

А.Г. Поддубный, Л.К. Малинин

МИГРАЦИИ
РЫБ
ВО ВНУТРЕННИХ
ВОДОЕМАХ



Москва
ВО "Агрпромиздат"
1988

УДК 597—154.343 (28)

А. Г. Поддубный, Л. К. Малинин. Миграции рыб во внутренних водоемах: Моногр.— М.: Агропромиздат, 1988.— 224 с. ISBN 5—10—000267—0

Требования рыб к условиям среды на разных этапах их жизненного цикла меняются, поэтому для обеспечения наиболее благоприятных условий нагула, размножения и зимовки они совершают миграции, т. е. закономерные массовые перемещения.

В книге обобщены результаты исследований миграций и перемещений особей локальных стад разных по экологии видов рыб мировой фауны в реках, озерах и водохранилищах. Оценена роль внешних и внутренних факторов миграционной активности рыб, описаны их типичные миграционные циклы, суточные вертикальные и горизонтальные миграции особей, скорости и энергетика плавания и способности ориентации в характерных экологических ситуациях биотопа и водоема.

Книга рассчитана на специалистов рыбного хозяйства.

Табл. 20. Ил. 64. Библиография — 299 названий.

Одобрено Ученым Советом Института биологии внутренних вод АН СССР.

П 4002030000—103
035 (01)—88 159—88

ISBN 5—10—000267—0

Артур Георгиевич Поддубный
Лав Константинович Малинин

МИГРАЦИИ РЫБ ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ

Редактор С. Н. Шестак

Художник С. Н. Орлов

Художественный редактор Т. И. Мельникова

Технический редактор И. Г. Гоголевская

Корректор Л. Г. Гладышева

ИБ № 5153

Подписано в печать 28.12.87. Т-20424. Формат 60×84¹/₁₆. Бумага офсетная № 1.
Печать офсетная. Гарнитуре Универс. Усл. п. л. 13,02. Усл. кр.-отт. 13,25.
Уч.-изд. п. 15,9. Изд. № 206. Тираж 1260 экз. Заказ № 159 Цена 3 р. 10 к.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО "Агропромиздат", 107807, ГСП,
Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Московская типография № 9 НПО "Всесоюзная книжная палата" Госкомиздата,
109033, Москва, Волоцкая, 40.

© ВО "Агропромиздат", 1986

ВВЕДЕНИЕ

Изучение миграций рыб имеет многовековую историю. К настоящему времени опубликовано более 7 тыс. работ о миграциях, перемещениях и распределении рыб в различных водоемах, причем большинство из них посвящено описанию этих явлений у типично морских и ценных проходных рыб.

Изучению миграций рыб посвящены известные работы А. Мика [236], Л. Шеринга [267], Л. Рауля [263], П. Ю. Шмидта [141], Ф. Р. Хардена Джонса [196] и Ю. Ю. Марти [73].

Исследования миграций жилых, в основном пресноводных рыб, обитающих в озерах, реках и водохранилищах, начались 30—40 лет назад. Анализ результатов нашел частичное отражение в монографиях П. Ю. Шмидта [141], А. Г. Поддубного [97] и Г. В. Никольского [82], но более поздняя и обширная информация еще требует обобщения. Во многом она носит принципиально новый характер и поэтому позволяет рассматривать миграции на уровне отдельных локальных стад различных по систематическому положению и экологии видов рыб, обитающих в разнообразных внутриконтинентальных водоемах от Заполярья до тропиков.

Благодаря поступлению новых данных по учету численности рыб на биотопе и в водоеме, результатов непрерывного биотелеметрического прослеживания пути, скорости и ритмов движения особей, выявлению ряда важных физиологических и биохимических факторов миграционной активности и накоплению общих сведений о биологии рыб представляется возможным более детально охарактеризовать миграционные циклы популяций в связи с естественными и антропогенными изменениями состояния водоемов и их систем.

Сравнение миграций морских и пресноводных рыб показывает, что между ними есть много общего. Еще П. Ю. Шмидт писал, что в озерах мы находим в миниатюре те же условия миграций, "что и в море" [144].

Миграции, имеющие важное значение в жизни рыб, во многом обуславливают стратегию и тактику хозяйственного использования промысловых запасов, технологию лова, масштабы и точки приложения ры-

быводной помощи популяциям ценных местных рыб и успех акклиматизации новых видов.

Необходимы документальные данные о внутрисезонных, годовых и многолетних перемещениях рыб для рациональной организации комплексного водопользования, пропуска рыб через плотины гидроузлов, защиты от попадания в водозаборные сооружения, размещения на водоемах рекреационных объектов и локального регулирования рыболовных нагрузок.

Основная информация, необходимая для детализации представлений о миграциях пресноводных рыб, получена нами в период 30-летних работ на водоемах бассейнов рек Волги, Дона и Кубани, дополненных в сравнительном плане исследованиями на р. Паране (Аргентина), внутренних водоемах Кубани, а также реках и водохранилищах Кольского полуострова и озерах Прибалтики.

1

ВНЕШНИЕ И ВНУТРЕННИЕ ФАКТОРЫ МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ РЫБ

Миграционный цикл рыб представляет собой целостную картину отдельных типов миграций, которые по своему назначению классифицируются на нерестовые, нагульные и зимовальные. Можно выделить еще один тип миграций — вынужденные миграции, возникающие под воздействием каких-либо неблагоприятных условий обычно непериодического характера (заморные явления, падение уровня воды, загрязнение). В соответствии с назначением миграций следует рассматривать и вопрос об их внешних и внутренних стимулах. Если вынужденные миграции преимущественно зависят от конкретной экологической обстановки, т. е. от факторов экзогенной природы, то периодические миграции (нерестовые, нагульные, зимовальные) определяются комплексом факторов как экзо-, так и эндогенной природы.

ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНИ РЫБ ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ

Внутренние континентальные водоемы делятся на 4 категории: реки, озера, пруды и водохранилища. Принципиальные различия между ними заключаются в размерах, степени проточности, качестве воды, а также характере гидрофизических и химических процессов.

Различные сочетания этих характеристик определяют биотопную структуру водоема — степень разнообразия и взаиморасположение местообитаний гидробионтов, соответствующих прохождению на них всего жизненного цикла популяции вида или только одного из этапов размножения, нагула или периода переживания низких (высоких) температур, безводного (дождливого) сезона, опреснения (осолонения) водоема и пр.

Требования к среде различны у популяций разных видов гидробионтов и этим определяется разнообразие состава, структуры, качества, плотности и продукционных возможностей биоценозов — сообществ растений и животных, населяющих биотопы.

Обобщение информации о типах основных по занимаемым площадям биотопов во внутренних водоемах показывает, что их число сравнительно невелико.

Исходя из существующих классификаций в водоемах озерного типа, биотопы можно разделить на три основные группы: биотопы литорали, сублиторали и профундали.

К биотопам литорали относятся биотопы защищенного побережья с растительностью и без нее, а также различных сплавин и открытого побережья — песчаные, почвенные, галечно-валунные пляжи.

В сублиторали различают плато с твердым грунтом и участки временного заиления, в батии (профундали) — зоны активного и слабого илонакопления и расположенный над батией биотоп пелагиали.

В реках различают биотопы перекатов, углублений русла, затонов и временно заливаемой поймы.

Биотопы защищенного побережья с растительностью обычно занимают участок литорали водоема от уреза воды до глубин, на которых по освещенности еще возможно развитие прикрепленной высшей водной растительности. Для большинства эвтрофных и мезотрофных водоемов эти глубины колеблются в пределах 2—4 м. Биотопы представляют собой полосу прибрежных зарослей, окаймляющих водоем, или имеют сложную мозаичную структуру с чередованием различных ценозов растительности и участков открытой воды (рис. 1).

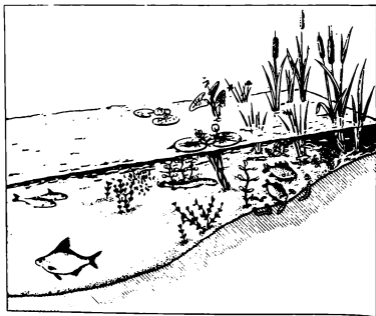


Рис. 1. Репродукционно-нагульный биотоп

Биотопы обеспечивают существование многовидового сообщества различных животных. Здесь постоянно обитают узкотерриториально обособленные популяции немигрирующих литоральных рыб (например, так называемый травяной окунь, вьюн, щиповка, карась, многие живородящие рыбы тропических и субтропических вод). Одновременно эти биотопы выполняют важную роль репродукционного участка для приходящих сюда на нерест производителей различных фитофильных рыб и служат питомником для их ранней молоди, а также местом нагула неполовозрелых особей популяции.

В зависимости от особенностей колебаний уровня режима водоема эти биотопы могут функционировать постоянно или только несколько месяцев в году.

Для экосистемы водоема озерного типа считается оптимальным, если биотопы защищенного побережья занимают 15% акватории и примерно 5% из них являются эффективными нерестилищами для фитофильных рыб. В том случае, если они находятся под водой не менее 4–5 весенне-летних месяцев, обеспечиваются относительно нормальные условия для естественного воспроизводства рыб и выживания их молоди.

Биотопы открытого побережья без растительности занимают участки литорали водоема, подверженные прямому действию ветрового волнения, и имеют много разновидностей в зависимости от характера распределения и качества грунтов. Плотность населения на этих биотопах, как правило, невелика. Среди рыб преобладают пелореофильные виды, не образующие устойчивых скоплений.

Основу ихтиофауны составляют здесь дрейфующие стаи молоди рыб. Если биотопы не сохнут во второй половине года, то происходит зимовка многих видов рыб, так как кислородные условия над плотными грунтами всегда лучше, чем на соседних заиленных биотопах. Биотопы открытого побережья без растительности могут занимать значительные площади (например, на Рыбинском водохранилище более 30% его акватории) и их значительное развитие снижает общую биопродуктивность водоема.

Биотопы сплавины образуются на частично или полностью изолированных слабopроточных участках литорали озера или поймы реки. В стоячих водах их появление означает процесс заболачивания и сопровождается обеднением фауны гидробионтов из-за закисления среды и плохого кислородного режима.

В субтропических и тропических водоемах с резкими внутрисезонными колебаниями уровня воды эти биотопы, напротив, обладают высоким видовым разнообразием и продуктивностью беспозвоночных и рыб, но в целом развитие биотопов сплавины в водоеме нежелательно.

Подводные плато sublиторали с плотным грунтом отличаются наименьшей плотностью донной фауны, но обладают хорошими условиями для зимовки рыбы. Вода над этими участками находится в постоян

ном движении. С потоками воды здесь дрейфуют по сложным траекториям фито- и зоопланктон, стаи рыб-планктофагов и питающиеся ими хищники.

Биотопы являются местом размножения псаммофилов и пелагофилов.

Биотопы сублиторали с временным заилием располагаются в водоеме между подводными плато с плотными грунтами и биотопами батiali. Несколько месяцев в году они покрываются плащом наносов аллохтонного и автохтонного происхождения, который вновь поднимается в толщу воды в периоды повышенной ветровой активности или при развитии весенних (зимних) стоковых течений и выносятся в другие районы.

Эти биотопы используются рыбой для нагула и зимовки при условии небольших скоплений рыб.

Биотопы батiali со слабым илонакоплением опоясывают озерные котловины или их отдельные углубления, а в водохранилищах занимают участки бывших перекатов русел и склоны стариц. Они отличаются резким возрастанием по сравнению с вышележащими биотопами сублиторали численности и биомассы гидробионтов в основном за счет небольшого числа видов пелофильных хирономид и олигохет. Во время повышенной проточности водоема биотопы частично промываются от осажденных взвесей, являются важным местом нагула бентосоядных и питающихся ими хищных рыб.

Биотопы батiali с активным илонакопителем занимают ложе и склоны наиболее глубоких участков озера или водохранилища и обычно являются зоной аккумуляции биомассы. Аккумуляция биомассы в батiali возникает в результате взаимодействия факторов среды, обеспечивающих здесь условия для активной седиментации находящихся в воде взвесей (рис. 2).

Кроме минеральных и органических частиц, на биотопы вносятся водой бактерии, фито- и зоопланктон, яйца и пелагические личинки хирономид, моллюсков, молодь рыб. Условия выживания гидробионтов здесь при большей концентрации пищи, наличии убежищ на склонах оказываются значительно лучшими, чем на соседних, более проточных биотопах, и поэтому численность и биомасса их достигают максимальных для водоема величин. Хорошая кормовая база способствует задержке в зонах аккумуляции биомассы разновозрастных особей различных видов рыб. За планктофагами и бентофагами следуют питающиеся ими хищники.

Биотопы пелагиали или открытой толщии воды представляют собой водную массу разного генезиса над батialiю и частично сублиторалью водоема в зоне глубин, обычно превышающих 10 м. Населены пелагическими сообществами растений и животных, причем одни из них постоянно обитают в биотопе, другие — временно.

Биотопы речных перекатов населены резко обедненной по числен-

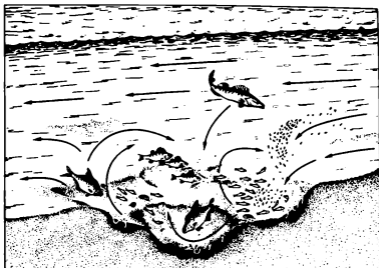


Рис. 2. Зона аккумуляции биомассы в батии

ности типично реофильной фауной. Используются для икрометания местными и проходными пелагофилами и псаммолитофилами.

Биотопы углублений русла имеют иную, чем перекаты, структуру потоков воды, меньшую скорость течения и сложные вертикальные и горизонтальные круговороты. В зоне резкого склона возможно частичное осаждение взвесей и развитие обильной пелореофильной фауны, служащей объектом питания для местных рыб и являющейся местом нагула и питания проходных рыб. Здесь же происходит зимовка большинства видов речных рыб.

Биотопы затонов и заливов являются основным нагульным участком для лимнореофильных речных рыб, местом их отдыха и частично зимовки. Численность и биомасса речной ихтиофауны здесь всегда выше, чем на соседних биотопах.

Биотопы временно заливаемой поймы реки используются для нереста и нагула ранней молоди речных фитофильных рыб во время паводка. При падении уровня воды часть углублений поймы оказывается повушкой для неуспевшей скатиться в реку молоди и взрослых особей. Старицы и другие более глубокие участки поймы, сохраняющие воду после падения ее уровня в реке, функционируют до следующего паводка как набор озерных биотопов.

Все перечисленные биотопы стоячих, малопроточных и текучих вод находятся в постоянной сезонной и многолетней динамике и имеют массу переходных вариантов и сочетаний.

Наибольшую плотность и биомассу водного населения могут сохранять и длительное время поддерживать биотопы защищенного прибрежья с растительностью, а также баттали с активным илонакоплением. В ряде случаев близкими им по продуктивности оказываются биотопы пелагиали. Остальные биотопы способны прокормить значительно меньшее число гидробирнтов, однако на них возможно временное резкое возрастание численности животных за счет проходящих стай и косяков.

Внутри каждого из выделенных биотопов, типичных для большинства внутренних водоемов, имеется множество мелких участков (станций), на которых условия для существования гидробионтов различаются по ряду признаков (проточность, глубина, прозрачность воды, степень зарастаемости, заиленности, неравномерности рельефа дна и т. п.). Они усложняют структуру биотопа и делают его более емким в отношении видового разнообразия и численности постоянного и временного населения.

Важное значение при формировании "лица" биотопа и условий на нем принадлежит водообмену, колебаниям уровня воды, распределению и динамике водных масс в водоеме. Ветровые явления над водоемом вызывают развитие в водной толще сложной гидродинамической структуры. Основными элементами ее являются циклональные и антициклональные круговороты воды, зоны схождения (ускорения) и расхождения (замедления) потоков воды и спиралевидные течения (вдоль берегов).

Разнонаправленные по глубине ветровые течения, взаимодействуя со стоковыми течениями и рельефом дна, способствуют возникновению на отдельных участках водоемов типичных для них систем движения воды по вертикали и горизонтали, которые оказывают существенное, а в ряде случаев решающее воздействие на перемещение живущих на этих биотопах гидробионтов.

Пограничные участки гидродинамических структур несут основную информацию, необходимую для ориентации рыб в пространстве, так как здесь наиболее четко проявляются градиенты температуры, электропроводности, химического состава воды, плотности фито- и зоопланктона и других показателей степени однородности распределения абиотических и биотических полей.

Разные по качеству биотопы расположены в водоемах в различных сочетаниях и неодинаково удалены друг от друга.

Качество биотопов и взаиморасположение в них основных станций, используемых особями вида для размножения, нагула и зимовки, необходимо рассматривать как главный фактор, определяющий возникновение в водоемах локальных стад гидробионтов, величин их ареалов протяженности и продолжительности миграций.

Локальное стадо рыб — это разновозрастная самовоспроизводящаяся группировка особей вида, связанная общностью происхождения на

одном нерестовом участке и имеющая определенные места нагула и зимовки [97]. В тропических и субтропических водах зимовке соответствует период переживания засушливого сезона года, а для многих арктических видов — время высоких летних температур воды.

Популяция вида в водоеме обычно представлена рядом локальных стад. Простейшим является самовоспроизводящаяся группировка особей вида, способная осуществлять все жизненные функции на одном биотопе (станции), который служит им постоянной домашней территорией. Подобные стада с ареалом чаще всего в несколько десятков или сотен квадратных метров образуют многие виды рыб литорали (например, вьюны, шиповки, караси, колюшки) и речные реофилы (пескарь, елец).

Простые по схеме перемещений особей локальные стада образуют многие пелагические виды, не связанные с литоралью. Их жизненный цикл проходит в одной водной массе (циклональном или антициклональном круговороте воды), где, дрейфуя с потоком, несущим им пищу, они нагуливаются, на каком-то участке кольца дрейфа размножаются, а на другом находятся в малоактивном состоянии, переживая сезон зимней бескормицы или неблагоприятного действия абиотических факторов. К числу рыб с таким типом локального стада относятся некоторые популяции озерного снетка-псаммофила, чехони и, видимо, многих других пелагофильных рыб разных зоогеографических зон.

Однако подавляющее большинство видов рыб, откладывающих икру на растительный субстрат, песок, гальку или в толщу воды на участках с быстрым течением, вынуждены использовать для нормального прохождения жизненных циклов несколько биотопов и совершать в разные сезоны года массовые перемещения с одного из них на другие. К числу этих рыб относятся виды, имеющие высокочисленные популяции и являющиеся объектами промысла.

Локальные стада этих рыб могут занимать обширные ареалы или обитать на сравнительно ограниченной акватории. При компактном взаиморасположении основных биотопов ареал стада невелик. Например, многие рыбы озер и водохранилищ используют для нереста отдельные биотопы защищенного побережья с растительностью. Здесь же и на соседних участках sublиторали происходит нагул молодежи, а взрослые особи и неполовозрелое потомство прошлых лет нагуливаются на близлежащих биотопах батидали или попеременно в разные части суток то на кормовых пятнах батидали, то литорали. Зимуют все особи данного стада на участке sublиторали, расположенной между зонами нагула.

В речных условиях локальные стада фитофильных рыб часто занимают небольшой ареал, размножаясь на заливаемой пойме, а нагуливаясь и зимую на близлежащих биотопах затонов и углублений русла.

Особь локальных стад речных пелагофилов размножаются на перекатах, а в процессе нагула молодежь и взрослые рыбы постоянно смещаются вниз, "оседая" на нескольких биотопах затонов и углублений

русел. Весной или осенью производители осуществляют миграцию вверх, к "своим" нерестовым участкам, а пополнение до наступления половой зрелости обитает ниже по течению. Резкое увеличение ареала локального стада происходит у рыб, размножающихся в реке, а нагуливающих в эстуарии реки, озера или водохранилища. Половозрелые особи из этих стад ведут себя как типичные проходные рыбы.

Каждое локальное стадо сохраняет свой репродукционный биотоп на протяжении жизни многих поколений. Его местоположение и границы наиболее четко определены у видов, предъявляющих жесткие требования к условиям среды на нерестилищах.

Величина нагульно-зимовального ареала этих рыб варьирует в значительных пределах, связана со спецификой добывания пищи (ритмом и типом двигательной активности во время нагула) и зависит от факторов ситуационной экологической изоляции. К этим факторам необходимо отнести гидрографические особенности участка, наличие труднопроходимых для рыбы физико-химических градиентных зон и специфику структуры и динамики водных масс региона. Две первые группы факторов выполняют роль физических преград, ограничивая расселение особей по акватории и способствуя тем самым относительной изоляции локального стада. Разнонаправленные и различающиеся по скорости поверхностные и придонные течения при наличии у рыб суточных вертикальных миграций, а также зоны круговоротов воды препятствуют уносу дрейфующих нагульных скоплений на большие расстояния, перемещая их по сложной траектории в пределах относительно ограниченного участка [97].

Внутри локальных стад в результате свойственного видам полиморфизма всегда имеются группы особей, различающихся по сумме требований к среде и степени двигательной активности: оседлые и мигрирующие рыбы, а среди последних — озимые и яровые. По некоторым данным [58], они, возможно, закреплены генетически. Ареал оседлых особей невелик, обычно они используются для нагула репродукционный биотоп и близлежащие зоны аккумуляции биомассы и в этом же районе зимуют. Мигрирующие особи локального стада после размножения совершают типичную покатную миграцию и осуществляют нагул на периферии ареала. По окончании нагула часть из них возвращается на зимовку в район нерестилищ (озимые рыбы), а остальные зимуют вблизи мест нагула и на репродукционном биотопе появляются непосредственно перед икрометанием (яровые особи).

Группы локальных стад, размножающихся на соседних нерестилищах (приток, залив), относительно изолированы от таких же групп стад из других районов (рис. 3). Группы этих популяций в озере и водохранилище полностью или частично изолированы от населения других водоемов, население бассейна или географической зоны от соседних и т. д.

В реке популяция вида обычно представлена множеством локаль-



Рис. 3. Локальные стада пещи в водохранилище озерного типа:
 1 — нерестилища и места обитания оседлых рыб; 2 — миграционные циклы проходных рыб



Рис. 4. Группы локальных стад в р. Паране (Аргентина):
 1 — пути миграций; 2 — места размножения

ных стад с обособленными у каждого из них местами размножения и последовательно совпадающими биотопами нагула и зимовки. Относительное обособление в реке групп локальных стад наблюдается в том случае, если по ее течению четко чередуются районы спрямленного русла и развитой поймы (рис. 4).

Особь локальных стад проходных и полупроходных рыб, поднимающиеся в реки из моря для икрометания, как бы "пронизывают" собой хорологию местной речной популяции по дороге туда и обратно, качественно ее не изменяя.

В результате дифференциации по типу питания мигрирующие и оседлые особи локального стада, кроме эволюционных, могут резко

различаться по экстерьерным признакам и темпу роста (например, прибрежная плотва, питающаяся фауной зарослей, и ее моллюскоядный экотип, осуществляющий нагул в сублиторали и батиаля водоемов). В локальных стадах озерной корюшки, кроме типичного планктофага (сетка), размножающегося на озерных нерестилищах, имеются факультативные хищники-корюшки, отличающиеся большей продолжительностью жизни и использующие для икрометания проточные песчаные перекаты в притоках, куда они совершают нерестовые миграции.

В популяциях многих видов рыб обнаружены постоянно или временно существующие группы особей, уклоняющиеся от модальных групп по ритмам суточной пищевой и двигательной активности, специализации в питании, например, у планктофагов — придонными формами ракообразных, у бентофагов — зоопланктоном толщи воды, у пелагических хищников — молодью донных рыб и т. д. Эти особи имеют в ареале локального стада свои подареалы или оказываются относительно изолированными от других особей по времени отправления жизненных функций.

Перечисленные особенности хорологических структур популяций рыб внутренних водоемов определяют многообразие вариантов их распределения и миграционной деятельности.

Формированию общих представлений о хорологической структуре популяций рыб и степени их привязанности к одним и тем же биотопам ареала в значительной степени способствуют исследования хоминга.

Понятие хоминг (homing) в общем виде трактуется как выбор, который делает рыба между возвращением в первоначально занимаемое место или в домашнюю область (home) и возможностью ухода в другие сходные по условиям места водоема [182].

Домашняя область может быть нагульной или зимовальной территорией, занимаемой рыбой на определенное время, гнездовым участком, охраняемым от вторжения других особей своего, а иногда и другого вида. В репродуктивный период под домашней областью обычно понимают нерестовый приток или конкретное нерестилище, на котором рыба вывелась из икринки и куда возвратилась для размножения.

Наиболее яркий пример массового хоминга показывают проходные виды лососевых рыб, совершающие анадромные миграции из моря в реки. Работы по массовому мечению лососей позволили установить, что после морского нагула большая часть созревших производителей идет на нерест в те реки и их притоки, где их метили [141, 196, 197].

Высокая точность возврата рыб на места их рождения способствует формированию пространственной структуры популяций и является одним из механизмов устойчивости локальных стад. Массовое мечение осетров в р. Волге показало, что отдельные особи волжского стада на нерест заходят в другие реки Каспия, но основная часть рыб мигрирует в "родную" реку [90]. Согласно иммуногенетическим различиям севро-

га из Северного Каспия составляет два локальных стада (волжское и уральское) с репродуктивной изоляцией [57]. Места нагула этих стад в море в значительной степени перекрываются. Дифференциация севриги на локальные стада, в первую очередь, определяется способностью рыб мигрировать на нерест преимущественно в свои "родные" реки, т. е. способностью к хомингу. Прежде всего за счет репродуктивной и в меньшей степени нагульной изоляции сформировалась популяция южнокаспийской (курунской) севриги, отличающейся от северокаспийской по ряду биологических и биохимических признаков. Однако у осетровых в отличие от лососевых до сих пор не известна дифференциация на более мелкие группировки по отдельным нерестилищам, нерестовым притокам. Хоминг осетровых появляется только в условиях моря при выборе своей нерестовой реки, в то время как у лососевых наблюдается более высокая дифференциация по отдельным нерестовым притокам.

В настоящее время убедительно доказано, что инстинкт возвращения свойствен многим пресноводным рыбам.

Мечение леща в нерестовый период в Рыбинском водохранилище показало, что лещ нерестится из года в год на одних и тех же участках. Так, учтено 47 случаев, когда меченую во время нереста особь находили в непосредственной близости от места прошлогоднего мечения [96].

С помощью мечения установлено, что плотва из оз. Снярды (Польша) нерестится в соседнем оз. Лукнайно [296]. При смещении рыба стремится вновь вернуться к своему нерестилищу в тот же год.

Наши наблюдения за перемещением плотвы и судака, смещенных из одного нерестового притока вниз по течению к месту слияния двух притоков, показали, что большая часть рыб обратно мигрирует в тот приток, в котором была выявлена.

Эксперименты по смещению щуки показали, что она стремится вернуться на свой участок при смещении ее на расстояние до 1 км. В это время нереста возвращение к своему нерестилищу происходит с большего расстояния (до нескольких километров). При мечении судака в Онежском озере было обнаружено, что он нерестится периодически на одних и тех же местах, нередко преодолевая расстояние до 200 км. Популяция стизостедииона (*Stizostedion vitreum*) в оз. Виннибигошиш состоит из нескольких стад, которые практически не смешиваются [182]. Инстинкт возвращения у стизостедииона довольно устойчив. Так, из 300 повторно выловленных рыб 90 % вернулись в свои протоки.

В оз. Веллингтон (США) исследована способность форели находить свой "дом" при смещении из притоков в озеро. Из 1908 меченых особей, которых пересадили на расстоянии 1,5 и 8 км от их участков, 614 вернулись "домой", а 119 заблудились. Отмечалось, что выпуск форели в разных пунктах существенно не влиял на возвращение рыб "домой".

Время от момента выпуска до возвращения составляло от 16 до 156 ч в зависимости от расстояния [233, 234].

Инстинкт возвращения в свои нерестовые притоки четко выражен у кумжи (*Salmo trutta*). Эта рыба после нагульной миграции в озеро весной неизменно возвращается обратно в те притоки, из которых вышла [196]. Если поток блокирован водопадом, рыба в течение продолжительного времени держится вблизи него, но не уходит в другие притоки, вход в которые свободен. Такая же картина отмечена у форели (*Salmo fario*). Хоминг и дифференциация на локальные стада отмечены у озерного лосося и форели в Ладожском и Онежском озерах [88, 123].

Р. Миллер описывал движение форели при смещении ее от своих участков [237]. На пути рыб он ставил искусственную преграду. Особи погибали, пытаясь в течение месяца преодолеть ее, но ни одна не пошла в другие, свободные, притоки. Точность возвращения стальноголового лосося (*Salmo gairdneri*) в свой нерестовый приток составляет 95% [228]. Интересные наблюдения за миграцией кумжи и стальноголового лосося проведены в одном из австралийских озер. Хоминг отмечен у 90% производителей кумжи, идущих на нерест в притоки. Он не зависел от возраста рыб и повторялся из года в год [283].

У гольца (*Salvelinus namaycushii*) в оз. Супериор (Канада) локальные стада обособлены друг от друга не только по местам, но и по срокам нереста [229]. Рыбы возвращаются на нерест ежегодно каждая в свой приток, однако существует одно или несколько стад с воспроизводством в озерных условиях.

Разделение рыб, нагуливающих в одном водоеме, на стада с воспроизводством в речных и озерных условиях отмечается и у другого вида гольца (*S. willughbii*) в оз. Виндермере (Англия) [180]. Весной размножение рыб происходит преимущественно в озере, а осенью одна часть производителей на нерест мигрирует в нерестовые притоки, а другая часть — в прибрежные мелководья озера. Судя по результатам мечения, в репродуктивный период обмен между стадами рыб с речным и озерным воспроизводством здесь незначителен: особи возвращались в основном на те нерестилища, где их метили.

Нерестилища белого окуня (*Roccus chrysops*) в оз. Мендота (США) локализованы на двух прибрежных участках. Смещение меченых рыб непосредственно с нерестилищ показало, что производители возвращаются в основном на места их мечения [198].

Хоминг у рыб проявляется не только в период воспроизводства, но и нагула. Многие виды рыб в течение длительного времени обитают на ограниченной территории, хотя и имеют возможность свободно перемещаться в более или менее значительной части водоема. Известны случаи, когда рыбы не покидали свои участки в течение многих лет. Еще большее число видов рыб занимает определенную территорию в течение короткого отрезка времени.

Однако способность к хомингу во время нерестовых миграций проявляется не во всех водоемах. Так, наблюдения в оз. Симко (Канада) показали, что голец (*Salvelinus namaycushii*) не строго придерживается своих нерестилищ. Одна из возможных причин отсутствия хоминга — обилие и большая протяженность озерных нерестилищ [235].

С помощью мечения установлено, что рыбы сем. Characidae и Piñelodidae, обитающие в одном из притоков верховья р. Параны, строго не придерживаются одних и тех же участков реки. Выход на нерестилища определяется в основном температурой и уровнем воды [184]. При пересадке рыб из одного участка реки в другой обратно возвращались лишь единичные особи.

Пока неизвестно, в какой степени хоминг проявляется и существует ли он вообще у мелких пресноводных рыб, ведущих стайный или групповой образ жизни. Отмечено, что какая-то часть рыб не возвращается к месту первоначальной поимки. Ю. Либосварский определил, что 28,2–50,7 % популяции голавля постоянно обитают в одном и том же месте [225]. Остальная часть популяции постоянно находится в движении и часто выходит за пределы основной территории, которую занимает стадо. В экспериментах, проведенных Б. Штоттом, часть смещенных пескарей не вернулась на свою "домашнюю" территорию, а беспорядочно распределилась в районе выпуска [277]. Авторы предполагают, что не все особи данной популяции приурочены к ограниченной территории.

Недостаточно полные исследования инстинкта возвращения рыб с различной экологией, обрывочность и малая сравнимость данных даже о миграциях одного вида в разных водоемах определяют скептическое отношение некоторых ученых к концепции "хоминга".

Так, Ю. Ю. Марти предлагает термин "возвращения не к дому, а к условиям дома" [73]. Развивая эту гипотезу, он считает, что у рыб, имеющих ограниченный нерестовый ареал, резко отличающийся по условиям от сопредельных районов водоема, хоминг должен быть более четким, чем у рыб с широким нерестовым ареалом. К первым он относит проходных рыб, донных и придонных рыб шельфа.

Харден Джонс предлагает три понятия "дома": область размножения, нерестилище и конкретный его участок [196]. В отношении большинства туводных проходных и полупроходных рыб наиболее применительно понятие "родного дома" — нерестилища.

Репродуктивный хоминг проявляется не у всех созревающих и половозрелых особей локального стада. Часть их оказывается неспособной найти домашний нерестовый участок после длительного периода перемещений в поисках пищи и зимовки. Неустойчивости хоминга может способствовать проявление внутривидового полиморфизма в степени двигательной активности, способности к ориентации, пищевому поведению, требовательности к газовому составу и температуре воды. На примере голянов показано, что одни особи, (большая часть

исследуемых рыб) длительное время придерживаются своих нагульных участков, другие часто посещают незнакомые районы, а единичные особи вообще безразлично относятся к территории. По этому признаку из подразделяют на "домоседов", "мобильных" и "бродяг". Предполагается, что за счет "мобильных" осуществляется обмен между стадами, а за счет "бродяг" — заселение новых территорий [215]. По данным массового мечения леща показано, что потеря способности к репродуктивному хомингу в большей степени проявляется у впервые созревающих рыб и отсутствует у особей, идущих на свой нерестовый участок повторно [97].

ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ

Стратегия нерестовых миграций состоит в обеспечении достаточной величины жизнеспособного потомства для поддержания популяции соразмерно имеющейся кормовой базе. Такое тактическое решение достигается путем своевременного выхода производителей на определенные нерестилища. Под своевременностью подразумевается как физиологическая готовность рыб к размножению, так и создание на нерестилищах оптимальных экологических условий для икрометания и жизни ранней молоди.

У многих нерестящихся весной пресноводных рыб умеренных широт начало нерестовых миграций определяется гидрометеорологическими условиями. Первыми мигрируют в нерестовые притоки озимые производители, которые осенью заходят в их устья или эстуарии. Эти участки характеризуются более быстрым прогревом воды по сравнению с открытыми глубоководными плесами. Подход яровых особей на нерестилища из озерных плесов запаздывает на несколько дней. Одновременно с прогревом воды возрастает паводок, увеличивается проточность в местах впадения притоков. Поэтому основными факторами, влияющими на сроки и скорость образования преднерестовых скоплений, являются температура воды и объемы поступления паводковых вод. Стимулирующее действие освещенности и фотопериода в это время направлено на активацию функциональной деятельности нейроэндокринных систем, имеющих важное значение в реализации миграций, но не влияет на их конкретизацию по срокам [6, 82].

Влияние температуры на сроки нерестовых миграций нерестящихся весной рыб можно наблюдать в реках, где прогрев воды происходит быстрее, миграции обычно начинаются раньше, чем в озерах и водохранилищах, расположенных на той же широте. Соответственно различаются и амплитуды колебаний сроков и продолжительности икрометания у рыб, обитающих в водохранилище и его притоках (табл. 1). Более того, в волжских водохранилищах, расположенных на разных широтах, начало нерестовых миграций и икрометания рыб одного вида раньше

происходит не в более южных, озеровидных плесах, а, наоборот, в северных, где сохранился речной режим. Например, в верхнем (речном) участке Волгоградского водохранилища синец нерестится в начале мая 7–8 дней при температуре воды 12–13°C, в среднем участке начиная со второй половины мая – уже 20–25 дней при температуре 9–12°C; а в нижнем (озерном), наиболее южном плесе – только в конце мая – начале июня. Таким образом, различная степень прогрева воды определяет сроки миграций и нереста рыб, входящих в состав не только популяций, но и отдельных локальных стад, составляющих эти популяции.

Таблица 1

Вид	Водохранилище		Участок реки (приток водохранилища)	
	начало нереста	продолжительность нереста, дни	начало нереста	продолжительность нереста, дни
Лещ	2.V–28.V	2–35	2.V–15.V	2–10
Синец	26.IV–18.V	5–22	26.IV–10.V	5–8
Судак	27.IV–10.V	6–36	15.IV–5.V	5–12
Щука	17.IV–6.V	10–18	15.IV–25.IV	2–10
Плотва	28.IV–17.V	3–15	28.IV–10.V	3–5
Язь	17.IV–4.V	2–16	15.IV–25.IV	2–5
Густера	23.V–16.VI	2–24	25.V–15.VI	2–7
Окунь	27.IV–7.V	3–8	20.IV–5.V	3–8
Чехонь	11.V–13.VI	7–25	11.V–13.VI	7–20
Снеток	29.IV	9	26.IV–1.V	4–8

Быстрый выход рыб с зимовальных участков на нерестилища и непродолжительное икротемание в северных водоемах с коротким летом предопределяют как успешное развитие молоди, так и максимально возможную продолжительность ее нагульного периода. В этих условиях возрастает роль температуры как сигнального фактора начала нерестовой миграции и срока нереста. В водоемах умеренных широт, где лето не только теплее, но и продолжительнее, икротемание и соответственно подход рыб на нерестилища (т. е. нерестовая миграция) более растянуты, при этом диапазон нерестовых температур обычно шире, а его оптимум выше по сравнению с водоемами высоких широт.

У пресноводных нерестящихся осенью рыб нерестовые миграции часто начинаются в разгар летнего нагула или сразу после его окончания. Для рыб, совершающих короткий миграционный путь, сигнальным фактором начала миграций служит падение температуры до определенных величин. Так, например, в оз. Плещеево миграционный путь ряпушки ограничивается 1–5 км. Длительность миграции составляет несколько дней. Начало выхода рыб на нерестилища в значительной

мере определяется гидрометеорологическими условиями. Если в условиях теплой осени миграция и нерест происходят в декабре, то в условиях ранней зимы — на 15–20 дней раньше. Нерестовая миграция проходных форм сигов может продолжаться не один месяц. В р. Печоре ряпушка (сельдь) проходит путь в 800–1000 км [126]. Начало подъема этих рыб приходится на конец июля, когда температура воды наибольшая. Это в совокупности с максимальным фотопериодом может определять начало миграционной активности, но наибольший размах миграции наблюдается только при снижении температуры воды в августе.

Нерестовая миграция нерестящихся зимой рыб (налим) нередко начинается подо льдом после стабилизации температуры в верхних слоях воды на уровне 0,2–0,5°С, в нижних — 1–2°С. Максимум нерестового хода производителей обычно наблюдается в январе. Весеннее повышение температуры воды в реках стимулирует заход производителей лососевых. Так, положительный градиент температуры в водах по линии река—море определяет интенсивность захода лососей в р. Амур. Сроки появления горбуши вблизи нерестовых рек и продолжительность ее хода у побережья Северного Приморья зависят от температуры воды. В теплые годы ход начинается раньше и длится на 10–20 дней дольше, чем в холодные [110]. Ход озимых форм тихоокеанских лососевых начинается по мере снижения температуры воды от лета к осени. Миграция атлантического лосося в нерестовые реки происходит в более широком интервале температур, и четкая связь между ее интенсивностью и температурой воды нередко отсутствует, однако сроки захода и продолжительность миграций лососей в конкретных реках относительно постоянны [123].

Температурные условия во многом определяют нерестовый ход осетровых рыб. Заход белуги в Волгу и Урал обычно начинается ранней весной. Массовый ход в дельте происходит в конце марта—апреле, когда речная вода прогревается до 2–5°С. Четкая связь с температурой обнаруживается и в нерестовой миграции севрюги. Заход яровых производителей в дельту Волги и Урала происходит преимущественно в апреле—мае при температуре 2–10°С. В более южные притоки Каспия (например, в р. Терек) яровая севрюга мигрирует при больших колебаниях температур, с оптимумом 19°С. Ход зимой севрюги выражен не столь четко, да и интенсивность его гораздо ниже, чем у яровых особей. У русского осетра в Волге нерестовая миграция происходит в течение почти всего года, однако большая часть нерестового стада состоит из озимых производителей, максимальный заход которых в реку приходится на середину лета, когда наибольшая температура воды и фотопериод. Эти производители зимуют в реке, переживая холодный сезон на ямах. Повышение температуры воды весной приводит к возобновлению анадромной миграции [36].

Таким образом, наиболее четко температура воды коррелирует с

миграциями лососевых и осетровых рыб на их последних этапах, т. е. в момент выхода производителей непосредственно на нерестилища. У рыб с короткими миграционными путями температура воды довольно строго определяет начало нерестовых миграций в целом.

Интенсивность нерестового хода находится в тесной связи с водностью нерестовых рек (притоков). Наиболее мощные заходы рыб в реки происходят весной и осенью во время паводков. При летнем обмелении интенсивность хода уменьшается, но во время сильных дождей, когда поднимается уровень воды, вновь происходит некоторых возрастание количества мигрантов. На примере печорской семги показано, что связь интенсивности миграции с водностью рек, выраженная через уровень воды в них, аппроксимируется уравнением [3].

$$(H) = (0,0158 H_1 + 0,0146 H_2 - 2,299) \frac{100}{N} ,$$

где H_1 — уровень воды в нерестовых притоках р. Печоры в год захода производителей, м; H_2 — уровень воды в реке в первое лето жизни рыб после рождения, м; N — часть нерестового стада, пропускаемая в притоки, %.

Из уравнения следует, что водность реки опосредованно влияет на численность поколения. Это позволяет прогнозировать мощность промыслового запаса с заблаговременностью в несколько лет. Сходимость расчетных величин численности рыб и данных результатов уловов удовлетворительна. Несомненно, уравнение отражает влияние водности для конкретной реки, т. е. Печоры. Для других рек числовые коэффициенты могут быть другими, но характер связи остается.

Покатная миграция ранней молодежи зависит от гидрологических условий на местах размножения, в первую очередь, от проточности участка и скорости течения. Однако в дальнейшем подросшая молодежь при резком понижении температуры воды отходит от мелководий и, попадая в стоковые течения, мигрирует вниз по реке с большей скоростью. Молодь некоторых лососевых рыб в реках задерживается на несколько лет, а одним из основных стимулов начала ската смолтов является изменение температуры воды [78].

Нагульные миграции взрослых рыб в основном определяются кормовыми условиями, но летом холодолюбивые виды избегают хорошо прогреваемых мелководий, а теплолюбивые, наоборот, не опускаются в глубоководные слои, например в стратифицированных водоемах, ниже термоклина. В целом от температуры воды на биотопе зависит устойчивое стационарное состояние организма рыбы, обеспечивающее ему в толерантной зоне максимальную скорость регулирования процессов роста и развития. Зимовальная миграция (уход от неблагоприятных условий) обычно завершается перемещением рыб в места с благоприятными условиями. Здесь рыба понижает свою активность и интенсивность обмена, прекращает или резко уменьшает питание. Некоторые виды залегают на ямах, другие закапываются в ил.

Степень подготовленности организма к выполнению нерестовой миграции и последующему за ним нересту определяется возрастом рыб. Один и тот же вид в различных водоемах созревает в разном возрасте, что в значительной степени определяет возрастную структуру скоплений рыб, совершающих нерестовую миграцию. У многих видов в водоемах умеренных широт возраст впервые созревающих рыб увеличивается с юга на север. Так, в водохранилищах наиболее раннее созревание многих рыб отмечено для водоемов Средней и Нижней Волги и в Цимлянском водохранилище (рис. 5).

Зарегулирование стока создает хорошие условия для питания лимнофильных рыб, что способствует ускорению их созревания и увеличению плодовитости. Эти условия сохраняются в течение ряда лет и иногда характерны не только для первых, но и для последующих поколений рыб. Ускорение созревания на 1–2 года по сравнению с речным периодом отмечено в Горьковском водохранилище у плотвы, щуки, судака, в Куйбышевском водохранилище у плотвы, леща, гус-

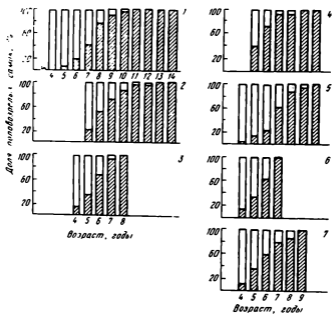


Рис. 5. Возраст полового созревания леща [128]:
 водохранилища: 1 - Ивановское; 2 - Рыбинское; 3 - Горьковское; 4 - Куйбышевское; 5 - Волгоградское; 6 - Нижняя Волга; 7 - Цимлянское

теры, синца и щуки. В Цимлянском водохранилище значительно раньше начали созревать щука, синец, лещ, в Каховском — большинство лимнофильных рыб [97]. Таким образом, в нерестовую миграцию вовлекаются и более молодые особи. Следует отметить, что возраст впервые созревающих рыб в одной и той же популяции и даже в одном локальном стаде имеет большие вариации. Возраст впервые созревающих производителей леща внутри отдельных локальных стад Рыбинского водохранилища охватывает 2–4 годовых класса (5–8 лет) при явном доминировании возраста 7 лет. Первое созревание пеляди в р. Обь происходит в возрасте от 2 до 5 лет [48].

Возрастная структура нерестовых скоплений определяется эколого-физиологическими особенностями вида рыб. Нерестовые стада полициклических леща и судака насчитывают до 10 возрастных классов. У моноциклических видов изменчивость времени созревания в локальных стадах колеблется. Так, в нерестовом скоплении нерки представлены особи в возрасте от 2 до 5 лет [44]. Разнообразие возрастной структуры производителей повышает устойчивость популяции к изменениям внешней среды.

Большинство пресноводных рыб умеренных широт имеют годовой цикл размножения. Поэтому возрастная структура мигрантов полностью отражает возрастную структуру половозрелой части локального стада. Периодичность созревания полициклических видов, мигрирующих на дальние дистанции, составляет два и более года. Особенно это характерно для проходных осетровых, периодичность созревания которых определяет и цикличность нерестовых миграций отдельных особей. Цикличность созревания налима обычно составляет 2 года. В водоемах высоких широт с суровым климатом многие виды рыб не успевают за один сезон полностью пройти цикл созревания и быть готовыми к размножению на следующий год. Даже в одном и том же водоеме в разных популяциях часто наблюдаются две группы рыб, способных к размножению ежегодно и пропускающие один нерестовый период. Это определяется сочетанием комплекса внешних факторов: температурным режимом, газовым составом воды, гидрологическими показателями и особенно спецификой кормовой базы, в первую очередь, обилием и доступностью кормовых объектов. В значительной мере готовность к новому циклу созревания и соответственно к нерестовой миграции определяется физиологическим состоянием рыб после нереста. Более истощенные производители не успевают за год набрать нужного количества энергии и пропускают очередной нерест. Например, у сегов показателем ежегодного и неежегодного нереста может служить коэффициент жирности [113]. У пеляди в Средней Оби ежегодно созревающие производители составляют 7,6 % нерестового стада, в то время как большая часть особей (92,4 %) нерестится через 2 года [48]. В соответствии с цикличностью полового созревания нерестовая миграция рыб может происходить как ежегодно, так и с интер-

излом в 1—2 года. У многих видов рыб наблюдается резорбция зрелой и близкой к зрелости икры. Однако этот процесс не отражается на нерестовых миграциях, так как происходит обычно уже после них. Он обусловлен нарушением условий размножения, в первую очередь недостатком нерестилищ, длительной задержкой рыб перед плотинами гидроузлов, неблагоприятным температурным режимом на нерестилищах. Результаты наблюдений за лещом в Рыбинском водохранилище показали, что резорбция не отражается на очередности цикла полового развития, так как развитие овоцитов начинается задолго до полного завершения резорбции [128]. Пропуск нереста может происходить лишь у той части производителей, у которых начало резорбции икры затнулось на более поздние сроки.

Некоторые виды рыб в год пропуска нереста могут совершать анадромную миграцию в нерестовые притоки, по срокам совпадающую с нерестовой миграцией созревших производителей. Анадромная миграция в эти же сроки в довольно значительных размерах наблюдается и у молодых неполовозрелых особей. Например, в притоки Рыбинского водохранилища нередко весной в больших количествах мигрируют незрелые лещ, плотва, синец в возрасте 1—3 лет. Эти миграции, имеющие нагульный характер, объясняются тем, что в притоках за счет более раннего прогресса воды быстрее начинается вегетационный период и соответственно раньше возникает корма.

