школы” НШ 719.2012.4, Гранта Президента РФ 3682.2011.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акулин В.Н. 1968. Сезонные изменения содержания жира у молоди красной и у кормового зоопланктона оз. Дальнего // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 81–90.
Бугаев В.Ф., Маслов А.В., Дубынин В.А. 2009. Озерновская нерка (биология, численность, промысел). Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс, 156 с.
Введенская Т.Л. 2009. Кормовая база молоди нерки на нерестилищах озера Курильское (Камчатка) // Иссле-

дования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 15. С. 71–87.

Кириллов П.И. 1997. Суточная динамика питания личинок плотвы в период их покатной миграции в реке Б. Коша // Сб. науч. тр. Твер. гос. ун-та “Вопросы морфологии и экологии животных”. С. 34–39.

Кириллов П.И. 2001. Питание личинок плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) в период интенсивной покатной миграции // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 6. С. 828–834.

Кириллова Е.А., Павлов Д.С. 2011. Миграции молоди нерки *Oncorhynchus nerka* и мальмы *Salvelinus malma* первого года жизни в водотоках бассейна Курильского озера // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 5. С. 209–216.

Козлов В.И. 2012. Справочник фермера-рыбовода. (<http://www.fishportal.ru/references/fermer>)

Костин В.В., Павлов Д.С. 2012. Стереотипы миграционного поведения молоди рыб в реках // Матер. V Всерос. конф. по поведению животных. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 99.

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.

Павлов Д.С., Лунандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 211 с.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Шведяков Е.А., Маслов А.В. 2010а. Миграции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в реке Озерной (юго-западная Камчатка) // Матер. XI Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 290–293.

Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010б. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 251–261.

Павлов Д.С., Пономарёва В.Ю., Веселов А.Е., Костин В.В. 2010в. Реореакция как один из механизмов формирования фенотипических группировок сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* // Там же. Т. 50. № 4. С. 548–553.

Павлов Д.С., Костин В.В., Звездин А.О. 2011. Особенности движения рыб с отрицательным типом реореакции // Там же. Т. 51. № 4. С. 526–533.

Bodznick D. 1978. Water source preference and lakeward migration of sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*) // J. Comp. Physiol. V. 127. P. 139–146.

Hensleigh J. E., Hendry A. P. 1998. Rheotactic response of fry from beach spawning populations of sockeye salmon: evolution after selection is relaxed // Can. J. Zool. № 76. P. 2186–2193.

McCart P. 1967. Behavior and ecology of sockeye salmon fry in the Babine River // J. Fish. Res. Board Can. V. 24. № 2. P. 375–428.

Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin, A.O., Ponomareva V.Yu. 2010. On methods of determination of the reoreaction type in fish // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 977–984.

Raleigh R.F. 1967. Genetic control in the lakeward migrations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) fry // J. Fish. Res. Board Can. V. 24. P. 2613–2622.