Половые циклы рыб разделяются на три основных типа [82]. После нереста у нерестящихся осенью сиговых и лососевых непродолжительная VI стадия переходит во II—III и в течение большей части года рыба имеет III стадию зрелости. Переход на стадию полного развития гонад (IV) кратковременный и происходит после нагульного сезона осенью незадолго до нереста. У большинства нерестящихся весной рыб (лещ, плотва, окунь, щука) после нереста новая партия половых продуктов развивается довольно быстро, и уже к концу нагульного периода они имеют III—IV стадии зрелости. У некоторых пресноводных нерестящихся весной и летом видов (пескарь, колюшка) в течение большей части года половые продукты далеки от зрелости (III стадия), причем полное их развитие наступает в короткие сроки весной, непосредственно перед нерестом.

Анализируя сроки нерестовых миграций различных пресноводных рыб, можно отметить, что их начало обычно соответствует III, III—IV и IV стадиям зрелости при сравнительно высоком коэффициенте зрелости. Таким образом, усиление развития половых гонад, определяющее готовность организма к размножению, служит одним из важнейших внутренних стимулов начала нерестовых миграций. Подтверждением этого является и тот факт, что у рыб, пропускающих нерест и не совершающих нерестовую миграцию, половые гонады находятся на более ранних стадиях развития. Многие южные нерестящиеся весной рыбы нерестовую миграцию начинают с полностью созревшими гонадами.

Например, в водоемах Северного Кавказа полная готовность к размножению у многих видов наступает гораздо раньше, чем начинается их естественное размножение. Эту особенность созревания половых продуктов предполагается использовать в рыбоводной практике для ускорения овуляции и оплодотворения. Успешность прохождения нерестовой миграции и последующего нереста в значительной степени определяется еще одним внутренним показателем — характером обмена, в первую очередь жирового обмена, как наиболее ответственного за расход энергии на продвижение, дозревание половых продуктов во время миграции и непосредственно перед нерестом. Не набрав определенной жирности, рыбы не созревают, пропускают миграцию и нерест или физически не способны попасть на нерестилища. Наиболее типичными показателями состояния энергетических запасов рыб служат коэффициенты упитанности и жирности, а также величины абсолютного содержания жиров. Годовая динамика упитанности разных видов рыб имеет общие закономерности. Наибольшая упитанность обычно приходится на нагульный период, наименьшая — на конец зимовки (нерестящиеся осенью рыбы) или на окончание нереста (нерестящиеся весной рыбы). Во время нагула и зимовки часть энергетических запасов расходуется на развитие половых продуктов, поэтому имеется довольно тесная связь между упитанностью и коэффициентом зрелости. Наиболее четко эта связь обнаруживается у мирных рыб, например у леща и плотвы. После нереста коэффициент зрелости и упитанности у них минимальные. В период нагула сначала возрастает упитанность, а затем и коэффициент зрелости. С развитием половых продуктов, требующих значительных расходов энергии, упитанность может несколько уменьшаться. В зимний период продолжается возрастание зрелости рыб при дальнейшем уменьшении их упитанности.

Мигранты, совершающие дальние миграции, начинают движение к нерестилищам при различном состоянии зрелости половых продуктов. Так, если яровые особи осетровых и лососевых рыб заходят в реки с вполне развитыми гонадами, то у озимых они находятся на самых ранних стадиях развития. Это характерно и для многих сиговых рыб. Например, коэффициент зрелости проходной формы печорской ряпушки в начале миграции 2,6 % (у самцов 0,4 %), а в районе нерестилищ соответственно 17,6 и 3 % [126].

Наличие в популяциях многих видов рыб озимых и яровых форм, а также экологических групп особей с единовременным типом икротеления, но ярко выраженной асинхронностью в сроках созревания гонад во многом определяет продолжительность нереста, в частности в южных водоемах 1—3 мес. Например, в Куйбышевском водохранилище отмечена разновременность подхода на нерест лещей с одно- и двухрядными глоточными зубами, очевидно, представляющих собой разные экологические формы популяции вида [49].

Асинхронность в созревании и начало миграционной активности

производителей проходных рыб тесно связаны с деятельностью нейро-секреторной и эндокринной систем их организма [6].

Функциональная активность нейроэндокринных систем обуславливает переход проходных рыб в состояние миграционной готовности еще задолго до их захода в нерестовые реки. Она предопределяет смену их поведенческих реакций на внешние факторы, а по мере приближения рыб к нерестилищам и контакте с условиями на репродукционном биотопе усиливается функция клеток аденогипофиза, вырабатывающих гонадотропный гормон, стимулирующий развитие половых гонад и соответственно ход нереста. Нейроэндокринная регуляция начала нерестовых миграций имеет глубоко адаптивный характер, способствуя рациональному размещению популяции в реке, успешности движения на дальние дистанции, поскольку большую часть пути рыбы могут проходить с недоразвитыми половыми продуктами.

Одним из стимулов миграции отнерестившихся производителей является их низкая упитанность. После нереста они начинают активно питаться и при наличии в пути хорошей кормовой базы могут довольно быстро восстановить свои энергозапасы и задержаться с выходом на основные нагульные участки. Так, например, в первые годы после сооружения Саратовской ГЭС осетр успешно нерестился в верховьях Волгоградского водохранилища, а затем отнерестившиеся производители так же, как и покатная молодь до ската в море, обитали в водохранилище в течение года или нескольких лет. Чаще в нерестовых реках кормовая база не столь значительна и производители после нереста стремятся быстрее выйти в море или эстуарии. В основе внутренней регуляции покатной миграции взрослых рыб также лежат изменения функциональной активности нейроэндокринной системы [6]. В частности, возрастает количество нейрогормонов, стимулирующих осморегуляторные механизмы смены пресных вод на соленые, процесс выведения нейросекрета из клеток преоптического ядра и снижается содержание гонадотропных гормонов.

Еще более наглядна роль нейроэндокринной системы в осуществлении покатных миграций молоди лососевых рыб. Смена оседлого образа жизни на мигрантный во время смолтификации не определяется размером-весовым и возрастным показателями молоди. Процессы смолтификации определяются изменениями нейроэндокринной системы, гиперфункциональным состоянием многих ее звеньев: щитовидной железы, интерренальной ткани, телец Станниуса [6]. Высокая функциональная активность характерна и для преоптико-гипофизарной системы.

Перестройка осморегуляционных механизмов у молоди и взрослых лососевых происходит с опережением потребности их перехода из пресных вод в соленые, что повышает надежность этой системы, так как сроки начала покатной миграции часто корректируются внешними достаточно изменчивыми факторами [204].

Для миграции рыб на начальных этапах развития важное значение имеет объем энергетических запасов в их желточном мешке. Сильное влияние упитанности характерно для молоди, которая при недостаточной пищевой обеспеченности совершает типичную пократную миграцию. Одной из причин этого является ослабление у голодающей молоди инстинктивной реакции, что приводит к ускорению ее ската по течению [91]. В предзимовальный период большая готовность к осуществлению зимовальной миграции и последующей зимовки проявляется у упитанных рыб, которые первыми начинают перемещения с началом понижения температуры воды. Наиболее четко связь с упитанностью проявляется у хамсы, начинающей зимовальную миграцию только при жирности более 14 % [144].

Миграции рыб во время зимовки при нормальном состоянии биотопа обычно не проявляются и если возникают, то носят вынужденный характер бегства от очага возникновения неблагоприятного фактора, которым чаще всего является дефицит кислорода.

МИГРАЦИОННЫЕ ЦИКЛЫ РЫБ

Последовательный во времени ряд нерестовых, нагульных и зимовальных миграций между периодами размножения составляет миграционный цикл взрослой особи полициклического вида. У моноциклических рыб, размножающихся 1 раз в жизни (угорь, некоторые лососевые), миграционный цикл состоит из фаз ската (подъема) молоди к местам нагула, перемещений ее в пределах нагульных биотопов и возвращения подросших и созревших рыб на места размножения, где после икрометания они погибают.

Молодь полициклических видов до наступления половой зрелости совершает несколько нагульных и зимовальных миграций, которые по направлению и трассам движения могут совпадать с миграциями взрослых особей или резко отличаться от них.

В ряде водоемов, особенно пресных, регулируемых и загрязненных, естественные миграционные циклы на любом из этапов жизнедеятельности особей могут сильно искажаться за счет вынужденных перемещений, носящих характер бегства.

У многих видов рыб четко проявляется только нерестовая миграция, а нагульные и предзимовальные перемещения разнонаправлены и случайны. Многим видам пресноводных рыб свойственны вертикальные миграции, повторяющиеся ежесуточно или в определенные сезоны года.

В настоящее время наиболее эффективными (информированными) для анализа миграции рыб являются методы массового мечения.

ФАО выпущено специальное руководство по мечению рыб [212]. В отечественной литературе также имеются обобщения, отражающие современное состояние техники и способов мечения [45].

В последние два десятилетия успешно развиваются биотелеметрические методы непрерывного прослеживания (трекинг) рыб. Для коротких визуальных наблюдений разработаны метки, наполненные флюоресцирующими веществами. В ряде случаев наблюдение за мигрирующими рыбами успешно проводилось с помощью буксируемых поплавков, которые через нить крепятся к телу рыбы. Наиболее широкое применение в исследованиях миграции и поведения рыб в придонных условиях получили миниатюрные передатчики-метки, излучающие радио- и ультразвуковые сигналы (рис. 6).

Технические аспекты разработки передатчиков-меток, приемных устройств, технология мечения и отслеживания рыб изложены в ряде работ [101, 120]. Массовые перемещения рыб могут быть изучены с помощью гидроакустических съемок. Детализации пространственного распределения рыб по количественным параметрам способствует применение современных методов гидроакустической оценки плотности рыб [146].

Существенную помощь при выявлении топографической структуры популяции могут оказать фенотипические, паразитарные, иммунофизиологические и биохимические индикаторы [44, 97].

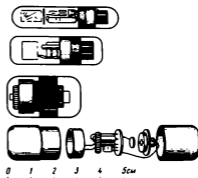


Рис. 6. Передатчики-метки для рыб

ОСЕТРОВЫЕ

Среди осетровых рыб наиболее известен русский осетр (*Acipenser güldenstädti*), обитающий в бассейнах Каспийского, Черного и Азовского морей. Особенно многочисленно волжское стадо русского осетра, составляющее основу осетрового промысла на Каспии. Кроме Волги, осетр из Каспия мигрирует в реки Урал, Терек, Сулак, Куру, а также в отдельные реки Иранского побережья.

В Каспии русский осетр встречается повсеместно по всей материковой отмели моря. Возрастной состав рыб от 2 до 37 лет. Раньше наиболее значительную роль в летнем нагуле русского осетра имел Северный Каспий. Здесь особи концентрировались на глубинах до 7–9 м при солёности воды до 8–9 ‰. [27]. Осенью с похолоданием воды основная часть нагульных скоплений мигрировала на юг, распределяясь вдоль побережий Среднего Каспия. Наиболее плотные концентрации русского осетра весной отмечались у берегов Азербайджана. По мере прогрева воды рыбы с юга возвращались в Северный Каспий [53]. В последние годы возросла роль Западного шельфа в Среднем и Туркменского шельфа в Южном Каспии. Здесь осетровые держатся на глубине до 50 м, в зонах температурных градиентов 1–6°.

Таким образом, в море осетры совершают нагульно-зимовальные миграции с севера на юг и обратно. Внешним регулятором миграций рыб на юг является изменение температуры воды, совпадающее по срокам с понижением биомассы бентоса в Северном Каспии.

Нерестовую миграцию к устьям рек осетры могут начинать с любого места при возрастании температуры воды. Возраст впервые созревающих осетров обычно составляет у самцов 8–9 лет и 10–12 лет у самок.

Заход в реки, особенно в Волгу, происходит в течение всего года. Но интенсивность нерестового хода имеет ярко выраженный сезонный характер. Весной (апрель–май) в реку поднимаются производители, размножающиеся в тот же год, а осетры летнего захода мигрируют на зимовку и размножаются весной будущего года. В настоящее время наиболее мощные скопления производителей летнего захода зимуют в сравнительно неблагоприятных условиях под плотиной Волгоградского гидроузла. Л. С. Берг назвал рыб разных подходов сезонными расами – озимыми и яровыми [8].

В общем виде без разделения на озимых и яровых рыб интенсивность нерестового хода осетров имеет один максимум в июле (табл. 2). Сроки и мощность захода рыб в реки из года в год могут колебаться. Активность захода зависит от сроков поступления паводковых вод, их термического режима. Зарегулирование стока Волги привело к смещению хода всех видов осетровых от весны к лету [85].

Таблица 2

Месяц	Одно притонение, шт.	В % годовой величины в среднем
Апрель	1,2–3,4 (2,0)	0,2
Май	2,4–13,7 (5,95)	0,8
Июнь	45,5–138,1 (91,93)	12,3
Июль	348,1–820,1 (479,68)	63,9
Август	65,5–277,0 (157,53)	21
Сентябрь	3,3–24,2 (11,55)	1,4
Октябрь	2,0–12,6 (3,45)	0,4

Анадромная миграция рыб в Волгу сначала пролегает по мелководным участкам авандельты. Здесь потоки воды из отдельных протоков собственно дельты реки формируют желобобразные углубления, так называемые бороздины, по которым и мигрируют проходные рыбы, прежде чем зайдут в тот или иной проток дельты. Длина этих бороздин измеряется десятками километров. В настоящее время большинство осетровых, в том числе и русский осетр, мигрирует по западным рукавам дельты, преимущественно по Главному банку, где пролегает наиболее глубокий и широкий Волго-Каспийский канал. Мощность захода рыб в отдельные рукава в определенной степени зависит от водности. Чем полноводнее рукав, тем дальше проследивается поток воды из него в море и с большей площади привлекается в него рыба. Поэтому в многоводные годы несколько возрастает для хода осетровых значение восточных рукавов [85].

Гидродинамика дельты Волги характеризуется постепенным смещением стока реки из восточных в западные рукава. До 30-х годов 60–70 % волжского стока поступало в Каспий через Ахтубу, Бузан, Болду, т. е. через восточные и центральные рукава. Затем самым многоводным стал западный рукав Главного банка — Бахтемир. В соответствии с перераспределением стока изменились и миграционные пути осетровых, что убедительно доказывают их уловы.

Движение рыб в Главном банке происходит по всему сечению канала. Наши наблюдения за миграцией осетров, несущих ультразвуковые передатчики, показали, что в сравнительно узком (около 250 м) канале Главного банка особи большую часть времени (50–70 %) двигаются в 20–50 м от берега, изредка выходя в центральную часть канала. Отдельные особи по центральной части мигрируют по нескольким часам, поднимаясь вверх почти по прямой линии. Разница в скоростях течения в местах движения отдельных меченых рыб сравнительно большая — $\pm 0,2, 0,5, 0,9$ м/с. Чаще рыба двигалась в местах, где скорость течения у дна была не более 0,8 м/с.

По данным мечения, в Нижней Волге скорость движения рыб вверх по течению, считая по спрямленной линии от точки выпуска до места вторичной поимки, колеблется от 14,3 до 38,9 км/сут, составляя в среднем 22,6 км/сут [90]. В дельте Волги рыбы развивают достаточно большие скорости. Один меченый осетр по Главному банку за 2 сут поднялся вверх на 64 км. Наши биотелеметрические наблюдения показали, что скорости продвижения рыб вверх относительно дна во время весенней миграции варьируют даже у одних и тех же особей от 0,06 до 1,0 м/с, составляя в среднем 0,2 м/с.

Весной 1980 г. мы попытались ориентировочно оценить по гидроакустическим съемкам суточную величину захода рыб с моря и их улов на ближайших тонях. Оказалось, что через Главный банк за 1 сут проходило 15–20 тыс. производителей осетровых, из них, судя по уловам, северюга составляла около 60 %, осетр — 40 %, белуга в уловах встречалась единично. Из этого количества только две лицевые тони, действующие круглосуточно, изымали 1–2 тыс. особей, т. е. 10–15 % всех заходящих в Волгу осетровых. Кроме лицевых тоней, отлов рыбы ведется еще на многих участках дельты Волги, что свидетельствует об очень высокой интенсивности речного вылова осетра. Тем не менее за счет строгого лимитирования сроков промысла на нерестилища проходит довольно большое стадо производителей, в основном летнего захода. В 1980 г. вверх пропущено 1,36 млн экз. русских осетров, или 64,7 % общей величины их захода в Волгу [89]. Для сравнения отметим, что в 1936–1958 гг. число пропущенных рыб исчислялось десятками—сотнями тысяч экземпляров.

Мигранты, успешно прошедшие через узкие рукава дельты, в основном русле Волги рассредоточиваются по более обширной акватории, и их плотность (количество особей на единицу площади) заметно умень-

шается. Согласно анализу эхолотных записей рыбы мигрируют поодиночке или небольшими группами. Например, расстояние между двумя ближайшими особями в канале Главного банка колебалось от 3 до 20 м и более.

Многолетние биотелеметрические исследования миграционного поведения осетров на различных участках Нижней Волги показали, что трассы движения рыб в значительной степени определяются морфометрией дна и течениями [97, 101]. Наиболее простой путь движения отмечается в узких протоках или на спрямленных участках широких рек (рис. 7). Здесь осетры чаще всего следуют вверх почти по прямой линии вдоль русел, избегая прибрежных мелководий и глубоководных зон в центре русла. В местах со сравнительно большими перепадами глубин путь рыб в большей степени приурочен к средним глубинам вблизи русловых склонов. Наблюдения за мечеными осетрами в районах Астрахани и Волгограда показали, что основную часть времени (60–80 %) мигранты плывут над глубинами 7–20 м, не отдаляясь более чем на 150–200 м от склонов русла при общей ширине реки 600–700 м. Нередко отмечалось, что путь рыб вверх длительное время проходил по той изобате (до глубин 20 м), вблизи которой их выпустили. Если выпуск проводили над глубинами 25–30 м, то рыбы при движении вверх постепенно смещались к более отмелым участкам.

В местах поворотов русел пути движения основной массы мигрантов (70–90 %) точно повторяют изгибы русла. Небольшая часть рыб, не сворачивая в таких местах, переходит с русла на глубины 2–6 м и длительное время поднимается вверх по мелководным участкам, заходя в протоки и воложки. Существенных отличий в путях движения

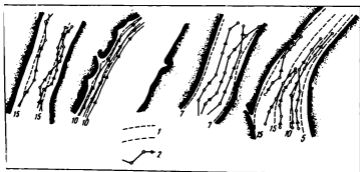


Рис. 7. Варианты пути меченых осетров:

1 — изобаты; 2 — путь рыбы

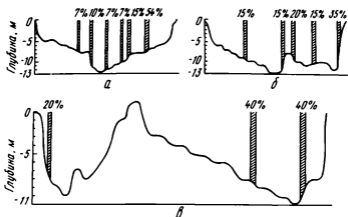


Рис. 8. Рельеф дна и места хода осетров:

а, б — в реке; в — водохранилище (в % дано количество рыб, прошедших в данной вертикали)

рыб днем и ночью не обнаруживается. Сопоставляя пути и скорости движения осетров, можно заметить, что ускоренное движение рыб происходит чаще вблизи склонов русел. Ночью в местах с перепадами (резкими) глубин оно замедляется.

Биотелеметрические наблюдения хорошо дополняются результатами контрольных уловов в поперечном сечении Волги, судя по которым наибольшее количество ходовых рыб также мигрирует под глубинами менее 20 м [93]. По мере увеличения глубины количество самцов в уловах уменьшается. Места миграций рыб относительно рельефа дна, рассчитанные по результатам биотелеметрических прослеживаний, представлены на рис. 8.

На рис. 8 видно, что рельеф дна и глубина являются важными факторами, определяющими горизонтальное распределение рыб.

Гидроакустические съемки и данные контрольных обловов показывают, что диапазон вертикального распределения осетров охватывает почти всю толщу воды от придонных слоев до поверхности. При этом горизонт нахождения рыб в значительной степени определяется общей глубиной проходимого рыбой участка. В центральной части русла с глубиной более 15 м значительная масса осетров мигрирует в средних и верхних слоях. Вблизи склонов русла осетры чаще придерживаются придонного горизонта. На ровных участках Главного банка дельты Волги вблизи дна мигрирует около 70 % производителей.

шется. Согласно анализу эхолотных записей рыбы мигрируют поодиночке или небольшими группами. Например, расстояние между двумя ближайшими особями в канале Главного банка колебалось от 3 до 20 м и более.

Многолетние биотелеметрические исследования миграционного поведения осетров на различных участках Нижней Волги показали, что трассы движения рыб в значительной степени определяются морфометрией дна и течениями [97, 101]. Наиболее простой путь движения отмечается в узких протоках или на спрямленных участках широких рек (рис. 7). Здесь осетры чаще всего следуют вверх почти по прямой линии вдоль русел, избегая прибрежных мелководий и глубоководных зон в центре русла. В местах со сравнительно большими перепадами глубин путь рыб в большей степени приурочен к средним глубинам вблизи русловых склонов. Наблюдения за мечеными осетрами в районах Астрахани и Волгограда показали, что основную часть времени (60–80 %) мигранты плывут над глубинами 7–20 м, не отдаляясь более чем на 150–200 м от склонов русла при общей ширине реки 600–700 м. Нередко отмечалось, что путь рыб вверх длительное время проходил по той изобате (до глубин 20 м), вблизи которой их выпустили. Если выпуск проводили над глубинами 25–30 м, то рыбы при движении вверх постепенно смещались к более отмелым участкам.

В местах поворотов русел пути движения основной массы мигрантов (70–90 %) точно повторяют изгибы русла. Небольшая часть рыб, не сворачивая в таких местах, переходит с русла на глубины 2–6 м и длительное время поднимается вверх по мелководным участкам, заходя в протоки и воложки. Существенных отличий в путях движения

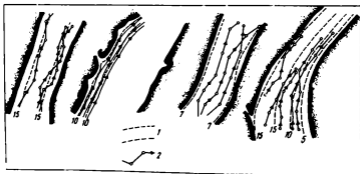


Рис. 7. Варианты пути меченых осетров:

1 — изобаты; 2 — путь рыбы

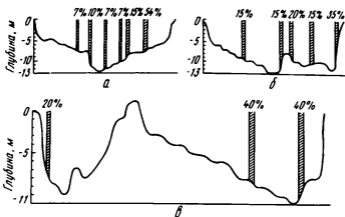


Рис. 8. Рельеф дна и места хода осетров:

а, б — в реке; в — водохранилище (в % дано количество рыб, прошедших в данной вертикали)

рыб днем и ночью не обнаруживается. Сопоставляя пути и скорости движения осетров, можно заметить, что ускоренное движение рыб происходит чаще вблизи склонов русел. Ночью в местах с перепадами (резкими) глубин оно замедляется.

Биотелеметрические наблюдения хорошо дополняются результатами контрольных уловов в поперечном сечении Волги, судя по которым наибольшее количество ходовых рыб также мигрирует под глубинами менее 20 м [93]. По мере увеличения глубины количество самцов в уловах уменьшается. Места миграций рыб относительно рельефа дна, рассчитанные по результатам биотелеметрических прослеживаний, представлены на рис. 8.

На рис. 8 видно, что рельеф дна и глубина являются важными факторами, определяющими горизонтальное распределение рыб.

Гидроакустические съемки и данные контрольных обловов показывают, что диапазон вертикального распределения осетров охватывает почти всю толщу воды от придонных слоев до поверхности. При этом горизонт нахождения рыб в значительной степени определяется общей глубиной проходимого рыбой участка. В центральной части русла с глубиной более 15 м значительная масса осетров мигрирует в средних и верхних слоях. Вблизи склонов русла осетры чаще придерживаются придонного горизонта. На ровных участках Главного банка дельты Волги вблизи дна мигрирует около 70 % производителей.

Глубина, м	Количество рыб
2-4	2 (0-3)
4-6	8 (0-12)
6-8	17 (9-35)
8-10 (дно)	73 (64-91)

В 1970 г в процессе биотелеметрических исследований были опробованы ультразвуковые передатчики с фотоэлектрическими преобразователями, позволяющие определять освещенность, а следовательно, и глубину нахождения меченой рыбы [101]. Днем мигрирующие осетры, придерживаясь придонных слоев, находятся не в непосредственном контакте со дном, а обычно в 2-4 м от него. Иногда рыба поднимается к самой поверхности и некоторое время плывет на глубине 1-2 м. При пересечении впадин рыба не меняет горизонта своего движения. Это хорошо согласуется и с данными контрольных обловов. Более крупные осетры придерживаются поверхностных слоев воды, а мелкие - средних горизонтов русла реки [93].

Во время своего движения вверх рыба проходит участки с большим разнообразием вод, отличающихся содержанием кислорода 3,8-8,0 мг/л, рН 6,5-8,0, электропроводностью $0,10-0,60 \times 10^{-3}$ Ом/см⁻¹. Поскольку эти факторы по ходу движения рыбы меняются постепенно, то прямой связи между миграционным поведением рыб нам установить не удалось. Наиболее четкая связь проявляется с гидрологическими показателями, прежде всего со скоростью и направлениями течений. При наборе скоростей 0,5-1,1 м/с рыбы выбирают участки, где скорость течения составляет 0,6-0,8 м/с. Если невозможно обойти сильный встречный поток (скорость более 1 м/с), как, например, отмечалось под плотинами нижеволжских гидроузлов, то движение рыб резко замедляется. Подъем вверх в этих случаях часто проходит не по прямой линии, а под углом 45-60° к направлению основного потока. Более того, в ряде случаев наблюдался и временный скат рыб в таких потоках. Обычно после ската рыба при движении вверх смещается в зону наименьших скоростей. Однако осетр способен в течение длительного времени преодолевать потоки со скоростями и более 1,0 м/с. Под Волгоградской плотиной, например, наблюдали, что одна меченая особь несколько часов находилась в потоке от ГЭС со скоростью около 2,5 м/с и не скатывалась вниз. Не исключено, что рыба здесь находилась непосредственно на дне. Многолетние наблюдения за миграциями осетров показали, что верхним пределом оптимальной для миграции рыб на Нижней Волге является скорость течения 0,9-1,0 м/сек. [101]. Это подтверждается и при анализе контрольных уловов по поперечному сечению русла [93].

До зарегулирования осетры летнего захода в Волге на зимовку залегли в глубоких, слабопроточных ямах, вторичных руслах. Весной эти производители продолжали миграцию, поднимаясь вверх по реке в течение 10-12 дней, т. е. их зимовальные участки чаще всего были

расположены неподалеку от нерестилищ. Основная масса ходовых рыб сейчас зимует под плотиной Волгоградской ГЭС, где ежегодно скапливается 200—300 тыс. производителей [33]. Выделяются две группы рыб: нерестящиеся весной, откладывающие икру в мае при температуре воды 8—15°С, и нерестящиеся летом при 20—23°С. До зарегулирования Волги лучшие нерестилища осетра были расположены между Волгоградом и Хвалынском [42]:

В настоящее время естественное воспроизводство осетровых Волги происходит в основном на незарегулированном отрезке реки ниже Волгограда. Наиболее продуктивные нерестилища расположены выше Светлого Яра в правобережных гравийно-каменистых россыпях. Нерест осетра происходит на глубинах 3—10 м. На участке длиной 140 м вниз от Волгограда площадь нерестилищ составляет 440 га. Имеются также небольшие нерестилища на нижних участках реки и в Ахтубе [134].

При икрометании самку обычно сопровождают несколько самцов. Сразу же после вылупления личинки осетра начинают скатываться вниз по течению [133]. Они в возрасте 10—14 дней переходят на экзогенное питание, замедляют пассивный скат, скапливаясь в более кормных участках водоема.

После нереста большинство производителей скатывается в море, по пути активно питаясь. До зарегулирования Волги некоторые особи задерживались в реке на длительный срок, на основании чего предполагалось, что в Средней Волге имеется туводная популяция осетра.

После заполнения Волгоградского и Саратовского водохранилищ в их верховьях сохранились осетровые нерестилища на площади соответственно 20 и 50 га. Предполагалось, что эти нерестилища могут обеспечить промысловый возврат 20—30 тыс. ц осетровых рыб. Для пропуска рыб через плотины построены рыбоподъемники на Волгоградской и Саратовской ГЭС [33].

Наблюдения в Волгоградском и Саратовском водохранилищах показали, что осетры успешно ориентируются в слабопроточных озеровидных расширениях этих водоемов и сравнительно быстро мигрируют вверх (рис. 9). Скорость подъема рыб колебалась от 15 до 30 км/сут [97, 101]. Большинство рыб, несущих ультразвуковые передатчики, двигались вдоль основного русла, где скорость течения достигала 0,1—0,3 м/с. Пути движения рыб пролегли вблизи русловых склонов. За счет этого пути движения отдельных рыб были однообразны. Коэффициент корреляции между трассами рыб, мигрирующих вдоль русла, достигал 0,9 при доверительном уровне 99%. Меченые осетры, выпущенные далеко в стороне от русел, также безошибочно определяли правильное направление движения и поднимались вверх по водохранилищу. Однако их скорость движения была в 1,2—2 раза меньше, чем у рыб, идущих вдоль русла. При дальнейшем подъеме вверх эти осетры также переходили на русловые трассы.



Рис. 9. Пути движения осетров (1) в верхнем и нижнем бьефах Волжской ГЭС имени XXII съезда КПСС

Наибольшее разнообразие путей движения мигрирующих рыб отмечалось в верхнем бьефе в непосредственной близости от плотин с наиболее сложным рельефом дна и гидравликой потоков воды.

Таким образом, плохое воспроизводство осетровых в водохранилищах не определяется прерыванием их миграции из-за изменения условий ориентации, хотя в этих водоемах по сравнению с незарегулированными участками реки уменьшается в 3–5 раз скорость течения, увеличивается глубина, становятся более резкими вертикальные градиенты физико-химических факторов, что связано с ухудшением условий на нерестилищах. В поисках новых нерестилищ производители заходят в некоторые притоки. Так, по данным Саратовского отделения ГосНИОРХ, отмечалась довольно мощная миграция осетров в р. Большой Иргиз, впадающую в водохранилище в 25 км ниже Саратовской плотины. Отдельные особи по этой реке поднялись на расстояние 200–250 км.

Неотнерестившиеся особи могут задерживаться в водохранилище в течение длительного времени при хороших кормовых условиях. Вместе с зимующими производителями осеннего пропуска, а также с особями, которые сумели выметать икру, осетры могут образовывать временные скопления на отдельных руслах затопленных протоков и ериков [102]. Существует мнение о целесообразности использования Волгоградского водохранилища для подращивания и товарного выращивания осетровых путем регулярного зарыбления его заводской молодью [9, 83].

Скат осетров из водохранилища осуществляется обычно через турбины ГЭС. Весной значительная часть рыб в нижней бьеф попадает через водосливные секции во время пропуска паводковых вод. Небольшое количество покатников уходит вниз через судоходные шлюзы. При скате через турбины ГЭС рыба травмируется. После ската нетравмированные особи сразу или через несколько часов выходят в основной поток [101].

У многих рыб наблюдается определенная ритмика: ускоренное движение вниз по течению по стрежневой части реки в течение 0,5–1 ч, затем замедление ската или прекращение его (рис. 10).

При ускоренном движении скорость ската может быть в 2–3 раза больше скорости попутного течения [97]. В горизонтальном плане рыбы скатываются почти по всему сечению реки с неболь-

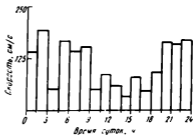


Рис. 10. Ритмика ската осетров

шим преобладанием их числа в ее стрежневой части с наибольшей скоростью течения. Среднесуточная скорость ската отдельных особей, снабженных ультразвуковыми передатчиками, колебалась от 1,2 до 40 км/сут. Это хорошо согласуется с данными массового мечения, при котором было установлено, что размах скоростей ската осетров составляет 3,3–45,1, в среднем 10,9 км/сут [90]. Летом, когда отнерестившиеся рыбы интенсивно питаются, скат рыб замедляется. Ранней весной скатываются производители, которые после нереста задерживались в реке. Большие скорости течения во время весеннего половодья способствуют быстрому выходу этих рыб в море (табл. 3).

Таблица 3

Скорость, км/сут	Месяцы					Средняя за год
	IV–V	VI–VII	VII–VIII	VIII–IX	IX–X	
Максимальная	28,5	12,3	27,5	45,1	14,2	45,1
Минимальная	7,4	4,9	4,1	3,3	8,4	3,3
Средняя	15,4	7,0	10,0	12,2	11,5	10,9

Выход отнерестившихся производителей в море происходит по всем рукавам дельты. Значительное количество покатников проходит вниз по Бузану. Следует отметить, что восточные рукава, в том числе и Бузан, используются рыбами при скате более интенсивно, чем при нерестовой миграции.

Во второй по величине реке Каспия – Урале – имеется более 1680 га нерестилищ осетровых рыб, расположенных от Гурьева до Уральска, на русловых глубинных грядах и песчано-гравийных косах мелководий, которые затопляются во время паводка. В маловодные годы эти нерестилища стали заливаться и зарастать. Нерестовый ход осетров в эти реки так же, как и в Волгу, сильно растянут во времени. В апреле–мае в реку мигрируют яровые особи, анадромная миграция которых ограничивается нерестилищами нижнего течения. После нереста эти производители в тот же год уходят в море. Молодь с близлежащих нерестилищ уже на самых ранних стадиях развития оказывается в устье реки. В условиях возросшего объема безвозвратного водопользования в маловодные годы осолоненная вода взморья подходит близко к устью реки, и ранняя неокрепшая молодь от яровых производителей быстро падает в слабосоленые воды.

Озимый осетр в июне–октябре мигрирует далеко вверх по течению, преодолевая иногда расстояние до 1000 км. Эти особи зимуют на ямах, а весной следующего года выходят на нерестилища в среднем и верхнем течении реки. Икрометание наблюдается в мае–июне при температуре воды 8–18°С. Скаты молоди от озимых производителей к реке растягиваются на 1–2 мес.

За последнее десятилетие пропуск осетра на нерестилища Урала увеличился с 13 до 34 тыс. шт. Одновременно наблюдается увеличение линейно-весовых показателей и среднего возраста производителей [46].

Небольшое количество русского осетра мигрирует и в реки западного побережья Каспия. Сроки захода рыб в Терек, Сулак, Куру приходятся на весенне-летний период. В Тереке основные нерестилища удалены от устья реки на 250–350 км. Во время анадромной миграции рыбам приходится преодолевать низконапорную плотину Каргалинского гидроузла. В 1973 г. в устье Терека в результате прорыва терских вод образовалось новое русло, соединившее реку с Северным Каспием. Осетр стал мигрировать на нерест по новому протоку. При подъеме вверх рыбе часто приходится преодолевать сильное встречное течение скоростью до 1,8 м/с. В р. Сулаке нерестилища осетровых расположены вблизи (в 50–60 км) от устья.

Персидский осетр (*Acipenser güldenstädti persicus* Borodin) как подвид характеризует основную массу осетров Южно-Каспийского района размножения, отличающихся от русского осетра некоторыми морфологическими (счетными и пластическими) показателями. На основе исследований антигенного состава сывороточных белков крови существует мнение о самостоятельности персидского осетра как вида [58]. Персидский осетр заходит на нерест во многие реки Каспия. Но если в р. Куру он составляет основу нерестовых стад осетров, то в Волге и Урале на него приходится всего 1–7% общего количества зашедших в реки осетров [109]. В эти реки персидский осетр интенсивно мигрирует в мае, на нерестилища выходит в июне–июле. Икрометание происходит при температуре воды 15–23°C на тех же нерестилищах, что и у русского осетра. Поэтому раньше его считали нерестящейся летом формой русского осетра. Персидский осетр, заходящий в Волгу, крупнее русского осетра: средние размеры соответственно 174 и 151–155 см (самки), 161 и 133–136 см (самцы).

Заход в Куру персидского осетра продолжается круглый год с максимумом весной. После зарегулирования этой реки анадромная миграция осетра ограничивается нижним течением от устья до первой плотины гидроузла. Самки в реку заходят более зрелыми, чем самцы: соответственно на III–IV и II–IV стадиях зрелости. После зарегулирования отмечается омоложение нерестового стада [53]. Одновременно уменьшилось и его пополнение. Это определяется как уменьшением величины захода производителей, так и резким падением уровня воды, приводящим к обсыханию части нерестилищ после икрометания рыб, которое приурочено к середине мая–июня. Молодь с нерестилищ скатывается в устье реки на самых ранних стадиях развития.

Ареал атлантического осетра (*Acipenser sturio*) весьма широкий и охватывает моря и впадающие в них крупные реки Европы. В реки Атлантического побережья Северной Америки заходят производители близкой формы *A. oxyrinchus* Mitchill, определяемой как синоним *A. sturio* или как его подвид [269].

Перелов, зарегулирование стока реки, загрязнение эстуариев привели к тому, что атлантический осетр стал исчезать и в водоемах Западной Европы стал редким видом.

В Черном море еще сохранилась относительно многочисленная популяция этого вида. Рыбы на нерест мигрировали в реки Грузии — Ингури и Риони. До строительства ГЭС на р. Ингури атлантический осетр поднимался вверх по порожиистой реке до с. Дживари, расположенного в горах на высоте около 200 м над уровнем моря. Атлантический осетр, мигрирующий в Риони, характеризуется высоким темпом роста: в возрасте 20 лет его размеры достигают более 2 м при массе 60—65 кг. Известен пример вылова атлантического осетра у побережья Европы массой 317 кг и длиной 3,5 м. Плодовитость таких рыб достигает более 3 млн икринок.

Анадромная миграция атлантического осетра в реки Европы начинается в апреле—мае и обычно ограничивается нижним течением рек. Заход рыб в реки Северной Америки определяется географическим расположением, климатическими условиями и начинается в январе—марте в южной части Лабрадора. Во время анадромной миграции икранные самки предпочитают небольшие глубины, где скорости течения меньше, чем по стрежню реки.

В реках рыба размножается при прогреве воды до 14—18°С на твердоглинистых, песчаных или гравийных грунтах. После нереста производители уходят вниз по течению, выбирая наиболее глубокие русловые участки реки. Основная масса нагуливается в эстуариях рек и слабосоленых водах, однако по данным мечения отдельные особи удаляются от своей реки на континентальный шельф на расстояние до 1500 км.

Молодь осетра задерживается в реках на 3—4 года, после этого потепленно уходя в более кормные участки эстуариев или низовий рек. Соответственно в пресных водах рек у рыб меньше и темп роста. В р. Гудзоне длина рыб, задержавшихся в пресных водах на 2—8 лет, составила 27,9—86,5 см, в то время как у 11—12-летних особей после нагула в море она увеличилась до 190,7—254 см [269]. Предполагается, что в некоторых реках Северной Америки взрослые рыбы могут нереститься ежегодно.

В реках Канады и США помимо атлантического осетра обитает еще 4 вида осетров. Остановимся на миграции тупорылого малого осетра (*A. brevirostrum*), ареал которого охватывает Атлантическое побережье Северной Америки от Нью-Брансуик до Флориды. На северной границе ареала, в р. Сент-Джон возрастной состав популяции сложен: среди самок встречены особи в возрасте 67 лет, среди самцов — до 32 лет [172]. Тупорылый осетр характеризуется сравнительно небольшими размерами: в р. Сент-Джон размеры производителей колеблются от 0,5 до 0,8 м (длина самой крупной особи достигала 1,30 м при массе 23,8 кг). Темп роста на первых годах жизни атлантического и

тупорылого осетров из этих же рек Северной Америки сходен. Однако затем у тупорылого осетра рост становится более замедленным: он более длительный период жизни проводит в реке, питаясь бентосными организмами, и реже выходит в более кормные соленые воды взморья.

В условиях зарегулирования стока тупорылый осетр может образовывать местные популяции, обитающие исключительно в пресных водах. Так, в небольшом водохранилище Холиоук на р. Коннектикут (США) из полупроходных особей после создания плотины сформировалась устойчивая популяция этих рыб. Их миграционный цикл ограничен плотинами гидроузлов как выше, так и ниже водохранилища. На нерест рыбы мигрируют в верховье водохранилища в апреле-мае. Нерестилищами служат галечно-гравийные гряды с небольшими примесью песка и ила и высокой проточностью при скорости течения воды 0,37–1,25 м/с [281]. Икрометание происходит в середине мая при температуре воды 10–15°С.

Массовое мечение рыбы в р. Сент-Джон показало, что весной-летом осетры достигают длины более 45 см, т. е. уже взрослые особи мигрируют из осолоненного эстуария в реку. Скорость движения вверх небольшая — 4 км/сут [172]. Рыба мигрирует недалеко. Наибольшее расстояние между точками мечения и вторичной поймки достигало 90 км. У половозрелых производителей эти миграции носят нерестовый характер, у взрослых, но не созревших в данный год, — нагульный.

Судя по данным мечения, осетр имеет определенные места нагула, которые он использует ежегодно.

В конце лета при похолодании воды рыба уходит в солоноватые воды эстуария, а через месяц, когда биомасса кормовых бентосных объектов уменьшается, осетры концентрируются на зимовальных участках, расположенных в различных местах эстуария. На этих участках глубины около 10 м, приливно-отливные течения умеренные. В нижнем эстуарии, где соленость составляет около 20‰, а температура воды 2–13°С, зимуют неполовозрелые особи и самцы IV стадии зрелости. Эти рыбы питаются и зимой. Некоторые особи (около 10% численности взрослых рыб популяции) на зимовку мигрируют в морские воды (соленостью около 30‰) залива Фанди, куда впадает река.

Часть рыб зимует на опресненных участках нижнего течения реки вблизи нерестилищ. Осенью сюда поднимаются из эстуария половозрелые производители, в основном самки IV стадии зрелости. Здесь концентрируется и молодь осетра. Вода на этих зимовальных участках охлаждается до температуры менее 2°С. Зимой здесь рыбы не питаются.

Таким образом, в р. Сент-Джон в солоноватых водах рыба проводит в основном только холодный период года — с сентября до апреля-мая.

Серия интересных наблюдений за нагульным периодом 14 особей тупорылого осетра была проведена в июне-июле в эстуарии р. Мэн

[232]. Рыбы, меченные с помощью ультразвуковых передатчиков, за период наблюдений (от 6,5 до 25,75 ч) прошли путь от 2,93 до 29,38 км. При этом была установлена высокая степень их эвригалинности: соленость в местах перемещений рыб колебалась от 0 до 24 ‰. Отдельные особи за 2 ч проходили градиент солености в 10 ‰. Травектории перемещений рыб обычно совпадали с осью приливо-отливных течений. Курс движения многих меченых особей по отношению к направлению приливо-отливной волны имел бимодальный характер, т. е. рыбы длительное время придерживались одного направления движения, независимо от смены прилива на отлив, или наоборот. Иными словами, они плыли как с потоком воды, так и против него, заходя в глубоководные (до 27 м) участки русла и в прибрежные мелководья. При отливе в районе перемещений меченых рыб появляются обширные мелководья с глубинами менее 3 м. Осетры часто оказывались на таких участках и выходили на глубины менее 1 м. Скорость движения рыб колебалась от 8,1 до 34 см/с. Одна из особей была помечена с помощью передатчика, позволяющего установить глубину ее нахождения. Оказалось, что осетр независимо от глубины плыл в поверхностном слое, не опускаясь глубже 2 м (рис. 11). При заходе в низовья реки рыба часто придерживается русловой части. Некоторые особи сравнительно долго плыли над русловыми склонами.

В реках Сибири (от Оби до Колымы) обитает еще один вид осетровых — сибирский осетр (*Acipenser baeri* Brandt). В более суровых условиях Сибири этот осетр растет медленно. В Лене обитает самая мелкая форма сибирского осетра: длина нерестящихся самок составляет 0,6–1,3 м при массе 1,5–10 кг, самцов — соответственно 0,6–1,1 м и 1,4–7 кг.

Рыбы нагуливаются в низовьях, дельтах рек, выходят в опресненные эстуарии. В Оби — это Обско-Тазовская губа, в Енисее — Енисейский залив. На нерест особи мигрируют в среднее и верхнее течения рек. Диапазон миграций достигает 500–800 км. Некоторые нерестилища удалены от устья реки более чем на 1500 км. Наряду с проходными особями, в сибирских реках обитает и речная форма осетров. Предполагается, что в Лене вся популяция осетра состоит из многих локальных стад, имеющих свои места размножения и нагула [37]. Нерестовая миграция рыб наблюдается весной — в начале лета. Нерест происходит на перекатах, косах с песчано-галечными, каменистыми грунтами, где скорость течения 0,7–1,5 м/с, а температура воды 11–17°C. Ведущим фактором, определяющим эффективность воспроизводства осетра, является гидрологический режим (рис. 12). Наиболее высокая эффективность размножения ленского осетра приходится на периоды оптимального сочетания нерестовых температур и достаточно высокого уровня воды [18].

Периоды нерестового хода осетров в реках Сибири более сжаты по сравнению с реками Каспийского и Азово-Черноморского бассей-

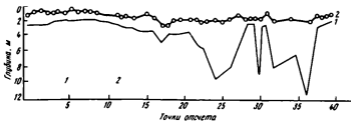


Рис. 11. Глубина плавания тупорылого осетра [232]:

1 — рельеф дна; 2 — путь осетров

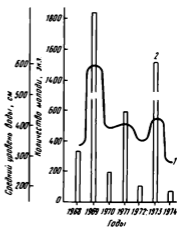


Рис. 12. Гидрологический режим и численность молоди сибирского осетра в Лене [18]:

1 — уровень воды; 2 — численность молоди

нов. Особенно невелики они в Лене, где нерестовая миграция ограничивается 30—40 днями в июне—начале июля [125].

У ленского осетра наблюдается ряд специфических особенностей нерестовой миграции, которые также обусловлены суровыми климатическими условиями. Во время нерестового хода производители не перестают питаться. По сравнению с другими водоемами Сибири здесь происходит более раннее созревание рыб, у которых высокий коэффициент зрелости и низкая абсолютная плодовитость самок [125].

Характерной особенностью миграции ленского осетра является заход на нерестилища не только зрелых, готовых к воспроизводству особей, но и незрелых рыб (табл. 4).

У самок, не участвующих в нересте, в личниках содержится значительное количество жировой ткани ("жировая" икра). Зрелость этих самок колеблется от II до IV незавершенной стадии.

Таблица 4

Пол	Количество рыб				Всего рыб	
	зрелых		незрелых		экз.	%
	экз.	%	экз.	%		
Самки	162	81,0	38	19,0	200	100
Самцы	227	97,0	7	3,0	234	100

Ранняя молодь сибирских осетров скатывается в места со слабым течением (протоки, заливы). Массовый скат в низовья реки Оби происходит в ноябре—январе. В Обскую губу молодь выходит в течение первых двух лет, однако отдельные особи задерживаются в реке до половой зрелости и составляют местное туводное стадо [18].

Белуга (*Huso huso* L.) — наиболее крупная среди осетровых рыба. В Волге средняя длина производителей 220 см (самцов) и 260 см (самок). Масса отдельных особей достигает 700—800 кг. В уловах часто встречаются рыбы массой 200—300 кг. Плодовитость белуги в среднем составляет 220—2800 тыс. икринок, а у крупных самок достигает 5—7 млн икринок.

До зарегулирования основная масса самок созревала в возрасте 16—27 лет, самцов — 13—18 лет. Наименьший возраст рыб, мигрирующих в Волгу на нерест, составил у самок 15, у самцов 12 лет. В последние годы в условиях зарегулирования многих рек Каспия отмечается ускорение созревания белуги. Сейчас нередко встречаются половозрелые самки в возрасте 14 лет, самцы — 10 лет [36].

Ранней весной и осенью в предустьевых пространствах Волги образуются концентрации белуги. Нерестовый ход начинается весной, в основном в апреле. Температура воды в период хода рыб колеблется в довольно больших пределах: так, в Волге — 1,6—12,1° С.

Наиболее ранний заход в Волгу происходит по Главному банку. Основная часть мигрантов в эту реку следует по западным рукавам дельты. Помимо весеннего хода у белуги в Волге и Урале четко выражена и осенняя миграция. Причем, как и весной, наиболее интенсивное движение происходит по Главному банку. В начале осенней миграции температура воды может быть от 15,8 до 26,2° С. Однако максимум хода наблюдается при температурах 12—17° С. Незадолго до ледостава, когда температура воды 2—3° С, миграция белуги резко уменьшается и лишь отдельные особи заходят в реку и подо льдом. В Урале интенсивная нерестовая миграция отмечается и в зимний период — в феврале—марте. Эти мигранты на ямах не зимуют, а нерестятся в год захода на нерестилища верхней реки. Длительность хода рыб весной около 50, осенью около 135 сут. Заход белуги в Куру еще более растянут. Однако и здесь в летние месяцы интенсивность миграции заметно уменьшается.

Рыбы мигрируют поодиночке. Производители, зашедшие в Волгу и Урал осенью, зимуют на ямах. Мигранты весеннего захода проходят на нерестилища в апреле–мае, не задерживаясь на других участках реки.

До зарегулирования Волги белуга поднималась на нерест в среднюю и верхнюю часть реки и заходила в ее притоки – Каму, Вятку и Оку. До верховий поднималась белуга и в реках Терек и Кура. После зарегулирования пути миграции рыб ограничили нижними незарегулированными участками рек. В рыбоподъемник Волжской ГЭС имени XXII съезда КПСС (Волгоград) белуга заходит очень редко. Возможно, часть рыб проходит вверх через судоходные шлюзы. Наибольшая дальность миграций белуги сейчас отмечается в незарегулированной р. Урал (до 800–850 км).

И до зарегулирования рек отмечалось, что небольшая часть производителей белуги нерестится в нижнем течении. После строительства плотин волжская белуга освоила нерестилища, расположенные ниже Волгограда. Предполагается, что и в Тереке некоторые особи размножаются вблизи устья [77].

В Волге для нереста белуги наиболее важное значение имеют временно затопляемые гряды. Здесь икрометание происходит в апреле–мае при температуре воды 6–10°С. В более южных реках (Терек, Кура) икрометание происходит при более высоких температурах (10–21°С).

Отнерестившиеся производители в реке начинают питаться. Движение вниз происходит сравнительно медленно. Так, в Волге часть рыб за лето не успевает выйти в море и остается в реке на зимовку. В других реках белуга во второй половине лета и осенью выходит в море.

Личинки белуги скатываются в море в основном в первое лето жизни и обычно уже через 2–3 мес оказываются в эстуарии рек.

После зарегулирования рек важное значение для пополнения популяции белуги имеет заводское воспроизводство. За счет массового выпуска заводской молоди, несмотря на уменьшение естественного воспроизводства белуги, в последние десятилетия отмечается рост численности разновозрастной молоди белуги в море (рис. 13).

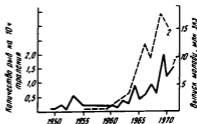


Рис. 13. Уловы белуги в Северном Каспии (1) и выпуск ее молоди рыбободными заводами (2) [27]

В Амуре обитает другой крупный представитель осетровых — калуга (*Huso olsnricus* Georgi). В отличие от белуги она нагуливается только в пресных водах [82]. Нерестовая миграция происходит вверх по реке и ограничивается расстоянием около 100 км. Наиболее многочисленное стадо калуги обитает в лимане реки. Судя по мечению, производители этого стада далеко вверх по Амуру не поднимаются. Нерестилища калуги разбросаны почти по всей длине реки, обеспечивая воспроизводство рыб локальных стад. Отнерестившиеся производители уходят в русло реки и ее протоки, несколько смещаясь вниз по течению. Часть рыб мигрирует на лето в пойменные озера. В мелководном оз. Ханка калуга держится весь летний период, а остальное время года обитает в притоках озера [94]. Зимует рыба в руслах рек в среднем и нижнем течении Амура, но в ямы не залегают, а ведет образ жизни активного хищника, питаясь рыбой.

Севрюга (*Acipenser stellatus*) вместе с русским осетром составляет основу осетрового промысла в Каспийском бассейне. Помимо Каспийского моря севрюга распространена в Азово-Черноморском бассейне. В единичных экземплярах она встречается и в Адриатике.

Севрюга среди каспийских проходных осетровых характеризуется наименьшими размерно-весовыми показателями, которые у производителей колеблются от 0,9 до 1,9 м и масса от 2,2 до 25 кг при средних величинах 1,3–1,5 м и 5–10 кг. Севрюга по сравнению с осетрами и белугой отличается более коротким жизненным циклом и ранним созреванием.

Исследование ряда биохимических тестов, анализ генетических и морфобиологических данных дают основание к пересмотру таксономического статуса севрюги и выделению ее в самостоятельный монотипический род [57]. В Каспийском море места нагула севрюги из разных рек (Волги, Урала, Терека, Куры и др.) в значительной мере перекрываются. Особи волжского и уральского происхождения весной и летом в основном придерживаются Северного Каспия, а в конце августа откочевывают в Средний Каспий. Осенью и зимой наблюдается особенно высокая плотность севрюги на мелководьях восточного побережья Казахского залива. Отдельные скопления рыб мигрируют на зиму и в Южный Каспий [53]. Как и осетр, севрюга нагуливается на материковой отмели до глубины 100–130 м. Сезонные миграции в море в значительной мере определяются температурой воды. Летом рыба осваивает более кормные мелководья Северного Каспия, а частично и западного и восточного побережий Среднего Каспия. По мере похолодания рыба уходит в более глубоководные участки в южном направлении.

Созревание рыб происходит в возрасте 7–8 лет (самцы) и 11–13 лет (самки). В Урале единично встречаются половозрелые самцы в возрасте 4–5 лет, самки — 8 лет. Волжская севрюга нерестится до 4 раз в жизни. Интервалы между нерестами составляют от 2 до 7 лет

[36]. При этом продолжительность каждого последующего созревания в среднем для волжских производителей короче, предыдущего.

Половозрелые особи уже осенью начинают концентрироваться в эстуариях нерестовых рек. Первый заход в дельту отмечается в середине апреля, как только вода прогреется до 2–3°C. Миграция рыб в реки растягивается на весь теплый период года — от апреля до октября—ноября. В Куре отмечаются два максимума хода: в основном в апреле—мае, небольшое увеличение в сентябре—октябре. В отличие от русского осетра наиболее интенсивный заход севрюги в Волгу приходится на апрель—май.

Небольшие группы рыб, мигрирующие в Волгу в августе—ноябре, зимуют в реке и на нерестилища выходят весной следующего года. Как и другие проходные осетровые, севрюга мигрирует преимущественно по западным рукавам этой реки.

На примере куринской севрюги установлено, что величина нерестового хода этих рыб в значительной степени зависит от "состояния уровня воды" (иными словами, от объема стока) [141]. При большом стоке пресная вода реки дальше проникает в море и привлекает рыб с больших акваторий. Кроме того, затопление предустьевых песчаных наносов (баров) облегчает выход рыб к устью реки по мелководьям.

В условиях зарегулирования происходит перераспределение стока в течение года, что отражается на нерестовом ходе севрюги. Особенно наглядно это можно проследить на примере Куры [13]. До зарегулирования наибольший сток приходился на весенние месяцы. Судя по уловам, весенний заход рыб был значительно больше осеннего (рис. 14, а). Увеличение осеннего пропуска воды значительно увеличило ход осенних производителей (рис. 14, б). Такая же годовая ритмика захода рыб отмечена в 1955 г., когда проводилось форсированное наполнение Минчегазурского водохранилища и весенний паводок воды в низовьях реки был полностью снят (рис. 14, в). Все это подтверждает прямое влияние водности рек на интенсивность нерестовых миграций осетровых рыб.

Определенное влияние на миграции севрюги имеет и температура воды. Ранняя весна с быстрым прогревом воды обычно предопределяет и более ранний заход рыб в реки. Даже местные изменения температуры воды, вызванные сгонно-нагонными ветровыми течениями, отражаются на интенсивности подхода рыб к берегам и устью реки. Севрюга начинает интенсивный заход в реки, когда температура пресных вод на 3–4°C выше морской. Максимум хода рыбы приходится на апрель—май, когда вода в реке прогревается до 16–23°C. При дальнейшем увеличении температуры воды (в июле до 28–29°C) нерестовый ход рыб уменьшается и вновь возрастает осенью после ее снижения до 21°C [141].

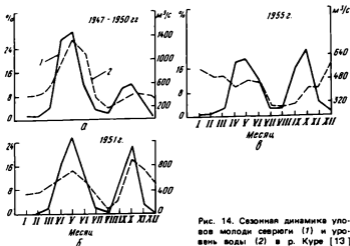


Рис. 14. Сезонная динамика уловов молоди севрюги (1) и уровень воды (2) в р. Куре [13]

В Волге нерестилища севрюги располагались между Камышином и Каменным Яром, т. е. их верхняя граница была значительно ниже, чем у осетров и белуги. До зарегулирования протяженность миграционных путей севрюги была также не более 700–900 км, чаще 100–300 км. Это в значительной степени определяет малый срок пребывания севрюги в пресноводных водах: основная масса рыб успевает в один сезон выйти на нерестилища, отложить икру и вернуться в море. Этому способствуют и лучшие, чем у осетра и белуги, гидродинамические показатели ее тела, обеспечивающие рыбам быстрое плавание в сильных встречных потоках весеннего половодья.

В реке миграционное поведение севрюги определяется скоростями встречного течения и рельефом дна. При высоких скоростях течения на стрежне (более 1 м/с) рыба предпочитает отмельные участки реки. Отмечено, что севрюга в быстрых протоках часто меняет курс движения, поднимаясь вверх галсами под углом 40–60° к направлению потока [101]. В Кубани основную часть времени рыбы мигрировали по стрежневой части реки, обычно над глубинами 2–3 м. Это подтверждается контрольными уловами, проведенными во время наших исследований: плавными сетями за одно всплытие по стрежневой, наиболее глубоководной, части отлавливали 5–12 особей, в то время как неводом в прибрежье — 1–2 особи. В местах, где русло реки выражено нечетко, а глубины примерно одинаковы по всей ширине реки, распределение рыб по поперечному сечению более равномерное. Перекаты, где за счет песчано-гравийных баров возникают малые глубины и скорости

течений увеличиваются до 1,0–1,3 м/с, самцы преодолевают очень быстро, длинными бросками. Движение самок более замедленно. Одна самка, оснащенная передатчиком, длительное время не могла преодолеть перекат, где скорость течения составляла 1,2–1,4 м/с. Наконец, она оказалась под самым берегом, на отмели с глубиной 0,5 м, где скорость течения не превышала 0,8 м/с. По прибрежной отмели эта рыба несколько часов плыла вверх даже после прохождения переката.

На Кубани мы наблюдали как естественные, так и искусственные нерестилища. Из 88 меченых рыб только 20 особей, попав на эти нерестилища, задержались здесь на какое-то время. Основная масса меченых рыб, не снижая скорости, прошла через нерестилища и поднялась к плотине близлежащего гидроузла. Несколько рыб задержались на нерестилищах около 1 сут, однако затем и они продолжали двигаться к плотине гидроузла. И только в 3 случаях на нерестилищах мы наблюдали прекращение движения рыб сразу же после их подхода сюда. В двух случаях остановились самки и в одном случае – самец. Эти особи через 3–7 сут скатились с нерестилищ вниз по течению. Достоверно определить, отнерестились они или нет, было невозможно. Часто наблюдался заход на нерестилища тех меченых производителей, которые, побывав под вышележащей плотиной, скатились вниз. Типичным поведением рыб под плотиной является неоднократный подъем к ней и последующий скат на 0,5–2,0 км вниз. Во время ската некоторые особи заходят на нерестилища и задерживаются здесь, но чаще уже через несколько часов они вновь поднимаются к плотине (рис. 15). После длительной задержки часть производителей во время ската на нерестилища размножается. Об этом свидетельствуют результаты обследования нерестилищ, расположенных ниже Федоровского гидроузла. Судя по частоте встречаемости оплодотворенных икринок и ранних личинок, нерест севрюги происходил на нерестилищах (как естественных, так и искусственных), удаленных вниз от плотины на расстояние не более 10 км. По биотелеметрическим наблюдениям факт, что при первом заходе на эти нерестилища основная масса производителей, не задерживаясь, поднялась вверх к плотине, свидетельствует о том, что икрометание здесь для многих рыб было вынужденным. Это же подтверждают и данные обследования нижележащих нерестилищ. Так, на пригодных для нереста осетровых местах (наличие галечно-гравийного субстрата, подходящие гидрологические показатели), удаленных от плотины более чем на 15 км, икринок и самых ранних личинок не обнаружено, т. е. производители севрюги их не осваивали, а мигрировали выше до плотины гидроузла [16]. Одной из причин этого является отсутствие у рыб необходимой стадии зрелости половых гонад. После вынужденной задержки под плотиной в условиях высокой температуры воды (18–22°С) происходит созревание производителей, и в поисках подходящего нерестового субстрата они выходят на близлежащие к плотине нерестилища.

При биотелеметрических наблюдениях за миграцией севрюги в



Рис. 15. Движение севрюги в нижнем бьефе Федоровского гидроузла:

1 — путь рыбы; 2 — естественные нерестилища; 3 — насыпные нерестилища; 4 — течение

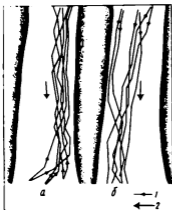


Рис. 16. Пути подъема (а) и ската (б) осетровых в дельте Волги [143]:

1 — путь рыб; 2 — направление течения

низовьях Волги мы обратили внимание, что пути движения севрюги и осетра в одинаковых условиях почти не отличаются: оба вида мигрируют вверх вблизи склонных участков русел, редко выходя на самые глубоководные места, избегают слабопроточных мелководий. Движение у обоих видов очень неравномерное: ускоренные переходы сочетаются с замедлением или остановками. Имеются некоторые различия в скоростях движения рыб: севрюга поднимается вверх несколько

медленнее, чем осетр. Это определяется тем, что севрюга во время миграций чаще придерживается горизонтов воды, где скорость течения значительно выше, чем у дна. Л. П. Сабанеев отмечал, что в Урале севрюга плавает неглубоко, ближе к поверхности, придерживаясь берегов [116]. Скорость течения в этой реке сравнительно небольшая и соизмерима с имеющейся на зарегулированных участках Волги. В Куре, где скорости течения достигают 2 м/с, севрюга идет ближе к дну [141].

Наиболее интенсивный нерест севрюги наблюдается в июне—июле при температурах воды 15—29°С [13]. Длительность нахождения рыб на нерестилищах обычно составляет несколько дней, хотя отдельные самцы могут задержаться на 1,5 мес. После икрометания производители в пресных водах долго не задерживаются, и в июле—августе отнерестившиеся рыбы уже оказываются в устье реки или в море.

Скат отнерестившихся рыб проходит в стрежневой части реки, где глубины и скорость течения наибольшие [143]. Таким образом, на конкретных участках реки имеется определенное пространственное разделение ходовых и покатных рыб, обусловленное гидрологическими условиями. Так, в районе тони "Мужичьей" анадромная миграция рыб осуществляется в восточной, более отмелой (рис. 16, а), части реки, а покатная миграция отнерестившихся производителей — в ее западной, русловой, части (рис. 16, б).

Выклюнувшиеся из оплодотворенных икринок личинки с нерестилищ быстро скатываются вниз по течению. В Куре уже на 12—15-й день после выклева основная масса личинок оказывается в устье реки. В дельте Волги покатные миграции молоди севрюги продолжают до сентября с максимумом в июле.

Пресноводный вид осетровых — стерлядь (*Acipenser ruthenus* L.) — обитает в реках бассейнов Каспийского, Черного, Азовского, Балтийского морей и многих сибирских водоемах. Стерлядь — реофил. До зарегулирования она встречалась по всей Волге, образуя локальные стада, приуроченные к местам размножения. С появлением водохранилищ резко сократились как нерестовые, так и нагульные угодья этой рыбы. Стада сохраняются только в местах с повышенной проточностью.

В первый год залития водохранилищ размножение стерляди может быть очень эффективным, и в водоеме поплянется много молоди. В последующем благоприятные условия нарушаются и происходит уменьшение численности стерляди. Нерестилища стерляди располагаются на песчано-галечных россыпях коренного русла и притоков на участках со скоростью течения 0,5—1 м/с. В водохранилищах такие условия сохранились в основном только в верхней части речных плесов.

В среднем и даже в нижнем плесах Куйбышевского водохранилища в первые годы после заполнения отмечались значительные скопления разновозрастной стерляди, а позднее они сместились вверх [98]. В новом Чебоксарском водохранилище на третий год его существования

достаточно высокая плотность стерляди отмечается как в верхнем, так и среднем плесах.

Стерлядь в Волге не совершает значительных миграций, образуя локальные группировки. В начальный период существования водохранилища такие группировки сохраняются вблизи нерестилищ. Не совершает больших перемещений и молодь стерляди [56]. Особенности поведения определяют слабое использование стерлядью в водохранилищах нагульных площадей, удаленных от мест размножения. Наиболее благоприятные условия для размножения стерляди в водохранилищах создаются в многоводные годы, когда все плесы промываются мощным потоком воды.

После образования водохранилищ произошли некоторые изменения в биологических показателях стерляди. У многих рыб процесс созревания по сравнению с тем, что был в реке, затягивается. У части особей половые продукты не успевают полностью развиться в обычные сроки. Эти рыбы или нерестятся позже и эффективность их нереста невелика, или принимают участие в размножении через год [56]. В более суровых условиях сибирских рек стерлядь нерестится неежегодно. Так, в среднем течении Оби пропуски между нерестами у самок составляют 3—4 года [25].

В низовьях рек обитает полупроходная форма стерляди. Судя по различным физиолого-биохимическим показателям, она репродуктивно изолирована от туводной (жилой) формы [57]. Волжская полупроходная стерлядь нагуливается в слабосоленых водах эстуария, а на нерест мигрирует вверх, на десятки километров выше дельты.

СЕЛЬДЕВЫЕ

Среди сельдевых (*Clupeidae*) имеются виды рыб, ведущие проходной или полупроходной, а также пресноводной образ жизни.

Каспийская обыкновенная килька (*Clupeonella delicatula*) до зарегулирования единично встречалась только в нижних участках Волги, в то время как в Каспийском море она до сих пор отличается большой численностью. После сооружения плотин килька успешно освоила нижне-волжские водохранилища, в больших количествах нагуливаясь в отдельных их заливах [98]. В 1984 г. единичные особи встречались в треловых уловах уже в районе Горького. В морских условиях килька для размножения мигрирует в прибрежные, хорошо прогреваемые мелководья, где соленость воды ниже, чем в открытом море, и только отдельные скопления ее заходят в дельту Волги и Урала. На зиму рыба откочевывает из Северного в Средний и Южный Каспий. В волжских водохранилищах рыба на нерест поднимается вверх по течению, не выходя в верхние плесы, где из-за слабого подпора появляется заметное течение. Нерест в водохранилищах растягивается с июня до августа, когда вода прогревается до 18—20°С. Оплодотворенные икринки, дрейфуют

в толще воды, выносятся в нижние участки водохранилищ, "засевая" значительные акватории открытых озеровидных расширений. Среди производителей преобладают особи в возрасте 1*, 2*.

Масса молоди быстро увеличивается, поэтому сеголетки и годовики к осени образуют плотные скопления и мигрируют в заливы. В Куйбышевском водохранилище, Черемшанском заливе подчас образуются скопления плотностью 30—50 кг/га. Здесь рыба остается на зимовку, причем в условиях длительной холодной зимы большая часть рыб погибает. Однако за счет относительно высокой плодовитости, порционности икротетания уже на следующий год численность популяций вновь резко возрастает.

В реках Азово-Черноморского бассейна (Дон, Днепр) проникла азово-черноморская тюлька (подвид каспийской кильки *S. d. delicatula*), которая отличается меньшими размерами и большей жирностью. В Каховском водохранилище на Днепре вылов достигает до 18 кг/га этой рыбы. Высокие концентрации тюльки имеются и в Цимлянском водохранилище на Дону в скоплениях до 300 кг/га. Нерестовые миграции тюльки ограничиваются нижним и средним плесами. Отсутствие в скоплениях рыб в возрасте более 3 лет свидетельствует о значительной гибели их во время зимовки. Потенциальные запасы этой тюльки значительно превышают пищевые потребности хищных рыб. Отсюда следует, что в Цимлянском водохранилище возможно увеличение запасов основных потребителей тюльки (судака, берша) путем специального рыболовства, а также широкое промысловое использование запасов самой тюльки.

Более масштабные миграции в реках совершают проходные волжская сельдь (*Alosa kessleri volgensis* Berg) и черноспинка (*A. kessleri* Grimm) [36, 82]. До зарегулирования эти рыбы достигали среднего течения Волги, а в настоящее время основная масса их, достигнув плотины Волжской ГЭС имени XXII съезда КПСС, откладывает икру на течениях в русловой части реки. Отдельные скопления черноспинки, успешно пройдя рыбоход Волжской ГЭС, быстро мигрируют до плотины Саратовской ГЭС, где большая часть производителей нерестится вблизи плотины. Однако часть рыб заходит в Саратовский рыбоход и продолжает нерестовую миграцию в Саратовском водохранилище. В Урал сельди заходят в небольшом количестве и поднимаются вверх до средних, а отдельные особи черноспинки до верхних участков реки. Заход в реки начинается во второй половине апреля и длится до конца мая, причем первыми в реке появляются производители черноспинки.

Движение рыб в реке происходит в светлое время суток. Скорость их подъема достигает 20—30 км/сут. Во время миграции рыбы не питаются. Достигнув плотины Волжской ГЭС имени XXII съезда КПСС, плотные косяки сельди в течение нескольких суток перемещаются по всей акватории приплотинной зоны нижнего бьефа. Не сумевшие зайти в рыбоход производители, созревание которых стимулируется увели-

чением температуры воды, для икрометания выходят на русло реки. При этом длительность нереста черноспинки растягивается с мая до августа и икрометание происходит в широком диапазоне температуры воды (14–22°C). Волжская сельдь успевает отнереститься в более сжатые сроки, и уже в конце июня появляются ее личинки. Оба подвида обладают сравнительно высокой плодовитостью — до 250–300 тыс. икринок. За счет нарушения режима реки Волги в ходе зарегулирования воспроизводство сельди в последние десятилетия резко уменьшилось. До зарегулирования реки черноспинка мигрировала на очень большие расстояния, проходя путь до 3000 км. За время такой утомительной миграции после нереста происходила массовая гибель почти всех производителей. Сокращение миграционного пути из-за сооружения плотин обусловило заметное снижение гибели рыб после размножения. Многие особи, отнестав икру, скатываются обратно в море и через год возвращаются в реки на очередной нерест.

Массовой гибели производителей волжской сельди после нереста, как и в прежние годы, сейчас не отмечается. В ее нерестовом стаде доля повторнонерестящихся особей составляет почти 25 %.

В реки Атлантического побережья Северной Америки мигрируют сельди шэд (*A. sapidissima* и *A. pseudoharengus*). Они нагуливаются в шельфовых водах океана, удаляясь от берега на расстояние 50–100 км. В южной части ареала шэд в ноябрь–марте, а в северной части — в мае–июне мигрируют в реки. Нерестилища рыб расположены как в нижних участках рек вблизи зоны прилива, так и в их верховьях, на расстоянии до 700 км от устья [173].

Эхометрические съемки в р. Айлэнд показали, что ход сельди (*A. pseudoharengus*) растягивается почти на 2 мес [260]. Отмечается связь миграций рыб с температурой воды, а при сдвиге на 2–3 сут — с изменением уровня воды. При похолодании и уменьшении уровня интенсивность хода снижается. Миграция рыб происходит в основном в светлое время суток.

Наряду с популяциями, ведущими проходной образ жизни, в Великих озерах сформировались довольно многочисленные стада сельди (*A. pseudoharengus*), миграционный цикл которой ограничивается озером и его притоками.

Длительное время не был решен вопрос о том, обладают ли сельди инстинктом возвращения, тем более что скат молоди сельди из рек в море в одних водоемах происходит на самых ранних стадиях развития, в других — в возрасте до полугода. Исследования нерестовых стад в притоках р. Сент-Джон (Канада) показали, что они различаются по ряду меристических показателей [166].

Массовое мечение подтверждает наличие у сельди "чувства дома", т. е. их способность вовремя выходить на свои нерестилища. Из телеметрических наблюдений следует, что шэд успешно ориентируется на устье своей реки [176].

ЛОСОСЕВЫЕ

Из проходных рыб Северного полушария наиболее масштабные и ярко выраженные миграции совершают рыбы семейства лососевых (Salmonidae), тихоокеанские (род *Oncorhynchus*) и настоящие лососи (род *Salmo*). В прошлом тихоокеанские лососи были распространены только в бассейне Тихого океана и размножались в реках побережья Северной Америки и Азии. Настоящие лососи были представлены в основном в бассейне Атлантического океана. По Тихоокеанскому побережью эти лососи встречаются до сих пор, но не повсеместно и в значительно меньших количествах. В Южном полушарии лососей не было. Считается, что их проникновению сюда препятствует температурный барьер экваториальных вод и мощные океанические течения. Благодаря акклиматизации зона обитания лососей в последнее столетие значительно расширилась: тихоокеанские лососи вселены в бассейны европейских рек, а настоящие лососи во многие реки и озера Южной Америки и Австралии.

Лососи совершают длительные миграции как в море, так и в пресных водах. Нерестовые миграции лососей, особенности их нагульного распределения в морских водах в настоящее время отражены в многочисленной литературе [44, 80, 201, 208, 222, 196, 141]. Поэтому мы рассмотрим миграцию только атлантического лосося (*Salmo salar*).

Морская раса лосося более известна под названием семги, а пресноводная — озерного лосося. Семга — это типичная проходная рыба, совершающая во время нагула дальнедистанционные миграции в открытом море или океане. Массовое мечение показало, что лосось, нагуливаясь в море, нередко удаляется от устьев своих нерестовых рек на расстояние более 3000 км, поддерживая среднюю скорость 20—30 и максимальную — до 65 км/сут [149, 294]. В период морской нагульной миграции важное значение имеют течения. Молодь и отнерестившиеся производители из рек бассейна Балтийского моря во время нагула совершают массовые перемещения вместе с постоянными течениями, направленными вдоль западного побережья Балтики на юг, а затем поворачивающимися вдоль восточного побережья на север, т. е. нагульные миграции рыб в море происходят против часовой стрелки. За пределы Балтики через узкие проливы Скагеррак и Каттегат в Северном море выходит незначительная часть лососей, около 0,04 % общей их численности в Балтийском море [227]. В море лососи обычно держатся в верхних слоях воды, питаются мелкой рыбой. Известны единичные случаи вылова их на глубинах более 100 м.

Пресноводная раса лососей нагуливается в основном в средних и крупных озерах. Гораздо реже она встречается в малых озерах. В отдаленных реках обитают жилые популяции лосося, не совершающие нагульных миграций в озера [155]. В пресных водах молодь лосося питается беспозвоночными организмами. С возрастом она становится

хищником, интенсивно потребляя корюшку, ряпушку и молодь рыб.

Пресноводный лосось, нагуливающийся в озерах, совершает анадромные миграции в пресноводные реки и притоки, впадающие в нагульный водоем. Дистанция этих миграций определяется размерами водоемов. В таких крупных озерах, как Онежское, миграции простираются на сотни километров. Есть данные, что лосось осваивает и нерестилища, расположенные непосредственно в озерах [123].

Возрастная структура нерестовых стад лосося характеризуется большим разнообразием, отличающимся продолжительностью как речного (от 1 до 5 лет), так и морского (озерного) (от 1 до 6 лет) периодов жизни. Возраст впервые созревающих рыб колеблется от 3 до 7 лет. Рыбы, успевшие созреть на первом году жизни в море, имеют небольшие длину и массу (соответственно 45–55 см и 1–2 кг), но составляют подчас весьма многочисленную часть нерестового стада. Так, в р. Мирамичи (Северная Америка) нерестовое стадо лососей наполовину состоит из особей, проживших в море 1 год. В отдельные годы удельный вес этих производителей повышется до 83 % [265]. Отмечены случаи возвращения зрелых особей в нерестовые реки непосредственно в год их выхода в море.

Большая вариабельность возрастной структуры характерна и для пресноводной расы лососей. Так, в озерах бассейна р. Мейн (Северная Америка) возраст впервые созревающих лососей колеблется от 3 до 6 лет, при этом основу нерестового стада составляют 4–5-летки [289]. В водоемах Карелии возрастная структура мигрантов более разнообразна. В нее входят 7 возрастных групп (рыбы от 3 до 9 лет) со средним возрастом около 7 лет. Длительность озерного периода жизни в основном определяется кормовыми условиями. В малокормных водоемах лососи нагуливаются большой период времени. Длительность речного этапа жизни (от вылупления до ската в озеро) зависит не только от кормовых показателей, но и от множества других факторов: наличия хищников, водности, температурных условий и т. д.

Определенное влияние на возрастную структуру мигрантов может оказывать искусственное воспроизводство. Интенсивный выпуск заводской молоди и почти 100 %-ное изъятие производителей семги в р. Коле (Кольский полуостров) привели к тому, что в нерестовом стаде почти в 2 раза снизилась доля самок, уменьшился средний возраст производителей, среди которых увеличилась доля рыб, нагуливающих в море только 1 год.

В отличие от тихоокеанских лососей атлантический лосось немонотоничен. Часть производителей после нереста не погибает, а скатывается в море (озеро), откуда через 1–3 года возвращается на повторный нерест. Известны примеры 3–4- и даже 5-кратного нереста семги. Доля повторнонерестящихся рыб в стадах колеблется от 1–2 до 30–40 %, но чаще составляет 7–15 %. При этом среди пресноводных лососей этих рыб обычно больше, чем среди морских. Численность пов-

торно нерестящихся производителей заметно снижается в условиях зарегулирования. Например, в р. Туломе она снизилась по сравнению с речным периодом с 7—8 до 3,3 %.

Существенно различается и половая структура лососей, мигрирующих на нерест, изменяясь по соотношению самцов и самок от 1 : 3 до 16 : 1 [123, 257]. Отличительной особенностью многих лососей, в том числе и атлантического, является наличие в их популяциях карликовых самцов, представляющих собой неотеническую форму развития. Жизненный цикл этих самцов полностью происходит в нерестовой реке. Карликовые самцы созревают значительно раньше мигрирующих производителей, в значительной степени определяя обмен между отдельными поколениями рыб. Кроме того, они восполняют дефицит самцов, пришедших из моря. Доля этих самцов в нерестовых стадах различна. Карликовые самцы характерны не только для морской, но и для пресноводной расы атлантического лосося.

В сроках и длительности нерестового хода лососей обращают на себя внимание и существенные различия этих показателей для разных рек и даже их притоков. В общем виде нерестовый ход лососей протекает в течение всего теплого периода года от ранней весны до поздней осени. Но в каждом водоеме выделяется один или несколько пиков захода в нерестовые реки. В соответствии с этим нередко выделяются стабильные группировки рыб, нерестовая миграция которых приурочена к конкретным срокам. Более того, в каждой такой группировке отмечается специфичность размерно-весовых показателей и стадий зрелости производителей. Осенью, вплоть до ледостава в реки заходят крупные семги со слабо развитыми половыми продуктами. В реке эти производители мигрируют до нижнего или среднего течения, затем в углублениях дна перезимовывают и весной продолжают дальнейший путь к нерестилищам. Нерест их происходит осенью, т. е. через год после захода в пресные воды. В некоторых реках внутри осеннего хода рыб выделяют скопления мелких особей, преимущественно самцов. Л. С. Берг [8] относит осенних мигрантов к озимой расе. В мае из моря заходят крупные производители, в основном самки, также со слабо развитыми половыми продуктами. Их миграция к нерестилищам совпадает с миграцией рыб осеннего хода, которые зимовали в нижнем течении реки. Следующее возрастание захода рыб в реки, также в основном самок, происходит в середине июня. Отличительной особенностью этих мигрантов является более высокая стадия зрелости. Начиная с середины лета возрастает интенсивность хода самцов, готовых к нересту. Среди них выделяются скопления как крупных, так и мелких производителей. Особи весенне-летнего захода относятся к яровой расе.

Для пресноводных лососей также характерно большое разнообразие сроков нерестовых миграций. Анализ миграций рыб в водоемах Северо-Запада СССР показал наличие не менее 4 типов нерестового хода [123]: весенний однопиковый (р. Водла), весенне-осенний двух-

пиковый (р. Пяльма, Немина), весенне-осенний трехпиковый (р. Шуя, Суна) и летне-осенний растянутый (р. Кумса). Нерест рыб при всех типах хода обычно проходит непосредственно в год захода, т. е. в этих популяциях отсутствуют (или крайне незначительны по численности) озимые особи. Притоки, используемые пресноводными лососями для нереста, обычно отличаются небольшими размерами. Условия для зимовки здесь неблагоприятны. Вероятно, это и определяет отсутствие у данных локальных стад озимых производителей. Кроме того, надо заметить, что отдаленность мест нагула от нерестилищ здесь относительно небольшая, что позволяет рыбам довольно быстро достигать нерестовых угодий с любого нагульного участка водоема.

Сложность картины нерестовой миграции рыб не определяется одновременным использованием одних и тех же нерестилищ, поскольку сроки нереста рыб разного захода одинаковы или различаются незначительно. Для многократного использования в течение одного нерестового сезона эти нерестилища непригодны, так как происходит перекапывание производителями готовых нерестовых бугров, в которых уже отложена икра. Перекапывание этих бугров приводит к гибели значительной части отложенной ранее икры, как это подчас и наблюдается при дефиците нерестилищ.

Одна из возможных причин одновременности нерестового хода может определяться количеством нерестилищ. Так, для лососей из водоемов Северо-Запада СССР прослеживается совпадение числа пиков хода рыб с количеством нерестилищ (рис. 17). Это предполагает наличие у лососей "микрлокальности", т. е. существование внутри нерестового стада изолированных группировок, привязанных к конкретным нерестилищам и проявляющих синхронный выход из них в один из пиков нерестовой миграции популяции. Такое положение наблюдается и у тихоокеанских лососей, в популяциях которых выделяют самостоятельно существующие группировки рыб, названные С. М. Коноваловым [44] изолятами.

Такие группировки (изоляты), или по нашей терминологии локальные стада, обладают высокой способностью к проявлению инстинкта возвращения на свой репродуктивный биотоп (хоминг). Так, по данным массового мечения установлено, что "ошибка" в выборе нерестового притока у лососей Балтийского моря составляет всего около 2% [165]. Вполне допустимо, что хоминг определяет успешный выбор не только своей реки (притока), но и конкретного нерестилища. Следует добавить, что даже минимальная ошибка в выборе нерестового притока обеспечивает достаточно эффективный генный обмен между смежными популяциями (или нерестовыми стадами). Так, электрофоретические исследования по 23 ферментам мышц, печени, глаз молодого лосося, взятых из 6 притоков побережья Швеции, показали, что генетически эффективный обмен между популяциями лосося, которые

Рис. 17. Количество нерестовых участков и сроки захода лосося [123]:

1-4 — разные реки; А — нерестилища; Б — устья рек; V-IX — месяцы

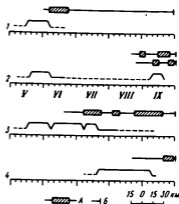


Рис. 18. Пути движения семги в Нижне-Тулском водохранилище:

1 — острова; 2 — течения; 3 — путь рыб



здесь обычно немногочисленны, составляет около одной особи в год [272].

Возведение плотин на нерестовых реках в значительной степени изменяет сроки нерестовых миграций, увеличивает численность блуждающих производителей, вынужденных заходить на чужие нерестилища. Например, создание плотины на р. Туломе (Кольский полуостров) обусловило задержку лососей под плотиной, их быстрое созревание, внешне выражаемое в приобретении брачного наряда. Первые "лошалье" производители здесь стали появляться со второй половины июня, в то время как до зарегулирования это происходило почти на месяц позднее.

Заходящая из моря семга, прежде чем попасть в реку, на несколько суток задерживается в ее устье, адаптируясь к смене соленой воды на пресную. Здесь рыба перемещается в приливо-отливных потоках воды. За счет задержки в устьях рек часто образуются довольно плотные скопления, которые легко облавливаются промыслом. При оптимальных гидрологических условиях рыба может проходить зону смешения пресных и соленых вод очень быстро — за 5—10 ч. Заход в реку происходит сначала поодиночке, затем небольшими группами. При образовании больших скоплений в устьях возможен заход в реку одновременно большого числа рыб, которые поднимаются вверх по течению со скоростью 10—25 км/сут.

Телеметрические наблюдения показали, что в широкой полноводной реке или водохранилище рыба мигрирует в довольно узкой прибрежной полосе [101]. Рыба строго следует вдоль прибрежной линии Я, нередко попав в зону островов, надолго задерживается около них, теряя направление на свой нерестовый приток (рис. 18).

Однако в целом, двигаясь вдоль берега, мигранты сравнительно легко обнаруживают устья нерестовых притоков, которые отличаются сильными течениями и более низкой, чем в основной реке, температурой воды. Если учесть, что некоторые нерестовые притоки весьма малы и потоки из них в основной реке прослеживаются на очень малых расстояниях, то становится понятным, что движение вдоль берега в значительной степени облегчает ориентацию рыб из большой реки (водохранилища) на устья этих притоков. Прохождение рыб по притокам от их устья до нерестилищ занимает несколько дней. Поэтому нередко в ожидании оптимальных температурных условий рыба задерживается в устьях или в самих притоках, отстаиваясь в омутах вблизи перекатов.

Во время миграции по глубоководным участкам семга придерживается верхних слоев воды, перемещаясь в 1—5 м от поверхности. Порожистые участки она преодолевает бросками, после которых задерживается на отдых в углублениях дна со спокойным течением воды. При прохождении порогов семга успешно преодолевает водопады высотой 0,5—1 м, глиссируя на поверхности струй воды.

Первыми на нерестилищах появляются карликовые самцы, затем подходят более крупные самцы, которые устраивают между собой схватки, отгоняют карликовых самцов от нерестовых бугров, устраиваемых самками.

Длительность нереста в разных водоемах различна и варьирует в пределах 10—30 дней. После икрометания самки скатываются вниз по течению. Часть из них сразу успевает выйти в нагульный водоем, часть перезимовывает в реке, продолжая весной покватную миграцию. Самцы после нереста становятся пассивными, остаются вблизи нерестилищ, причем большая часть их гибнет в начале ледостава.

ЩУКОВЫЕ

Щука (*Esox lucius* L.) — обычный обитатель большинства пресноводных водоемов нашей страны. Обычно щуку характеризуют как типично оседлую рыбу, не совершающую миграций. Действительно, в мелководных участках водоемов с развитой водной растительностью этот хищник длительное время придерживается небольших участков, питаясь плотвой, окунем, уклейей. В северных водоемах она интенсивно потребляет сиговых и молодь лососевых рыб. Биотелеметрические наблюдения в Рыбинском водохранилище показали, что в притоках диапазон нагульных перемещений щуки в 2—3 раза меньше, чем в открытых водах водохранилища [61]. Так, на мелководьях притоков особи по несколько суток придерживаются акватории, каждая около 150—200 м вдоль береговой линии. Такие же маломасштабные нагульные перемещения отмечены у американской щуки (*Esox masquinonny*) в одном из озер Северной Америки [170].

В водоемах, где отсутствуют пелагические хищники или слабо развита литораль, щука частично осваивает и пелагиаль. Так, отличительной чертой ихтиоценоза оз. Плещеево является полное отсутствие пелагических хищников при сравнительно высокой биомассе планктоноядных рыб, обитающих преимущественно в толще воды открытых плесов. Популяции щуки здесь в основном представлены особями, ведущими пелагический образ жизни. Нередко этот хищник образует временные, довольно плотные, скопления, преследующие стаи планктоноядных рыб. Это хорошо подтверждается данными сетных уловов. Нами неоднократно отмечалось, что на глубинах 6—10 м щука в большом количестве (15—23 шт. на одну сеть за ночь) попадалась в сети только с одной стороны. При этом горизонт попадания приходился только на средние и верхние слои воды, т. е. соответствовал месту обитания мелких рыб. На пелагический образ жизни щуки указывают и данные биотелеметрических наблюдений [69]. Многие меченые особи не задерживались в течение длительного времени на одном месте и за 6 сут наблюдений удалились от места вылова на расстояние до 5 км. Следует добавить, что подобные широкомасштабные нагульные перемещения отмечались у щук и в других водоемах [175]. Все это свидетельствует о высокой пластичности ее поведения. В условиях зарослей она — типичный хищник-засадчик, однако может успешно охотиться и в открытых водах. Численное соотношение пелагической и литоральной групп в одной популяции в значительной мере определяется степенью зарастаемости прибрежий, наличием и плотностью типичных форм пелагических хищников, например судака и крупного окуня.

Пластичность поведения определяет и перераспределение рыб в формирующихся водохранилищах. Так, на первых этапах образования Рыбинского водохранилища щука концентрировалась в основном в речных плесах и в прибрежье с развитой растительностью. За счет размы-

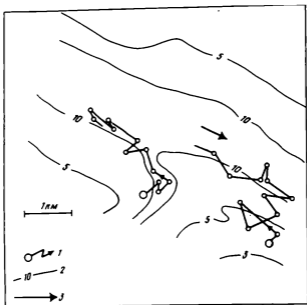


Рис. 19. Зимние перемещения щуки:
1 — путь рыбы; 2 — изобаты; 3 — течение

ва берегов охотничьи укрытия щуки постепенно стали уменьшаться. Основная масса щуки успешно освоила пелагиаль и стала концентрироваться на еще не заиленных склонах углублений, затопленных русел [115]. За счет этого резко возросла зона нагула рыб. Это привело к увеличению расстояния между местами нагула и нереста, а отсюда и к существенному увеличению протяженности нерестовых миграций. Нерестовая миграция щук, постоянно обитающих на сохранившихся мелководьях с развитой растительностью, ограничивается несколькими сотнями метров, километров. Эти производители находятся на репродуктивных биотопах весь нагульный период вплоть до ледостава и зимуют вблизи от них. Летом временный уход с мелководий обычно происходит только при сильных ветрах, вызывающих высокую волну.

Зимовальные миграции щуки заключаются в уходе ее из литорали на смежные, более глубоководные участки. Из мелководных притоков рыба на зиму перемещается в их низовья или в эстуарии. Часть рыб и зимой, особенно в периоды потеплений, выходит на мелководья глубиной менее 1 м. Перемещаются рыбы в основном вдоль затопленных

русел (рис. 19), а затем параллельно береговой линии. Скорость движения щуки во время миграций сравнительно небольшая — 1–3 км/сут. Выход рыбы на нерестилища и икрометание происходят при прогреве воды до 5–10°С. Мигрируют щуки поодиночке или небольшими группами (2–10 особей). Соотношение полов на нерестилищах в разных водоемах различное: на одну самку приходится от 3 до 10 самцов, которые значительно мельче самок. В северных водоемах нерест щуки обычно проходит в довольно сжатые сроки, в пределах 1–2 нед. В южной части ареала период ее размножения может растягиваться до 1–2 мес. Так, в водоемах Азербайджана икрометание щуки начинается в конце февраля, а заканчивается в середине — конце апреля.

Молодь щуки очень рано (уже в 1,5–2-месячном возрасте) переходит на хищное питание. Все лето она держится в заросших мелководьях, питаясь ранней молодью других рыб. В большинстве рек молодь щуки не совершает массовых покатуных миграций; ее выход в стоковые течения и вынос с ними вниз по реке носят случайный характер.

Хотя щука считается типичным пресноводным обитателем, в дельте некоторых рек Каспийского, Черного и Балтийского морей обитают немногочисленные стада полупроходной формы щуки, нагуливающейся в слабосоленых водах эстуария, а на нерест мигрирующей вверх по реке. Протяженность миграций этой щуки в редких случаях превышает 20–30 км, а чаще ограничена 1–5 км.

КАРПОВЫЕ

В СССР хорошо изучены миграции леща (*Abramis brama* L.) — одного из наиболее ценных в промысловом отношении и массовых видов рыб многих водоемов европейской части страны.

В последние десятилетия ареал этого вида значительно расширился за счет акклиматизации в ряд сибирских водохранилищ. В новых условиях лещ устойчиво вошел в исторически сложившийся состав рыбного населения и стал обычным объектом как промышленного, так и любительского рыболовства. В волжских водохранилищах лещ является доминирующим видом промысла, составляя 30–80 % ежегодного вылова всех рыб.

Наиболее просты миграционные циклы леща в небольших озерах. Так, в оз. Плещеево Ярославской области (площадь 5000 га) летом он нагуливается в сравнительно узкой полосе между побережьем и центральной глубоководной частью водоема (рис. 20). В батили зона нагула рыб ограничивается глубинами 10–12 м, изредка 16 м, в литорали — 3–5 м, где пески заменяются песчаными илами. Выход рыбы на более отмельные участки происходит нечасто и в основном в вечерне-ночное время. Об этом свидетельствуют данные биотелеметрических наблюдений. За время наблюдения (5 сут) меченые особи перемещались,

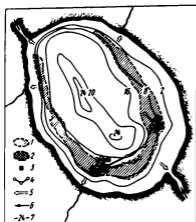


Рис. 20. Распределение леща в оз. Пleshчево:

1 — нагульный биотоп; 2 — участки с наибольшей плотностью особей; 3 — место выпуска; 4 — путь меченых лещей; 5 — нерестовые притоки; 6 — направление течения; 7 — изобаты

считая по прямой линии, со скоростью 1,5–21 см/с только в полосе глубин 8–16 м над наиболее продуктивными илистыми грунтами. Избегание рыбой глубоководных зон обусловлено дефицитом кислорода в гипolimнионе и наличием сероводорода, который особенно заметен в период высоких летних температур.

Обычно летом лещ распределен в озере разрежено. Улов за ночь составлял 0–7, в среднем — 1,9 шт. на сеть. В двух случаях улов был до 20 шт. на сеть. Это свидетельствует о том, что лещ может образовывать небольшие локальные группировки, которые постоянно перемещаются, не задерживаясь длительно на каких-либо участках. Однако акватория, занимаемая этими скоплениями, очень небольшая. Так, в июле 1979 г. было обнаружено нагульное скопление леща, которое располагалось на участке площадью всего 400 × 200 м².

На местах летнего нагула достаточно благоприятны условия и для зимовки леща (температура, содержание кислорода в воде). В конце апреля—мае лещ образует преднерестовые скопления. Плотность рыб в этих скоплениях может быть очень высокой. Так, в один из контрольных заметов невода было отловлено около тысячи штук леща, т. е. около 10 % всех взрослых особей стада.

Основная масса рыб на нерест мигрирует в самый крупный приток озера — р. Трубеж. Особи перемещаются к устью реки в основном над глубинами 5–12 м. По более глубоководным участкам мигрируют лишь единичные особи. При повышении температуры воды в озере до 4–7°С основная масса производителей скапливается в южной части озера, куда впадает р. Трубеж. Заход рыбы в реку происходит при температуре воды в ней 1–14°С. В озере температура воды в это время

значительно меньше (7–9°С). Заход рыб происходит в основном в ночное время. Нерестилища леща расположены на мелководьях среднего и верхнего течения реки выше г. Переславля.

Значительная часть леща после длительного пребывания вблизи устья реки так и не заходит в нее. Более того, многие производители после захода в приток через 0,5–2 сут скатываются обратно в озеро, так и не выметав половые продукты. Основная причина этого — отпугивание рыб при движении в мелководном притоке многочисленными шумами и т. д. В 1978–1979 гг. было отмечено 90 % самок с невыметанной икрой. В 1980–1981 гг. успешно отнерестилось около половины производителей. В эти годы в июне–августе отмечался скат молоди леща в озеро из р. Трубеж.

Небольшая часть производителей на нерест мигрирует в устья небольших ручьев, впадающих в озеро, где также имеются ограниченные по площади участки, пригодные для икрометания. И наконец, часть производителей скатывается из озера в вытекающую из него р. Вексу.

Таким образом, в оз. Плещеево имеются 3 категории проходных локальных стад, имеющие общие нагульно-зимовальные участки, но разобценные нерестилища.

В оз. Селигер (площадь около 22 тыс. га, наибольшая глубина 24 м, средняя глубина 5,8 м) миграции леща носят иной характер. Этот водоем представляет собой сильно расчлененную систему из семи плесов, соединенных между собой протоками. Ихтиофауна озера насчитывает 29 видов рыб, из них по численности одно из первых мест занимает лещ, на которого приходится около 80 % (по массе) общегодового промыслового вылова рыб. Летом во время нагула взрослый лещ держится разреженно преимущественно по среднеглубинным (от 14–15 м) участкам. В самой же глубинной зоне водоема (17–22 м) рыба встречается редко [79]. На основании данных мечения в оз. Селигер выделяется 4 локальных стада леща. Обособление этих стад вызвано относительной изолированностью отдельных плесов, наличием в них необходимых условий для нагула рыб. Наибольший диапазон перемещений рыб отмечается в трех центральных плесах, соединенных широкими протоками, имеющими постоянное течение (рис. 21).

Обособленность локальных стад четко сохраняется и в период нереста. Нерестилища леща имеются во всех плесах. В отдельные годы наблюдается три подхода рыб: первый — в начале мая, когда вода прогревается до 11–16°С; второй — в конце мая при температуре воды 14–19°С и третий — в середине мая при температуре 15–20°С. Растянутость нерестовых подходов обусловлена неодновременностью полового созревания рыб и вариациями температурных условий. При последнем, третьем, подходе среди производителей возрастает количество молодых, впервые нерестящихся, особей. В оз. Селигер локальными стадами леща освоены только озерные нерестилища, и типичный проходной тип миграций у него здесь, видимо, отсутствует.

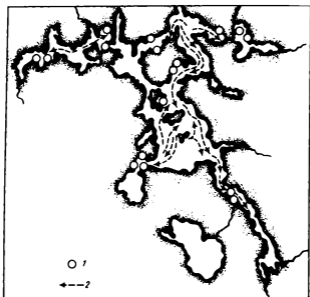


Рис. 21. Нерестилища (1) и перемещение леща в оз. Салигер (2) [79]

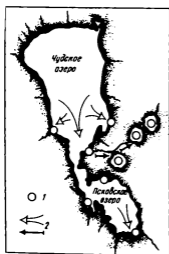


Рис. 22. Нерестилища (1) и направление нерестовых миграций (2) леща в Псковско-Чудском водоеме [140]

В Псковско-Чудском водоеме, состоящем из трех озер и являющемся одним из наиболее крупных в европейской части СССР (акватория 3470—4328 км²), обитают проходная и оседлая формы леща.

Нагул и зимовка основной массы взрослого леща проходят в Чудском озере [140]. В Псковском озере нагуливается и остается на зимовку сравнительно небольшое количество взрослых рыб. Весной производители мигрируют на нерест в южную часть Чудского озера. Нерестилища рыб расположены в устьях рек и озерах, соединяющихся с Псковско-Чудским водоемом небольшими протоками, и непосредственно в прибрежье на ветрозатищенных мелководьях с мягкой растительностью (рис. 22). Во время нерестовых миграций рыба образует большие скопления, перемещение которых хорошо просматривается по распределению промысловых уловов. Зимой наибольшие уловы приходятся на северную часть Чудского озера. В апреле—мае они резко возрастают в южной части этого озера, вблизи прибрежных нерестилищ и устьев нерестовых рек. Нерест рыб единовременный и происходит в мае, когда температура воды превысит 13—14°С. При резких похолоданиях происходит перерыв нереста, который возобновляется сразу после потепления. На нерестилища самки выходят только в момент икрометания, в то время как самцы здесь держатся весь нерестовый период.

Считается, что в Псковско-Чудском водоеме популяция леща представлена одним стадом. На наш взгляд, в этом водоеме имеется несколько локальных стад леща, центры формирования которых приурочены к различным зонам размножения. Однако места нагула и зимовки рыб разного происхождения — собственно озерного с нерестилищами в прибрежных мелководьях и озерно-речного с нерестилищами в реках и малых озерах — совпадают. Это и предопределяет одинаковый темп роста основной массы леща этого водоема. Молодь леща в возрасте 1+, 2+ рассредоточивается по всему водоему, в больших количествах встречаясь как в Псковском, так и в Чудском озерах.

В другом крупном водоеме — Ладожском озере — рост леща из различных районов неодинаков [136], что свидетельствует о пространственной разобщенности локальных стад не только по местам размножения, но и по участкам нагула. Наибольшая плотность леща в этом озере приурочена к Волховской губе, где условия для размножения и нагула наиболее благоприятны. Миграционные перемещения рыб отдельных локальных стад в Ладожском озере проходят не по всему водоему, как в Псковско-Чудском, а на достаточно локализованных акваториях (бухта Петрокрепость, Свирская губа, Волховская губа). В еще одном крупном озере северо-западной части СССР — Онежском — лещ обитает в мелководных заливах и в эстуариях рек. Довольно многочислен он и в малых озерах, связанных с Онежским системой проток. Из предустьевых зон нагула и зимовки рыба мигрирует на нерест в реки (проходная форма леща), проходя путь в десятки километров.

В заливах рыба, не совершая больших миграций, нерестится в прибрежных мелководьях (оседлая форма). Здесь отмечается до трех подходов на нерест с перерывами в 10—14 дней [88]. Пространственно стада рыб из отдельных нерестовых рек и заливов разобщены, причем обмен между стадами сравнительно небольшой.

В Рыбинском водохранилище был проведен наибольший цикл исследований миграций леща [95, 96, 97]. В первые годы существования этого водохранилища основные скопления леща были приурочены к средним и нижним участкам речных плесов. Судя по промысловым уловам, наибольшая плотность рыб наблюдалась на русловой пойме. В озерной части (Главный плес) численность леща была незначительной, что объясняется своеобразием распределения кормовых бентосных организмов. Популяция леща в эти годы в основном состояла из рыб речного происхождения. Отмечалась четкая пространственная обособленность нескольких группировок рыб, приуроченных к устьям рек и притоков, впадающих в водохранилище. Эта обособленность усугублялась труднопроходимыми преградами из массивов затопленных лесов, сильным волнением на обширных мелководьях (уровень водохранилища еще не достиг проектной отметки). Такая обособленность отдельных группировок преопределила специфику расположения мест нагула, нереста и зимовок рыб, а отсюда и диапазон их миграционных перемещений, которые ограничивались сравнительно небольшими акваториями речных плесов.

К 10—15 годам существования Рыбинского водохранилища относится резкий рост численности леща. Вылов возрос до 17,8 тыс. ц, достигнув максимума. Ареал популяции увеличился почти в 2 раза прежде всего за счет освоения пойменных участков в озерной части водоема. Рыба успешно освоила новые нерестилища в Главном плесе. Молодь леща стала встречаться почти по всему побережью водохранилища. Образовались новые группировки рыб с центром формирования на нерестилищах озерной части. За счет освоения новых нагульных и нерестовых угодий диапазон миграций рыб заметно увеличился. Пополнение популяции шло за счет особей рыб как речных, так и озерных локальных стад.

В следующие два десятилетия существования водохранилища ареал популяции леща еще более расширился и практически достиг максимума. Рыба успешно стала нагуливаться почти на всех биотопах водоема, в основном предпочитая зоны активного илонакопления как в речных плесах, так и в Главном (озероидном) плесе. Однако за счет размыва прибрежных мелководий в озерной части водоема постепенно стали сокращаться нерестилища всех фитофильных рыб, в том числе и леща. Это привело сначала к сокращению, а затем и к полному исчезновению отдельных локальных группировок. За счет этого численность рыбы уменьшилась и промысловые уловы сократились в 1,5—2,0 раза. В настоящее время устойчиво сохраняются нерестилища леща

только в устьях и в самих реках — притоках водохранилища и в отдельных заливах, хорошо защищенных от волнобоя. Нерестилища фитильных рыб, как и в первые годы существования водоема, вновь стали иметь четкую пространственную разобщенность, но в отличие от раннего этапа жизни водохранилища, у леща резко возросла акватория нагула и увеличился диапазон миграционных перемещений.

В 1955—1968 гг. на Рыбинском водохранилище было проведено массовое мечение различных видов рыб, в том числе и леща. Результаты его продемонстрировали способность многих рыб приходить на те нерестилища, где их выловили впервые. Это в значительной степени предопределяет дифференциацию популяции на ряд отдельных территориальных группировок (локальных стад), центром которых являются нерестилища. Возврат меченых рыб приведен ниже.

	шт.	%
Выпущено меченых рыб на нерестилище	2067	100
Вторично поймано за 4 года (1961—1964 гг.)	216	10,1
Из них весной 1962 г.:	63	29,2
в радиусе 50 м от точки первого выпуска	16	25,5
в радиусе 1000 м от точки первого выпуска	47	74,5
Выпущено из числа особей первого возврата повторно весной 1962 г.	16	100
Поймано весной 1963 г. в радиусе 100 м от точки первого выпуска	8	50
Выпущено из числа особей второго возврата весной 1963 г.	8	100
Поймано весной 1964 г. в месте первого выпуска	1	12,5

Нерестовая миграция леща происходит в апреле—начале мая. Одновременно с производителями к устьям рек подходит и значительное количество неполовозрелых особей. В отдельных случаях неполовозрелые особи леща заходят и непосредственно на нерестилища. Большинство молодых особей остается в открытой части водоема на обширных акваториях сублиторали.

Икра откладывается на глубине 0,5—1,0 м на растительность. В теплую безветренную погоду нерест леща происходит довольно дружно: в пределах 5—10 дней. В холодную весну нерест растягивается почти на месяц. После икрометания рыба выходит на места летнего нагула. Оказалось, что группировки состоят из особей, различающихся диапазоном нагульных перемещений: одна часть лещей нагуливается вблизи своих нерестилищ (оседлые особи), другая часть откочевывает на десятки и даже сотни километров в открытую часть водоема (мигрирующие особи). Численное соотношение оседлых и мигрирующих рыб значительно колеблется в разных группировках и, по-видимому, не является постоянным ни для одной из них, а зависит от урожайности отдельных поколений и от внешних условий, в которых они формировались.

Нагульные перемещения рыб состоят из двух фаз: миграции в зону нагула и местных перемещений в его пределах.

Основной подход мигрирующих особей в зону нагула происходит в конце мая—июне. За счет производителей, скатывающихся с нерестилищ, на руслах образуются скопления крупных рыб. Наиболее устойчивые скопления обнаруживаются в верховьях и низовьях речных плесов, а в открытой части водохранилища — на участках с развитой системой затопленных озер, русел и стариц рек, характеризующихся высокой степенью заиливания и богатой биомассой бентоса. Часть производителей и большинство неполовозрелых особей распределяются более дисперсно на пойменных участках и в прибрежной зоне.

Характер местных перемещений в зоне нагула в значительной мере определяется внешними условиями. Непосредственно в притоках и их устьях рыба нагуливается на сравнительно небольших участках. С целью определения длительности нахождения рыбы на одном таком притоке было проведено мечение леща.

Распределение повторно выловленных рыб (в шт.) в притоке приведено в табл. 6.

Таблица 6

Число рыб на местах первичного вылова	Число рыб, выловленных		Время вторичного вылова, через
	ниже места первичного вылова	выше места первичного вылова	
1	2	—	3 ч
3	—	—	12 ч
5	2	1	24 ч
2	—	—	48 ч
3	—	1	3 сут
2	1	—	4 сут
1	—	—	5 сут
—	1	—	6 сут
—	—	1	7 сут
2	—	—	10 сут
Всего 19 (68 %)	6 (21 %)	3 (11 %)	

Из табл. 6 видно, что в районе выпуска выловлено наибольшее количество меченых рыб (68 %), и часть особей после мечения до 10 сут оставалась на участках, которые они занимали до первого вылова.

Наблюдения с помощью ультразвуковых передатчиков показали, что в июле—августе перемещения рыб не ограничивались русловой частью реки [61]. Рыба часто выходила на прилегающую к руслу пойму и перемещалась там длительное время — иногда более 1 сут (рис. 23). Отмечено, что лещ за 8—10 ч до усиления ветра покидал мелководья. Продолжительность его пребывания на прибрежных мелководьях определяется степенью защищенности участка от ветровых воздействий. Продолжительными (до 1 мес) наблюдениями на открытых плесах водохранилища [54] установлено, что даже на высококормных биотопах

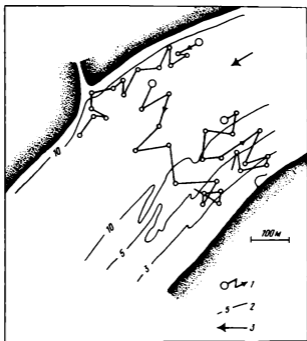


Рис. 23. Перемещение меченых лещей в одном из притоков Рыбинского водохранилища:

1 — пути рыб; 2 — изобаты; 3 — течение

с биомассой бентоса 24 г/м^2 среди лещей можно выделить оседлых особей, в течение длительного времени (до 24 сут наблюдений) придерживающихся сравнительно небольших участков длиной 0,5–2,0 км. Днем рыбы находились в русловой части с глубинами 14–15 м, а к вечеру смещались к кромке русел до глубин 9 м. Наибольшие скорости плавания — 0,17 м/с — приходились на ночь.

В августе–сентябре местоположение нагульных скоплений леща более устойчиво, чем в первую половину лета. Резкое похолодание в октябре–ноябре, осенняя сработка уровня воды с частичным осушением прибрежных мелководий, повышение проточности в речных плесах и притоках и начало образования ледостава вызывают скат рыб, нагуливающихся все лето вблизи нерестилищ, в открытую часть водоема. Затем скопления рыб как нагуливающихся здесь, так и только

что скатившихся с речных плесов распадаются. Рыбы выходят с кормовых участков русел и стариц на глубоководные участки близлежащей поймы. Здесь они образуют отдельные очаговые зимовальные скопления. Рыба, оставшаяся в речных плесах, зимует на пригодных для перенесения неблагоприятных условий участках, обычно в углублениях поймы или на руслах.

Протяженность зимних миграционных путей во многом определяется уровнем воды в начале зимы и ходом его последующей сработки. Чем ниже осенний уровень и чем больше его падение зимой, тем дальше в глубь водоема уходит рыба (табл. 7).

Таблица 7

Год	Протяженность миграции (расстояние в км от максимально удаленной точки зимовки)	Отметки уровня на 1 января, м	Сработка уровня к марту, м
1960	50	100,0	2,4
1961	40	99,6	0,3
1962	45	100,0	1,8
1963	100	98,7	2,0
1964	60	98,4	0,8
1965	20	100,6	0,6
1966	60	99,9	2,5
1967	25	100,0	0,8

В общем виде миграционные циклы различных группировок леща, обнаруженных в Рыбинском водохранилище, были представлены выше на рис. 3. Зоны нагула рыб из различных группировок перекрываются, в то же время нерестилища этих группировок — как центры их формирования — имеют четкую пространственную дифференциацию.

Массовое мечение леща в Куйбышевском водохранилище, самом большом водоеме Волжского каскада, показало, (рис. 24), что здесь тоже выделяется ряд локальных стад, занимающих довольно большие ареалы [98].

После нереста производители совершают нагульные миграции от нерестилищ в открытые участки водохранилища: в основном в сублитораль с глубиной не более 15—17 м. Диапазон миграций отдельных группировок составляет от десятков до нескольких сотен километров. Отмечены случаи подъема рыб вверх по течению на 300 км.

Малая миграционная активность наблюдается у леща, размножающегося в заливе на границе Тетюшского и Ундорского расширений и в Усинском заливе. В то же время рыбы, обитающие в Волго-Камском плесе, во время нагула удаляются от мест размножения на сотни километров. В 1964—1965 гг. было зарегистрировано, что особи из левобережной группировки на этом плесе на зиму скатываются на большее расстояние, чем рыбы правобережной группировки. Основная причина

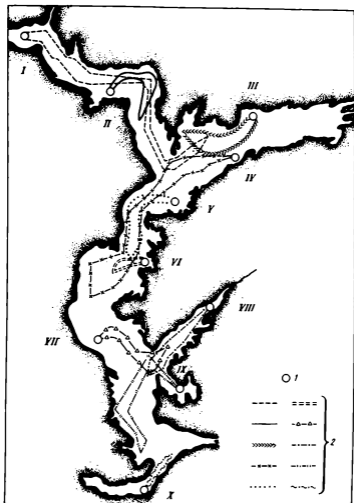


Рис. 24. Локальные стада (I-X) леща в Куйбышевском водохранилище:

1 — нерестилища и места обитания оседлых рыб; 2 — миграционные циклы проходных рыб

этого, вероятно, заключается в том, что большая загрязненность камских вод как раз прослеживалась вдоль левобережной поймы водохранилища. Миграция рыб здесь носит вынужденный характер и представляет собой активный уход рыб из загрязненных участков вниз по течению в те зоны, где за счет большого разбавления токсичность камских вод ликвидируется.

В Куйбышевском водохранилище основная масса леща после нагула остается зимовать там, где ее застал ледостав. Зимнее распределение почти не отличается от летнего. Весной лещ мигрирует на свои нерестилища, сначала образуя нерестовые скопления вблизи нерестовых притоков или заливов.

В Волжском плесе Куйбышевского водохранилища в локальных стадах леща выделены две группы рыб, приспособившиеся к разным местам и срокам нереста. Представители одной группы мигрируют на нерестилища в более ранние сроки и выбирают для икрометания мелководья, заросшие луговой растительностью, т. е. типичный для леща репродукционный биотоп. Икрометание представителей другой группы происходит на 5—10 дней позднее, на затопленных кустарниках, в более глубоких и открытых участках [49, 55]. В группе рыб второго подхода чаще встречаются особи с двурядными глоточными зубами. Нерест обеих групп лещей наблюдается ежегодно, но в маловодные годы преобладает вторая группа, а в многоводные — первая.

Протяженность самого южного водохранилища Волжского каскада — Волгоградского — свыше 500 км. Популяция леща в этом водоеме также характеризуется большой разнокачественностью, которая обусловлена различиями нерестовых, нагульных и зимовальных биотопов этого вида рыб. В верхней части Волгоградского водохранилища выявлено две, а в средней части — три разные по морфологическим и биохимическим показателям группировки леща. Массовое мечение рыб в Волгоградском водохранилище в 1967—1968 гг. подтверждает приуроченность отдельных группировок леща к конкретным акваториям водоема [24]. Большинство повторно выявленных меченых рыб приходилось на участки ±40 км от места первичного вылова. Наряду с этим, небольшая часть рыб из конкретных группировок во время нагульных и зимовальных перемещений удаляется на расстояния до 200 км от места выпуска, обычно скатываясь вниз по течению.

Локализация отдельных группировок леща отмечена и в Камском водохранилище. Рыбы, помеченные в различных участках, в основном в заливах этого водоема, вторично вылавливались чаще на акватории протяженностью 20—30 км [106] при общей длине водоема приблизительно 300 км. Летом рыбы не совершают дальних перемещений. В этот период водоем характеризуется относительно постоянным гидрологическим режимом. Наиболее массовые передвижения рыб приходится на январь—апрель при резкой сработке уровня воды, который дости-

гает 7 м при уменьшении объема воды в 5 раз, т. е. зимние миграции можно характеризовать как вынужденные.

В Кременчугском водохранилище (р. Днепр) подпор вод распространяется менее чем на 200 км при ширине водоема 10–30 км. Имеется большая площадь мелководий, которые подвергаются осушению во время сработки уровня [76]. Нагул основной массы леща совершается в открытых водах средней и нижней частей водохранилища. На зимовку рыба мигрирует в те районы, где сохраняется наиболее благоприятный кислородный режим. Зимовальные скопления, сконцентрированные на сравнительно малой акватории, легко облавливаются. Так, в отдельные годы там добывается 42–69 % всего количества зимнего леща. Весной производители мигрируют на нерестилища, расположенные как выше, так и ниже места зимовки. Интересны случаи миграции леща через шлюзы гидроузлов как вверх, так и вниз по реке. Так, одна из меченых рыб прошла вверх по течению, успешно миновала гидроузел и была выловлена в следующем после мечения году в вышележащем Каневском водохранилище. В то же время некоторые меченые рыбы, пересаженные из Кременчугского в Каневское водохранилище, наоборот, стремятся вернуться обратно, скатываясь вниз через шлюзы гидроузла.

В Каховском водохранилище, расположенном в нижней части р. Днепр, популяция леща сформировалась в основном за счет полупроходной формы и в меньшей степени за счет местной, обитавшей в р. Днепр и его придаточных водоемах до затопления. За 20 лет с момента существования водохранилища в нем образовалась местная популяция леща.

Для всех шести озеровидных днепровских водохранилищ, разделенных друг от друга плотинами гидроузлов, характерно образование местных популяций леща. Анализ размерно-весовых характеристик, упитанности, содержания азота и белка в мышцах, отношения фракций сывороточных белков крови показывает, что даже за сравнительно малый срок существования каскада водохранилищ (около двух десятилетий) у рыб из разных популяций стали проявляться достоверные экологические и физиологические различия [119]. Миграционные циклы рыб в этих популяциях ограничиваются только акваторией конкретного водоема. Однако результаты мечения показывают, что обмен между смежными популяциями, хотя и незначительный, но имеется. Этот обмен обуславливается миграционным стремлением рыб весной пройти вверх по течению, попаданием их в судоходные шлюзы и успешным прохождением вверх во время шлюзования судов.

Цимлянское водохранилище (р. Дон) характеризуется устойчивой высокой рыбопродуктивностью 30–35 кг/га. Как и в Каховском водохранилище, популяция леща сформировалась из жилых (речных) и полупроходных (взвских) локальных стад. Однако в отличие от

Кяховского водохранилища верховье Цимлянского водохранилища не перекрыто плотиной и постепенно переходит в незарегулированную часть р. Дон. Таким образом, выход рыбы в Азовское море из водохранилища и обратно резко ограничился сразу после создания Цимлянского гидроузла. В то же время движению из водохранилища вверх по течению препятствий нет. В первые 3—4 года существования водохранилища (1953—1956 гг.) отмечались мощные миграции леща на незарегулированные участки р. Дон и его притоки. Плотные скопления неполовозрелых рыб (в возрасте 2—3 лет) поднимались вверх по Дону на 500 км. И. И. Лапицкий [51] рассматривает эти миграции не как адаптивные, присущие виду анадромные миграции, а как активное расселение, обусловленное вспышкой численности этих рыб. Он считает, что при последующей стабилизации и уменьшении численности леща в Цимлянском водохранилище его массовые перемещения в р. Дон прекратились. Однако полного прекращения миграции леща из водохранилища в р. Дон не происходит. Осенью довольно плотные скопления леща выходят из водохранилища, поднимаясь вверх по течению на десятки и возможно даже сотни километров. Об этом свидетельствует резкое увеличение плотности рыб на отдельных зимовальных ямах в р. Дон. Так, во время гидроакустических съемок в конце августа 1982 г. было обнаружено, что плотность рыб в отдельных углублениях русла в 20—50 км выше г. Калача достигает 0,2—0,5 шт/м².

Вероятнее всего в Цимлянском водохранилище обитает группа локальных стад, использующих для нагула продуктивные биотопы водохранилища, а зимующих и размножающихся в р. Дон. В этих стадах преобладают озимые особи. Кроме них, в водохранилище имеется группа (может быть основная) локальных стад, особи которых имеют репродукционные биотопы в защищенной от ветрового воздействия заросшей литорали и заливах. Их миграции не отличаются от типичных для оседложивущих рыб.

Аналогичная ситуация установлена нами по данным массового мечения для леща Горьковского водохранилища [95]. Подобный характер миграций, по-видимому, свойствен и популяции леща в Мингечаурском водохранилище на р. Куре. Успех его естественного воспроизводства в условиях колеблющегося уровня режима в значительной мере определяется наличием двух форм производителей — оседлых, совершающих локальные перемещения только в пределах водохранилища, и мигрантных, поднимающихся на нерест в реки [1]. Приспособлению к меняющемуся уровню воды способствует порционность нереста и икрометание на сравнительно больших глубинах.

В низовьях и устьях рек, впадающих в Балтийское, Черное, Азовское и Каспийское моря, обитают две формы леща. Одна из них типично туводная, постоянно живущая в пресных водах, а другая ведет полупроходной образ жизни. Полупроходной лещ нагуливается в солоноватых водах. В Финском заливе основная зона его нагула охватывает

прибрежные участки до 20-метровой изобаты, где соленость воды достигает 3 ‰ [122]. По данным массового мечения, лещ из опресненных вод Вислинского залива выходит и в открытое море [84]. В Черном море лещ держится придельтовых участков рек (Днепра, Дуная и др.). В лиманах устья р. Днестр из полупроходного леща сформировались стада жилого леща, не совершающего больших миграций в солоноватые воды. Зона обитания леща в Каспийском море охватывает значительные акватории Северного Каспия. Молодь леща встречается в зонах, где соленость не превышает 7 ‰ [36]. Взрослые особи в большей степени придерживаются авандельты рек Каспия. В конце лета, осенью лещ Северного Каспия концентрируется в устьях рек, заходит в их дельту, где и зимует. Весной производители мигрируют вверх по течению. Максимум нерестового хода в дельте Волги приходится на конец апреля—начало мая, когда вода прогревается до 10–12°C. В Терек миграция леща происходит в марте—апреле, а в более южной реке Куре ход рыбы растягивается с декабря по март. Диапазон нерестовых миграций в реках — Волге, Тереке, Куре — сравнительно невелик (десятки километров), охватывая их дельты или разливы нижних течений. В р. Урал рыба поднимается на 80–100 км выше дельты. По данным мечения, в р. Дунай диапазон активных миграций леща достигает 185 км [261].

Нерестилища полупроходного леща расположены в слабопроточных полях дельты, на разливах, в придаточных водоемах нижнего течения, где имеется водная растительность. Нерест происходит при температуре воды от 15–16 до 24°C. После икротетания производители уходят в нижние участки дельты и эстуарий. Скот сеголетков происходит почти сразу же после выклева. Уже в конце мая в Северном Каспии появляются мальки леща. Наиболее интенсивный скот молоди происходит в июне—июле.

В Финском заливе Балтийского моря нерестовая миграция леща начинается в конце апреля. Места зимовки рыб находятся вблизи нерестилищ. В отличие от Каспийского моря в Финском заливе рыба не поднимается в реки, а находит благоприятные условия для размножения в наиболее опресненных участках мелководных бухт и заливов [122]. Так, в глубине Выборгского залива имеются обширные мелководья, богатые водной растительностью, с хорошими прогреваемостью и гидрохимическими условиями. Нерест рыб происходит в мае—июне при температуре воды 15–23°C. Соленость воды на нерестилищах отражается на ходе нереста рыб. В Выборгском заливе соленость воды в местах размножения леща составляет 0,05 ‰, изредка во время нагонных ветров с моря она повышается до 0,11 ‰. Сокращение и осолонение мелководий в Аральском море привели к растянутости миграций и нереста леща.

Временные повышения солености воды в эстуариях рек, вызванные уменьшением речного стока и нагонными ветрами, обуславливают у

пресноводных рыб, в том числе и у леща, выходящих на откорм в морское побережье, вынужденные миграции из солоноватых вод в реки.

Ареал синца (*Abramis ballerus* L.) значительно меньше, чем леща. Наиболее широко он представлен в водохранилищах Волги, Дона и Днепра. После образования водохранилищ синец стал одним из многочисленных видов рыб, успешно осваиваемых промыслом. Например, в Рыбинском водохранилище в общегодовом вылове синец составляет 10–15 % и находится на третьем месте после леща и плотвы, а в Белом озере после подъема его уровня Шекснинским водохранилищем на синца приходится 24–30 % годового улова рыбы. Как типичный планктофаг синец большую часть времени проводит в толще воды. При этом нередко отмечается, что в придонных горизонтах держатся наиболее крупные особи, достигающие размера 40 см и массы 1,2 кг. Нерестовая миграция синца начинается несколько раньше, чем леща.

Исследования на экологических полигонах с применением высокостенных (до 10 м) сетей показали, что основу большинства скоплений взрослых особей летом и зимой составляют самки, а изменения численности в основном вызываются подходом и уходом неполовозрелых особей и самцов [99]. Рассматривая перемещения трех нерестовых группировок синца в Рыбинском водохранилище (рис. 25), можно убедиться, что и у этого вида, несмотря на стайный пелагический образ жизни, четко проявляется локализация особей в определенной части водоема, а величины осваиваемых площадей в значительной мере зависят от гидрофизических особенностей участков водохранилища, прилегающих к нерестовому.

Нерестовая миграция синца начинается еще в период ледостава. К концу апреля вблизи нерестилищ концентрируются плотные скопления производителей, легко доступных для облова. После нереста производители разделяются на две группы: одна (меньшая по численности) распределяется в низовьях притоков вблизи нерестилищ, другая мигрирует в озерную часть водоема, где рассредоточивается в местах аккумуляции кормовых объектов, преимущественно над бывшими руслами рек. В сентябре–ноябре значительная масса рыб, закончивших нагул (озимые рыбы), поднимается против течения в речные плесы или подходит к берегу. Часть синца (яровые особи) на зимовку остается в озерном плесе, на участках затопленной поймы. Осеннее движение синца против течения характерно для группировок в различных плесах водоема. Зимой (в декабре–марте) по мере падения уровня воды начинается вынужденная откочевка озимого синца из речных плесов на глубоководные участки с наиболее благоприятными для зимовки условиями. Эти вынужденные миграции происходят как по русловым, так и по пойменным участкам водоема.

Еще более четко осенний заход в речной участок наблюдается у синца в Цимлянском водохранилище [51]. Уже в сентябре часть производителей мигрирует из водохранилища в р. Дон, поднимаясь на де-

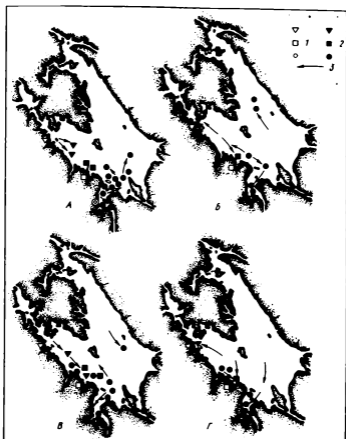


Рис. 25. Распределение меченого сига в Рыбинском водохранилище:

А — в июне—августе; Б — в сентябре—ноябре; В — в декабре—марте; Г — в апреле; 1 — места выпуска; 2 — места вторичного вылова; J — перемещения рыб

сятки километров вверх по течению. Зимуют эти рыбы в углублениях дна в местах с хорошей проточностью и аэрацией воды. Плотность сига в зимовальных скоплениях высока и достигает 1 шт/м³. Весной эти производители осваивают нерестилища в прибрежных мелководьях незарегулированной части р. Дон. Большая часть сига на зимовку

остается в водохранилище, преимущественно в его средней и верхней частях. После нереста производители из р. Дон скатываются в водохранилище и нагуливаются в тех же местах, что и рыбы, нерестящиеся в прибрежье водохранилища. В Цимлянском водохранилище обитают 2 наиболее массовых вида планктоноядных рыб — тюлька и синец. Пищевая конкуренция этих рыб снижается за счет пространственного разделения нагульных биотопов как по вертикали, так и по горизонтали: тюлька летом держится в центральных участках нижнего и среднего плесов, где синец преимущественно рассредоточивается только в нижних горизонтах. Летом значительная часть синца держится ближе к берегу, где тюльки нет.

Плотва (*Rutilus rutilus* L.) широко распространена во многих водоемах Европы и Сибири и представлена рядом подвидов, среди которых выделяются три жилых (туводных) — серушка (*Rutilus rutilus fluviatilis*), типичная европейская плотва (*R. r. rutilus*) и сибирская плотва (*R. r. lacustris*) и три проходных — аральская плотва (*R. r. aralensis*), вобла (*R. r. caspius*) и азово-черноморская тарань (*R. r. hec-keli*).

Разделение на подвиды обусловлено не только географическим расположением водоемов. В дельте Волги встречаются 2 подвида — серушка и вобла [36]. То же самое наблюдается в Аральском море, где наряду с полупроходной формой аральской плотвы обитает и туводная камышовая плотва. С другой стороны, и внутри одного подвида выделяются жилые и полупроходные формы. Так, в эстуариях некоторых рек Балтики обитает типичная европейская плотва, одни локальные стада которой постоянно обитают в пресных водах, другие мигрируют в слабосоленые воды эстуария. Весной жилые и полупроходные формы могут смешиваться. Из слабосоленых вод производители плотвы мигрируют на нерест или непосредственно в реки или в опресненные участки прибрежий, заросшие водной растительностью [122, 241].

После зарегулирования р. Куры в Мингечаурском водохранилище и озерах придаточной системы из производителей воблы, имевшей полупроходной образ жизни, сформировались популяции жилых форм, миграционный цикл которых ограничивается только пресными водами [1].

Разделение популяций плотвы по соотношению мест нагула и характеру питания наблюдается и в пресноводных водоемах. В волжских водохранилищах по ряду морфометрических признаков выделяются растительноядная прибрежная и более крупная моллюскоядная (ходовая) плотва, занимающие обширные акватории затопленной поймы [97]. Закрепление признаков в значительной степени определяется репродуктивной изоляцией за счет одновременности нереста прибрежной и ходовой группировок.

В Каспийском море выделяется 3 экологические расы воблы —

северокаспийская, туркменская и азербайджанская (куримская), приуроченные к местам впадения нерестовых рек [36]. К осени, когда половые гонады достигают III стадии зрелости, взрослые рыбы в возрасте от 2 до 7 лет начинают постепенное перемещение из открытых участков к побережью, преимущественно к эстуариям рек Волги и Урала. На зиму производители воблы остаются на мелководьях эстуариев рек и частично в протоках дельты. С распределением льда и прогревом воды до 2–3°C (обычно в конце марта — начале апреля) начинается массовый заход рыбы в реки.

Анадромная миграция воблы в Волге не распространяется за пределы широкоразветвленной дельты, обычно составляя по протяженности 20–40 км от устья, в то время как в р. Урал, дельта которой слабо развита, вобла поднимается значительно выше, проходя путь до 90–100 км. Интенсивность питания рыбы во время нерестовой миграции понижена. Производители воблы после нереста сразу же сплывают вниз по течению и уже в июне их основная масса оказывается в наиболее кормных участках Северного Каспия.

До зарегулирования нерестовый ход рыбы обычно совпадал с ростом уровня воды, рыба выходила на нерестилища в периоды наибольшего залива паводковыми водами ильменно-полойных мелководий. Это соответствовало экологическим требованиям размещения производителей на обширных акваториях ильменно-полойных водоемов — основных нерестовых угодий как воблы, так и других видов частиковых рыб Северного Каспия и дельты Волги. После зарегулирования паводок начинается позднее обычного. В этих условиях производители вынуждены мигрировать только по русловым участкам и протокам, не попадая на еще не заполненные водой полои. Икрометание этих рыб происходит в основном на сравнительно ограниченной площади мелководий вдоль основных потоков воды [36]. Уменьшение продолжительности половодья сократило время обитания ранней молодежи на наиболее кормных участках ильменно-полойной системы. Покатная миграция молодежи с нерестилищ сейчас начинается почти на месяц раньше. Молодь стала скатываться с полоев на самых ранних этапах развития, еще не достигнув оптимального для покатной молодежи возраста. Значительная часть ее гибнет еще в личиночном периоде при обсыхании мелководий [39].

Плотва, обитающая в низовьях Волги и Урала, в отличие от воблы больших миграций не совершает, нагуливаясь и зимую неподалеку от своих нерестилищ. Сроки нерестовых миграций и выхода этих рыб на нерестилища такие же, как и у воблы. Однако имеется пространственное разделение их нерестилищ: жилая плотва нерестится преимущественно в верхней и частично в средней частях дельты, в то время как вобла — в основном в нижнем и среднем ее участках. В отдельные годы отмечается икрометание воблы даже в слабосоленых (около 4 ‰) водах [138]. Тем не менее в определенных условиях полупроходная вобла и жилая плотва могут смешиваться за счет использования одних и тех же нерестилищ.

В пресных водах плотва образует множество локальных стад. Так, даже в небольшом оз. Плещеево имеется ряд таких группировок, приуроченных в основном к местам впадения притоков. В этом озере ряд стад плотвы на нерест мигрировали в р. Вексу, вытекающую из озера. В начале мая производители этой группировки совершали катадромную миграцию, проходя вниз по течению 3—10 км, и нерестились на пойме, залитой паводковыми водами. В 60-е годы Вексы была перекрыта плотиной. В результате этого из популяции плотвы озера выпали несколько локальных стад, обладавших высоким темпом роста. Такое нарушение популяционного гомеостаза может быть одной из причин снижения роста плотвы в этом водоеме [147]. Интересно отметить, что в последние годы в оз. Плещеево в результате усиливающегося эвтрофирования значительная часть плотвы перешла на питание планктоном. Планктоноядные особи, образуя плотные скопления, нагуливаются только в пелагиали озера, обычно над глубинами более 4—6 м. В литорали обитают менее многочисленные группировки особей, питающихся моллюсками и личинками хирономид. Весной производители как планктоноядных, так и бентосоядных группировок одновременно мигрируют на нерест в притоки или в заросшее побережье. Основная масса молоди плотвы в зарослях обитает все лето, а на зиму откочевывает в сублитораль.

Плотва — типичный фитофил, для размножения выбирающий мелководные, обычно с глубинами до 1 м, участки, заросшие мягкой растительностью. В средневожских водохранилищах в маловодные годы плотва для нереста осваивает и более глубоководные участки, откладывая икру на затопленных кустарниках, корягах. Имеются данные о том, что она успешно нерестится и на стремнинных участках рек, проявляя литофильный тип размножения [248]. Экологическая пластичность этого вида, проявляемая как в пространственной дифференциации ее популяций на отдельные группировки (стада), так и в высокой приспособляемости к условиям размножения и питания, в значительной степени обуславливает как ее широкий ареал, так и сравнительно высокую численность в большинстве водоемов.

Преднерестовые скопления плотвы образуются еще в период ледостава. Продвижение рыбы в нерестовые реки и в прибрежные мелководья происходит в конце апреля — начале мая при прогреве воды до 8—12°С. Скорость движения рыбы обычно не превышает 1—2 км/сут. В условиях водохранилищ рыба мигрирует широким фронтом по участкам затопленной поймы с глубиной менее 6—8 м.

Телеметрические наблюдения показали, что путь мигрирующей плотвы не прямолинеен: частые повороты, движение в обратном направлении, длительные задержки, галсовидные переходы от одного берега реки к другому.

У плотвы отмечается хорошо развитый инстинкт возвращения (хоминг) как на свои нерестовые, так и на нагульные участки [2, 296].

Опыты по пересадке плотвы в одном из небольших водоемов Нидерландов показали, что рыба успешно возвращается на нерестилища, где была отловлена с расстояния более 3 км [185]. Судя по количеству вторичных поимок, возврат по "свои" нерестилища у них составляет около 70 %.

В двух смежных притоках (Сутке и Ильди) Рыбинского водохранилища в течение ряда лет в весеннее время мы изучали миграционное поведение плотвы, меченной с помощью поплавок. Оказалось, что при пересадке из притоков к месту их слияния большая часть рыб вновь правильно выбирает свой приток. Заход в "чужую" реку составлял всего лишь 20—30 %. Однако при пересадке из верховой одного притока в верховья другого, где имеются аналогичные нерестилища, меченая рыба редко скатывалась вниз до места их слияния, откуда она могла перейти в "свой" приток. Так, в мае 1976 г. только 4 особи из 21 пересаженных возвратились к месту первичного вылова.

Пластичность хоминга у плотвы, видимо, определяется высокой степенью полиморфности и зврифильности этого вида рыбы, предъявляющего среде большой набор внутривидовых экотипов. Их реализация в зависимости от специфики экологической ситуации в ареале стада может сопровождаться четким хомингом, если освоенный репродукционный биотоп существенно отличается от соседних или ограничивается выбором "условий дома", если на участке водоема имеется ряд смежных и близких по условиям репродукционных биотопов.

Пространственному разделению отдельных стад прибрежной плотвы способствуют также сравнительно небольшие диапазоны их нагульных перемещений. В Рыбинском водохранилище, например, она в основном не выходит далеко за устья своих нерестовых притоков, рассредоточиваясь в заросшей литорали или сублиторали, где находит оптимальные условия для питания и обороны от хищников. Крупные моллюсковядные особи после нереста совершают относительно дальнедистанционные нагульные миграции и выходят в открытые плесы водоема. Следует добавить, что плотва в Рыбинском водохранилище избегает и самых глубоководных (до 15—18 м) зон бывших русел рек. В конце нагульного сезона (в сентябре—октябре) плотва смещается ближе к береговой полосе и зимует на участках затопленной поймы [115].

В оз. Плещеево, где биомасса моллюсков сравнительно невелика, освоение нагульного ареала также происходит путем разделения рыб на 2 группировки: одни задерживаются вблизи нерестилищ, питаются здесь бентосными организмами, другие мигрируют в пелагиаль с обильным зоопланктоном.

Рыбец (*Vimba vimba*) многочислен в устьях некоторых рек Балтийского, Черного и Каспийского морей. В Каспийском море мощные миграции этих рыб происходят в реки Куру и Терек, где до зарегулирования они проходили довольно большие расстояния. В настоящее время их миграция ограничена плотинами гидроузлов. В реки Балтий-

ского бассейна мигрирует типичная форма рыбка (*Vimba vimba vimba*), имеющая местное название сырть.

Нерестовый ход сырты в одни, обычно крупные, реки (Одер, Висла) начинается в конце лета — осенью. В другие реки (Нямунас, Даугава) отмечаются два захода рыб (осенний и весенний); в малые реки производители мигрируют только весной [75]. Разница в сроках начала миграций определяется диапазонами миграционного пути от устья до нерестилищ и наличием подходящих мест для зимовки. Рыба осеннего захода обычно мигрирует до верхнего течения крупных рек или их притоков, проходя путь в сотни километров. Наиболее длинный путь рыбы отмечен в р. Висла, где одна меченая особь прошла по реке 865 км (рис. 26). В нижнем и среднем течениях эти производители зимуют и весной возобновляют миграцию вверх по реке до своих нерестилищ. В р. Нямунас ход рыбы возобновляется в апреле, а к середине мая производители уже выходят в район размножения. Производители весеннего подхода зимуют в заливах, бухтах, защищенных от осенних и зимних штормов, имеющих приток воды из близлежащих рек. В малых реках миграция сравнительно короткая, и рыба, зашедшая весной, быстро достигает нерестилищ. Например, в малые (длиной 20—100 км) реки Северной Эстонии сырть входит в конце мая — начале июня, а через несколько дней, отнерестившись, скатывается обратно. В небольшую речку Мустов рыба заходит всего на 3—4 дня.

В более крупных реках сырть весеннего захода, прежде чем достичь нерестилищ, должна пройти не один десяток километров, и поэтому нерестовая миграция растягивается на 2—3 мес. В р. Нямунас весенний ход рыбы начинается в апреле, а на нерестилища рыба выходит только в первых числах июня. В этой реке большинство весенней сырты на нерестилища выходит позднее, чем производители осеннего захода.

Анализ производителей разных заходов в р. Пярну показал, что осенняя сырть более упитанная и, следовательно, более подготовленная к зимовке в реке, чем рыбы весеннего захода (соответственно по Фультону 2,04—2,06 и 1,8—1,85). В целом осенний заход рыб в реки можно рассматривать как зимовальную миграцию.

Степень развития половых гонад у рыб осеннего и весеннего заходов значительно колеблется. Это позволяет утверждать, что данный показатель не определяет сроки захода рыб, а скорее отражает растянутость периода икрометания, способствуя более полному использованию нерестовых угодий при одновременном подходе к ним рыб. Предполагается, что для обеспечения зимовальной миграции сырты в реки большое значение имеет степень упитанности особей, а из внешних факторов — понижение температуры воды и увеличение стока пресных вод [75].

Скорость миграции сырты в реках колеблется от 1—2 до 16—17 км/сут. Во время миграций по реке сырть питается, но при выходе на нерестилище питание большинства производителей прекращается.

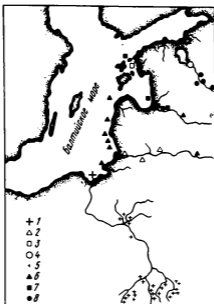


Рис. 26. Распределение меченой сьрты в реках Прибалтики [75]:

1-4 — места выпуска; 5-8 — места вылова

На незарегулированных участках рек нерестилища сьрты располагаются на перекатах, характеризующихся небольшими глубинами, твердым грунтом и повышенной скоростью течения. В отдельных случаях отмечается откладывание икры и на растительность. В р. Терек каспийский рыбец откладывает икру на корневища и стебли тростника.

В районе нерестилищ мигранты появляются задолго до нереста, длительное время отстаиваясь на ближних глубоководных плесах с замедленным течением. Здесь у производителей, мигрирующих с незрелыми гонадами, происходит их дозревание.

У рыбаца ярко выражена порционность икротетания (2-3 порции). Плодовитость рыб в разных местах ареала колеблется от 13 до 221 тыс. икринок. Наиболее высокая плодовитость отмечена у рыбаца из р. Дунай. В реках Прибалтики предельный возраст половозрелых рыб составляет 15-17 лет, в южных местах ареала — до 8-10 лет.

Нерест начинается при температуре воды 12-14°C и растягивается при прогреве воды до 21-25°C. Иногда продолжительность нереста

достигает 3 мес. Сразу после икрометания производители уходят с нерестилищ и постепенно скатываются вниз по течению в низовья рек, выходят в солоноватые воды их эстуариев. Покатная миграция молоди начинается осенью и заканчивается весной.

При зарегулировании стока в образовавшихся водохранилищах из полупроходных особей рыба постепенно стали формироваться популяции, ареал которых снизу по течению ограничивается плотинами гидроузла. В Цимлянском и Запорожском водохранилищах за 12–15 лет образовались популяции рыба, включающие все возрастные классы, свойственные виду [51]. Рыба встречается повсеместно по водоему. Большинство производителей мигрируют из водохранилищ вверх в незарегулированную часть реки и ее притоки. Миграции и размножение носят типичный для этого вида характер: анадромная миграция, размножение в верховьях рек и их притоков на каменисто-галечных грунтах с быстрым течением, последующий скат производителей и молоди обратно на нагул в водохранилище. Одновременно с этим у части популяции рыба стала проявляться способность к туводному образу жизни, ограничению миграций пределами водохранилища, размножению в слабопроточных условиях литорали — в заливах и на открытом побережье. В Дубоссарском водохранилище образовалась популяция туводного рыба, весь миграционный цикл которого протекает в пределах подпора вод без выхода в вышележащие участки реки.

В нижнем течении р. Дуагава мы провели биотелеметрические и гидроакустические исследования миграционного поведения сырты, поднимающейся вверх на нерест [137], и установили, что, когда течений нет или они ничтожно малы, рыба распределяется почти равномерно по всему сечению реки. Активизация ее движения вверх отмечалась при скорости течения 0,2–0,6 м/с, а при увеличении скорости до 0,8–0,9 м/с происходило смещение рыбы в побережье (рис. 27). Дальнейшее увеличение скорости течения вызывало снос рыбы вниз.

Жерех (*Aspius aspius* L.) широко заселяет реки южноевропейской части СССР. В низовьях реки ведет пресноводный или полупроходной образ жизни.

В Северном Каспии жерех может нагуливаться далеко от устьев рек, заходя в воды с соленостью до 11 ‰. Нерестовая миграция начинается в конце марта. В апреле–мае производители в возрасте 5–8 лет выходят на нерестилища, расположенные в дельте или несколько выше ее. В Урале рыбы поднимаются вверх по реке до 150 км [36].

В нижневолжских водохранилищах жерех обитает в основном в верхних плесах. На нерест мигрирует на вышележащие незарегулированные участки реки или в притоки. Весной под плотинами гидроузлов нередко образуются довольно значительные скопления производителей. После безуспешных попыток пройти через плотину жерех нерестится на проточных участках в приплотинной зоне. Под плотинами создаются

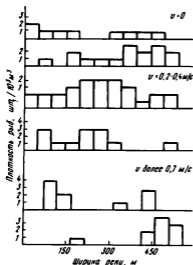


Рис. 27. Распределение сырты по ширине реки при различных скоростях течения

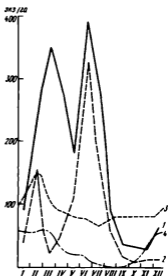


Рис. 28. Динамика уловов рыб в р. Парне:

1 — общая численность; 2 — сабало; 3 — суроби; 4 — дорадо

благоприятные условия для питания жереха. Поэтому после нереста часть производителей задерживается здесь на длительное время. Так, под плотиной Саратовской ГЭС мы наблюдали концентрации жереха в июне—августе, т. е. рыба находилась здесь почти весь нагульный сезон, на зимовку скатываясь вниз. Жерех нередко заходит и в рыбопропускные сооружения. Однако, успешно пройдя через них, рыба в слабопроточных участках водохранилища не мигрирует, а обычно скатывается через плотину обратно в нижний бьеф.

В р. Куру заходит подвид жереха (*A. a. taeniatus* Eichwald), нерестовая миграция которого продолжается с сентября до апреля. Однако наиболее интенсивный ход (до 90 % производителей) в реку наблюдается в ноябре. Нерестилища жереха разбросаны от дельты до Мингечаурской плотины. В проточных русловых участках рыбы икру откладывают на песчаные, галечные грунты, в дельте реки — на подмытые корни кустарников. Икрометание начинается при прогреве воды до 4—6°С и заканчивается при температуре воды 12—13°С.

Вылупившиеся личинки сразу скатываются вниз по течению и,

попадая в слабопроточные пойменные водоемы дельты, задерживаются на откорм. На зиму уходят с полов на русла. В Волге и Урале жерех совершает осенние нагульно-зимовальные миграции.

В Аральском море обитает еще один подвид жереха — *A. a. iblioides* (Kessler). Нагул его происходит в море. В сентябре—ноябре производители мигрируют в Амударью. Наиболее массовый ход приходится на конец октября, когда температура воды понижается до 0,4—0,2°С [5]. Рыбы поднимаются вверх в придонных слоях воды вблизи берега. При массовом ходе косяки рыб занимают и русловые центральные участки, где скорость течения наибольшая. В начале осенней миграции преобладают самцы, затем среди мигрантов увеличивается доля самок.

Нерест рыб происходит в марте—апреле при температуре воды 7—10°С, иногда до 12—13°С. Сразу после выклева личинки выносятся в море или придельтовые озера. Производители также быстро скатываются в более кормные участки эстуария реки и далее в море. Весенняя миграция жереха менее интенсивная, чем осенняя.

Чехонь (*Pelecus cultratus* L.) обитает в водоемах Балтийского, Черноморско-Азовского и Каспийского бассейнов. В Северном Каспии она попадает в местах с соленостью воды до 3—4‰, единично даже до 9—10‰. Здесь она ведет полупроходной образ жизни. Во второй половине апреля и в мае она мигрирует в низовьях Волги, поднимаясь вверх иногда на десятки — сотни километров.

Чехонь широко расселилась во многих водохранилищах Волги, Дона, Днепра, где является промысловым объектом. В водохранилищах у чехони проявляется четкая внутривидовая дифференциация по местам размножения. В первые годы существования Рыбинского водохранилища в нем четко выделились 2 группировки чехони: одни особи на нерест мигрируют в притоки; большинство рыб, не совершая больших миграций, освоили глубинные нерестилища в значительном удалении от берегов, в зонах со сложными возвратно-поступательными движениями водной массы [97].

В Цимлянском водохранилище также выделяются 2 группировки, различающиеся масштабом миграций и экологией нереста [57]. Часть популяции в конце апреля и в мае поднимается вверх по водохранилищу, выходит на незарегулированные участки р. Дон, поднимаясь на сотни километров вверх по течению. Отдельные косяки рыб заходят в притоки Верхнего Дона, проходя путь более 500 км. После нереста взрослые особи и молодь скатываются обратно в водохранилище. Другая группировка чехони не выходит из водохранилища и размножается в открытых плесах на глубине 2—3 м. Икра развивается во взвешенном состоянии в слабопроточных условиях.

Из рыб водоемов Латинской Америки наиболее подробно изучены миграции двух представителей семейства сабало (*Tetragonopteridae* *Prochilodus platensis* Holmberg) и дорадо (*Salminus maxillosus* Cuvier and Valenciennes).

Сабало в р. Паране (Аргентина) является наиболее массовым промысловым видом, обеспечивающим до 60 % национального улова пресноводных рыб. Сабало — пелагофил, илодетритофаг, населяет все водоемы бассейна Параны с ее притоками и лагунами. Размножается весной в период подъема уровня реки на прямоточных участках русла. После нереста взрослые особи совершают покатную нагульную миграцию. Личинки и молодь, дрейфуя с течением, разносятся по придаточным водоемам поймы, где живут до начала созревания. При падении уровня воды в осенне-зимний период масса рыбы скатывается с осушаемой поймы в русло и протоки придаточной системы реки. Часть особей ежегодно погибает в отшнуровывающихся заболоченных лагунах.

Массовое мечение сабало гидростатическими метками [158, 159], проведенное в разных участках реки, ее эстуарии (Рио ла Плата), лагунах и притоках Парагвай, Каркаранья, Коронда, Бермехо, Гуалегуайю, позволило выявить важные элементы миграционного поведения этой рыбы. Всего в разных районах было помечено: в 1965—1966 гг. — 7820 и в 1977 г. — 2279 особей. Было вторично выловлено 75 % рыб вблизи от места выпуска и 25 % на значительном удалении вниз по течению — до 915—800 км и выше — до 700 км при общем протяжении реки до водопада Игуасу 3500 км.

Личинки сабало ловятся почти на всех прямоточных участках рек [246]. Это свидетельствует о том, что популяция вида состоит из множества локальных стад, внутри которых имеются особи с разной степенью активности в период нерестовых миграций. Ареалы отдельных стад в значительной степени перекрываются за счет активных мигрантов.

У большинства из 230 видов рыб Параны ареалы локальных стад и протяженность миграций относительно невелики: эти рыбы ведут оседлый образ жизни в водоемах поймы среди зарослей прикрепленной и плавающей водной растительности.

Активно мигрирует только часть особей — 14 видов рыб, среди них 1 вид сельдевых, 4 вида сомовых и 9 видов карповых. Кроме нерестовых миграций, некоторые из них, например пирани, с наступлением похолодания совершают зимовальную миграцию вверх по течению рек на север, в тропическую зону.

Массовые перемещения в течение года имеют в р. Паране 2 четких пика (рис. 28). Первый из них (осенний) приходится на март, когда основные рыбы уже отнерестились и совершают покатную нагульную миграцию. Второй (зимний) пик численности мигрирующих рыб совпадает с периодом (июнь—июль) самого низкого стояния уровня воды в реке и похолоданием и формируется за счет 3 категорий особей: 1) выходящих из мелеющих водоемов поймы, 2) совершающих зимовальную миграцию вверх и 3) совершающих преднерестовую миграцию вверх [253]. Особи третьей категории по аналогии с осетровыми могут быть названы озимыми, их нерест будет происходить в ноябре — декабре

и они наиболее далеко поднимаются вверх. Подъем вверх яровых производителей происходит в сентябре – октябре и осуществляется на сравнительно небольшие расстояния.

ТРЕСКОВЫЕ

Налим (*Lota lota* L.) – единственный представитель семейства тресковых, перешедший из морских вод в пресные. Ареал налима охватывает многие озера и реки Европы, Азии и Северной Америки, в которых выделяются несколько его подвидов: европейский, американский и сибирский.

Налим – холодолюбивый вид. При температуре более 12–15°С он становится малоактивным, причем резко уменьшается интенсивность его питания.

В озерах и водохранилищах можно выделить 2 формы налима: озерную и озерно-речную, различающиеся по местам размножения. Озерная форма размножается непосредственно в озере или водохранилище на песчаных, песчано-галечных мелководьях сублиторали; озерно-речная форма мигрирует в нерестовые притоки. Нерестилища налима располагаются на каменистых и песчаных грунтах в местах со слабым или умеренным течением.

В первые годы существования Рыбинского водохранилища основные нерестилища располагались в средней части речных плесов [115], сюда мигрировали производители из прилегающих участков водохранилища. По характеру миграций – это озерно-речная форма налима. Изменение образа жизни и распределения налима началось после 1959 г., явившегося кульминационным для процесса исчезновения затопленных лесов и размыва мелководных участков дна Главного плеса. В течение 2–4 лет (1961–1964 гг.) налим почти полностью покинул речные плесы, значительно сократил протяженность нерестовых миграций и перешел к оседлому образу жизни в Главном плесе. В настоящее время взрослый налим образует скопления практически на всех участках углублений дна Главного плеса, размножается вблизи от них на образовавшихся после смыва верхнего слоя грунта песчаных пляжах бывшей прирусловой террасы, летует на склонах русел, нагуливается здесь же и на прилегающих участках сублиторали. В этом водоеме популяция налима сейчас представлена в основном озерной формой.

В оз. Байкал эта форма отсутствует. Весь налим для нереста идет в реки. Здесь выделяется 5 локальных стад налима, различающихся по ряду морфометрических показателей и темпу роста [127]. Центры формирования стад приурочены к конкретным нерестовым рекам (рис. 29). Нагульное распределение рыб охватывает низовья и устья рек и прилегающую к ним литоральную зону Байкала до глубин 50–60 м. В озерной зоне нагула может происходить частичное смещение смежных локальных стад. Осенью у налима начинается нерестовый

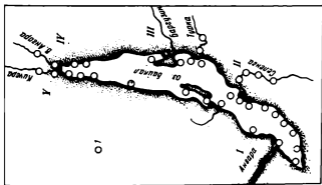


Рис. 29. Локальные стада налима (I-VI) в оз. Балхаш [127]:
γ — места скопления рыб

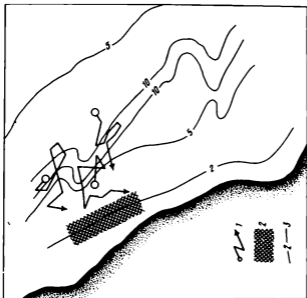


Рис. 30. Поведение налима вблизи нерестилища:
1 — путь рыб; 2 — нерестилище; 3 — изобаты

ход, который растягивается на длительное время; первые производители мигрируют в реки в сентябре, последние — лишь в марте. Заход в небольшие реки с относительно бедной кормовой базой отражает нерестовую миграцию только созревших производителей. В крупные реки с развитой системой пойменных озер и плесов мигрируют как производители, так и неполовозрелые особи. Это движение рыб отражает нагульную миграцию, переходящую у взрослых рыб в нерестовую.

В Онежском озере обитают обе формы налима: озерно-речная форма размножается во многих реках, впадающих в это озеро (Водле, Андоме, Вытегре, Шуе, и др.); озерный налим нерестится в прибрежных зонах заливов. В этом озере обе формы различаются не только миграционными путями, местами размножения, но и размерно-весовыми показателями и темпом роста [88].

Летом налим избегает мелководных, наиболее прогреваемых участков водоемов. В мелководных реках он обитает в омутах или скатывается в магистральные реки. В озерах и водохранилищах налим и летом ведет достаточно активный образ жизни, придерживаясь глубин 15—20 м, а в оз. Байкал — 180 м.

Биотелеметрические наблюдения за поведением налима в летний период в Рыбинском водохранилище [63] показали, что налим перемещается в основном в ночное время.

Были проведены наблюдения за перемещениями трех рыб в устье реки, где имеется множество русел бывших притоков, попавших в зону затопления при образовании водохранилища. Глубина в этих руслах 10 м, а на прилегающих участках — 2—4 м, скорость течения 0,3—0,4 м/с. Особи, выпущенные на участке с ровным дном, в 50—100 м от русла, сразу устремлялись к нему и проводили там большую часть времени наблюдений. Уход рыбы из русел отмечался очень редко, обычно только ночью. Налим строго придерживался наибольшей глубины и перемещался в основном вдоль бровки русла. При выходе на мелководья рыба совершала беспорядочные кругообразные движения, затем вновь уходила в углубления.

Район суточных перемещений налима по реке не превышал 300 м. За 2 сут, в течение которых велись наблюдения за каждой рыбой, мы ни разу не замечали, чтобы налим совершал резкие броски, как другие виды рыб. Он, как правило, перемещался очень медленно, с равномерной скоростью до 10 м/мин. Ночью акватория, по которой перемещается рыба, значительно больше, чем днем. В это время рыбы иногда на 1—2 ч выходят на мелководья. Налим — ночной хищник и, вероятно, при уменьшении освещенности может охотиться и на мелководьях, тем более что ночью там происходит некоторое снижение температуры воды. Активность налима заметно возрастает с заходом солнца. Максимум ее приходится на 22 ч. Интересно отметить, что максимум звуковой активности, отражающей питание рыб, также приходится на это время.

Нерестовая миграция налима в Рыбинском водохранилище начинается в сентябре—октябре при понижении температуры воды до 3—5°С. Скорость движения рыб сравнительно небольшая (1—2 км/сут). Наиболее активна миграция налима в ночное время. Нередко отмечаются интенсивные подвижки рыбы и днем, особенно в период ледостава и при пасмурной погоде. Путь взрослых рыб обычно пролегает по границе русло — песчаное мелководье (рис. 30).

В оз. Плещеево часть производителей налима на нерест мигрирует в р. Вексу, вытекающую из водоема, с попутным течением. Протяженность этой миграции небольшая — 1—5 км.

Протяженность анадромной миграции байкальского налима зависит от длины реки: в малых притоках он поднимается на единицы, в средних — на десятки, а в наиболее крупных реках — на сотни километров. Так, в р. Селенге налим мигрирует вверх на расстояние до 400 км [127]. Такие же перемещения на дальние дистанции отмечены у налима в Обском бассейне. Здесь налим ведет полупроходной образ жизни, нагуливаясь в низовьях и эстуариях р. Обь, а на нерест мигрирует вверх по реке. Дальность миграции отражается на ее продолжительности, которая в р. Обь может достигать 8 мес (с июня по февраль) [12]. Полупроходной налим отмечен также в реках Балтийского моря [210].

После нереста производители озерного налима длительное время проводят вблизи нерестилищ при наличии достаточного количества пищи. Озерно-речной налим после нереста в малых, сравнительно малокормных притоках обычно сразу же уходит в озера, где интенсивно откармливается. В реках после выклева личинки почти сразу же скатываются вниз и уже весной выходят в устье рек. На озерных нерестилищах молодь распределяется вблизи нерестилищ. По мере подрастания она концентрируется на заросших участках мелководий, а также на крупногалечных или каменистых грунтах, где обитает в укрытиях. Днем рыба отстает, а ночью нагуливается.

В верхней Оби, куда мигрируют производители налима из среднего и нижнего течений реки, зимой периодически возникают заморы. Рыбы, успевшие пройти вверх до появления заморозов, на зиму остаются вблизи нерестилищ и скат вниз у них происходит весной, после исчезновения заморной зоны. Те особи, которые во время анадромной миграции вышли в зону замора, прекращают подъем вверх и скатываются обратно [12]. Заморные явления вызывают прекращение анадромной миграции, но не отражаются на пищевой активности рыб.

ОКУНЕВЫЕ

Одним из ценных промысловых объектов во многих крупных водоемах является судак (*Stizostedion Lucioperca* L. образец). Судак еще в прошлом веке был акклиматизирован в ряде озер Англии. В настоящее время он вселен в озера Балхаш, Иссык-Куль, водоемы Средней

Азии и Урала, а также Прибалтики, где входит в число промысловых объектов. Судак с первого года жизни переходит на рыбную пищу. Выделяются 2 биологические формы судака: жилая (туводная), населяющая только пресноводные воды, и полупроходная, нагуливающаяся в солонватых эстуариях рек, впадающих в Черное, Каспийское моря, а на нерест мигрирующая непосредственно в реки, поднимаясь вверх по течению на десятки—сотни километров.

В первые годы существования Рыбинского водохранилища основные скопления судака были приурочены к русловым и прирусловым участкам речных плесов, молодь придерживалась прибрежных и пойменных зон [97]. Она выносилась в основном с речных нерестилищ, поскольку нерестилища в открытой части водоема еще не были освоены. На 10—15-е годы существования водохранилища интенсивное производство судака стало осуществляться и в озеровидном расширении Главного плеса. Субстратом для икры служили размытые крошки торфяных сплавин и отмершие корни деревьев и кустарников. Рыбы нерестились на глубинах от 1,5 до 10 м. Одновременно успешное воспроизводство осуществлялось и на нерестилищах рек и притоков. Существовали 2 формы судака. Одни производители, как и раньше, из водохранилища совершали нерестовые миграции в притоки, нагуливались и зимовали в устьях или в нижних участках речных плесов (речная форма), другие постоянно придерживались озеровидной части водоема (озерная форма).

В последние годы численность озерного судака резко сократилась, так как озерные нерестилища стали разрушаться. Вновь возросло значение нерестилищ в притоках. В конце апреля — начале мая в устьях этих притоков сосредотачиваются скопления производителей.

Для уточнения мест нереста судака и изучения его миграционного поведения в течение 3 лет мы проводили телеметрические наблюдения в одном из нерестовых притоков Рыбинского водохранилища.

По характеру перемещений среди меченых рыб выделялись 2 группы: первая после выпуска мигрировала вверх по течению, вторая несколько суток перемещалась только в районе выпуска, переходя с русел на участки затопленной поймы, либо скатывалась в низовьях реки. Особи первой группы двигались вверх в местах с глубиной более 4—5 м. Поднявшись на расстояние 1,0—2,0 км, они прекращали миграцию и переходили с русел на прибрежные песчаные гряды с большим количеством затопленных пней (рис. 31). Пересадка меченых рыб из одной реки в другую показала, что из 14 рыб ошиблись в выборе своей реки только 2 особи. Это подтверждает наличие у судака инстинкта возвращения на прежние нерестилища. Массовый заход судака из водохранилища в устья притоков начинается еще при ледоставе.

Первыми на нерестилище входят самцы III—IV, IV стадии зрелости. После прогрева воды до 10°С начинается заход самок. Резкое похоло-

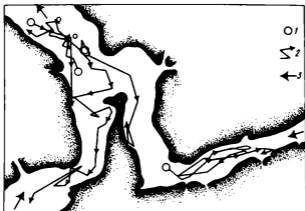


Рис. 31. Нерестовая миграция судака:
1 — места выпуска; 2 — путь рыб; 3 — течение

дание вызывает замедление миграции или ее временное прекращение вплоть до очередного потепления.

Скорость подъема меченого судака сравнительно невелика и лишь в редких случаях превышает 0,1 м/с. За 1 сут рыба поднимается вверх по течению относительно берега на 0,5–1,0 км. Фактический ее путь примерно в 1,5–2 раза больше за счет многочисленных поворотов и возвратов назад.

Активность отдельных особей значительно колебалась, однако определились 2 максимума двигательной активности, приходящиеся на утренние и вечерне-ночные часы.

После прекращения миграции судак не сразу выбирает свой нерестовый участок. В течение продолжительного времени (обычно более 1 сут) он перемещается вблизи нерестилища, то поднимаясь вверх, то скатываясь и переходя от одного берега притока к другому. Район такого поиска охватывает от 0,2 до 0,5 км по длине реки.

Результаты массового мечения, проведенного в нерестовых притоках, показали, что после размножения производители скатываются в устья, где одни особи задерживаются в течение большей части лета, другие сразу же выходят в Главный плес и обитают в сублиторали вблизи затопленных русел рек [115]. Неполовозрелые особи в возрасте 2–4 лет придерживаются зон аккумуляции биомассы с повышенной концентрацией снетка, молоди окуня, которыми они питаются. Осенью судак начинает мигрировать из Главного плеса обратно в при-

токи, где задерживается до декабря—января. В середине — конце зимы, если ухудшается газовый режим в притоках, происходят вынужденные откочевки рыб в водохранилище, откуда весной судаки вновь совершают нерестовую миграцию в свои притоки. Диапазон миграций судака в Рыбинском водохранилище по сравнению с другими массовыми видами рыб наибольший и составляет 50—100 км. Значительные перемещения судака отмечены и в Камском водохранилище [106].

Популяция судака в Цимлянском водохранилище сформировалась из 2 биологических групп: жилой (туводной) медленно растущей, созревающей на 4—6-м году, и полупроходной формы азовского судака, отличающейся хорошим ростом, более ранним наступлением половой зрелости (на 2—4-м году) и более высокой плодовитостью [51]. До зарегулирования р. Дон полупроходной судак на нерест мигрировал на многие сотни километров вверх. В новых условиях у судака не отмечается анадромных миграций за пределы водохранилища. Производители так же, как и в других водохранилищах, оказались менее требовательными к нерестовому субстрату и успешно укладывают икру на свежезалитую растительность и корневища растений. Значительная часть судака приспособилась откладывать икру на песчаных отмелях с глубинами 1—2 м и небольшой проточностью. Большие площади таких отмелей имеются в средних и особенно в верхних участках водохранилища.

В Каховском водохранилище формирование популяции местного судака происходило так же, как в Цимлянском, за счет жилой и полупроходной форм. Интересно выделение в этой популяции 2 экологических группировок с достоверным различием по соотношению альбуминовых и гамма-глобулиновых фракций сыворотных белков крови [119]. При этом группировка рыб, обитающих в приплотинной зоне, по биохимическим показателям крови оказалась ближе к судаку, заходящему в низовья Днепра (полупроходной форме), чем к особям, обитающим в верховьях водоема. Из водохранилищ рыба скатывается вниз через агрегаты ГЭС, а обратно какая-то часть нерестового стада полупроходного судака, видимо, приспособилась мигрировать через суходонный шлюз.

В глубоководных озерах — Ладожском (глубины до 230 м) и Онежском (глубины до 120 м) — летом судак нагуливается вблизи банок и отмелей. После летнего нагула судак мигрирует на места зимовок, часто расположенные недалеко от нерестовых угодий. В Ладожском озере судак зимует в основном в Волховской, Свирской губах на глубинах до 50 м. Весной рыба мигрирует на нерестилища. Площадь этих нерестилищ сравнительно небольшая и ограничивается в основном Волховской и Свирской губами [114]. Рыба откладывает икру на песчано-галечных и каменистых грунтах на глубине 2,5—6,0 м при температуре воды до 13—15°C. Заканчивается нерест при температуре более 20°C. Судак в Ладожском озере представлен в основном жилой озер-

ной формой. В Онежском озере известны 2 формы судака. Производители жилой озерной формы нерестятся непосредственно в озере. Весь миграционный цикл этих рыб осуществляется в пределах озера. Озерно-речной судак на нерест мигрирует в реки или проточные и полупроточные заливы. По р. Шуя судак поднимается до Вагатозера, затем идет в реку Сяпсю, вытекающую из Сямозера. Часть производителей мигрирует в р. Водле, достигая пороговых участков. Отдельные группы судака проходят на нерест по узким протокам в смежные не крупные озера: Тудозеро, Муромское, Мечрегское и др. Результаты массового мечения показали, что для выхода на свои нерестилища отдельным группам производителей приходится преодолевать расстояния более 200 км.

Еще более масштабные миграции совершает полупроходной судак из прибрежных и опресненных вод Северного Каспия в реки Волга и Урал. Имеется стадо полупроходного судака и в р. Куре. В море ареал судака ограничен соленостью воды 7–9 ‰, а наиболее высокие плотности этих рыб приходится на эстуарные участки рек с соленостью не более 3–4 ‰. По Волге полупроходной судак поднимается вверх по течению на 200–250 км от устья, по Уралу — на расстояние более 300 км. В Куре рыбы раньше мигрировали до среднего течения реки, после зарегулирования их подъем ограничивается плотинами гидроузла. Миграция рыб в реки в основном происходит в сентябре–ноябре и носит зимовальный характер, переходящий после успешной зимовки в нерестовую миграцию.

После размножения производители скатываются из слабopоточных участков в основное русло и далее уходят обратно в солоноватые воды эстуариев рек, в море, где нагуливаются до следующего нерестового сезона.

Берш (*Stizostedion volgensis* Gmelin) — обитатель только пресных вод (в опресненные участки моря выходит в единичных экземплярах). Ареал его значительно меньше, чем у судака. За счет порционности икротетания нерест берша более растянут по сравнению с судаком. В Куйбышевском водохранилище берш более требователен к нерестовым биотопам, чем судак [98], и выбирает для икротетания участки с постоянной проточностью воды. Поэтому в этом водохранилище рыба для нереста обычно мигрирует в верховья водоема или верховья его заливов и заходит в притоки. На Нижней Волге для икротетания берш выходит в ильмени.

В первые годы существования Цимлянского водохранилища численность местной популяции берша была незначительной. В дальнейшем она увеличилась более чем в 10 раз. Одной из причин роста численности популяции оказалось увеличение нерестового ареала за счет возникновения у берша нескольких биологических групп [51], одна из которых совершает дальние нерестовые миграции, выходя из водохранилища на незарегулированные русловые участки Дона и его притоков, где

имеются песчаные отмели. Представители другой биологической группы освоили песчаные грунты как на отмелях, так и в глубинных (до 8 м) участках в самом водохранилище. Этих производителей можно считать типичными псаммофилами. Остальные, как и до возникновения водохранилища, не совершая больших миграций, размножаются в мелко-водном заросшем прибрежье и ведут себя как типичные фитофилы.

Во внутренних водоемах Северной Америки обитают песчаный (*Stizostedion canadense*) и желтый (*S. vitreum*) судаки. На нерест желтый судак мигрирует в прибрежье или малые притоки в марте—апреле в южных и в мае—июне — в северных водоемах. На северной границе ареала в отдельные годы при неблагоприятных температурных условиях нереста рыб не происходит. Обычно икрометание начинается при температуре 6—11°С.

С помощью мечения установлено, что желтый судак ежегодно мигрирует в одни и те же нерестовые притоки, т. е. обладает четким инстинктом возвращения. В оз. Эри желтый судак образует несколько пространственно разделенных популяций — локальных стад [299]. Нагул рыбы из восточной популяции происходит в нескольких десятках километров от их нерестилищ. Посленерестовые миграции пролегают в сравнительно узкой прибрежной полосе (рис. 32). Осенью взрослые рыбы также вдоль берега возвращаются обратно и зиму проводят недалеко от нерестилищ. Такие же нагульные миграции отмечаются и у неполовозрелых особей. Телеметрические наблюдения в одном из озер Америки показали, что во время нагула желтый судак придерживается гомотермных слоев эпилимниона, перемещаясь преимущественно вблизи над крутыми склонами дна в прибрежной части водоема. Рыба сравнительно редко выходит в центральную часть озера [214].

Обыкновенный окунь (*Perca fluviatilis*) — один из наиболее распространенных видов рыб европейских водоемов. В озерах нередко выделяются 2 формы: одна представлена мелкими тугорослыми особями, созревающими на 2—4-й год жизни; представители другой формы — крупные особи, ведущие хищный образ жизни и созревающие на 5—7-м году. В оз. Плещеево мелкая форма окуня (средняя масса 21 г) составляет 10—14 % биомассы общего количества рыб, населяющих озеро [69]. Численность крупного окуня в 10—15 раз меньше. Мелкие особи летом нагуливаются в эпилимнионе почти по всей акватории водоема, интенсивно потребляя зоопланктон. Значительная часть этих рыб осенью концентрируется в плотные скопления в центральной, наиболее глубоководной, части озера, где зимует в горизонтах воды глубже 18 м. Нагульный ареал хищных рыб (средняя масса 0,3—0,6 кг) значительно меньше и охватывает только сравнительно узкую полосу глубин: от 3—4 до 10—13 м. Здесь же они и зимуют. Хищник питается молодью рыб разных видов, в том числе и своими сородичами. Весной сразу после распадаения льда обе формы окуня мигрируют на нерест в прибрежье, заросшее водной растительностью. Таким образом, у обеих

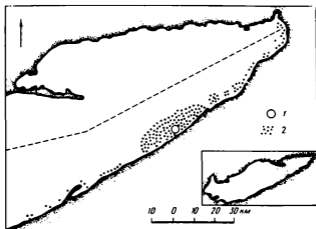


Рис. 32. Распределение судака в северной части оз. Эри [299] :

1 — место выпуска; 2 — места поимок меченых рыб

форм окуня места размножения общие, а места нагула и зимовки относительно разобщены. Диапазон миграций окуня не превышает 5–6 км.

В Онежском озере обе формы окуня занимают прибрежную зону до глубин не более 30 м. Однако происходит пространственно-временная разобщенность этих форм на нерестилищах. Мелкие окуни на нерест мигрируют на отмели, заросшие водной растительностью, сразу после вскрытия озера ото льда; крупные особи нерестятся позднее и в более глубоких местах (до 6 м), откладывая икру на камнях, лишенных водной растительности.

В Кременчугском водохранилище (р. Днепр) сезонное распределение окуня носит несколько другой характер. После икрометания на прибрежных участках рыба мигрирует в глубоководную зону вдоль затопленного русла. Осенью значительная часть рыбы откочевывает в левобережную часть средней части водоема [29]. Можно сказать, что здесь места нагула, зимовки и нереста имеют большую пространственную разобщенность.

В низовьях рек, впадающих в море, окунь успешно освоил и опресненные воды эстуариев. Однако и здесь он не совершает дальних миграций. В Финском заливе его нагульный ареал ограничен соленостью воды до 3–4 ‰ [122]. Осенью по мере похолодания окунь откочевывает в прибрежную зону и зимует вблизи нерестилищ. После зимовки (в мае) рыба выходит в опресненные воды прибрежий Невской, Ко-

порской, Лужской губ и Выборгского залива, где и выметывает икру в конце мая—июня.

В оз. Балхаш повсеместно обитает балхашский окунь (*Perca schrenkii*). Нагуливаясь в озере, это вид на нерест в основном мигрирует в устье р. Или, подчас поднимаясь на несколько километров вверх по течению. Нерестилища окуня расположены в опресненных мелководьях перед устьем реки, где имеется растительный субстрат [117]. Второстепенное значение для нереста имеют более глубоководные (до 3 м) прибрежья у островов, в заливах. Здесь икра откладывается непосредственно на песчаный, гравийный или каменистый грунты. Для нерестовых миграций важное значение имеют ветры. Так, на восточном побережье озера ветры северного направления вызывают резкое понижение температуры воды, что задерживает подход на нерестилища производителей и нарушает процесс икрометания.

МИГРАЦИИ МОЛОДИ РЫБ

Основная масса туводных фитофильных рыб размножается в прибрежных участках водоемов, в верховьях их притоков и в заливах, что обуславливает прибрежную концентрацию молоди. В водохранилищах и глубоководных озерах основные места концентрации ранней молоди в весенний период приурочены к ветрозашитенным мелководьям, эстуариям, устьям притоков и мелководным заливам. В некоторых водохранилищах высокая плотность молоди отмечается в их верховьях, где сохранились или вновь сформировались значительные по площади нерестилища.

В водохранилищах Волги, Дона, Днепра молодь многих фитофильных рыб (леща, плотвы, густеры, щуки) длительное время проводит вблизи своих нерестилищ, совершая незначительные перемещения между разреженными зарослями водной растительности [40]. Наши наблюдения в оз. Плещеево показали, что сеголетки и годовики уклей летом постоянно обитают в прибрежных заросших водной растительностью участках, не выходя в открытую часть водоема. Такая же картина отмечается у молоди карповых рыб в Псковском озере [118].

Мелководья с водной растительностью (репродукционные биотопы) являются надежными укрытиями ранней молоди от ветровых волнений, волнобоя, а также от хищников, что создает здесь наиболее оптимальные условия для ее выживания. В определенных условиях молодь способна провести здесь весь вегетационный период.

По мере роста молодь совершает более активные перемещения сначала в пределах мелководья, затем с выходом и в более глубокие участки. Перемещения молоди по линии литораль — сублитораль определяются различными факторами: падением уровня воды, изменением температуры, усилением ветрового воздействия. Возможен массовый выход молоди с нерестилищ, а затем их вторичное возвращение под

берег. При откочевке часть молоди подхватывается течениями и выносятся в открытую часть водоема. В водохранилищах руслового типа часто отмечается высокая концентрация молоди в первую половину лета не в литорали, а в полосе 100–200 м с глубинами до 5 м [111].

В нижеволжских водохранилищах нарастание плотности молоди в открытой части обусловлено не только скатом молоди с мелководий, но и тем, что значительная часть леща, судака, берша и плотвы использует для нереста участки с глубинами до 10 м. Нерест на этих участках обычно происходит позднее, чем на мелководье. В Куйбышевском водохранилище при резком падении уровня воды первой из литорали уходит молодь уклен, плотвы и судака. Последней покидает мелководные участки молодь окуня, леща, густеры и кильки [135].

Суточный характер местных перемещений молоди в прибрежье может быть обусловлен термическим режимом: днем рыбы держатся на более мелких прогретых участках, а ночью при понижении температуры воды уходят в более глубокие участки. В южных водоемах отход от прибрежий, наоборот, может быть связан с сильным дневным прогревом воды на мелководьях [1]. Уход с мелководий у молоди связан зависит от размера рыбы: мелкие сеголетки не покидают мелководий, откочевывают только наиболее крупные сеголетки.

Таким образом, в условиях водохранилищ, озер и озеровидных расширений рек у молоди туводных рыб не наблюдается определенной стадии ската с нерестилищ. В благоприятных условиях она может задерживаться в прибрежье в течение нагульного периода первого года жизни. Массовый выход молоди с этих участков на проточные и реализация покатной миграции определяются местными условиями. При этом следует иметь в виду еще и тот факт, что после выхода в открытую часть водоема часть молоди выносятся вниз по течению, а часть вновь попадает на соседние малопроточные прибрежные участки, где, найдя подходящие условия, может задержаться на неопределенный срок.

В волжских водохранилищах довольно быстро с нерестилищ выносятся молодь судака, снетка, ряпушки и чехони. На примере оз. Снейда (США) показано, что ранняя молодь ряпушки распределяется в мелководных заливах, а по мере подрастания рыба уходит от берега. Эти миграции в значительной мере определяются перемещениями водных масс [167]. В Калчагайском водохранилище активно выносятся молодь судака и амурского бычка [103].

В Рыбинском водохранилище продвижение молоди судака от устьевых участков нерестовых притоков в открытую часть наблюдается в июне–июле и продолжается всего 7–15 дней. Наиболее плотные скопления формируются в местах с высокой концентрацией снетка. Мощность отдельных поколений судака хорошо прослеживается по плотности его молоди не только на местах размножения сразу после нереста, но и на местах нагула в открытой части водоема. Например, в июле–августе 1979–1984 гг. средняя плотность молоди здесь коле-

балась от 15 до 5000 шт. за 10 мин лова мальковым тралом. В эти же сроки плотность молоди и ее вариации в прибрежье и в нерестовых протоках были значительно меньше.

В годы высокой численности судака в Рыбинском водохранилище скопления молоди судака занимали обширные участки пелагиали вдоль русел и над поймой. При уменьшении мощности поколения молодь судака встречается в основном в прирусловых и русловых участках. В годы высокой урожайности в Ивановском водохранилище в августе плотные пелагические скопления сеголетков окуня занимают акваторию длиной в несколько километров. При низкой численности сеголетки встречаются преимущественно в литорали. Свойство многочисленных поколений резко увеличивать свой нагульный ареал известно и для других видов. Например, малочисленные поколения леща и воблы в Северном Каспии занимают гораздо меньшие акватории, чем многочисленные [129].

Вынос молоди из литорали в пелагиаль открытых плесов может приводить к снижению жизнестойкости рыб. В ряде случаев, как, например, известно у молоди окуня, пассивно выносятся ослабленные особи [41]. Часть их приспосабливается к существованию в толще воды. Здесь создаются условия для образования 2 группировок молоди — пелагической и литоральной. Соотношение этих группировок по численности определяется конкретными экологическими условиями. Так, в Рыбинском водохранилище в урожайные годы численность пелагической молоди окуня значительно выше, чем литоральной, а в оз. Плещеево — наоборот.

Свойство окуня образовывать экологические группировки играет определенную роль и при вторичных сукцессиях рыбных сообществ. Так, известно, что тотальный облов озер приводит к резкому увеличению численности именно окуня [35], который может уже на ранних этапах развития осваивать разные биотопы.

Анализ соотношения плотности окуня в уловах в разных экологических зонах Рыбинского водохранилища с мая по август дает следующую картину распределения молоди рыб [43]. В середине мая личинки окуня находились в основном над размываемыми почвами сублиторали и песчаными пляжами открытого побережья, т. е. вблизи от защищенного побережья с растительностью, где происходил нерест.

Далее началось распространение молоди по всему водохранилищу. В конце мая, июне и июле молодь распределена довольно равномерно по всем экологическим зонам. В августе и сентябре их наибольшая концентрация наблюдалась вдоль русел затопленных рек, над бывшими озерами и над другими значительными углублениями дна, т. е. над наиболее продуктивными по биомассе кормовых организмов участками.

Большой интерес представляет собой изменение коэффициента вариации плотности рыб в уловах в течение года (CV). Чем больше коэффициент вариации, тем выше степень агрегированности скопле-

ний сеголетков. Небольшой коэффициент вариации свидетельствует о равномерном распределении молоди. В середине мая коэффициент вариации довольно высок (166%), так как это время, когда массовый выклев уже закончился и эмбрионы и личинки находятся вблизи нерестилищ. Изменение плотности распределения молоди окуня в открытой части Рыбинского водохранилища дано в табл. 8. Далее начинается процесс распространения молоди окуня по всей акватории водохранилища (в мае—июле $CV = 69-135\%$), и для августа характерно образование больших скоплений с высокой плотностью ($CV = 240\%$) в зонах аккумуляции.

Таблица 8

Показатели	1977 г.						1978 г.
	16 мая	23 мая	30 мая	6-7 июня	1-4 июля	29-31 августа	4-5 мая
Средняя плотность, шт/м ³	1,06	2,53	10,41	1,04	0,32	0,10	0,02
Коэффициент вариации плотности, %	166	88	87	135	69	240	500

Наблюдение за перемещениями окрашенной молоди показало, что в распределении эмбрионов и личинок окуня и плотвы в заросшем растительностью побережье и открытой части водохранилища решающую роль играют ветровые течения. При больших скоростях течения (11-15 см/с) молодь перемещается очень компактно, строго с водной массой [43]. В штиль, когда скорости течений очень малы, для личинок также характерно перемещение вместе с водными массами, но они рассредоточиваются и движутся широкой полосой.

Характер распределения подросшей молоди сложнее. Здесь нет четкой связи между перемещением водных масс и распределением молоди. Мальки могут пассивно дрейфовать, но в состоянии и противостоять потоку и перемещаться в различных направлениях (рис. 33).

К настоящему времени доказана принципиальная возможность моделирования распределения пелагической икры и молоди рыб. При математическом моделировании обращается особое внимание на необходимость учета динамики водных масс, коэффициентов ветрового перемешивания, конфигурации речных русел и вертикальных токов воды. Моделирование позволяет количественно оценить процесс расселения молоди и роль в нем пассивных и активных миграций [207, 254]. До сих пор мало изучено влияние на миграции ранней молоди рыб вертикальных перемещений водных масс. Исследования на оз. Мичиган показали, что при апвеллинге, т. е. подъеме холодных (менее 10°C) вод из гипolimниона в прибрежье, существенно изменяется распределение личинок сельди (*Alosa pseudoharengus*) [203].



Рис. 33. Перенос молоди окуня ветровыми течениями:

1 — места выпуска; 2 — пути дрейфа; 3 — стоковое течение

В открытой части озер и водохранилищ происходит пространственное разделение скоплений молоди рыб разного вида. Так, в Куйбышевском водохранилище сеголетки судака предпочитают пойменные участки с глубинами 2,5–10,0 м, а молодь берша и чехони чаще встречается в более глубоких русловых участках [135]. Пространственное распределение молоди отмечается и в вертикальном плане. Например,

в летнее время на оз. Плещеево сеголетки ряпушки держатся на глубине 6–8 м, окуня — 1–5 м. В оз. Гурон наибольшая плотность личинок сельди приходится на слой воды 1–3 м от поверхности, в то время как личинки другого массового вида — корюшки — в слое 2–6 м [245]. В волжских водохранилищах молодь окуня и судака находится в более глубоких слоях воды, чем молодь карповых рыб. При этом наибольшая плотность молоди судака в Рыбинском водохранилище соответствует слою наибольшей концентрации снетка — одного из основных объектов его питания. Следует отметить, что видовой состав скоплений молоди весьма изменчив. Однако в наиболее плотных скоплениях нередко доминируют 1–2 вида. Молодь лимнореофильных и реофильных рыб начинает свою жизнь в потоках воды. Этим объясняется ее ранний массовый скат по течению.

Покатная миграция молоди осетровых начинается уже на ранних стадиях развития. На Нижней Волге она продолжается весь летний период. Имеются видовые различия в сезонной динамике миграций: сначала скатываются предличинки и личинки осетра, стерляди, затем — севрюги и белуги [50, 134]. До зарегулирования Волги продолжительность миграции определялась не только сроками и продолжительностью нереста, но и удаленностью нерестилищ. Наиболее продолжительные (с мая по октябрь) покатные миграции отмечались у молоди белуги. У осетра основная масса молоди выходила в эстуарий реки уже в конце июня, при этом часть сеголетков оставалась на зимовку в ее нижнем течении. Миграции севрюги завершались в конце июля—начале августа. После зарегулирования сроки покатной миграции осетровых на Нижней

Волге несколько изменились: уменьшилась продолжительность миграции белуги, а у молоди осетра и севрюги, наоборот, она заметно увеличилась [103]. Это определяется сокращением пути миграций, изменением в условиях зарегулирования сроков весеннего паводка, что в свою очередь привело к изменениям сроков и продолжительности нереста.

Основным механизмом проявления покатной миграции ранней молоди предличинок и личинок осетровых является их своеобразная поведенческая реакция, заключающаяся в периодическом вертикальном всплывании от дна в толщу воды, так называемые "свечки" [124]. Во время этих подъемов личинки подхватываются течением и пассивно выносятся вниз. Последующий плавный спуск рыб к грунту прерывает миграцию до очередной "свечки". Интенсивность таких подъемов определяет скорость покатной миграции: чем чаще и продолжительнее "свечки", тем дольше личинки находятся в движущейся массе воды. Исследования показали, что длительность нахождения в толще воды зависит от характера грунта: на участках с галечным грунтом, который на нерестилищах способствует удерживанию личинок, интенсивность вертикальных подъемов значительно меньше, чем на илистых и песчано-илистых грунтах, так как последние характеризуются худшим кислородным режимом и большей численностью мелких хищников [121]. Более частый подъем в толщу воды на таких грунтах обеспечивает быстрое их прохождение и скорейший выход на благоприятные участки. Частота "свечек", т. е. интенсивность покатной миграции личинок, не имеет четкой суточной ритмики, проявляясь круглосуточно [103].

Следует отметить, что характерное всплывание ранних личинок от дна в толщу воды и последующее их плавное опускание отмечаются не только у осетровых, но и у других литофильных видов рыб: усача, храмули, османа, маринки, налима [124, 127]. Таким образом, "свечки" регулируют скорость покатной миграции, обеспечивая прохождение личинок в наиболее благоприятных участках реки, и в этом аспекте движение личинок вниз по течению следует считать не случайным пассивным дрейфом, а закономерно регулируемым процессом покатной миграции [133]. По мере роста личинок частота "свечек" уменьшается.

С переходом на внешнее питание молодь совершает активные перемещения в основном в горизонтальной плоскости. Скот хотя и происходит круглосуточно, но уже наблюдается максимум его интенсивности в сумеречно-ночной период. Появление ритмичности миграции обусловлено особенностями питания молоди.

Если ранняя молодь осетровых придерживается в основном стрежневой части реки, где скорости течения наибольшие, то подросшая распределяется более широко вдоль прибрежий с умеренными течениями [50, 130]. В местах с обилием корма рыбы задерживается на более длительный срок. При дефиците пищи мальки чаще всплывают в толщу воды и подхваченные течением быстрее сносятся вниз.

По мере подрастания способность к проявлению покатной миграции у молоди ослабевает. Наиболее быстро она затухает у стерляди, которая не выходит в открытое море, а нагуливается в пресных или слабосоленых водах эстуария. Дольше всего она сохраняется у молоди белуги, проходящей наиболее длинный миграционный путь от нерестилищ к устью реки. В условиях Волги скорость ската мальков осетровых, в частности белуги, колеблется от 0,5–2,5 км/ч и меньше скорости течения [103]. В водохранилищах, где условия нагула значительно лучше, чем на более проточных участках реки, скат молоди может прекратиться и она задерживается здесь иногда на несколько лет.

В эстуарных зонах рек молодь осетровых обитает в течение нескольких месяцев. Эта задержка обеспечивает успешную адаптацию ее к смене пресных вод на соленые. Длительная (до 3 мес) задержка в слабосоленых водах эстуария р. Урал определяется не только периодом адаптации, но и хорошими кормовыми условиями, о чем свидетельствует высокий темп роста сеголетков в этом районе [130].

Сеголетки осетра, скатывающиеся из р. Волги, уже во второй половине июня начинают распределяться по западной части Северного Каспия. Наибольшие концентрации молоди обнаруживаются в местах с соленостью 2–4 ‰. Часть молоди встречается и на участках моря с соленостью до 10 ‰ [52]. Выход в более соленые (11–13 ‰) воды Среднего Каспия происходит только осенью, когда разрушаются вертикальные и фронтальные градиенты температуры и солености.

Длительность адаптации к смене солености вод определяется степенью звригаллинности, которая у молоди осетровых увеличивается с возрастом. На этом основании солвустойчивость наряду с другими физиологическими показателями (такими, как терморезистентность, устойчивость к дефициту кислорода, голоданию) используют в качестве критерия качества заводской модели, предназначенной для выпуска в водоем.

Нерест лососевых происходит в реках в основном на галечных, крупнопесчаных, гравийных грунтах с хорошей аэрацией воды. Горбуша, кумжа, атлантический лосось выбирают для нереста участки со скоростью течения 0,4–0,8 м/с. Нерестилища наиболее крупного представителя лососей (чавычи) нередко располагаются на перекатах, где скорость течения достигает 1–1,5 м/с. Нерестилища нерки часто приурочены к прибрежным мелководьям озер, из которых вытекают ручьи или речки. Кета обычно нерестится в затишных участках рек, где бьют подводные ключи. Известны примеры успешного освоения ею и озерных нерестилищ. Нерест лососевых обычно приурочен к концу лета — осени, а у кеты и кижуча он часто затягивается до середины и даже конца зимы и происходит под льдом.

Выклюнувшиеся личинки первое время придерживаются нерестовых бугров. Выход из этих бугров приходится на весенний период (начало прогрева воды). На сильнопроточных участках рек вышедшие

из бугров личинки сносятся течением вниз. В быстрых потоках может происходить дрейф не только личинок, но и икринок лососей при размыве нерестовых бугров. Обнаруживается прямая связь между скоростью течения (v) и плотностью икринок кумжи (n), описываемая уравнением $n = av^b$, где a и b — константы, определяемые для конкретных экологических условий [177].

Сеголетки одних видов — горбуши и кеты — уже за первый летний период успевают выйти в эстуарные участки моря. При этом на северной границе ареала размножения горбуши с коротким теплым периодом длина и масса покатной молоди горбуши наименьшие по сравнению с представителями других азиатских стад этого вида [21]. Молодь других видов в реках и озерах задерживается на 1–2 и даже 3–4 года. Эта молодь (пестрятки) распределяется на проточных участках вблизи нерестилищ. Молодь атлантического лосося обитает на участках рек с течением 0,3–0,8 м/с. При этом мелкие особи держатся в потоках с меньшей скоростью течения [10]. У кумжи сеголетки и годовики обитают преимущественно на стремнинах. Пестрятки более старших возрастов выбирают участки с чередованием порогов и заводей. Мальки прячутся в укрытиях за камнями на дне или в турбулентных завихрениях потоков воды, где скорости течения небольшие [22].

Поведение молоди лососевых характеризуется ярко выраженным территориализмом. Каждая особь занимает определенный участок и охраняет его от вторжения других особей. Чем крупнее мальки, тем больше их индивидуальные территории. Однако их величина зависит и от численности рыб и объема корма, рельефа дна, наличия укрытий, типа грунтов, степени зарастаемости биотопа. Обычно размеры участков колеблются от 0,04 до 1 м² у годовиков и от 0,7 до 8–10 м² у трехлетков [145].

У молоди разных видов лососей места нагула территориально разделены. Так, молодь кумжи предпочитает участки рек с меньшими скоростями течений и большими глубинами, чем одновозрастная молодь атлантического лосося [216]. Чавыча и кижуч в р. Сиксес (США) имеют общие места и сроки нереста. Если в самый начальный период нагула их молодь распределяется смешанно, то позднее кижуч выходит на более кормные участки, которые он охраняет от вторжения молоди чавычи [276]. Пригодных для обитания пестряток участков в реках сравнительно немного (от 2 до 20 % общей акватории), их ограниченность — одна из важных причин ярко выраженного территориального поведения молоди.

В малых реках одного и того же бассейна плотность пестряток обычно значительно больше, чем в больших. Она определяется не только мощностью нерестилищ, но и шириной реки, гидрологическими условиями, грунтами, степенью залесенности берегов, качеством воды, характером икhtiоценоза, широтой расположения [255]. Молодь в течение длительного времени придерживается своих индивидуальных

участков. Уход с них обычно совпадает с началом покатной миграции и стадией смолтификации. Однако пестрятки в основном могут уходить вниз по течению и под воздействием неблагоприятных условий: при падении уровня воды, резком повышении температуры, зарастании водной растительностью, при загрязнении, повышении численности хищников, а также уменьшении количества корма [278]. Вынужденный скат молоди происходит при уменьшении содержания кислорода в воде. В определенных случаях эти вынужденные перемещения превращаются в покатную миграцию и молодь раньше времени выходит из пресных вод, что может вызвать повышение ее смертности в морской период жизни.

На зиму молодь лососевых уходит с мелководных, часто промерзающих до дна участков рек и прибрежий озер и скапливается в омутах. Эти перемещения носят характер зимовальных миграций. В одной из рек Канады молодь кижуча в конце осени при наступлении паводка мигрирует на зимовку в старицы, расположенные в 20–30 км от участков летнего нагула [249]. Известны примеры, когда нерестилища лососей располагаются ниже тех водоемов, в которых нагуливается молодь. Для попадания в эти водоемы молодь должна мигрировать не вниз, а вверх по течению [244, 259]. Наблюдения за поведением молоди нерки в одной из проток оз. Бэбин (США) показали, что миграция вверх происходит только в светлое время суток (рис. 34) с использованием зрительного механизма ориентации [168].

Переход молоди лососей в миграционное состояние соответствует процессу смолтификации, при котором в организме рыб происходят морфологические, физиологические и биохимические изменения [6,

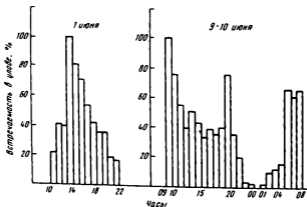


Рис. 34. Суточные ритмы внедромной миграции молоди нерки в оз. Бэбин [168]

204]. Смолтификация происходит весной при увеличении продолжительности светового дня, повышении температуры воды и достижении молодью определенных размерно-весовых характеристик. Молодь нерки и кумжи совершает покатную миграцию в возрасте от сеголетков до 3—4-летков. Из оз. Азабачье (Камчатка) большинство нерки в море уходит в возрасте 1—2 года, из оз. Курильское — в 2—3 года, а из оз. Дальнего — в 1—3 года [44]. Среди покатников стальноголового лосося в р. Кейиуга (США) годовики составляют 61 %, двухлетки — 23 % и трехлетки — 16 % [271]. Скат кумжи из одной небольшой реки Франции происходит в возрасте от 1 до 3 лет [152].

Средний возраст покатников атлантического лосося в реках Северной Америки обычно больше, чем в европейских реках. Среди ранней молодежи выделяются 2 группы рыб ("кочующих" и "оседлых" особей), различающихся по степени активности и мигрантности. Например, у сеголетков кумжи (размер 20—35 мм) отмечено, что "оседлая" молодежь быстрее занимает индивидуальные участки, имеет более высокий темп роста [202]. Опыты по пересадке сеголетков в различные секторы небольшой реки во Франции показали, что в первые 10 дней вниз скатилось 28 % "кочующих" сеголетков, в то время как "оседлых" только 6 %. Через 140 дней из района наблюдений вышло 58 % кочующих и 41 % оседлых особей [171].

Обычно скат рыб происходит весной, но в разных районах сроки ската значительно колеблются. Так, в Каспийском море смолты кумжи скатываются из р. Терек двумя волнами весной и осенью, в то время как из североевропейских рек скат молодежи этого вида отмечается с октября по июль. Начало миграции молодежи атлантического лосося чаще определяется не установлением конкретной критической температуры, а темпом ее нарастания [78].

Эндокринологические исследования показали, что уровень тироксина в процессе смолтификации возрастает у молодежи в период новолуний. Точность совпадения с лунной фазой достигает $\pm 3,8$ дня. Предлагается сроки покатной миграции молодежи лососей из рыбопитомников определять по лунному календарю [187].

Продолжительность ската молодежи определяется, в первую очередь, протяженностью миграционного пути. Однако даже в одной и той же реке она может сильно варьировать в разные годы в зависимости от температурных условий и уровня воды. С увеличением уровня, особенно при паводках, возрастает не только интенсивность, но и скорость ската. В реках Кольского полуострова продолжительность ската атлантического лосося в различные годы колеблется от 1 до 3 мес. В больших реках скат молодежи горбуши продолжается всего несколько дней.

Первые смолты мигрируют поодиночке, затем формируются их стаи, скорость ската при этом возрастает. При скате отмечается как смешанное, так и раздельное движение смолтов разных видов. Обычно

разделение смолтов определяется сроками ската, выбором определенной скорости или глубины. Смолты кумжи и атлантического лосося нередко мигрируют вниз смешанными стаями, в которых часто лидирует молодь кумжи [78].

В течение суток наибольшая интенсивность ската приходится на сумеречно-ночное время и обычно проявляется через 2–3 ч после захода солнца. Нередко отмечается, что от начала до конца миграции ночной пик ската сдвигается на дневные часы. Предполагается, что ночной максимум ската определяется уровнем воды, в то время как дневной — температурой [151].

Во время покатной миграции молодь, особенно на ранних стадиях развития, подвергается сильному прессу хищных рыб и рыбоядных птиц. Снижение пресса хищников обеспечивается ритмикой ската: в периоды максимальной интенсивности ската в ночные часы ухудшаются условия ориентации зрительных хищников. В светлое время суток молодь образует стаи.

В общем виде покатная миграция молодежи лососевых в условиях реки определяется сочетаниями пассивного дрейфа, активного плавания вниз по течению, остановок и кратковременных подъемов вверх по течению. За счет доминирования первых двух типов обеспечивается общее направленное движение молодежи вниз по реке.

В эстуарных участках рек, где происходит смешение пресных и соленых вод, в начальный период могут преобладать остановки рыб или их подъемы вверх по реке. Биотелеметрические наблюдения показывают, что в местах, подвергающихся влиянию приливо-отливных течений, движение покатников соответствует направлению и скорости приливных и отливных потоков воды [221, 287]. Во время приливов течение направлено против речного стока. В это время мигранты замедляют движение или поднимаются вверх по реке. В отдельных случаях дистанция подъема смолтов достигает более 2 км. Наблюдения в эстуарии одной из рек Северной Америки показали, что и во время приливных потоков смолты атлантического лосося продолжают плыть на выход из реки в море, но скорость движения рыб в 1,5 раза меньше, чем в отлив. Выход рыбы из эстуария обычно происходит с попутными отливными течениями. Интересно отметить, что смолты как в прилив, так и в отлив находятся в поверхностных слоях, т. е. на участках с наибольшими скоростями течения.

В условиях озера молодь нерки после летнего нагула вблизи своих нерестилищ из литорали мигрирует в пелагиаль, где проводит до смолтификации и ухода в море 1–4 года. Распределение молодежи в озерах в значительной степени определяется гидрофизическими показателями и кормовыми условиями. В сравнительно мелководных озерах, где нет стратификации, молодь лососей занимает наиболее глубоководные места. В глубоководных озерах она держится в основном ниже термоклина. Так, в оз. Курильском молодь нерки в начале летнего периода

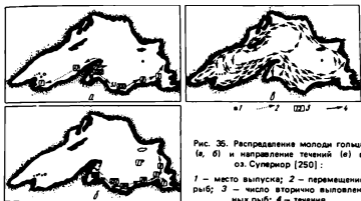


Рис. 35. Распределение молоди гольца (а, б) и направление течений (а) в оз. Суперитор [250]:

1 — место выпуска; 2 — перемещение рыб; 3 — число вторично выловленных рыб; 4 — течения

обитает в горизонте 30–60 м, а в августе опускается на глубину до 80 м [81].

Горизонтальное перемещение молоди лососей в озерах изучено слабо. Интересны данные о динамике распределения молоди близкородственного к лососям озерного гольца (*Salvelinus namaycush*), полученные в ходе массового выпуска заводской молоди в оз. Суперитор [250]. В течение 1947–1961 гг. в разные точки этого озера было выпущено более 5 млн шт. молоди: около 1 млн сеголетков, 4 млн годовиков и 50 тыс. двух- и трехлетков. Все рыбы были помечены. На основании вторичного вылова более 24 тыс. шт. были составлены схемы распределения молоди (рис. 35, а, б). Первые 2 мес. молодь не удалялась от места выпуска более чем на 3 км. В последующие 3 года подавляющее большинство меченых рыб было выловлено не далее чем в 6,5 км от точек выпуска. Лишь отдельные особи удалились на расстояние до 50 км. Интересно, что смещение меченых рыб от точки выпуска происходило в основном в сторону постоянных течений, направленных против часовой стрелки (рис. 35, а). Против течения ушло очень небольшое число меченых рыб. Эти наблюдения наглядно демонстрируют важность роли течений в пространственном распределении молоди и рыб в озерах.

Большой цикл исследований миграции покатной молоди нерки был проведен в системе оз. Бэбин [191]. На выходе из этой системы озер отмечается двухмодальный ритм покатной миграции (рис. 36, а), обусловленный взаиморасположением и удаленностью различных озер. Первая волна мигрантов соответствует смолтам, выходящим из ближайшего озера, вторая — из более удаленного. Это свидетельствует о том, что начало покатной миграции происходит одновременно во всех

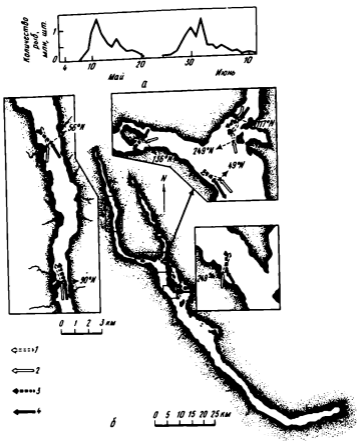


Рис. 36. Ритмы (а) поквотной миграции и направление движения (б) молоди нерки в оз. Бебин [191]:

среднее направление движения рыб: 1, 2 – утром; 3, 4 – вечером

озерах данной системы. Использование узколучевого сканирующего сонара позволило детализировать некоторые особенности поквотной миграции нерки в этих озерах. Оказалось, что рыбы направленно плывут из любой точки озера, причем наиболее четко это проявляется в утренние и вечерние часы, когда отмечается и наибольшая скорость

плавания, которая у смолтов варьировала в пределах 19—51, составив в среднем 30 см/с.

Генеральное направление движений рыб соответствовало стороне нахождения выхода из озера (рис. 36, б). У некоторых особей наблюдались временные ошибки в выборе курса движения.

Скат молоди как весной, так и осенью нерестящихся сиговых обычно происходит весной при открытой от льда воде, в периоды ее прогрева и повышения уровня. Водоемы субарктического пояса характеризуются коротким летом, определяющим длительность нагульного периода рыб. В этих условиях длительность нагульного периода увеличивается за счет более раннего ската личинок нерестящихся осенью рыб. Так, личинки сиговых (чира, сига-пыжьяна, пеляди и тугуна) в притоках Нижней Оби скатываются вниз по течению сразу после выклева [11], когда еще стоит лед, а температура воды ниже 1°С. Личинки во время ската не питаются. Скат происходит в основном по фарватеру, т. е. в наиболее глубокой части реки, в поверхностных слоях воды. К моменту совобождения реки от льда скат личинок сиговых завершается. Интенсивность ската сиговых в течение суток неоднозначна и зависит не только от освещенности, но и от суточных изменений температуры воздуха, которые определяют скорость таяния снегов и поступления воды в реку, что, в свою очередь, обуславливает суточные изменения скорости течения. Увеличение скорости течения способствует повышению интенсивности выклева и ската личинок. После ската с нерестилищ личинки сиговых распределяются по системам пойменных водоемов и заливных лугов нижнего течения притоков Оби. Летом при падении уровня воды молодь сиговых выходит в протоки, но, если в дальнейшем следует его подъем, она возвращается на мелководные участки. Во второй половине лета молодь полупроходных сигов возобновляет покатную миграцию и выходит в магистральную реку (Обь). Сигнальным фактором начала этой миграции служит повышение температуры воды до 19—20°С. Молодь туводных сигов, в частности тугуна, остается на мелководьях до начала их обмеления в конце лета. Сеголетки тугуна в нижнем течении р. Северной Сосьвы (приток Нижней Оби) при этом начинают мигрировать не вниз, а вверх по течению.

Для количественной характеристики ската молоди пресноводных рыб предложен коэффициент миграции, определяемый как отношение численности покатников к численности всех видов, составляющих ихтиоценоз данного водоема [104]. Этот коэффициент отражает условия обитания молоди. Для Ивановского водохранилища выделено 3 группы рыб: одна — с высоким уровнем мигрантности — пелагические виды (снеток, судак), вторая — со средней мигрантностью — обитатели батинали и сублиторали (укляя, лещ, окунь), третья — с низким уровнем мигрантности (язь, плотва, густера, щука, красноперка, линь). Такая классификация характеризует только конкретный водоем, поскольку

в разных водоемах один и тот же вид может иметь различный уровень мигрантности. Например, в Ивановском водохранилище щука не отмечается среди покатной молоди, хотя ее численность в этом водоеме достаточно велика. В притоках Ботанического залива (Балтийское море) в опресненные эстуарии уже в первый год жизни скатывается молодь не только окуня, речного куня, плотвы, но и щуки, налима, язя. Отмечается различная продолжительность задержки молоди в реке: молодь налима уходит вниз по течению в октябре—декабре, молодь более теплолюбивых рыб (плотвы, окуня) заканчивает покатную миграцию в августе—сентябре, а молодь щуки начинает покатную миграцию сразу после резорбции желточного мешка при длине тела 15—20 мм [239]. Таким образом, вариабельность уровня мигрантности молоди в разных водоемах определяется конкретными экологическими условиями, в первую очередь, гидрофизическими параметрами, кормовой базой, а также и особенностями биологии самой рыбы.

3

СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ И ГОРИЗОНТАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ РЫБ

Суточная ритмика жизнедеятельности организмов включает довольно строгую суточную периодичность их поведения, питания, защиты, смены покоя и активности, изменения скоростей движения, а также для многих видов рыб суточные вертикальные и горизонтальные миграции.

Наиболее детально изучены суточные вертикальные миграции морских рыб, особенно массовых промысловых видов [31, 72, 297]. В последние годы стали появляться работы, посвященные суточным миграциям пресноводных рыб. Много внимания этому вопросу уделялось и в наших полевых исследованиях.

Методической основой изучения суточных миграций рыб как в морских условиях, так и во внутренних водоемах служат эхометрические съемки и контрольные обловы биотопов в разное время суток. По эхозаписям рыбопоисковых приборов оцениваются пространственное распределение рыб, масштаб и скорости вертикальных миграций, по уловам определяются их вид, размерно-возрастная и половая структура популяций, особенность и ритмика питания.

Для изучения вертикального распределения рыб в сравнительно неглубоких водоемах Институтом биологии внутренних вод АН СССР разработан метод контрольных обловов с помощью высокостенных кольцевых сетей [100].

В настоящее время во внутренних водоемах стали применяться методы подводных наблюдений с помощью легководолазной техники и подводной биотелеметрии с применением специально разработанных передатчиков-меток, регистрирующих глубину нахождения рыбы.

Для выявления причинных связей и механизмов суточных миграций рыб синхронно с гидроакустическими съемками и контрольными обловами исследуется динамика фоновых показателей среды: распределения бентоса, планктона и молоди рыб как объектов питания изучаемых видов рыб, а также ряда абиотических показателей (температуры, прозрачности воды, содержания кислорода, рельефа дна, осве-

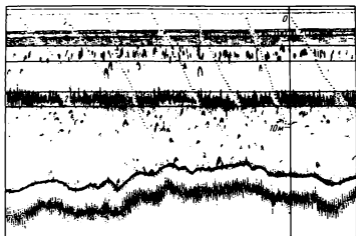
щенности и погодных условий). При анализе механизмов суточных миграций важное значение имеют работы по поведению рыб и их реакциям на различные факторы среды в полевом и лабораторном экспериментах.

СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ

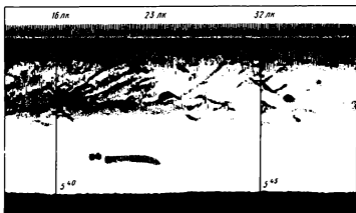
Эхометрические съемки наглядно показывают, что во внутренних водоемах вертикальное распределение рыб в светлое время суток характеризуется слоистостью. В Цимлянском и Каховском водохранилищах в отдельные периоды можно по эхограммам проследить 5 горизонтов концентрации рыб [23]. В Рыбинском водохранилище летом в яркие солнечные дни мы наблюдали 4 слоя рыб: в придонном горизонте держится лещ, затем синец, чуть выше слой снетка и молоди судака; в поверхностных горизонтах нагуливается молодь рыб разных видов. Высота слоя каждого вида составляет 2–5 м при расстоянии между ними 0–3 м. В безоблачные теплые дни скопления массовых планктоноядных рыб (синца, снетка) располагаются в очень узком слое толщиной 3 м. Этот слой строго параллелен поверхности воды и его положение не зависит от рельефа дна (рис. 37, а), однако наибольшая плотность рыб в этом слое приурочена к русловым участкам. В пасмурные дни, когда освещенность на поверхности воды значительно ниже, горизонты обитания рыб менее обособлены друг от друга. Пойслойное распределение четко проявляется и у рыб родственных видов [153].

При уменьшении освещенности вечером слоистое распределение нарушается, большая часть рыб совершает вертикальные миграции, поднимаясь в средние и верхние горизонты. В это время стаи распадаются и рыбы до утра держатся дисперсно. Длительность распада стай рыб вечером и образования их утром зависит от условий освещенности. В безоблачное солнечное утро дисперсное распределение рыб переходит в стайное, буквально за 3–5 мин, когда освещенность на поверхности достигает величины 1–5 лк (рис. 37, б). В пасмурные дни длительность распада и образования стай затягивается иногда до 50–60 мин. В осенние дни длительность утреннего стаеобразования и вечернего распада стай обычно в 2–3 раза больше, чем летом. Утренние вертикальные миграции рыб происходят или одновременно с процессами образования стай, или несколько опережают их, т. е. сначала отмечается опускание вглубь дисперсно рассредоточенных рыб, а затем образование стай.

Большинство пелагических рыб во внутренних водоемах совершают типичные суточные вертикальные миграции, т. е. вечером поднимаются вверх, а утром опускаются обратно. Имеется сезонная динамика этого явления: весной и осенью миграции выражены менее четко, чем летом, а зимой их часто вообще не обнаруживается [23, 69, 174]. Наи-



a



b

Рис. 37. Эхограммы вертикального распределения рыб:

a — сетка и синца; 1-2 — слои максимальной плотности; *b* — утреннее стаеобразование у тюльки и молоди сельди. Цифры сверху — освещенность на поверхности воды, лк; внизу — время

более наглядно вертикальные миграции можно проследить на массовых видах планктоноядных рыб.

В Рыбинском водохранилище основу планктоноядного комплекса икhtiофауны составляют снеток, синоп, ряпушка, чехонь и молодь разных видов. Снеток (экологическая группа корюшки *Osmerus ereglanus*) характеризуется коротким жизненным циклом. Он хорошо растет только в годы с относительно прохладным летом, в больших количествах погибая при прогреве воды до 25–27°C. Характер его суточных вертикальных миграций в значительной мере определяется ветровыми условиями и пространственным распределением кормовых объектов. Снеток питается массовыми видами пелагических ракообразных (*Bosmina*, *Leptodora*, *Daphnia*). В течение суток пищевая активность рыб имеет двуворшинный характер с максимумами в 10–11 и 17–18 ч [105]. Ночью пищевая активность минимальна. Снеток днем держится в слое наибольшей плотности рачков. Вечером рыба рассредоточивается в более верхних слоях воды, куда поднимается вслед за мигрирующими к поверхности рачками.

При сильном устойчивом волнении снеток опускается на глубины 7–11 м. В эти периоды биомасса зоопланктона в нижних слоях воды выше, чем в верхних. С заходом солнца планктон почти равномерно распределяется по всей толще воды. Соответственно этому дисперсно распределяется и снеток. Таким образом, снеток постоянно находится в горизонте высокой плотности зоопланктона. Вечернее следование рыбы за поднимающимся планктоном не только обеспечивает оптимальные кормовые условия, но и увеличивает длительность откорма.

По результатам траловых уловов в местах концентрации снетка находится большое количество как молоди, так и взрослых особей судака. Анализ желудков этих хищников показывает, что они интенсивно питаются снетками. Судя по степени наполнения желудков, хищники питаются в течение всего светового периода времени. Наибольшие уловы судака приходится на средние слои, где постоянны высокие уловы снетка (рис. 38). В темное время суток возрастают уловы обоих видов рыб в верхних слоях воды. Это дает основание считать, что судак в сумерки мигрирует вслед за снетком.

У снетков встречается каннибализм. Хищники в основном представлены самками больших размеров. В отличие от основной массы снетка они днем держатся в более глубоких слоях воды, а вечером поднимаются вверх и питаются собственной молодью. В дневные часы случаев каннибализма почти не отмечается.

В отличие от равнинных водохранилищ Волги в глубоководных стратифицированных озерах корюшка обитает в гетеротермальных условиях. Например, в глубоководных озерах Польши, как и в Рыбинском водохранилище, за 1,0–1,5 ч до захода солнца корюшка постепенно поднимается вверх. После захода солнца стаи распадаются и рыба концентрируется в эпилимнионе. В холодных водах гипolim-

Рис. 38. Вертикальное распределение снетка и судака:
1 — снеток; 2 — судак

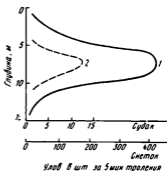
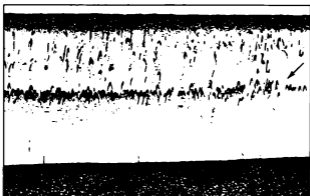


Рис. 39. Эхограмма летнего распределения ряпушки в оз. Плещеево (слой концентрации рыб указан стрелкой)



ниона остаются единичные особи. Скорость подъема рыб очень незначительна. За 1–2 ч рыба поднимается вверх на расстояние 15–20 м. При этом она преодолевает термоградиент от 4–8° в гипolimнионе до 16–20° в эпимлинионе [174]. Анализ особенностей питания и пространственного распределения зоопланктона дает основание считать, что вертикальные миграции корюшки в глубоководных озерах также носят пищевой характер.

В глубоководных озерах круглый год придерживается преимущественно наибольших глубин и ряпушка. Так, в Онежском озере с глубинами 120 м она занимает участки над изобатами 30–40 м. В более глубоководных местах обитает самая крупная форма ряпушки — килец (*Coregonus albula kiletz*).

В оз. Плещеево в начале летней стратификации вод, когда в гипо-

лимнионе еще нет дефицита кислорода, а биомасса зоопланктона достаточно высока, ряпушка обитает в придонном горизонте в наиболее глубоководной центральной части. Днем рыба находится непосредственно в придонных слоях воды. После захода солнца она почти равномерно распределяется в слое высотой до 7–10 м. Экзосъемки в разное время суток показывают, что массовых вертикальных миграций у ряпушки в этот период нет. С понижением освещенности при заходе солнца часть скоплений ряпушки поднимается на 5–8 м вверх до слоя температурного скачка. Единичные особи мигрируют и выше этого слоя, проходя за несколько минут зону температур от 7–9 до 15–16°С. При анализе плотностей рыб в разных горизонтах воды было выявлено, что вверх поднимаются лишь 2–5 особей из 10. Таким образом, вертикальные миграции совершает не все стадо ряпушки, а только его небольшая часть (20–50 % общей численности). Сеголетки ряпушки в мае–июне днем и ночью придерживаются эпи- и металимниона.

Такие же суточные изменения в вертикальном распределении рыб отмечены в оз. Плюшне (Польша) [174]. Здесь в период летнего нагула взрослая ряпушка днем концентрируется в слое воды на глубине 20–30 м. После захода солнца диапазон вертикального распределения увеличивается от 10–15 (слой температурного скачка) до 40 м (дно). Рыба держится ночью дисперсно, днем — плотными стаями. Аналогичная картина наблюдается в глубоководных озерах Карелии и Прибалтики [107].

В оз. Плещеево дефицит кислорода в гипolimнионе появляется в середине–конце июня. К концу июля он охватывает весь гипolimнион. Содержание кислорода уже в горизонтах менее 10–12 м (при общей глубине 20–25 м) снижается почти до нуля. Это сразу сказывается на вертикальном распределении зоопланктона и рыб. Постепенно по мере уменьшения количества кислорода ряпушка поднимается сначала в верхние слои гипolimниона, затем в металимнион и, наконец, при остром дефиците кислорода зона ее летнего нагула ограничивается нижними слоями эпилимниона, т. е. горизонтом 4–12 м от поверхности воды. Изменение диапазона вертикальных перемещений ряпушки (20 июля — 5 августа) дано в табл. 9.

Таблица 9

Показатели	1978 г.	1979 г.	1980 г.	1981 г.
Температура воды у поверхности, °С	19,1–21,4	20,2–21,6	17,6–18,4	21,8–23,2
Содержание кислорода в придонных слоях гипolimниона, мг/л	0–2	0–2	3–3,8	0–1
Диапазон вертикальных перемещений	4–12	4–11	6–22	6–8

В жаркое лето 1981 г. диапазон вертикального распределения ряпушки составлял всего 1,5–2 м в 7–9 м от поверхности воды. Сверху этот слой ограничивался высокими температурами (22–23°C), снизу — низким содержанием кислорода (0–1 мг/л). За счет этого в слое нахождения рыб резко возросла их плотность, которая в пересчете на объем составила 0,01–1,5, в среднем — 0,3 шт/м³. Раньше она даже в наиболее плотных скоплениях не превышала 0,2 шт/м³. Через 1–2 ч после захода солнца, когда освещенность на поверхности воды менее 1–5 лк, ряпушка из эпилимниона опускается к слою термоклина и рассредоточивается ровным слоем по линии температурного скачка. Столь равномерное распределение рыбы позволяет ночью вести прицельный траловый лов (рис. 39).

В более прохладное лето 1980 г. содержание кислорода в придонных слоях гиполимниона было более 3 мг/л. Основная масса ряпушки ночью придерживалась гиполимниона, концентрируясь в 2–5 м от дна. Одновременные гидробиологические съемки показали, что в гиполимнионе планктон практически отсутствовал. Перед восходом солнца ряпушка поднималась в более кормные участки мета- и эпилимниона. Скорость подъема рыб составляла 10–25 см/с. При этом рыба подчас преодолевала градиент температур в 7–10°. Надо отметить, что утренняя миграция вверх, как и в мае, при нормальном содержании в воде кислорода — явление не типичное: значительные скопления ряпушки и днем остаются в гиполимнионе.

Известно, что до нарушения кислородного режима ряпушка в оз. Плещеево круглый год придерживалась мета- и гиполимниона. 60–80 лет назад летом ее ловили в ночное время плавными сетями на глубинах 10–18 м. Это свидетельствует о том, что до нарушения кислородного режима в озере диапазон вертикальных перемещений рыб составлял более 10–15 м, как это отмечается и сейчас при отсутствии дефицита кислорода.

Осенью с установлением гомотермии и увеличением содержания кислорода в гиполимнионе ряпушка постепенно опускается в более глубокие слои воды. После установления ледостава ряпушка круглые сутки придерживается наиболее глубоких участков озера, не совершая регулярных вертикальных перемещений.

Экспериментально установлено, что пелагические планктофаги, к которым относится и ряпушка, обнаружение и захват кормовых объектов осуществляют визуально при освещенности не менее 0,1 лк [20]. Наиболее интенсивно ряпушка питается рано утром и в конце дня.

При нормальных кислородных условиях в начале и конце стратификации (конец мая–июнь, сентябрь–октябрь) распределение зоопланктона в толще воды неравномерное, в гиполимнионе — 0,2–0,8, в эпилимнионе — 0,8–2,0 г/м³ (см. рис. 39). При появлении дефицита кислорода градиент биомасс по вертикали еще более возрастает, в придонных

слоях воды зоопланктона практически нет, в металимнионе его биомасса в 2–4 раза меньше, чем в эпилимнионе. Все это свидетельствует о том, что суточные вертикальные миграции ряпушки носят явно пищевой характер. В период максимальной пищевой активности рыба поднимается вверх в более кормные участки, но не пересекает слой температурного скачка, питаясь в зоне средних температур (не более 12–14°). При низких температурах воды в гиполимнионе обменные процессы у рыб идут менее интенсивно, чем при высоких температурах воды в эпилимнионе. Это отражается на длительности переваривания пищи и величине энергетических потребностей рыб. При длительном пребывании в низких температурах ежесуточную потребность в интенсивном питании испытывают не все особи стада. Предположительно можно сказать, что миграции вверх рыбы осуществляют 1 раз в 2–3 сут, за счет этого вечером наблюдается такая картина: одни особи (50–80 % популяции) остаются в глубинных слоях воды, остальные поднимаются вверх. Следует добавить, что, находясь в гиполимнионе, ряпушка практически выходит из-под пресса хищников.

Сиг (*Coregonus lavaretus*), акклиматизированный в высокогорном оз. Севан в 30-х годах, летом придерживается наиболее глубоководных участков (рис. 40). В Малом Севане в местах с глубинами более 45 м

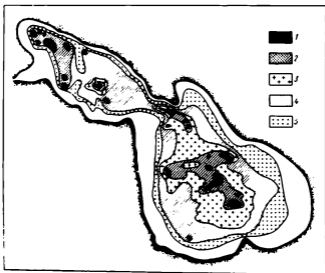


Рис. 40. Горизонтальное распределение (в кг/га) сига в оз. Севан:
1 – более 400; 2 – 200–400; 3 – 150–200; 4 – 100–150; 5 – 50–100

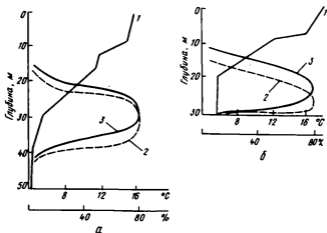


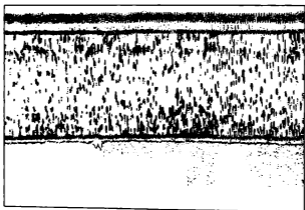
Рис. 41. Температура воды (1) и частота встречаемости рыб, в % в Большом (а) и Малом (б) Севане днем (2) и ночью (3)

(максимальная глубина 75 м) сига концентрируются в довольно широком слое воды от 15 до 40 м. В Большом Севане максимальные глубины не превышают 32 м. Здесь сига днем занимали более узкий горизонт воды, обычно 5–10 м над дном. При этом наибольшая плотность особей отмечалась в 1–3 м от дна. При стратификации в Малом Севане диапазон температур в зоне обитания сигов составляет 4–9°, в Большом Севане – 5–7° (рис. 41). Столь узкий диапазон обеспечивается своеобразием пространственного распределения рыб как по горизонтали, так и по вертикали.

С понижением освещенности (начиная с 200–500 лк на поверхности воды) происходит постепенное расширение слоя нахождения рыб. Отдельные особи поднимаются вверх непосредственно к термоклину, т. е. на горизонт 12–15 м (рис. 42). В Большом Севане на 20–15 м выше слоя максимальной дневной концентрации поднимаются лишь 3–4 особи из 10, в Малом Севане еще меньше – 2–3 особи. Если принять, что все особи все же совершают вертикальные миграции, то получается, что интервал между этими миграциями для каждой особи составляет 2–5 сут. В оз. Севан потребителей сига нет, т. е. он не испытывает пресса хищников. Основное назначение его вертикальных подъемов в верхние слои гипolimниона и в металимнион состоит в выходе на более кормные участки и увеличении продолжительности питания. В начале нагула сига питаются исключительно зоопланктоном – циклопами (93,8–



а



б

Рис. 42. Эхолоцис распределения сигов в оз. Севян днем (а) и ночью (б)

100%). В июле пища сигов состоит из дафний (76,1%), хирономид и моллюсков (23,9%) [87]. Летом циклопы в основном концентрируются в наиболее теплых поверхностных слоях воды. Отсюда ясно, что летом циклопы выпадают из рациона сигов за счет пространственного разделения, так как обитают в горизонте, недоступном рыбам из-за высокой температуры. Дафнии распределяются в более глубоких

слоях воды. Это активные мигранты, совершающие летом суточные вертикальные перемещения [115]. Вероятно они и определяют суточные миграции сига в пределах гипolimниона с частичным выходом в металимнион. В условиях прогрессирующего летом дефицита кислорода сиг вынужден выходить из гипolimниона в более теплые верхние слои воды. Зона обитания его при этом, как и у ряпушки в оз. Плещеево, резко уменьшается.

В отличие от холодолюбивых сиговых укляк летом нагуливается непосредственно в поверхностном слое воды, при ветровых волнениях опускаясь на глубину до 5–8 м. Вечером через 0,5–1 ч после захода солнца стаи укляк распадаются и рыба дисперсно рассредоточивается в 1–3 м поверхности воды, практически в том же слое, в котором она находилась днем. Осенью укляк распределяется в более широком слое воды (от поверхности до отметки 10–12 м), с наступлением сумерек поднимаясь ближе к поверхности.

Сумеречная миграция укляк в самые верхние слои воды, видимо, имеет оборонительно-пищевой характер, так как увеличивает длительность ее откорма и обеспечивает пространственную изоляцию от других пелагических рыб, в том числе и хищников, также совершающих вертикальные миграции из глубины.

Подтверждением пищевого характера суточных вертикальных перераспределений планктоноядных рыб могут служить результаты исследования вида *Gila bicolor* в оз. Пирамид [288]. Днем эта рыба держится глубин 8–10 м, где наиболее обилен планктон. Вечером она вслед за мигрирующим планктоном поднимается ближе к поверхности. Миграция *Gila bicolor*, в свою очередь, определяет поведение хищных рыб (рис. 43).

Лосось (*Salmo clarki*) в светлое время обитает в нижних, наиболее холодных слоях воды. Вечером, когда оптимизируются условия вылова жертв (а лосось питается *Gila bicolor*), хищник мигрирует в средние и верхние слои, в места с повышенной плотностью мелких планктоноядных рыб.

Бычок-планктофаг (*Chaenogobius isara*) в оз. Бива (Япония) суточные вертикальные миграции совершает из металимниона в эпилимнион [280]. В этом озере (максимальные глубины 45–50 м) слой температурного скачка опускается от 5–10 м в июле до 30 м в октябре. Соответственно увеличивается диапазон вертикальных перемещений рыб. Суточные флюктуации температур в зоне их обитания достигают 10°.

В оз. Мичиган сельдь (*Alosa pseudoharengus*) в дневное время держится вблизи дна, а ночью поднимается к слою температурного скачка, не пересекая его. Этот подъем происходит одновременно с миграцией мизид (*Mysis relicta*). Рыба потребляет мизид только ночью. Молодь сельди предпочитает зону эпилимниона, т. е. пространственно отделена от взрослых рыб [160].

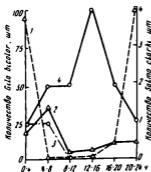


Рис. 43. Вертикальные распределения уловов рыб в оз. Пирамид [288]: *Gila bicolor* у поверхности (1) и у дна (2), *Salmo clarki* у поверхности (3) и у дна (4); 1, 2 — планктон; 3, 4 — рыба, поверхность, дно

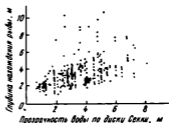


Рис. 44. Связь между освещенностью и глубиной нахождения рыб [157]

В оз. Бебин (Северная Америка) в период стратификации молодь нерки совершает вертикальные миграции с пересечением слоя температурного скачка [240]. В светлое время суток молодь держится в горизонте 17–36 м, а через 30 мин после захода солнца она уже оказывается в верхнем слое воды (0–6 м). Выход в богатый кормом эпилимнион обеспечивает молоди успешное питание, а утреннее опускание вглубь экономит расход энергии, так как с резким понижением температуры ее затраты на обмен существенно уменьшаются. На примере молоди нерки в оз. Дальнем рассчитано, что при суточных вертикальных миграциях по линии гиполимнион–эпилимнион экономия в потреблении зоопланктона составляет $\frac{1}{3}$ того количества, которое было бы необходимо при круглосуточном пребывании молоди в поверхностных теплых водах [47].

Интересны данные о выработке у рыб различных морфологических и физиологических приспособлений для успешного питания зоопланктонными организмами, совершающими суточные вертикальные миграции. Так, в оз. Баромби Мбо (Западный Камерун), характеризующемся низким содержанием кислорода в слоях воды глубже 20 м (наибольшая глубина 111 м), обитает более 10 видов эндемичных цихлидовых рыб [190]. В основном эти рыбы живут в верхнем слое воды. Одна из них (*Konia dukume*) — планктонофаг, интенсивно питается личинками двукрылых (*Chaoborus*). Эти личинки в светлое время суток обитают в глубоководных слоях воды (до 70 м), где содержание кислорода менее

1 мг/л. Вечером основная масса этих животных поднимается вверх на глубины 0–10 м, на ночь выходя в слой воды с высоким содержанием кислорода. Здесь личинки интенсивно питаются коловратками. Утром с восходом солнца (*Chaoborus*) опускается обратно. Цихлиды (*Konia dikume*) питаются личинками во время их вертикальных миграций. Ночью в условиях темноты рыбы не способны визуально охотиться на личинок. В то же время тропические сумерки в периоды восхода и захода солнца очень непродолжительны. Для увеличения длительности питания рыбы утром совершают кратковременные миграции в глубоководные слои с дефицитом кислорода одновременно с погружающимися личинками (*Chaoborus*). Пребывание в зоне с малым содержанием растворенного кислорода обеспечивается физиологическими адаптациями их кровеносной системы: большим, чем у других видов рыб, объемом крови, высокой концентрацией в ней гемоглобина, более крупными эритроцитами.

Оборонительно-пищевой характер имеют и суточные вертикальные миграции голомянок (*Comerphorus baicalensis* и *C. obowski*) в глубоководном озере Байкал [17]. Ночью эти рыбы из глубин поднимаются в верхний горизонт воды, где активно питаются бокоплавами. Выход рыб в верхние слои всды в темное время снижает пресс нерпы на их популяции.

Гидроакустические исследования на различных европейских озерах показали [157], что вертикальное распределение молоди многих карповых рыб (уклей, леща, плотвы, верховки) в большей степени зависит от прозрачности воды (рис. 44). Характер вертикальных миграций молоди рыб может определяться и глубиной участка водоема. Например, в Рыбинском водохранилище и оз. Плещеево в местах с глубиной более 10–15 м подросшая молодь плотвы совершает типичные для большинства рыб вертикальные миграции с вечерним рассредоточением в верхних слоях воды, а на более мелководных участках, наоборот, с понижением освещенности происходит ее опускание в нижние горизонты воды. Суточная динамика уловов молоди плотвы в разных участках Рыбинского водохранилища дана в табл. 10.

Таблица 10

Глубина в районе лова, м	Время лова, ч	Улов плотвы (шт.) за 5 мин траления в горизонтах, м			
		3–6	6–9	9–12	12–16
8–12	7–12	65	53	17	—
	13–18	33	41	2	—
	19–24	37	56	69	—
15–18	7–12	92	76	54	5
	13–18	38	21	12	8
	19–24	64	32	15	2

Опускание в нижние слои вечером отмечается и у ранней молодежи плотвы во время ската в реке [103], при снижении освещенности, а также при снижении освещенности в аквариальных условиях.

Размах вертикальных миграций закрытопузырных рыб более ограничен, чем у открытопузырных, к которым относится большинство рассмотренных выше рыб (карповые, лососевые). Это определяется тем, что закрытопузырные рыбы не могут выпускать излишка газа из пузыря во время вертикальных перемещений. Регуляция объема их плавательного пузыря происходит путем секреции газа в пузырь из крови. Наблюдения с помощью эхолота и легководолазного снаряжения в оз. Мендота показали, что желтый окунь (*Perca flavescens*) днем образует стаи. За 1 ч до захода солнца рыба переходит в прибрежье обычно на мелководные участки, где рассредоточивается над грунтом. В темное время окуни неподвижно стоят, касаясь грунта грудными плавниками [199]. Утром они поднимаются со дна, образуют стаи и постепенно рассредоточиваются над различными глубинами. Пребывание рыб у дна рассматривается как приспособление к защите от сумеречно-ночных хищников.

В стратифицированном оз. Плещеево выделяются 2 экологические группировки окуня (*Perca fluviatilis*): в пелагиали обитает тугорослый планктоноядный окунь, в литорали и сублиторали — более крупный хищный. Днем мелкий окунь (длиной 10–13 см) питается планктоном, преимущественно *Bosmina* и *Leptodora* в 3–10 м от поверхности воды. После захода солнца стаи распадаются и рыба рассредоточивается почти по всей толще эпилимниона. Крупный окунь в сублиторали днем держится в средних слоях воды (5–10 м при общей глубине до 12 м), а на ночь опускается в нижние слои.

В нижнем глубоководном плесе Горьковского водохранилища окунь и плотва днем образуют плотные концентрации в придонных и средних слоях (глубины до 20 м), где активно питаются планктонными ракообразными. За 0,5–1,5 ч до захода солнца начинается перераспределение зоопланктона, причем наибольшая его биомасса приходится сначала на горизонты 10–12 м, а после захода солнца — 3–7 м. Одновременно с перераспределением зоопланктона происходит и вертикальное перераспределение рыб. Значительная масса плотвы и окуня поднимается в верхние слои воды, однако часть рыб вечером не совершает вертикальных миграций и на ночь остается там, где находилась днем и где ночью заметно уменьшилась плотность ракообразных. Максимальные индексы наполнения переднего отдела кишечника плотвы и желудка у окуня отмечаются за 1–3 ч до начала вертикальной миграции, когда рыба находится еще в нижних слоях воды. Вероятно, миграции вверх совершают лишь те особи, которые не успели насытиться в светлое время суток. Их подъем в верхние слои воды увеличивает длительность питания в сумерках на местах с наиболее высокой плотностью ракообразных. За 1–2 ч до восхода солнца, когда освещенность

на поверхности достигает 5 лк, приповерхностные скопления рыб постепенно опускаются на глубину и к восходу солнца рыба оказывается в нижних горизонтах воды. Скорость погружения рыб составляет 0,15–0,2 см/с. Столь низкие величины, вероятно, определяются продолжительностью сумеречного периода: от начала рассвета до восхода солнца проходит около 1,5–2 ч.

Определенное влияние на вертикальные миграции оказывают течения. До сих пор мы рассматривали миграции рыб в озерах или водохранилищах, где течение обычно сравнительно небольшое (0,1–0,4 м/с). В условиях реки скорости потоков могут достигать 1–1,5 м/с.

В приплотинных зонах нижних бьефов гидроузлов, в местах, где течение слабое (менее 0,4–0,5 м/с), в ночное время рыба держится разреженно по всей толще воды. Верхний (приповерхностный) горизонт занимает преимущественно молодь карповых рыб. За 0,5–2,0 ч до восхода солнца здесь сначала образуются небольшие стаи, а затем формируется послышное распределение скоплений рыб разных видов. В местах со скоростью течения 0,8–1,5 м/с рыба обычно предпочитает придонные и средние слои. Так, наибольшая плотность рыб под плотной Саратовской ГЭС приходится на горизонт 9–11 м, а у Волжской ГЭС имени XXII съезда КПСС — на 7–13 м при общей глубине 15–25 м. Над глубинами менее 7 м рыба днем находится преимущественно в придонных слоях. Ночью плотность рыб в этих скоплениях уменьшается в 1,5–3 раза, т. е. при снижении освещенности происходит скат рыбы или ее переход на смежные, более спокойные, участки. В местах со скоростью течения более 1,5 м/с независимо от времени суток и глубины рыба находится только вблизи дна.

Общий характер такого распределения свидетельствует о тенденции к суточной ритмике вертикальных миграций в условиях сильных потоков. Однако она не столь четко выражена, как на других участках. Можно сказать, что распределение рыб по вертикали здесь в значительной степени определяется их энергетическими способностями преодолеть встречный поток: резкое увеличение скорости течения вызывает снос рыбы или уход ее в придонные слои, где скорость течения наименьшая.

СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ДОННЫХ РЫБ

Впервые на вертикальные миграции донных рыб во внутренних водоемах внимание обратил Л. И. Денисов [23]. Во время гидроакустических и траловых съемок на водохранилищах Днепра и Дона он обнаружил, что взрослые особи леща, густеры, плотвы, основу пищевого рациона которых составляют бентосные организмы, с наступлением сумерек от дна поднимаются в толщу воды, где находятся весь темный период. Сначала поднимаются мелкие особи, затем — крупные. Режим

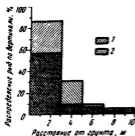


Рис. 45. Вертикальное распределение леща в Рыбинском (1) и в Иваньковском (2) водохранилищах

и темп этих миграций определяются длительностью фотопериода (светлого времени суток). Наиболее интенсивные миграции происходят летом. Осенью по мере уменьшения фотопериода подъем рыб в толщу воды и последующее их опускание происходят более замедленно. Два других бентофага южных водохранилищ (ерш и бычок) ночью высоко не поднимаются, отрываясь от дна на 2–3 м. Вертикальные миграции этих рыб не связаны с питанием, так как подъем в толщу воды происходит после вечернего откорма, а опускание — перед началом утреннего. Предполагается, что ночное пребывание рыб в верхних, более теплых, слоях воды с хорошим кислородным режимом способствует ускорению пищеварения у холоднокровных животных [23]. Не исключается связь между подъемом рыб в толщу воды и их спом.

В Рыбинском водохранилище основная масса леща днем держится непосредственно над грунтом (рис. 45). Максимум численности (80–90%) приходится на собственно придонный горизонт и не зависит от плотности скопления в диапазоне от $0,7 \cdot 10^{-3}$ до $1,4 \cdot 10^{-2}$ шт/м². В толще воды (табл. 11) в основном встречаются неполовозрелые особи, а у дна все возрастные классы с явным преобладанием половозрелых рыб [67]. В Иваньковском водохранилище значительная масса леща в дневное время распределяется не только у дна, но и на 1–3 м выше. Непосредственно у дна осредоточивается не более 60–70% общей численности леща.

Таблица 11

Расстояние от грунта, м	Количество рыб, экз.	Размерные группы выловленных рыб, см	Средний размер рыб, см
3	545	12–41	28
5	58	11–39	24
7	41	10–31	18
10	17	10–24	18

В июне—июле через 2—3 ч после захода солнца значительная масса рыб поднимается от дна и диапазон вертикального распределения рыб по сравнению с дневным увеличивается в 2—4 раза, охватывая преимущественно нижние слои воды. В Ивановском водохранилище ночью часть рыб поднимается и в приповерхностные слои воды. Обычно чем крупнее особи, тем на меньшее расстояние они поднимаются вверх.

Приверженность леща, особенно старших возрастных групп, к придонным слоям воды в светлое время суток вполне объяснима особенностями его питания бентосом. Встречаемость леща днем в толще воды, вероятно, объясняется двумя причинами. Первая связана с переходом рыбы с одного участка на другой. Так, при суточных переходах на мелководье и затем обратно на русло лещ часто перемещается в средних и даже в поверхностных слоях воды, сплывая по течению или двигаясь против него [97]. Вторая причина может быть обусловлена тем, что определенное значение в питании леща, особенно его младших возрастных групп, имеют планктонные организмы. Преобладание в популяции леща в Ивановском водохранилище доли младших возрастных групп (до 82,4%) обуславливает более широкий диапазон его вертикального распределения в отличие от Рыбинского водохранилища, где в популяции много старших возрастных групп.

В отдельные периоды, например во время массового вылета хиромид, лещ активно питается ими, широко распределяется в толще воды, но это увеличение диапазона временное и не характерно для нагульного периода.

Лещ проявляет тенденцию к суточным вертикальным миграциям, но диапазон этих миграций ограничен. Рыба поднимается от дна после захода солнца, а утром опускается обратно. Основная масса леща держится в 1—5 м от дна только в темное время суток, когда освещенность минимальная. Известно, что лещ в темное время суток не питается [26]. Предположение о том, что ночной подъем леща способствует ускорению пищеварения [23], маловероятно, так как разница температур в придонных и поверхностных слоях в водохранилищах обычно составляет всего 0,5—1°.

Суточные вертикальные миграции совершает и другой типичный бентофаг волжских водохранилищ — ерш. Как и у леща, основная масса этих рыб обычно поднимается от дна всего на 1—5 м, однако мы неоднократно отмечали вылов ерша в ночное время непосредственно у поверхности воды. Анализ горизонта попадания ерша в высокостенные сети в оз. Плещеево показал, что ночью поднимающаяся от дна рыба перемещается в горизонтальном направлении. Об этом свидетельствует массовое попадание ерша в сети, выметанные по кругу, только со стороны встречного течения. Не исключено, что рыба просто сносится этим течением.

Интерес представляют и суточные вертикальные перемещения осетровых, традиционно считающихся типичными придонными обитателями.

Гидроакустические съемки и данные контрольных обловов показывают, что диапазон вертикального распределения осетров при миграциях в р. Волге охватывает почти всю толщу воды от придонных слоев до поверхности [68, 93]. При этом горизонт нахождения рыб в значительной степени определяется общей глубиной проходимого рыбой участка. В центральной части русла с глубиной более 15 м значительная масса осетров мигрирует в средних и верхних слоях воды. Вблизи склонов русла осетры чаще придерживаются придонных слоев. На равных участках Главного банка дельты Волги вблизи дна мигрирует около 70 % производителей.

Глубина, м	2-4	4-6	6-8	8-10
Количество рыб, %	2 (0-3)	8 (0-12)	17 (9-35)	73 (64-91)

Значительный диапазон вертикального распределения осетров нами был отмечен на одной из зимовальных ям, расположенной в стороне от русла. Как показали телеметрические наблюдения, зашедшие с русла в яму осетры снижали скорость с 1 до 0,1-0,3 км/ч и находились в толще воды от 9 до 19 м при максимальной глубине участка 19 м.

Глубина, м	2-5	5-10	10-15	15-17	17-18	18-19
Количество рыб, %	0	5	15	18	30	32

Еще больший размах вертикального распределения осетров мы наблюдали под плотинами гидроузлов в местах вынужденного задерживания рыб. Здесь осетры распределяются во всей толще воды как в местах массовой концентрации, так и на путях подхода к плотине. Нами обнаружено, что в ночное время диапазон вертикального распределения рыб существенно больше, чем в светлое время суток. При этом горизонт наибольшей плотности рыб в течение суток меняется: днем основная масса рыб концентрируется в придонных слоях, ночью — в толще воды, в 3-10 м от дна. Встречаемость осетров (%) дана в табл. 12.

Таблица 12

Глубина, м	Время суток, ч					
	22	2	6	10	14	18
2-5	0-7	2-11	0-5	0-5	0-3	0-8
5-10	12-23	7-35	0-16	0-14	0-19	0-15
10-15	18-30	22-37	8-22	0-9	0-21	0-18
15-20	25-37	19-29	35-40	22-38	17-40	32-41
20-24	20-32	17-25	40-50	50	50	50

Всплытие осетров от дна в толщу воды происходит постепенно после захода солнца. Утром рыба вновь опускается в придонные слои (рис. 46).

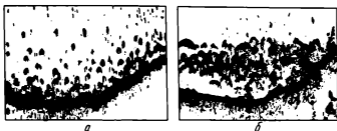


Рис. 46. Эхолокисы вертикального распределения осетров в нижнем бьефе Волгоградской ГЭС днем (а) и ночью (б)

Характерной особенностью поведения осетров в условиях вынужденного задерживания и высокой плотности под плотиной Волжской ГЭС имени XXII съезда КПСС являются резкие подъемы и выпрыгивания на поверхность воды. Проведенный подсчет количества всплесков в зоне наибольшей концентрации рыб показал, что в ночные, особенно в ранне-утренние часы, количество всплесков, т. е. выхода рыбы к поверхности, в 1,2–2 раза больше, чем днем. Это свидетельствует о ночном увеличении диапазона вертикального распределения осетров.

СУТОЧНЫЕ ГОРИЗОНТАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ РЫБ

Анализ попадания рыб в ставные сети в Рыбинском водохранилище показывает, что в вечернее время наибольшее объеживание рыб происходит со стороны пелагиали, утром — со стороны литорали [97]. Это свидетельствует о ритмичности горизонтальных перемещений рыб: вечером лещ, густера, плотва, окунь мигрируют в прибрежную мелководную зону, обычно на участки, занятые растительностью, а утром возвращаются на русловые участки или в углубления затопленной поймы. При этом лещ и густера на ровных участках мигрируют в поверхностных и средних слоях воды по течению, вдоль затопленных притоков — непосредственно у дна. Эти суточные миграции подтверждаются биотелеметрическими наблюдениями.

Характер суточных горизонтальных миграций по линии пелагиаль–литораль в значительной степени определяется погодными условиями. Наиболее массовые миграции в прибрежье после захода солнца происходят в летние теплые дни в штиль и при слабом ветре (рис. 47). При усилении ветра и соответствующем усилении волнения горизонтальные миграции рыб становятся менее четкими.

Основу мигрирующих стай в оз. Плещеево составляли плотва и

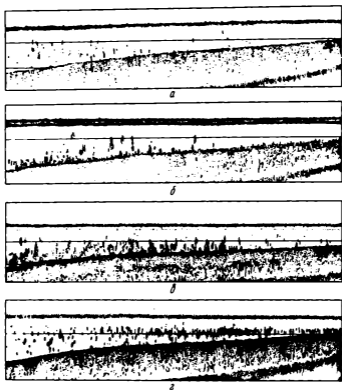


Рис. 47. Экозаписи распределения рыб в литорали оз. Пleshчево:

а — 13 ч; б — 19 ч; в — 21 ч; г — 23 ч

окунь. Отличительными особенностями этих видов рыб в оз. Пleshчево являются наличие среди них нескольких экологических группировок. Плотва и окунь, постоянно обитающие в литорали, питаются в основном фауной зарослей, в том числе планктонными и бентосными организмами. В открытой части озера, вдали от берега, обитают более многочисленные группировки тугорослых особей плотвы и окуня, основу питания которых составляет пелагический зоопланктон. Крупный окунь более 16 см в основном хищничает. Суточные горизонтальные миграции совершают особи из группировок с широким спектром пи-

тания. Менее четко выражены суточные горизонтальные миграции ерша и уклей, т. е. типичных бентофага и планктофага, имеющих более узкие, чем плотва и окунь, спектры питания.

В небольшом оз. Выштынецком (Калининградская область) были проведены визуальные наблюдения за поведением рыб в зоне зарослей [19]. Установлено, что плотва и окунь ежесуточно совершают подходы в прибрежные зоны с водной растительностью. Массовый подход плотвы происходит в ночное время (24—06 ч), а окуня — днем (12—15 ч) и вечером (21 ч).

Большой цикл подводных наблюдений за суточной динамикой поведения 20 видов рыб проведен на озерах Онтарио и Гурон [178]. Большинство видов рыб со снижением освещенности вечером мигрируют к мелководьям. Некоторые, наоборот, на отмели выходят только днем. Имеются виды, которые не совершают периодических горизонтальных миграций, а ограничиваются только вертикальными перемещениями. В прибрежных водах за счет вертикальных и горизонтальных миграций наибольшее количество рыб обычно отмечается в ночное время. Уход от хищников с открытых участков на прибрежные мелководья описан у гамбузий (*Gambusia affinis*). Экспериментально доказано, что выход на мелководья происходит у них почти по прямой линии не случайным поиском, а вполне ориентированно [186].

В условиях резкой термической стратификации и дефицита кислорода в небольших глубоководных озерах Баварии молодь карповых совершает суточные горизонтальные миграции с вечерним выходом из литорали в богатую кислородом пелагиаль [157]. Избегание молодь карповых открытых участков озера в светлое время объясняется высокой плотностью в озерах дневных хищников (как рыб, так и рыбадных птиц) и невозможностью теплолюбивой молодежи уйти в глубоководные слои воды с низкой температурой и дефицитом кислорода. Осенью с понижением температуры воды способность к горизонтальным миграциям по линии пелагиаль—литораль у этих рыб исчезает.

Подобный тип миграций отмечен у американского леща (*Notemigonus crysoleucas*). С наступлением сумерек при освещенности около 10 лк стаи этих планктофагов отходят от берега и распадаются [194]. После этого начинается интенсивное питание разнообразными, в основном *Daphnia*. Рыбы питаются в сумерки в самом верхнем слое воды (0—1 м от поверхности) в течение 1—1,5 ч. Ночью питание прекращается. Небольшое увеличение пищевой активности отмечается и на рассвете, когда рыбы откочевывают к берегу.

Суточные горизонтальные миграции происходят не только по линии пелагиаль—литораль. В реках возможны суточные миграции и вдоль реки. Так, в р. Печоре в осенний период хариус совершает периодические перемещения вдоль реки между соседними перекатами и углублениями. Ночью рыба отстаивается в яме, утром скатывается на 1—2 км на порожистые участки реки, где интенсивно питается, а к вечеру возвра-

щется в ту же яму [28]. Суточные кормовые миграции вдоль потока отмечены у форели в горных реках Средней Азии [59].

Итак, мы рассмотрели особенности суточных короткопериодных миграций рыб. Из приведенных примеров можно видеть, что суточные миграции (вертикальные и горизонтальные) в пресноводных водоемах так же широко распространены, как и в морях и океанах.

На морских планктоноядных рыбах убедительно показано, что вертикальные миграции имеют и пищевое, и оборонительное значение [31, 72]. Они обеспечивают максимальное использование кормовых ресурсов во всей толще воды.

Выше мы продемонстрировали, что и во внутренних водоемах суточные миграции рыб имеют такое же приспособительное значение.

Основным фактором, синхронно вызывающим массовые суточные миграции рыб в целом, является изменение освещенности в периоды восхода и захода солнца. Все остальные — характер (направление и скорость), диапазон миграций, массовость проявления — определяются экологическими особенностями вида и конкретными внешними условиями (прозрачностью воды, температурой, содержанием кислорода, течениями, плотностью хищников, наличием укрытий и т. д.).

СКОРОСТИ И ЭНЕРГЕТИКА ПЛАВАНИЯ РЫБ ВО ВРЕМЯ МИГРАЦИЙ

Миграционный цикл рыб характеризуется накоплением энергии во время нагула и ее расходом на рост, воспроизводство, перенесение неблагоприятных условий зимовки, а также на перемещение во время миграций. Диапазон этих перемещений у разных рыб различен. Наиболее ярким примером масштабности нерестовых миграций во внутренних водоемах обычно служат миграции проходных рыб, проходящих путь до 2–3 тыс. км.

Менее внушительны миграции пресноводных рыб в водоемах умеренных широт, но и здесь имеются примеры дальнедистанционных переходов рыб от места нагула и зимовки на нерест. Особенно это характерно для озерных рыб, размножающихся в притоках. Диапазон миграций рыб в значительной мере определяется размерами водоема. Если в крупных озерах и реках миграции рыб охватывают десятки–сотни километров, то в малых водоемах они нередко ограничиваются сотнями метров. Естественно возникает вопрос о том, какова скорость плавания во время миграций, от чего она зависит и каков при этом расход энергетических запасов рыбы.

СКОРОСТИ ПЛАВАНИЯ РЫБ

Рыбы, как и другие животные, способны развивать различные скорости движения. В наиболее общем виде скорости плавания можно унифицировать по показателям плавательной способности [91, 211, 285], которая характеризуется величинами скорости и длительности их выдерживания.

В графическом виде плавательная способность рыб может быть наглядно выражена в абсолютных показателях скорости и длительности плавания в логарифмическом отсчете в виде прямой линии (рис. 48).

Выделяют 3 зоны скоростей, отражающие основные экологические особенности плавания рыб: А — зона бросковых скоростей, Б — максимальных и В — зона крайсерских скоростей [91]. Экологическая значимость этих скоростей исходит из конкретной обстановки.

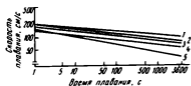


Рис. 48. Плавательная способность рыб [285]:

1 — камбала; 2 — форель; 3 — карп; 4 — окунь; 5 — карась

Фактическая скорость ($v_{\text{ф}}$) плавания рыб выражается как пройденный путь за единицу времени с учетом скорости и направления потоков воды, в которых рыба находится. Нередко вводится относительный показатель ($v_{\text{отн}}$) скорости плавания рыб, соизмеримый с их длиной тела (L)

$$v_{\text{отн}} = \frac{v}{L} \text{ (L/c)}.$$

Для анализа миграций наибольший интерес представляют скорости, которые рыбы могут поддерживать непрерывно в течение многих часов. Они относятся к зоне крейсерских скоростей. Экспериментально установлено, что более 1 ч рыбы могут выдерживать скорости не более 3–4 L/c.

В литературе часто используется понятие скорость миграции рыб, которая определяется как скорость перемещения относительно берега или дна без учета течения, в котором плавает рыба. Эта скорость может соответствовать истинной скорости плавания только в условиях стоячих вод, что встречается очень редко.

Сведения о скоростях миграций до недавнего времени оценивались только при визуальных краткосрочных наблюдениях за движением рыб в мелких прозрачных водоемах или в поверхностных слоях воды и по данным массового мечения. В последнем случае условно принималось, что путь между первичным и вторичным выловом рыба проходит по прямой линии и с равномерной скоростью. Это далеко не всегда соответствует действительности. Биотелеметрическими наблюдениями показано, что разница между фактическим путем и спрямленным расстоянием между началом и концом движения может превышать 100–200%. Условная равномерность движения рыб не отражает их задержки во время отдыха.

Скорость миграции проходных рыб обычно не превышает 50 км/сут. У пресноводных рыб они в 2–3 раза меньше (табл. 13). Скоростной характер миграции определяется экологическими условиями. Наиболее заметно уменьшается скорость рыб в эстуариях, в зонах смешения пресных и соленых вод. Как уже отмечалось выше, задержка здесь связана с адаптацией рыб к смене солёности воды. Вариации скоростей миграций даже одного вида весьма значительны. Так, у отдельных особей сырты в р. Висле они изменяются от 1 до 17, в отдельных слу-

чаях — до 111 км/сут. Средняя же скорость получается сравнительно небольшой — 6,4 км/сут [75]. Разделение этих рыб по скоростям миграций (1–3, 3–10 и более 10 км/сут) показало, что только 78,9–91,5 % нерестового стада способно за один сезон выйти на нерестилища, расположенные в самых отдаленных притоках, и участвовать в ближайшем нересте, преодолевая путь до 865 км.

Таблица 13

Вид	Район наблюдений	Скорость, км/сут	Источник
Сырть	р. Висла	1–17	[75]
	р. Нямунас	0,5–8,0	[75]
Щука	р. Миссагон (США)	До 20	[164]
Судак	р. Дунай	18	[261]
Налим	оз. Байкал	0,3–1,7	[127]
Лещ	р. Волга	1–3	[97]
Кумжа	реки Англии	До 15	[294]
<i>Tribolodon</i>	реки Японии	16–25	[297]
<i>Salminus</i>	р. Верхняя Парана	3–8	[184]
<i>Hilsa iliska</i>	р. Ганг	До 60	[251]
<i>Duopalatinus cmarginatus</i>	р. Сан-Франциско (Бразилия)	14	[252]
Лелоринус	р. Моги Гуасу	До 15	[242]
Нальма	р. Аляска	13,8	[150]

Биотелеметрические исследования в Средней Паране, выполненные нами в период массовых нерестовых миграций, показали, что рыбы наиболее активны в течение суток 8–12 ч. Средние за это время скорости движения рыбы без учета скорости встречного течения, достигающего местами 2 м/с, составили для крупных карповых рыб 0,3–0,4 м/с, для сомовых — 0,02–0,08 м/с (табл. 14). Наиболее активным пловцом оказался дорадо (*Salminus maxillosus*), способный со средней скоростью 0,4 м/с подниматься вверх на 15–16 км/сут. Сомовые рыбы проходят гораздо меньший путь — 1,6–2,4 км/сут. Миграции этих рыб к местам нереста начинаются в мае и продолжаются 4–5 мес. За это время рыбы могут пройти расстояние: дорадо — 1400–1500 км, сабало (*Prochilodus platensis*) — 920–1000 км и суруби (*Pseudoplatystoma coruseas* и *P. fasciatum*) — 150–220 км.

Сравнение наших данных 1981 г. с результатами массового мечения рыб обычными гидростатическими метками, произведенного в разных точках Параны и ее притоков в 1964–1966 и 1975–1977 гг. А. А. Бонетто с сотрудниками [158, 159], показало, что дорадо максимально удалялся от места выпуска на 720 км, сабало — на 355 км вверх и на 610–915 км вниз, т. е. на предельно допустимые физически расстояния рыбы не мигрируют. До 75–90 % всех меченых рыб было вторично поймано в разное время года в радиусе не более 50 км от мес-

Таблица 14

Показатели	Вид					
	сабало	дорадо	суруби	пати	армадо	бога
Число особей	9	2	3	2	1	2
Скорость движения вверх, м/с:						
максимальная	0,67	0,55	0,75	0,28	0,08	—
средняя	0,33	0,42	0,05	0,08	0,02	—
Скорость движения вниз, м/с:						
максимальная	2,9	1,7	0,92	0,38	1,8	1,1
средняя	1,0	1,1	0,42	0,25	0,97	0,58
Число часов активного движения:						
максимальное	17	12	16	19	—	—
среднее	10	9	12	9	8	13
Число периодов активности в сутки	2-3	2-3	2	1-2	1-2	1-2
Часы максимальной активности	6-10 16-20	6-8 18-20	2-6 18-20	6-10 21-23	8-9 20-22	2-8 20-22

та выпуска, что свидетельствует о существовании внутри их популяций, наряду с мигрантами, большого количества оседлых рыб.

В водохранилище Сальто-Гранде на р. Уругвай наибольшая скорость движения дорадо вдоль береговой линии в вечерние часы оказалась равной 0,3 м/с. Сабало здесь также перемещались с меньшей, чем в реке, скоростью (0,12 м/с) и оставались активными в течение большей части суток, уверенно поднимаясь вверх в район нерестилищ.

В определенных ситуациях, когда известны гидравлические особенности реки, по скоростям миграций представляется возможным ориентировочно оценить и истинную скорость плавания [141]. По данным мечения средняя скорость продвижения севрюги относительно берега в р. Куре составляет около 20 км/сут. На глубине нахождения мигрирующих рыб встречное течение составляет около 3 км/ч. Отсюда получается, что рыба должна развивать скорость 92 км/сут, или 1,06 м/с. Для кеты в р. Амур получены величины фактической скорости плавания 115 км/сут, или 1,33 м/с.

Скорость миграции проходных рыб в зарегулированных реках можно определить по максимуму их захода в рыбопропускные сооружения двух смежных гидроузлов.

На рис. 49 представлены графики пропуска проходных рыб через эти сооружения на Саратовском и Волгоградском гидроузлах за 1977 г. Можно видеть, что динамика захода сельди в оба сооружения сходна, но со сдвигом на 9 сут. Расстояние между гидроузлами известно. Отсюда получаем, что скорость миграции сельди составляет 48 км/сут.

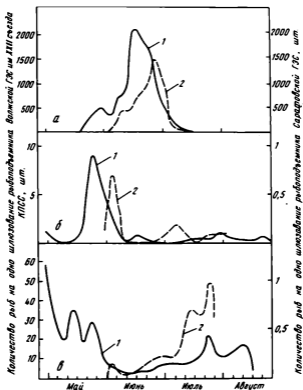


Рис. 49. Ритмика захода проходных рыб в рыбоподъемники смежных гидроузлов Волжской ГЭС имени XXII съезда КПСС (1) и Саратовской ГЭС (2):
 А — сельдь; Б — белорыбца; В — осетр

Подобное сравнение для белорыбцы дает величину 43 км/сут. В р. Волге до зарегулирования стока сельдь мигрировала со скоростью 20–36 км/сут [91]. При учете разницы скоростей течений до и после зарегулирования оказывается, что фактическая скорость плавания сельди в водохранилище вполне соответствует скорости на незарегулированной части реки.

Фактическая скорость плавания белорыбцы в абсолютных величинах получается примерно равной той, какая получена для сельди, од-

нако в относительных величинах у сельди она значительно больше, чем у белорыбицы (соответственно 3–4 и 1–1,5 L/c).

Иная картина отмечается для осетра. Графики пропуска представителей этого вида рыбоподъемниками одинаковы (см. рис. 49). Резкое возрастание пропуска осетра Волгоградским рыбоподъемником весной почти не отражается на работе Саратовского рыбопропускного сооружения. Это свидетельствует о том, что значительная часть осетров задерживается в водохранилище и не достигает плотины Саратовской ГЭС.

Обширный материал по фактическим скоростям плавания рыб во время миграций получен при биотелеметрических исследованиях. В табл. 15 представлены некоторые обобщенные данные скоростей плавания проходных рыб в абсолютных (м/с) и относительных (L/c) показателях [62]. Видно, что средняя скорость для большинства рыб в редких случаях превышает 1 L/c. Наибольшая величина, характерная для небольших отрезков времени (1 ч), у лососевых рыб достигает 3–4 L/c, у осетровых — 1–5 L/c.

Таблица 15

Вид рыб	Размер, м	Скорость движения рыб без учета течения, м/с	Скорость течения, м/с	Фактическая скорость плавания рыб (L — длина особи)	
				м/с	L/c
Осетр	0,8–1,3	0,7/0,15*	0,5–0,9	1,6/0,85	1,5/0,8
	0,8–1,3	0,9/0,33	0,2–0,3	1,2/0,5	1,1/0,5
Севрюга	0,7–1,2	0,7/0,12	0,3–0,6	1,3/0,46	1,3/0,45
Семга	0,5–0,7	2,2/0,25	0,1–0,4	1,6/0,55	4,3/0,9
	0,5–0,7	1,2/0,1	0,6–0,9	2,1/0,8	3,5/1,3
Чавыча	0,6–0,8	2,0/0,75	0,15–0,6	2,6/1,1	3,7/1,4
Нерка	0,6–0,7	1,7/0,46	До 0,3	2,0/0,7	3,1/1,1
Шад	0,4–0,5	—	0,6–0,8	2,5/0,73	6,7/2,8
Угорь	0,7–0,8	0,8/0,4	До 0,3	1,1/0,5	1,7/0,7

* В числителе — максимальные, в знаменателе — средние величины.

В табл. 16 приведены данные по миграции семги на одних и тех же участках Нижнетуломского водохранилища.

Индивидуальные различия в подвижности рыб варьируют от 0,47 до 1,2 L/c. При биотелеметрическом наблюдении за семгой и осетром во время анадромной миграции мы обнаружили, что абсолютные скорости плавания рыб возрастают при увеличении скорости встречного течения. Увеличение фактической скорости плавания обычно происходит по мере возрастания течений до определенных величин: для семги в нижнем течении р. Туломы — до 0,8 м/с, для осетра на Нижней Волге — до 0,9–1,1 м/с, на Средней Волге — 0,5–0,8 м/с. Возрастание скорости по-

Таблица 16

Длина рыбы, м	Продолжительность движения, ч	Пройденный путь, км	Фактическая скорость плавания (собственное перемещение + преодоление встречного потока), Л/с*
0,53	5	5,7	0,97
0,55	4	3,85	0,81
0,58	7	5,45	0,71
0,6	24	20,88	0,73
0,65	5	1,95	0,47
0,65	17	21,0	0,83
0,62	2	4,3	1,2
0,71	12	20,1	0,9
0,75	6	6,3	0,64
0,8	3	2,55	0,55

* Скорость встречного течения 0,1—0,3 м/с.

токов выше этих величин приводит к уменьшению скорости плавания рыб. Более того, этот процесс обычно сопровождается изменением курса движения рыб, уходом их в зоны с меньшими течениями. Нередко отмечалось, что при встрече сильного потока воды мигранты обходят его стороной или, если это представляется возможным, передвигаются вверх галсами. Галсовидное движение определяется сочетанием активного подъема рыб вверх и их сноса течением. Обычно в результате такого перемещения рыба оказывается в зонах с замедленными потоками воды, в которых она и продолжает дальнейшее движение.

В местах с малыми скоростями течений, например в водохранилищах, скорость продвижения вверх относительно берега несколько возрастает, но при учете встречных потоков оказывается, что истинная скорость плавания рыб заметно уменьшается (рис. 50).

При ярко выраженном градиенте, например, под плотинами гидроузлов осетры предпочитают пограничные с основным потоком участки, где скорости течения составляют 0,5—1,0 м/с. Отдельные особи нена-

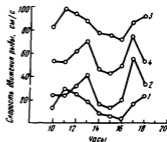


Рис. 50. Скорости плавания осетров относительно берега с учетом (3, 4) и без учета (1, 2) встречного течения в реке (1, 3) и водохранилище (2, 4)

долго заходят и в основной поток (1–2 м/с), идущий от работающих агрегатов гидроузла. Положительная связь между скоростями течений и плавания рыб обнаруживается и перед заходом в нерестовые реки. На примере шзд показано, что эта связь всегда положительна и несколько возрастает в светлое время суток по сравнению с ночью: соответственно 0,206–0,349 и 0,083–0,257 при $P < 0,01–0,5$ [176]. Малые величины связи свидетельствуют о том, что помимо течений на скорости плавания влияют и другие факторы, прежде всего условия ориентации на свою нерестовую реку.

В местах концентрации мигрантов, или условно местах отдыха, обычно скорости течения небольшие. Наблюдения на одном из таких участков на Нижней Волге показали, что и здесь рыба не стоит неподвижно на одном месте, а постоянно перемещается в самых различных направлениях, однако скорость ее плавания в 5–10 раз меньше, чем при активном подъеме вверх по реке.

Скорости плавания пресноводных рыб во время миграций в водохранилищах и озерах обычно значительно меньше, чем у проходных рыб в реке. Наблюдения за нерестовой миграцией леща, щуки, судака и плотвы в Рыбинском водохранилище показали, что в начале миграционного периода (начало–середина апреля) движение рыб происходит с небольшими скоростями, в редких случаях превышающими 0,2 м/с, в среднем 0,05 м/с. В мае миграционная активность возрастает, средние скорости плавания производителей леща и плотвы повышаются до 0,08 м/с. Возрастают и вариации скоростей движения рыб. Их диапазон составляет 0,005–0,8 м/с. Весной увеличивается и длительность активных перемещений рыб. В июне скорости плавания рыб вновь несколько уменьшаются. Во все сезоны года высокие скорости (более 0,2 м/с) рыбы развивают в короткие отрезки времени (0,5–1 ч). Чаще скорость рыб составляет 0,05–0,1 м/с.

Судак в нерестовом притоке Рыбинского водохранилища за 1 сут проходил вверх расстояние 0,5–1 км. Фактический путь рыб был в 1,5–2 раза больше спрямленного расстояния между точками начала и конца прослеживания. Фактическая скорость плавания (т. е. с учетом встречного течения, скоростью 0,05–0,1 м/с и остановок рыб) в среднем для 14 особей судака составила 0,2 м/с.

Телеметрические наблюдения в оз. Плещеево показали, что при смещении из устья нерестового притока в озеро скорость возвращения леща обычно небольшая. С расстояния 2–2,5 км рыба возвращается в район устья притока через 1–5 дней. Течения в озере слабые. Их направление в значительной мере определяется ветровыми условиями. Эти течения не определяют скорости плавания рыб, которая не превышает 0,1–0,15 м/с. В среднем для 4 особей в светлое время суток скорость плавания составила 0,045 м/с или около 0,1 L/c.

Интересно сравнение скоростей плавания рыб во время миграции и нагула. Наблюдения (до 20 сут) за перемещениями леща в Рыбино-

ком водохранилище показали, что летом в период нагула скорость плавания рыб колебалась от 0,05 до 0,5 м/с, в среднем составляя 0,1 м/с, или 0,15 л/с [54]. Видно, что скорости рыб во время миграций значительно выше, чем во время нагула.

Таким образом, в условиях слабой проточности скорости плавания пресноводных рыб в редких случаях превышают 0,5 л/с, чаще составляют около 0,1 л/с.

В реках пресноводным рыбам приходится преодолевать сильные потоки воды. Примером может служить миграция плотвы в протоках оз. Чаны. Здесь производители плотвы длиной 8,6–20,3 см (при средней длине 13,5 см и массе 45 г) мигрируют на нерест в потоках, скорость которых около 1 м/с [32]. Скорость плавания этих рыб должна превышать 8 л/с, а для мелких особей – 10 л/с. В одном из притоков Нижне-Тулумского водохранилища мы наблюдали миграцию стаяк ряпушки, размеры которой не превышали 10–15 см, в местах со скоростью течения до 0,8 м/с. Фактическая скорость этих рыб достигала 9–10 л/с. Сравнительно высокие скорости плавания мы отмечали в р. Даугаве и у сырты, оснащенной ультразвуковыми передатчиками. Отдельные особи длиной 27–30 см продвигались вверх против течения, имевшего скорость 0,6–0,8 м/с. Вероятно, рыбы были способны преодолевать и более высокие скорости потоков воды, но передатчики-метки, закрепленные на спинной части тела, ограничивали их возможности. Истинная скорость плавания двух рыб, оснащенных передатчиком, составила 0,9–1,1 м/с или 3–4 л/с. Такой высокий темп плавания рыбы выдерживали не более 1 ч, после чего происходил их снос или уход под берег с замедленным течением.

Особенно высокие скорости плавания вынуждены развивать мелкие рыбы на порожистых участках реки. Проходная рыба айю (*Plecoglossus altivilis*), уже достигнув длины тела около 7 см, мигрирует в небольшие речки, где откладывает икру на каменистые грунты сильнопроточных участков. Часть рыб успешно преодолевает потоки со скоростью 0,5–0,6, подчас до 1 м/с [285]. Скорость плавания рыб в таких условиях превышает 10 л/с. В рыбоводных целях предлагается увеличить плавательную способность рыб заводского воспроизводства путем их тренировки в течение нескольких дней в потоках воды со скоростью 0,5–0,6 м/с. Это повысит возможности айю к освоению нерестовых угодий по всей длине реки.

Многие рыбы совершают миграции стаями или косяками. Для того чтобы стая сохраняла свою целостность, составляющие ее особи должны развивать одну и ту же скорость. У сельди-пузанка в дельте Волги относительная скорость движения разноразмерных рыб из одной и той же стаи колеблется от 3 до 5 л/с. Исходя из того, что мелкие рыбы быстрее утомляются и отстают от основной части стаи, можно сказать, что при высоких скоростях движения однородность состава отдельных мигрирующих стай и косяков определяется прежде всего их плавательной способностью.

Выше мы анализировали скорости плавания рыб преимущественно в период анадромной нерестовой миграции, требующей большого расхода энергии. Значительно меньше наши знания о скоростях плавания рыб при других типах миграций — нагульных и зимовальных. Например, на осетровых установлено, что отнерестившиеся производители вниз совершают миграции, имеющие активно-пассивный характер [97, 143]. Движение этих рыб происходит неравномерно: отмечаются кратковременные периоды резкого возрастания подвижности рыб, во время которых рыба развивает скорости большие, чем у попутных течений. Чаше движение покатников происходит более замедленно. Так, для 12 прослеженных нами отнерестившихся осетров скорость плавания оказалась равной 0,15 м/с при скорости течения 0,4—0,8 м/с. Эта скорость отражает не миграцию, а их нагульные перемещения с одновременным скатом вниз по течению. На отдельных участках реки, обычно в ее стержневой части, длительное время скорость ската рыб практически не отличается от скорости течения. Можно сказать, что в эти периоды рыба пассивно дрейфует в потоке.

В Рыбинском водохранилище скат отнерестившихся производителей щуки, леща, судака происходит более замедленно. Многие рыбы вблизи нерестилищ вообще задерживаются на несколько дней и даже недель, активно здесь питаются.

Также невысока скорость плавания рыб и во время зимовальных миграций. Подчас даже трудно выделить этот тип миграций, и прежде всего за счет низкой двигательной активности рыб. Наши биотелеметрические наблюдения за лещом в октябре — начале ноября показали, что при понижении температуры воды до 5—8°С рыба из притоков постепенно скатывается в сублитораль водохранилища, затем часть особей уходит в открытые плесы со скоростью 0,2—2 км/сут.

РИТМЫ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ РЫБ

Во время миграции, как и в другие периоды жизни, у рыб прослеживается суточная ритмика двигательной активности. Она обусловлена чередованием периодов активности и покоя. В физиологическом понятии покой рыб характеризуется как "предсон", или простейшая форма сна. Экспериментально установлено, что в покое у рыб уменьшаются частота дыхания, сердечные сокращения, минимальная величина обмена.

Телеметрическими наблюдениями установлено, что у одних мигрирующих рыб периоды покоя, или временное прекращение миграции, в течение 1 сут проявляются периодически, у других — нерегулярно. Очень часто вместо покоя у мигрантов отмечается резкое уменьшение движения, но не до полной остановки. По характеру активности выделяют 4 группы рыб: дневные, ночные, сумеречные и рыбы с круглосуточной активностью [91].

Рыбы, активные днем, мигрируют при освещенности в сотни—тысячи люкс, ночью — в темное время суток — от захода солнца до восхода. Рыбы с сумеречным типом активности наиболее подвижны в утренние и (или) вечерние часы, в периоды изменения уровня освещенности. И, наконец, у рыб с круглосуточным типом активности интенсивность миграции одинаково происходит как днем, так и ночью.

Наглядный пример суточных ритмов миграционной активности могут дать материалы по заходу рыб в рыбопропускные сооружения на гидроузлах со стационарным режимом работы, т. е. с таким режимом, при котором в нижнем бьефе в разное время суток не происходит резких изменений гидрологических условий, определяющих условия ориентации на вход в рыбопропускное сооружение.

Анализ захода рыб в рыбопропускные сооружения на гидроузлах р. Кубани показывает, что сом проявляет типично ночной ритм активности, лещ и рыбец — сумеречный, а сельдь — дневной (рис. 51). Заход севрюги происходит преимущественно ночью, однако бывает и в дневное время.

Телеметрическими наблюдениями за миграцией различных видов рыб установлено, что большинство пресноводных рыб наибольшую скорость плавания развивают в периоды восхода и захода солнца. Однако максимум активности у разных видов наблюдается при различных уровнях освещенности: в момент нарастания активности щуки и леща она равнялась 1—100 лк; вечерний спад активности происходил при освещенности на поверхности воды 1—10 лк. Судак активен при освещенности 0,1—10 лк, налиим — при еще более низких показателях.

Суточная ритмика активности осетров и севрюги имеет более сложный характер, в значительной мере определяемый условиями проходимых участков [97]. Однако в обобщенном виде и у них наибольшая активность приходится на ночной период с некоторым возрастанием в утренние и особенно в вечерние часы. В эстуариях р. Мейн (США)

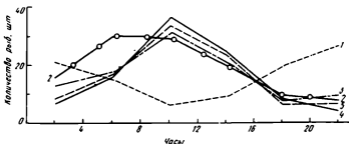


Рис. 51. Ритмика захода рыб в Федоровский рыбопропускной шлюз:

1 — севрюга; 2 — сом; 3 — лещ; 4 — рыбец; 5 — сельдь

тупорылый осетр проявляет круглосуточный ритм активности без заметного выделения периодов ее повышения [232].

Суточная ритмика миграционной активности семги в Нижне-Тулском водохранилище также в значительной степени определяется освещенностью в условиях полярного дня. Когда освещенность в ночное время не уменьшалась менее 5—10 лк, рыбы успешно мигрировали вверх круглосуточно. В августе в ночное время, когда освещенность уменьшалась до долей люкса, рыба прекращала миграцию и возобновляла движение только с восходом солнца. При этом в дневные часы скорость миграции рыб была в 1,2—2 раза меньше, чем в периоды восхода и захода солнца.

Суточная ритмика миграции рыб, видимо, незначительно отличается от ритмики их активности в периоды нагула. Особенно четко это показано на леще Рыбинского водохранилища. И в зимний, и в летний периоды наибольшая активность этих рыб приходилась на утро и вечер [101].

Продолжительность периода активного движения рыб во время миграций варьирует в больших пределах: у леща и щуки — от 8 до 15 ч, у судака — от 4 до 11 ч. При низкой активности у этих рыб нередко наблюдается и полная остановка. Наблюдения за двумя осетрами в Волгоградском водохранилище показали, что их полная остановка отмечается в среднем на 3 ч в сутки.

ЭНЕРГЕТИКА ПЛАВАНИЯ РЫБ

В процессе эволюции у большинства рыб выработались различные приспособления анатомического, морфофизиологического, биохимического характера, направленные на снижение сопротивления воды при движении, улучшение гидродинамических качеств, обеспечивающих минимизацию энергозатрат на движение. В первую очередь это относится к форме тела и строению ее внешнего покрова.

Среди рыб, совершающих дальнедистанционные миграции, имеются особи с различными гидродинамическими показателями. Придонные рыбы, среди которых имеются представители дальнедистанционных мигрантов, обычно характеризуются ухудшением показателей этих качеств [4]. Биомеханический подход к строению тела и специфике плавания позволяет выделить у рыб несколько типов формы тела, оптимально приспособленных к различным режимам плавания: непрерывному, или крейсерскому, бросковому и маневренному. Большинство рыб по форме тела занимают промежуточные положения между этими тремя узкоспециализированными категориями, обладая "средними способностями" к крейсерскому, бросковому и маневренному плаванию.

Все это свидетельствует о том, что приспособления внешнего строения рыб, их формы тела обусловлены спецификой повседневной жизни,

питанием, защитой от опасности, условиями размножения и лишь частично направлены на оптимизацию плавания рыб во время миграций.

Лучшие гидродинамические качества проявляются у рыб, совершающих длительные и утомительные анадромные миграции и не пополняющих запасов энергии во время этих миграций. Это прежде всего проходные рыбы (осетровые, сельдевые).

Среди осетровых наилучшим пловцом является севрюга. Улучшению гидродинамических показателей этой рыбы способствует не только форма тела, но и ее рострум как одно из приспособлений снижения лобового сопротивления [4]. Меньшая мощность, которую может развивать севрюга по сравнению с осетром или белугой, в значительной мере компенсируется улучшением гидродинамических показателей, обеспечивающих ей успешную миграцию в условиях сильного встречного течения в период весеннего паводка. У молодых особей гидродинамические показатели тела значительно хуже, чем у взрослых. Установлено, что длительность выдерживания определенной скорости плавания зависит от степени зрелости половых гонад [91]. Анализ половой структуры исследованных нами групп мигрирующих рыб (лещ, судака, плотвы) в Рыбинском водохранилище показал, что у них нет заметных различий в скоростях плавания во время нерестовой миграции. Вероятно, это объясняется тем, что в условиях слабопроточного водоема скорости рыб обычно небольшие и гидродинамические показатели не определяют условия плавания в целом. Приход первыми на нерестовые участки самцов, вероятно, обусловлен не различиями в скоростях плавания, а различным влиянием на миграционную активность температурных условий. В условиях быстрых речных потоков половые различия в скоростях миграций рыб, вероятно, как раз за счет гидродинамических показателей проявляются более четко. Известно, например, что тяжелые икранные самки осетровых выбирают участки с замедленными течениями. Более того, продолжительность малоактивных периодов у самок почти в 3 раза больше, чем у самцов [97]. Все это и определяет более высокую скорость плавания самцов осетровых рыб и раннее достижение ими нерестилищ.

Среди других приспособлений внешнего строения рыб, минимизирующих затраты на преодоление сопротивления водной среды, следует отметить особенности чешуйного и слизевого прокровов тела.

Хотя и велико разнообразие форм тела рыб, в основе их локомоторной функции лежат одинаковые принципы: поступательное движение рыб осуществляется за счет волнообразных (ундуляционных) движений тела, а также гребных и волнообразных движений плавников. Спинные, брюшные и грудные плавники обеспечивают в основном замедленные перемещения рыб, а также их маневренность. При длительном интенсивном движении наибольшая сила тяги создается пропульсивными элементами задней части тела, путем его быстрого разгибания с упором на хвостовой плавник. Такое движение характерно для большинств-

ва рыб, совершающих более или менее длительные миграции.

Скорость движения рыб (v) в значительной степени определяется размерами тела (L), частотой (f) и амплитудой колебаний тела (угревидный способ плавания) или хвостового плавника (скомбриодный способ плавания). Связь между этими параметрами выражается известным уравнением

$$v = \frac{3}{4} [L (f - 1)].$$

Зависимость между частотой ундуляции и скоростью движения определяется также и формой тела. Прямолинейная зависимость частоты ударов хвоста и скорости плавания во время миграций сохраняется преимущественно при устойчивом крейсерском режиме движения (рис. 52).

Волнообразные движения тела рыб обусловлены работой мышечного аппарата, состоящего из красных и белых мышц, расположенных вдоль осевой линии тела. Имеются функциональные различия между этими мышцами: красные обеспечивают движение рыб при длительных устойчивых режимах, белые отвечают за развитие высоких скоростей плавания [34, 74]. Работа красных мышц строго синхронизирована с ундуляционными движениями тела рыб, в то время как работа белых мышц носит нерегулярный характер.

В настоящее время установлено, что при крейсерском плавании в работе участвуют как красные, так и белые мышцы. При этом красные мышцы работают при скоростях 1–1,5 L/c, в то время как белые подключаются при скоростях свыше 2 L/c [34, 213]. Оптимум работы первых приходится на нижние величины крейсерских скоростей, вторых — на верхние. Имеется зона наибольшей результативности совместной работы обоих типов мышц, при которой отмечается и минимизация расхода энергии на продвижение. Например, для хариуса длиной 30–35 см — это диапазон скоростей 47–77 см/с.

При оптимальном согласовании работы белых и красных мышц, т. е. в диапазоне верхних величин крейсерских скоростей, проявляется

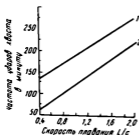


Рис. 52. Зависимость скорости плавания от частоты ударов хвоста [274]:

1 — окунь; 2 — лосось

отмеченная выше линейная зависимость между частотой ударов хвоста и скоростью плавания рыб [34]. На примере карпов показано, что при понижении температуры белые мышцы подключаются в работу на движение при меньших скоростях, обеспечивая таким образом сохранение крейсерских скоростей на одном уровне при резких изменениях температуры [223].

Длительное движение в постоянном режиме крейсерских скоростей во время миграций в значительной мере определяется способностью мышц к неустойчивой скорости сокращения, при которой в период пауз работоспособность мышц полностью восстанавливается без накопления в них продуктов обмена. Неустойчивый период сокращения мышц обычно превышает предельные величины на порядок, составляя 0,25–0,5 с, или в частоте ударов хвоста 2–4 Гц. Биотелеметрические наблюдения в природных условиях показали, что как при обычном плавании, так и во время миграций частота ударов хвоста редко превышает 2–3 Гц, что соответствует скорости плавания около 1 L/c [262], при которой в тканях не возникает дефицита кислорода. Таким образом, средняя скорость движения во время миграций, равная 1 L/c, обеспечивает наиболее оптимальную работу мышц рыбы при длительном плавании.

Успех в осуществлении дальнедистанционных нерестовых миграций определяется рядом физиологических, биохимических, морфологических и поведенческих характеристик самой рыбы, обеспечивающих накопление необходимого запаса энергии и экономное ее расходование во время движения. Нельзя забывать, что после миграции мигранты должны иметь необходимый ресурс энергии для эффективного осуществления процесса воспроизводства, а для полициклических видов рыб еще и для возвращения обратно в зону нагула. Очевидна необходимость запаса энергии и для зимовальных миграций, после которых рыбе предстоит перенести период неблагоприятных условий зимовки. Основная энергия, расходуемая на продвижение и поступающая из жиров, составляет в общем энергетическом балансе 60–80% [162]. Поэтому у многих рыб начало миграций тесно связано с достижением ими максимальных показателей упитанности и жирности. Так, аральский лещ мигрирует на зимовальные места с достаточно высоким коэффициентом упитанности — около 3 по Фультону [82]. Для лососей, совершающих дальнедистанционные миграции, предложен показатель "миграционного потенциала", в котором наряду с морфофизиологическими параметрами учитывается и коэффициент упитанности [142]. Содержание жира может быть одним из показателей начала нерестовой миграции сельди [181].

На примере сига показано, что время полового созревания и вступления рыб в нерестовое стадо определяется как размерно-весовыми показателями, так и уровнем жировых запасов [113]. Особи созревают и готовы к очередному циклу размножения только после того, как

набран достаточный запас жира. Коэффициент общей жирности определяет год созревания этих рыб. Он специфичен для каждой экологической формы сига. В Чунозере (Кольский полуостров) готовность к очередному циклу размножения отмечается при жирности 1 %, в озере Севан — около 3 %. Соответственно степени готовности к размножению осуществляется и нерестовая миграция: более жирные и созревшие особи осуществляют выход на нерестилища, тощие и несозревшие пропускают миграцию.

Необходимость создания резерва энергии для осуществления миграции усугубляется еще и тем, что питание, т. е. и восполнение энергии, во время миграций резко уменьшается по сравнению с нагульным периодом или прекращается совсем. Следует, однако, отметить, что в большей степени это относится к проходным рыбам. Многие пресноводные, нерестящиеся весной рыбы после утомительной зимовки способны довольно интенсивно питаться и во время нерестовых миграций, и в преднерестовый период вблизи или непосредственно на нерестилищах. Так, в нерестовых скоплениях, образующихся в устье и низовьях нерестовых притоков верхневолжских водохранилищ, активно питаются плотва и окунь. Однако кормовые условия в этот период существенно хуже, чем летом. Поэтому индексы наполнения кишечника рыб относительно небольшие.

Непосредственно на нерестилищах интенсивно откармливается корюшка, восполняя энергию, израсходованную в период зимовки и нерестовой миграции [105]. За несколько дней интенсивного питания жирность корюшки может возрасти в 1,5–2 раза, обеспечивая предстоящие затраты на процессы икротетания. Преднерестовое питание отмечается и у некоторых морских рыб [139].

Дальность нерестовых миграций в реках в значительной мере определяется размерами рыб: наиболее дальние переходы характерны для крупноразмерных рыб, обладающих большим запасом энергии. На примере лососей рода *Salmo* известно, что в большие реки, где расстояния от устьев до нерестилищ наибольшие, заходят более крупные и упитанные производители [8]. Для характеристики размеров анадромных мигрантов целесообразно использовать не только протяженность их пути, но и скорость встречных течений, которая также определяет расход энергии на продвижения. Скорость течения в горных реках в общем виде определяется градиентом уровня воды между начальной и конечной точками миграций. В связи с этим определенный интерес представляет введение в экологический анализ величины углового перемещения, равной произведению протяженности миграций на угол наклона русла реки [131]. Элементы характеристики миграционного пути лососей и средняя масса производителей по разным бассейнам [131] приведены в табл. 17. Связь между размерами рыб, содержанием жира в их теле и протяженностью миграций четко прослеживается и у проходных каспийских сельдей [82].

Таблица 17

Река	Длина пути, км	Падение уровня, м	Угловое пере- мещение, м · град	Масса рыб, кг
<i>Ладожское озеро</i>				
Вуокса	30	2,7	170	2,9-3,0
Хитоло	60	80	3600	3,5
Тулокса, Видлица	62	76	4100	3,8
Свирь	200	25	1400	3,7
Пеша с Урьей	257	135,5	7600	6,9-7,1
Оять	250	196	9500	
<i>Онежское озеро</i>				
Андомы	60	67	4000	4,7
Шуя	208	107	6240	5,4-6,9
Водла	187	102	5980	7,0
<i>Балтийское море</i>				
Нева	74	4,5	270	6-8
Луга-Оредеж	336	69	4200	10
Нарва	17	9	510	10-11
<i>Балое и Баренцево моря</i>				
Поной	100	116	6440	4,1
Нива	35	127	7350	5,9
Печора	1643	144	8250	7,2
<i>Каспийское море</i>				
Курь у Ахалциха	1260	1060	63000	15-13
Курь-Арагес	1000	2000	117000	-

Необходимость накопления больших энергетических запасов в основном характерна для рыб, совершающих нерестовые и зимовальные миграции. Нагульные миграции отнерестившихся производителей и молоди многих рыб совершаются с попутными течениями и поэтому в меньшей степени связаны с необходимостью больших запасов энергии. В ходе этих миграций рыбы обычно активно питаются и основная часть энергии идет на рост, так как энергетическая проблема продвижения в значительной степени разрешается использованием попутных течений. У некоторых рыб, например угрей, нагульная миграция направлена против течения, от устья реки в ее верховья или притоки. Однако скорость подъема рыб по реке сравнительно небольшая, отмечаются длительные их задержки на определенных участках реки. Угри избегают стремительных потоков воды, предпочитая участки с замедленными скоростями течений. Диапазон миграций этих рыб весьма различен: одни особи задерживаются в низовьях реки, другие достигают ее верховий, переходя по системе протоков в озера, малые реки. Эти перемещения угрей отражают не строго направленные миграции на

конкретные места нагула, а их расселение по всей системе реки и прилегающих к ней водоемов бассейна.

За счет расхода энергетического вещества во время зимовальных и нерестовых миграций у мигрантов уменьшается содержание жира в теле, а также их масса. Так, содержание жира у кеты уменьшается с 9,19–11,28 % при заходе в р. Амур до 3,04–3,39 % при выходе на нерестилища, у белорыбицы в р. Волге соответственно от 21 до 2 %, у усача в Аральском море — от 15 до 1–2 % [82]. Сельдь шэд за время миграции в р. Коннектикут (США) теряет в массе 44–51 % [224]. У нее на миграцию расходуется от 50 до 70 % доступных белков и липидов. Величина затрат энергии зависит от пола и размера рыб: наиболее истощаются мелкие самцы [183]. При низких температурах отмечается наименьший расход энергии. Возможно это одна из причин того, что самцы мигрируют на нерест обычно раньше самок и при более низких температурах.

Первые количественные измерения расхода энергии по изменению химического состава тканей рыбы были проведены еще в 20-е годы у кеты, мигрирующей в р. Амур. Оказалось, что на каждые 50 км пути рыба затрачивает 25–29 ккал в пересчете на 1 кг живой массы ($104–121 \cdot 10^3$ Дж/кг) или на единицу времени движения — 1,1–1,2 ккал/(кг · ч) ($4,6–5 \cdot 10^3$ Дж/кг) [141]. На преодоление всего миграционного пути (1200 км) кета затрачивает $\frac{3}{4}$ запасов энергии. Перерасчет на интенсивность обмена показывает, что отношение активного обмена к стандартному (или обмену покоя) у кеты составляет 7,6 для самцов и 7,9 для самок [15].

Исследованиями последних лет установлено, что затраты на плавание в крейсерском режиме у рыб разных видов, в том числе и пресноводных, колеблются в пределах 2–7 ккал/(кг · ч) [$8,4–29,3 \times 10^3$ Дж/(кг · ч)], в то время как в покое эти затраты не превышают 0,2–1 ккал/(кг · ч) [38], или в единицах удельных мощностей эти величины соответственно равны 2,4–8,4 и 0,24–1,2 Вт/кг.

У миног, совершающих дальнедистанционные миграции, затраты на плавание составляют 0,41 ккал/кг на 1 км пути ($10^3 \cdot 1,7$ Дж/кг) [154] или при учете средней скорости плавания 0,1 ккал/(кг · ч) [$0,4 \times 10^3$ Дж/(кг · ч)], т. е. значительно ниже, чем у мигрирующих рыб. Низкие затраты на движение у миног определяются малыми скоростями плавания — около 0,1 л/с, спецификой их поведения, выбором защитных зон для перемещения. Для 140 км участка одной из рек Канады рассчитано, что затраты самцов несколько выше, чем самок, соответственно 300 ($12 \cdot 10^5$ Дж) и 260 ккал ($11 \cdot 10^5$ Дж). Более экономное расходование энергии во время миграции, вероятно, имеет приспособительный характер, так как у них во время нереста расход энергии выше, чем у самцов, в 2 раза, соответственно 856 ($36 \cdot 10^5$) Дж и 451 ккал ($1,9 \cdot 10^5$ Дж). Общие затраты на миграцию и нерест у миног достигают 54 % общего запаса энергии.

Известно, что с увеличением скорости движения растет потребление организмами кислорода, эквивалентно отражающего затраты энергии. С ростом скорости плавания кислородный запрос организма становится выше уровня потребления, когда возникает кислородный долг. В диапазоне интересующих нас крейсерских скоростей доля анаэробного метаболизма незначительна — около 5% общих энергозатрат [290]. Следует ожидать, что наиболее устойчивый режим плавания во время длительных миграций должен происходить без накопления кислородного долга, т. е. при минимальном анаэробном метаболизме.

Для рыб, совершающих миграции, важное значение имеет оптимальность плавания относительно расхода энергии. В данном случае под оптимальностью понимается выбор рыбой в конкретных условиях такой скорости плавания, при которой происходит наименьший расход энергии, обеспечивающий достижение конечной цели миграции, в случае нерестовых миграций — это своевременный выход на нерестилища и воспроизводство.

На примере 3 видов рыб (хариуса, нерки, форели) показано, что наибольший коэффициент полезного действия отмечается в верхней части диапазона крейсерских скоростей, составляющих 1–3 L/c [74, 290]. Формирование КПД на крейсерских скоростях обеспечивается работой красных мышц за счет аэробного метаболизма без накопления кислородного долга [34]. При ускоренном движении возрастает анаэробный метаболизм, в мышцах накапливается молочная кислота, появляется кислородный долг. Так, у форели доля энергии анаэробного метаболизма при скорости от 2,3 до 7 L/c увеличивается почти в 7 раз [298]. При замедлении плавания до диапазона крейсерских скоростей (≈ 1 L/c) кислородный долг уменьшается, постепенно снижается концентрация молочной кислоты и рыба входит в более оптимальный режим плавания.

Показано, что оптимальная скорость плавания 1 L/c возможна при общем обмене, равном удвоенному стандартному обмену [162, 286, 290]. Интересно отметить, что это положение сохраняется у рыб и во время их произвольного плавания [144]. Более того, рацион рыб во время нагула в энергетическом выражении также часто оценивается как удвоенный стандартный обмен [15].

Исследования размерно-весовых показателей форели, содержащейся в течение 3–4 нед в проточных бассейнах с различной скоростью течения, показали, что скорость плавания рыб 1 L/c соответствует наиболее оптимальным условиям их роста [188]. Выше было показано, что такая скорость соответствует оптимальному режиму сокращения мышц при длительном плавании, т. е. способствует оптимизации различных элементов жизнедеятельности особи.

Принцип оптимизации, видимо, должен соблюдаться и при выборе рыбой скорости встречного течения. Теоретически при имеющемся запасе энергии производители лососей не в состоянии достичь наиболее

отдаленных нерестилищ, если они будут плыть постоянно в сильных встречных потоках воды. Естественно ожидать, что маневрирование должно происходить путем выбора скорости встречного течения ($v_{\text{теч}}$), соответствующего минимизации расхода энергии на продвижение в пределах оптимальной скорости плавания ($v_{\text{опт}}$) рыб. Исходя из положения, что во время анадромных миграций во встречных потоках воды $v_{\text{опт}} = v_{\text{теч}} + v_{\text{отн}}$, скорость движения рыб относительно берега ($v_{\text{отн}}$) должна быть наибольшей в наиболее замедленных встречных потоках. Вышеприведенные примеры миграций семги и осетра на незарегулированных и зарегулированных участках рек подтверждают это положение. Это хорошо видно также и из результатов массового мечения семги [123]. В р. Свирь при скорости течения 0,4–0,6 м/с скорость подъема лосося относительно берега составляет $\frac{1}{4}$ км/сут. В более замедленных потоках (0,3–0,4 м/с) р. Мезени семга за 1 сут поднимается вверх на 14–18 км. В Нижне-Тулломском водохранилище, где скорость течения 0,1–0,3 м/с, производители этого же вида за 1 сут проходят путь 15–30 км. При учете скорости встречного течения получаем, что фактические скорости плавания лосося в 2 водоемах различаются незначительно и равняются примерно тем же величинам, что получены нами при биотелеметрических исследованиях в р. Туломе (Кольский полуостров).

Известен расчет выбора рыбой скорости встречного течения, в основу которого положен принцип сохранения рыбами оптимальной скорости плавания в различных потоках воды [284]. Скорость плавания рыб выражается уравнением

$$v_{\text{опт}} = v_{\text{теч}} + \frac{1}{b}.$$

где b — эмпирический коэффициент, отражающий соотношение между скоростью плавания и энергозатратами; для шзд $b = 0,83$.

В реоградиентных условиях наиболее экономичный расход энергии будет происходить при постоянной скорости плавания. При этом скорость рыб относительно берега будет определяться величиной реоградиента.

На незарегулированных участках многих рек скорости встречного течения относительно размера рыб нередко превышают величины 1 л/с. Особенно это характерно для мелкоразмерных рыб. Таким рыбам подчас приходится развивать скорости более 3–4 л/с. В этих условиях движение рыб обычно чередуется с остановками, выходом в затишные зоны. Важное значение имеет и специфика миграционного движения рыб вдоль суводей, по пограничным зонам основных потоков. Расчет энергетики плавания рыб в приливно-отливных потоках показывает, что за счет переноса течением экономия энергии у молоди рыб достигает 90%, у взрослых — 40% [292]. Во время покатной миграции фактическая скорость плавания производителей осетровых в 5–10 раз меньше, чем при анадромной миграции, в то время как движения этих

рыб относительно берега при обоих типах миграции отличается незначительно, составляя 10–25 км/сут. Расход энергии при перемещении на единицу расстояния у покатных рыб почти на порядок меньше, чем у ходовых (анадромных) мигрантов.

Оптимальность использования транспортной силы течений в определенных ситуациях сохраняется и при нагульных перемещениях пелагических рыб и их молоди, когда, дрейфуя в попутных потоках циркуляционных течений, рыба длительное время может находиться в зонах высокой кормности.

Эффективность плавания рыб определяется и их размерами. На примере радужной форели установлено, что при одних и тех же скоростях крейсерского диапазона, т. е. аэробном метаболизме, наиболее оптимальное плавание наблюдается у крупных особей [291]. Отметим, что и энергетический запас у крупных особей больше. Все это способствует успешности дальнедистанционных миграций наиболее крупных производителей. Некоторая экономичность плавания мелкоразмерных рыб достигается за счет гидродинамических показателей стаи, которые образуют мигранты во время миграций.

Исходя из известных данных по величине стандартного обмена теоретически рассчитаны оптимальные скорости плавания рыб [38, 148]. Расчетные данные по оптимальной скорости плавания (табл. 18) довольно близки к отмеченным выше величинам скоростей плавания во время миграций. Эти величины отражают средние показатели миграций рыб без учета их суточной ритмики плавания. Л. Б. Кляшторин [38], используя данные наших биотелеметрических прослеживаний по суточной ритмике двигательной активности рыб, рассчитал, что в периоды наибольшей активности относительные энергозатраты ($Q_{\text{общ}}/Q_{\text{ст}}$) в 1,5–2 раза превышают среднесуточный уровень (табл. 19). Таким образом, можно сказать, что принцип оптимальности отражает только средний уровень активности мигрантов, в меньшей степени определяя видоспецифичность их поведения в конкретных ситуациях.

В меньшей степени оптимизация определяет плавание рыб при малодистанционных миграциях. Например, у пресноводных рыб в озерах и водохранилищах важное значение для их двигательной активности, проявляемой в скоростях плавания, имеют температурный, уровенный режимы. Оптимальная скорость плавания рыб определяет и максимальный диапазон их миграции. При небольших расстояниях скорость рыб обычно меньше оптимальной величины (рис. 53).

Рис. 53. Крейсерская скорость рыб и проходимое ими расстояние [293]

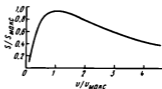


Таблица 18

Семейство	Размеры рыб, м	Стандартный обмен, ккал/ (кг · ч) Дж/ (кг · ч)	Оптимальная скорость.	
			м/с	Л/с
Посоновые	0,50	0,18 (0,75 · 10 ³)	0,40	0,8
Осетровые	1,50	0,25 (1,05 · 10 ³)	0,60	0,4
Угри	1,00	0,18 (0,75 · 10 ³)	0,40	0,4
Карповые	0,20	0,25 (1,05 · 10 ³)	0,25	1,2
Сельдевые	0,25	0,25 (1,05 · 10 ³)	0,30	1,2

Таблица 19

Вид	В среднем за сутки	В период повышенной активности
Семга	2,3	3,6—5,5
Осетр	2,8	3,2—4,0
Севрюга	3,2	3,8—7,5
Щука	1,6	3,6—4,4
Лещ	1,8	3,0—4,5
Судак	2,6	3,5—7,0
Налим	1,4	1,6—3,0

В начальный период нерестовых миграций низкая двигательная активность рыб может определяться и степенью развития половых гонад. Например, наблюдая за плотвой в одном из альпийских озер, установили, что снижение двигательной активности у нее компенсирует затраты на развитие половых гонад [219]. Это, видимо, происходит и при задержках рыб в устьевых и эстуарных зонах рек. Все это свидетельствует о том, что энергетическая оптимизация плавания в основном проявляется при дальнедистанционных нерестовых миграциях и в меньшей степени свойственна рыбам, совершающим небольшие по протяженности миграции. В реальных конкретных условиях выживание рыб определяется не только энергетическими показателями их миграций, но и своевременным восприятием и реакцией на множество экологических жизненно важных факторов окружающей среды.

ОРИЕНТАЦИЯ РЫБ

При движении мигранты постоянно встречаются с огромным разнообразием динамических факторов окружающей среды и используют наиболее значимые из них при корректировке направления и скорости перемещения. Быстрое и своевременно распознавание градиентов факторов, необходимое для нахождения репродуктивных биотопов, скоплений пищи, убежищ и укрытий, а также формирования системы взаимоотношений с особями своего и других видов, достигается наличием у рыб достаточно совершенных и функционально разнообразных органов рецепции и анализации. К настоящему времени лабораторными и полевыми экспериментами хорошо аргументировано использование рыбами в целях ориентации в пространстве зрения, слуха, обоняния, осязания, термо-, баро-, электрорецепции [14, 71, 108]. По последним данным некоторые рыбы обладают и магниторецепцией [132, 247].

Параметры среды, которые могут определять эффективность ориентации рыб при движении, можно разделить на 4 группы [273]:

1. Градиенты факторов ненаправленного действия (температуры, солености, содержания углекислоты, кислорода, загрязнения и запахов).
2. Факторы направленного действия (свет, звук, местные ориентиры — склон, берег и т. д., неакустические поля давления, солнце, звезды).
3. Малоизученные факторы, такие, как магнитные и электрические поля, инерция и другие возможные факторы дистантной перцепции.
4. Отсутствие используемых факторов (дрейф в потоке воды, случайный поиск).

Выше при анализе конкретных примеров миграций рыб мы уже продемонстрировали, что течения играют важную роль при распределении рыб во время нагула, при расселении молоди. Совершенно очевидно роль течений и в ориентации рыб во время миграций. Однако в разных водоемах значимость течений как ориентирующего фактора неоднозначна. В реках, составляющих значительную часть внутренних водоемов, имеются постоянные стоковые течения. Эти течения, только более замедленные, имеются и в водохранилищах, образовавшихся при зарегулировании стока рек. Гидрологическая характеристика озер более сложная. Однако и здесь рыба постоянно находится в условиях

течений. Таким образом, течение как ориентирующий фактор в одних водоемах (реки) может определять успешную миграцию в нужном направлении (т. е. имеет направленный характер и его можно отнести ко 2-й группе вышеотмеченных ориентирующих факторов), в других (озерах) направление течений не может определять выбор правильного курса миграции рыб.

Миграция рыб в озерах, особенно в глубоководных, проходит в гидрологических условиях, сходных с морскими, где имеется сложная картина разнонаправленных и динамически малоустойчивых течений. Недаром в качестве модели океанической миграции лососевых принято рассматривать более скромные по масштабам миграции пресноводных видов в небольших озерах.

Зарегулирование стока рек существенно не отразилось на ориентации рыб. Об этом свидетельствуют многочисленные примеры своевременного прихода производителей на нерестилища или в нерестовые притоки, расположенные в верховьях водохранилищ, а также непосредственные наблюдения за движением мигрантов [65, 97].

На основании анализа собственных многолетних исследований миграций рыб, а также литературных данных все многообразие проходных мигрантами участков во внутренних водоемах по особенностям ориентации рыб мы сгруппировали в ряд типов.

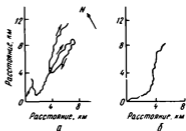
ЭСТУАРИИ И УСТЬЯ НЕРЕСТОВЫХ РЕК И ПРИТОКОВ

Проходным рыбам для попадания в свои реки необходимо пройти зону смешения пресных и соленых вод. В этой зоне миграция рыб нередко замедляется. В местах, подверженных влиянию приливов и отливов, движение рыб коррелируется с направлением приливо-отливных течений. Курс рыб постоянно меняется, хотя их генеральное движение соответствует направлению на реку.

Рыба длительное время перемещается вдоль оси приливо-отливных течений. Анализ соотношения скоростей движения рыб и течения показывает, что у мигрантов пассивное дрейфование в потоках сочетается с активным плаванием. На примере шад и нерки установлено, что дрейфование мигрантов происходит как раз на границе смешения пресных и соленых вод [176, 192] и может продолжаться в течение нескольких суток. Дрейфование в приливо-отливных потоках отмечено и у угрей, совершающих катадромную миграцию из реки в море [282]. Интересно отметить, что и морские рыбы (камбала) в зоне влияния приливо-отливных течений также перемещаются вдоль оси этих течений [189]. Если направление течений совпадает с курсом движения этих рыб, то они дрейфуют в потоке, если нет, то пережидают у дна смену течений.

В общем виде движение проходных рыб в эстуарных участках

Рис. 54. Фактический (а) и скорректированный относительно течения (б) пути рыбы в зоне прилива [270]; стрелками указано направление течений



происходит циклично: сразу после подхода в эстуарий мигранты по несколько суток дрейфуют как в отливном, так и приливном потоках, то удаляясь, то приближаясь к устью реки. В дальнейшем дрейф отмечается только в прилив, который несет рыбу к берегу. При наступлении отлива она прекращает движение или медленно плывет против течения к реке, в которую вскоре и заходит. При катадромной миграции движение рыб происходит, наоборот, в отлив. Циклическое движение рыб отмечается только относительно берега, без учета течений. Корректировка пути движения рыб на воздействие течений (снос, остановка и активное плавание) показала, что фактический курс рыб довольно точно соответствует одному направлению — на устье реки (рис. 54).

Причина такого, казалось бы, необычного поведения заключается в необходимости для проходных рыб адаптироваться к смене солёности воды: для периода анадромных миграций — это смена морской воды на пресную; для катадромной, наоборот, — пресной на морскую.

Интересно отметить, что в адаптационный период к смене вод перемещения рыбы охватывают всю толщу воды. Смешение морских и речных вод происходит по всему объёму эстуарных или устьевых зон, т. е. по горизонтали и по вертикали, при этом часто отмечается послойное распределение вод: поверхностный слой — пресные воды, придонный — солёные воды. При движении против течения атлантический лосось курсирует от дна к поверхности, многократно пересекая оба слоя воды [256]. В обычных условиях горизонт движения этой рыбы более устойчив [275]. Таким образом, адаптационный период ускоряется за счёт частой смены вод с различной солёностью. Длительность задержки рыб для адаптации к смене вод у разных рыб неодинакова. Более того, она различна даже у рыб одного вида. Биотелеметрические наблюдения за смолтами атлантического лосося, выходящих из рек в море, показали, что молодь заводского воспроизводства быстрее преодолевает эстуарий, часто уходя в море всего за один приливный цикл, в то время как смолты с естественных нерестилищ задерживались здесь на несколько суток и никогда не проходили в эстуарий за один приливный цикл [287]. Различия в таком поведении могут быть обус-

ловлены размерами и упитанностью рыб, так как заводская молодь обычно крупнее природной (соответственно 20–25 и 12–20 см).

По-видимому, задержка анадромных мигрантов в устьевых и эстуарных зонах стимулирует и гормональную деятельность организма для ускорения созревания половых продуктов. Дрейфование в потоках вполне оправдано и энергетически: рыба может длительное время находиться в нужной ей предустьевой зоне, адаптируясь к новой среде и не расходуя силы на преодоление потоков.

В эстуарных участках моря, озера, в местах впадения рек или притоков наряду с характерными для побережья ориентирами существуют постоянные стоковые течения, несущие специфичные для каждой реки физико-химические свойства и "запахи".

Выбор своей нерестовой реки или притока мигрантами осуществляется в зоне эстуарных вод. Предложена гипотеза о том, что правильный выбор реки, притока определяется тонким химическим "чутьем" [141, 197]. Скептицизм в признании этой гипотезы сменился серией четких доказательств о важности роли хеморецепции рыб в их пространственной ориентации. В настоящее время общепризнано, что ярко выраженный хоминг лососевых определяется их способностью запоминать в раннем возрасте запахи воды реки, притока, где они родились, и при возвращении на нерест определять по запаху эту реку. Способность к химической ориентации подтверждается на различных уровнях. Функциональные возможности хеморецепции (прежде всего обоняния) рыб вполне отвечают требованиям восприятия очень малых концентраций различных веществ, особенно биологической природы.

В результате полевых наблюдений установлено, что при выключении обоняния проходные лососевые рыбы чаще ошибаются в правильном выборе "своей" реки. Важная роль обоняния и в пространственной ориентации пресноводных жилых и проходных рыб при их миграциях к местам размножения и индивидуальным нагульным участкам, как это показано для чукучана, голецов, плотвы, кумжи, голяна, бычков и других видов [71]. Шэд, лишённые обоняния, не в состоянии корректировать свой путь при заходе в нерестовую реку [176]. В лабораторных установках обычные обитатели европейских и североамериканских водоемов (карась, плотва, налим, красноперки, нотропис, американские сомики и др.) легко узнают воду из своих мест обитания, а также воду, в которой ранее содержались эти рыбы.

Все это свидетельствует о том, что пространственная ориентация по запаху воды не является "привилегией" только лососей, но и широко распространена среди рыб, постоянно обитающих или на время мигрирующих в пресные воды. Следует добавить, что запахи играют существенную роль не только в ориентации при миграциях, но и в повседневной жизни рыб, в их пищевом, оборонительном, стайном и нерестовом поведении [71, 217].

Результаты полевых исследований ориентации рыб по запаху воды

согласуются с электрофизиологическими работами. Подопытным рыбам через ноздри пропускали воду разных водоемов. С обонятельных долей мозга с помощью электродов отводили биопотенциалы — электроэнцефалограмму (ЭЭГ), характеризующую работу органа обоняния. Оказалось, что при подаче воды из своего притока резко возрастает амплитуда энцефалограммы. Другие же воды не вызывают такого изменения. Увеличение амплитуды сохраняется и при большом разведении раздражителя дистиллированной водой [156].

До сих пор дискуссионен вопрос о природе запаха воды, определяющего ориентацию рыб. По мнению А. Д. Хаслера [197], этот запах определяется сочетанием гидрофизических и гидрохимических условий и растительных сообществ. На примере исследований миграционного поведения гольца, кумжи и атлантического лосося в реках Норвегии предлагается гипотеза о том, что в основе ориентации лежит восприятие рыбами популяционно-специфических феромонов, выделяемых кожей и различными органами рыб, находящихся в реке [243]. Действительно, водные растворы кожной слизи в очень малых концентрациях возбуждающе действуют на рыб. Эти растворы устойчивы к широкому диапазону температур [226]. Считается, что кожные феромоны способствуют заходу рыб в свой поток, а феромоны гонад привлекают производителей на конкретные нерестилища [266].

Эксперименты по пересадке икринок и ранней молоди из одного притока в другой показали, что реакция рыб на запах воды неврожденная, она развивается под воздействием окружающей среды на ранних стадиях онтогенеза в период покатной миграции (для лососевых в период смолтификации). Половозрелая рыба после нагула в озере или море возвращается в ту реку, где находилась перед самым скатом. Минимальное время, необходимое лососям для запоминания запаха, колеблется от 4 ч до 2 сут [165, 169, 200]. В это время у молоди отмечается повышенная активность обонятельных долей мозга, что косвенно свидетельствует о запоминании запаха именно в этот короткий период [195].

Ю. Ю. Марти [73] отмечает, что проявление хоминга может определяться размером скатывающейся молоди и соответствующим развитием органов чувств. Чем крупнее покатная молодь, тем лучше она запоминает ориентиры (в основном химические) и тем ярче проявляется ее хоминг. Ю. Ю. Марти приводит пример с тихоокеанскими лососями: наилучший хоминг отмечается у нарки, чавычи, кижуча, у которых молодь в реках вблизи нерестилищ проводит 2—3 года, а наименьший — у горбуши, молодь которой скатывается в возрасте нескольких месяцев. Молодь многих пресноводных рыб скатывается на самых ранних стадиях развития (предличинки, личинки), с недоразвитыми рецепторными системами. И трудно представить, что на этих стадиях идет процесс запоминания "обратной дороги". Скорее всего возвращение полициклических рыб во время первой нерестовой миграции обес-

печивается врожденными термо- и реореакциями (т. е. движением производителей вверх по течению и градиенту температуры, которые выводят рыбу в нерестовый приток). Корректировка на нерестилища возможна по запаху феромонов гонад производителей, находящихся на нерестилище. Поэтому молодые, впервые нерестящиеся производители чаще ошибаются в выборе своего нерестилища. Запоминание "домашних условий" репродуктивного биотопа происходит у рыб, нерестящихся впервые. И их повторные миграции на свой нерестовый участок оказываются более точными, чем в первом подходе.

Обязательным условием успешной химической ориентации рыб во время анадромной миграции должно быть наличие не только запаха, но и течения, его несущего. Если запах не разносится потоками воды, то рыба не находит его источник. Отсюда ясно, что химическая ориентация возможна только при движении рыбы против течения. Такой механизм назван реотактильно-обонятельным [176].

Это положение позволяет сразу же ограничить диапазон экологических условий, в которых может успешно функционировать химическая система ориентации рыб. Необходимо наличие постоянного и направленного течения. А это встречается только в эстуарных и устьевых участках рек и в самих реках. Если в реках запах разносится только стоковыми течениями и только в одном направлении, то в морском и озерном эстуариях он с речными потоками распределяется и в глубь водоема, и вдоль его береговой части. Дальность переноса речных вод, несущих запах, определяется мощностью стока. Этим же определяется и дистанция первого контакта мигрирующих в море рыб с запахом родных вод. Наблюдениями установлено, что рыбы воспринимают свои воды за десятки и даже сотни километров от устья реки.

В эстуариях и устьевых районах определенное значение для ориентации рыб могут иметь температура и соленость воды, рельеф дна, скорость течения, содержание кислорода. Так, весной ориентация рыб, мигрирующих в нерестовые притоки из озер и водохранилищ, облегчается наличием паводка и более теплых вод, поступающих из этих притоков. Летне-осенний заход рыб из озер в горные притоки происходит от теплых к более холодным водам. Выход рыб с моря к устьям рек, несущих пресные воды, облегчается появлением градиентов солености, своеобразием механических шумов рыбоя. Все это свидетельствует о том, что в эстуариях и устьевых зонах анадромные мигранты, ориентируясь по ведущим показателям среды (запаху и течениям), реагируют на множественные микрофакторы, используя их для местной корректировки направления своего движения.

Катадромная миграция рыб в эстуариях рек также в значительной степени определяется течениями, температурой и соленостью воды. Восприятие солености воды может осуществляться органами вкуса и обоняния. Нарушение обоняния у угрей ослабляет распознавание градиента солености. Выяснено, что у половозрелых особей в пресной

воде реореакция отрицательная, а в морской — положительная [193]. В зависимости от солености воды у угрей меняется и выбор направления движения относительно стран света [282]. С понижением температуры двигательная активность неполовозрелых угрей уменьшается, в то время как у половозрелых, готовых к миграции особей увеличивается. Эти рыбы двигаются в направлении понижения температуры воды [295].

Направление угря при выходе из Куршского залива в Балтийское море соответствует минимальным положительным градиентам солености и кислорода. Расчет градиентов этих показателей на пути рыб показал их высокую чувствительность на соленость ($7,6 \cdot 10^{-3}$ мг/л на 1 м проходимого пути). Несомненно, гидрофизические и гидрохимические факторы среды как возможные ориентиры между собой взаимосвязаны, и часто роль каждого из них зависит от изменений другого [64, 86].

Таким образом, одним из механизмов ориентации катадромных мигрантов в устьях и эстуариях является восприятие солености и температуры воды через отрицательную реореакцию. Большое влияние на направление катадромной миграции угря в эстуариях оказывают ветровые условия, определяющие характер сгонно-нагонных течений.

Можно констатировать, что нахождение устьев своих нерестовых притоков непосредственно из реки, озера или водохранилища осуществляется направленно, а не методом проб и ошибок. Большинство мигрантов, например семга, проходит устья чужих притоков, не снижая скорости. В отдельных случаях рыба ненадолго заходит в эти притоки, но затем обычно скатывается обратно. Так же как и в устьях нерестовых рек, впадающих в море, рыба перед окончательным заходом в свой приток может задерживаться в его устье на несколько часов и даже суток (рис. 55).

Эта особенность характера не только для проходных, но и для пресноводных жилых рыб. Например, судак перед подъемом в притоки Рыбинского водохранилища подолгу перемещается в их устьях. Если

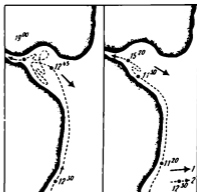


Рис. 55. Поведение семги в устье нерестового притока:

1 — течение; 2 — путь и время движения рыбы

задержка проходных рыб в эстуарии моря или в устье нерестовой реки объясняется физиологическими адаптациями к смене солености воды, то временное прекращение миграции пресноводных рыб, а также частично и проходных в устьях нерестовых притоков, впадающих в озеро или реку, связано с температурными условиями, которые в основном и регулируют их миграционную активность. Об этом свидетельствуют данные по снижению скорости движения рыб и временному скату вниз по течению во время резких похолоданий, когда температура воды падает на 2–4°С.

Обнаружение устья нерестового притока в реке или в озере не отличается от ориентации рыб на устья рек в эстуарии моря. В обоих случаях основной раздражитель, стимулирующий рыбу к движению в направлении устья своей реки или притока, — запах, который воспринимается через реореакцию.

РЕКИ СО СПРЯМЛЕННЫМ РУСЛОМ И ЧЕТКО ВЫРАЖЕННЫМ СТОКОВЫМ ТЕЧЕНИЕМ

Многолетними исследованиями в р. Волге и ее притоках нами установлено, что на таких участках реки у мигрантов трассы движения наиболее просты. Они в основном пролегают вдоль русловых склонов, а в мелководных реках — по наиболее глубоким участкам. Это отмечено для туводных (лещ, судак, налим) и проходных (осетр, севрюга) рыб, а также при визуальных наблюдениях за миграцией лососевых в нешироких реках [97, 268].

Наличие запаха вышележащих нерестилищ, притоков или домашних участков в сочетании с постоянным слаботурбулентным и строго направленным течением является надежным ориентиром для выбора рыбами правильного курса движения. Реотактильно-обонятельный механизм ориентации в данном случае хорошо подтверждается опытами по смещению рыб с домашних участков. При возвращении снизу рыба движется почти по прямой против течения, несущего запах домашнего участка. Идя сверху, она перемещается кругами, то поднимаясь, то скатываясь вниз, пока не достигнет своего участка, т. е. отсутствие запаха вызывает у рыб смену безусловнорефлекторной реакции следования против течения на иной тип поведения — поисковый.

Таким образом, течение во многом определяет успех ориентации рыб во время анадромных миграций. Еще в начале нашего столетия экспериментально было установлено, что в потоках воды рыбы ориентируются при помощи зрения и осязания по неподвижным предметам на дне или на стенках опытной установки. В основе зрительной ориентации лежит движение рыб относительно визуальным различимых ориентиров. Если рыбу сносит течением, то она это замечает по расположению неподвижных предметов и стремится восстановить свое положение,

плывя против течения. Такой механизм обеспечивает удержание реофильных рыб на одном месте в реках с сильным течением.

В связи с обитанием в подвижной среде у рыб выработана своеобразная реакция на течения, реореакция (оптомоторная реакция) как врожденный элемент поведения, в основе которого лежит движение против потока [91]. Рыбы обладают довольно совершенным зрением, позволяющим им различать в широком диапазоне освещенности корректировку пути, находясь в потоке воды, не только неподвижные, но и движущиеся объекты (взвешенные частицы, соседние рыбы, зоопланктон) по разнице в скоростях собственного перемещения и движения этих объектов [196]. Размеры ориентира могут быть очень небольшими — 1–5 мм, например крупные беспозвоночные.

Для рыб — обитателей придонных слоев воды — восприятие течений происходит путем непосредственного тактильного контакта с неподвижными предметами и соответствующего проявления тактиломоторной реакции. Особенно четкое проявление этой реакции отмечается у рыб в темноте, когда эти предметы визуально не могут быть различимы. Высказано также мнение о возможности индикации рыбой потоков по звукам обтекания неподвижных предметов дна. Последний способ ориентации аналогичен зрительному, только вместо визуальной рецепции используется акустическая [91]. Однако дальность ориентации на такие слабые источники звука ограничивается несколькими метрами.

Телеметрические исследования показали, что многие анадромные мигранты успешно ориентируются на течения как днем, так и ночью. Многодневные наблюдения за осетрами, мечеными ультразвуковыми передатчиками, показали, что скорость их движения в сумерки и ночью часто превышает дневную. Хотя и менее активно, чем днем, в темное время суток успешно мигрируют вверх по течению и другие рыбы: сельдь, лососи, судак, лещ [101]. У некоторых рыб и круглоротых (угорь, минога) ночная миграционная активность вообще преобладает над дневной. Прямое отключение зрения у шэд и лососей обычно не нарушает их успешного движения в потоках воды [176].

Во время миграций рыба проходит различные глубины, часто превышающие десятки и даже сотни метров, что исключает у них визуальный, тактильный и акустический контакты с грунтом не только в ночное, но и в светлое время суток. До сих пор вопрос об ориентации рыб на течения воды при отсутствии прямого контакта (визуального, тактильного и акустического) с неподвижными или подвижными объектами дискуссионен.

Тот факт, что боковая линия у обитателей проточных вод развита гораздо лучше, чем у рыб, живущих в прудах со стоячей водой, косвенно свидетельствует об определенной значимости в ориентации на течения и этих органов, например по восприятию разницы давления воды по обе стороны тела. Более того, предполагается, что одновре-

менно с рецепцией местного давления рыба способна с помощью глукболежащих невромастов боковой линии воспринимать инфразвуковые волны от различных предметов вблизи рыбы и использовать эту информацию при ориентации на поток воды подобно зрительной [108].

Например, были проведены опыты с восемью видами пресноводных рыб из рек Японии (во вращающемся кольцевом сосуде, без зрительных ориентиров). При освещенности 4 лк, когда еще функционирует зрение, рыбы, как правило, сплывали вниз по течению. При наступлении темноты (освещенность 0,1 лк) эти же рыбы чаще двигались вверх по течению [205]. Предполагается, что боковая линия как орган восприятия потоков воды функционирует только при низкой освещенности.

Предложена гипотеза об ориентации рыб в потоках воды морских и океанических течений при восприятии ими электрических полей, индуцированных в движущейся массе воды под воздействием магнитного поля Земли (магнитогидродинамический эффект) [264]. Эти поля имеют относительно небольшие величины (до 0,1–0,5 мкв/см) и их полярность определяется направленностью течений. Восприятие таких величин поля отмечается только у электрических и слабоэлектрических рыб [108]. Сравнительно высокая чувствительность отмечается у таких дальнедистанционных мигрантов, как осетровые и миноги. Косвенным подтверждением того, что слабые электрические поля могут быть одним из каналов поступления информации, необходимой для выбора курса движения, могут служить данные натуральных наблюдений за миграционным поведением осетров в зоне высоковольтных линий электропередач (ЛЭП) и во время гроз. Обнаружено, что некоторые особи русского осетра, подходя к ЛЭП, снижают скорость и изменяют направление движения. Предположено, что изменение поведения рыб связано с восприятием ими электрического поля, наводимого линией электропередачи [97]. Летом 1977 г. в районе Волгоградской ГЭС мы наблюдали за резким изменением поведения осетров (скат, залегание на ямах) во время сильной грозы. Не исключено, что они также связаны с восприятием электрических полей, возникающих в воде при грозových разрядах.

Виды рыб, обладающие высокой электрочувствительностью, могут воспринимать течения (видимо, в основном в морских условиях) по электрическим потенциалам, наводимым в геомагнитном поле.

Посленерестовый скат рыб носит пассивно-активный характер. Ю. Ю. Марти [73] приводит примеры пассивного ската осетровых и лососей после нереста, отмечая, что рыбы держатся "головой против течения". Он считает, что при таком скате у рыб меньше шансов оказаться в "сложной ситуации". Механизм такого поведения покатников может быть обусловлен врожденной реореакцией — держаться головой навстречу течению при снижении плавательной способности. Анализ биотелеметрических наблюдений за покатными рыбами (отнерестившимися осетрами, крупными смолтами лососей) показывает, что во

время ската рыбы держатся под самыми различными углами к направлению течений. Нередко они пересекают поток, активно плывут вниз по течению или останавливаются на длительное время.

РЕКИ СО СЛОЖНЫМ РЕЛЬЕФОМ ДНА И ЦИРКУЛЯЦИОННЫМИ ТЕЧЕНИЯМИ

Наиболее сложный рельеф дна и гидравлические условия характерны для широких полноводных рек, их низовьев, а также для районов с островами, подводными возвышенностями и впадинами. Наблюдения за осетрами на незарегулированных участках Средней и Нижней Волги показали, что трассы их движения наиболее сложны в местах слияния потоков, например ниже островов, разделяющих реку на два рукава, а также в местах с резкими перепадами глубин. Там же отмечаются и наибольшие вариации скоростей движения рыб. При этом днем они передвигаются более направленно, чем в ночное время.

Неравномерность распределения мигрирующих рыб в сложных условиях течений на Нижней Волге отмечена при анализе уловов проходных и полупроходных рыб (леща, сельди, воблы) [30]. Доказано, что поведение и распределение рыб находятся в прямой зависимости от гидродинамических условий. В местах, где резко выражены течения за счет сложного рельефа дна, улов рыб был значительно больше, чем на спрямленных участках реки. Таким образом, изменчивость глубины, рельеф дна отражаются на поведении мигрирующих рыб опосредованно, через характер течений.

В местах образования завихрений, циркуляций потоков образуются скопления мигрирующих рыб. Подобный характер распределения рыб наиболее четко проявляется под плотинами гидроузлов. Образование скоплений мигрантов в зоне циркуляционных потоков обусловлено рядом причин. При движении в сильных встречных потоках рыбы устают, и при встрече затишных участков, а зона завихрений обычно характеризуется меньшими, чем в основном потоке, скоростями течений, происходит их задержка на отдых. На примере плоты в одной из проток оз. Чаны показано, что при преодолении быстрого (до 1 м/с) течения рыба сильно утомляется, становится малопугливой [32]. Уставшая плотва останавливается для отдыха в затишных мелководьях, за выступами берегов. Даже возле остановившейся лодки, ниже которой течение замедляется, рыба сразу же образовывала скопления.

При биотелеметрических наблюдениях за осетрами на Нижней Волге мы не раз отмечали случаи захода мигрирующих вверх осетров и севрюг в слабопроточные участки прибрежных мелководий у островов, где рыбы задерживались на несколько часов. При попадании в циркуляционные потоки мигранты, идущие на нерест, нередко перемещаются по кругу против встречного течения. Так, на участке р. Туломы мы

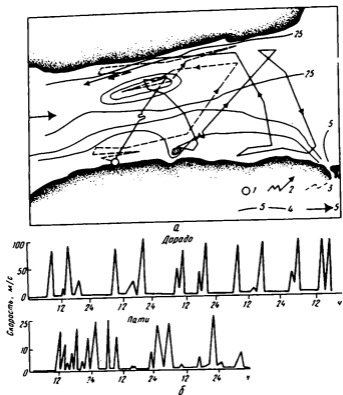
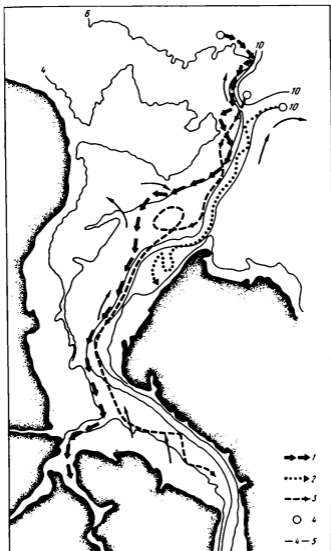


Рис. 56. Трассы движения (а) и ритмы активности (б) рыб в районе нерестилищ в средней части р. Параны:

1 — место выпуска рыб; 2 — путь пати; 3 — путь дорадо; 4 — изобаты; 5 — течение

Рис. 57. Нерестовая миграция рыб в Волжском плесе Рыбинского водохранилища: 1 — лещ; 2 — судак; 3 — налим; 4 — места выпуска меченых рыб; 5 — изобаты



отмечали круговое движение семги в одном из слабопроточных участков, где образовывалось циркуляционное течение. При попадании в основной поток эти рыбы сразу же возобновили движение по течению. Такое же поведение отмечалось у осетров и леща. Можно предположить, что задержка рыб здесь обусловлена временной потерей ориентации. При наличии вытянутых углублений, бороздин рыбы быстрее возвращались в основной поток.

Биотелеметрические наблюдения за поведением меченных ультразвуковыми передатчиками пелагофилов дорадо (*Salminus maxillosus*), суруби (*Pseudoplatystoma coruscans*) и пати (*Luciopimelodus pati*) в р. Паране (Аргентина), выполненные нами в 1980–1981 гг., показали, что участки реки со сложным рельефом дна и зонами циркуляционных течений активно избираются рыбой для преднерестового отдыха и нагула. В пределах этих зон рыба может находиться длительное время, совершая переходы с одного участка на другой и не стремясь продолжать подъем вверх. В зонах циркуляции особи или перемещаются против потока воды, или сплывают по нему (рис. 56). Если их нерестилища расположены в нескольких километрах выше этих зон, то рыбы быстро поднимаются на нерестовый участок для откладки порции икры, а затем вновь скатываются в зону циркуляции.

Активно мигрирующая вверх по реке сабало (*Prochilodus platensis*), также имеющая пелагическую икру и в отличие от хищников суруби и дорадо обладающая большим жировым энергозапасом, старается избегать циркуляционные зоны и поднимается вверх в основном вдоль склонов русла.

Сопоставление путей движения мигрантов с особенностями рельефа дна показывает, что осетры часто держатся вблизи склонов русел, по краю подводных возвышенностей или впадин, избегая резких углублений. Более того, скорость следования рыб вдоль русел или определенных изобат выше, чем при прохождении меняющихся глубин [97]. Строго придерживаются русловых участков реки и многие туводные виды (лещ, судак, налим), курс движения которых зависит от рельефа дна, направления потоков воды и скорости течений (рис. 57).

Несколько отличается ориентационное поведение на таких участках рек у лососевых и некоторых туводных рыб. Например, щука в притоках Рыбинского водохранилища во время миграций следует чаще не вдоль русел, а вдоль береговой линии, заходя также и в мелководные заливы, заросшие растительностью. Известно, что лососи в р. Амур тоже мигрируют в прибрежной полосе, избегая открытой воды.

Таким образом, успех ориентации мигрантов при прохождении ими изменчивых глубин и зон циркуляционных течений обеспечивается в первую очередь выбором определенной изобаты, чаще всего склона русла и береговой линии, что в сочетании с восприятием запаха своих вод обуславливает выход рыб на вышележащие нерестилища.

ОЗЕРНЫЕ ПЛЕСЫ ВОДОХРАНИЛИЩ

Участок со сложным режимом течений отличается от речного, прежде всего, пониженной проточностью и большой однородностью гидрохимических показателей воды. Отличительной особенностью этих участков является наличие, хотя и незначительного по величине (0,1–0,2 м/с), но постоянного стокового течения. Пути движения рыб здесь, как и на речных участках, чаще всего приурочены к определенным изобатам, краям бывших русел или к береговой линии. Так, осетры в Волгоградском и Саратовском водохранилищах вверх поднимаются над склонами затопленного русла Волги, минуя ровные по рельефу участки и огибая подводные возвышенности.

Такой же тип поведения отмечен нами и для проходных карповых в водохранилище Сальто-Гранде на р. Уругвай. Наблюдения за миграцией осетров в одном и том же участке реки до и после зарегулирования стока показали, что после возведения плотины мигранты следуют вверх тем же путем, что и до зарегулирования — по русловым участкам [101].

Успешно ориентируются в водохранилище и лососевые [65, 209], пути движения которых группируются в узкой 5–20-метровой прибрежной полосе, от которой мигранты не удаляются более чем на 50 м, повторяя все очертания береговой линии (рис. 58).

Несомненно, ориентация по береговой линии повышает надежность выхода производителей к вышележащим нерестилищам, хотя и более энергоемка.

Ориентация семги по береговой линии хорошо подтверждается нашими наблюдениями за ее миграцией в зоне островов в слабопроточном водохранилище. Попав под остров, рыба длительное время (до 3–10 ч) перемещалась у его берегов или, отойдя от него на расстояние



Рис. 58. Миграция семги в Нижне-Тулломском водохранилище:

1 — острова; 2 — течение; 3 — путь рыб

100–200 м, поворачивала обратно и вновь перемещалась около него, как бы не рискуя оторваться от такого надежного ориентира. При появлении, хотя и слабого (0,1 м/с), течения мигранты сразу выходили на основную трассу и продолжали двигаться вверх по водохранилищу.

Чтобы не пройти мимо своего нерестового притока, лосось должен ориентироваться на свой берег ниже места впадения притока. Семга, например, при попадании в водохранилище не всегда подходит к нужному берегу, корректируя свое местонахождение по мере продвижения вверх и пересекая водоем поперек. Движение мигрантов вдоль береговой линии, видимо, свойственно лососям и при отыскании устья своей реки после подхода к морскому побережью.

Наблюдения за ослепленными форелями показали, что при ориентации в прибрежных участках водоема зрение не имеет существенного значения [234].

По нашим наблюдениям семга придерживается береговой линии не только при наличии течения, но и при его отсутствии (в мелководных заливах), а также при течении с направлением, противоположным основному потоку. Движение лососей как по глубоким местам, когда русло подходит под самый берег, так и по мелководным заросшим растительностью заливам исключает ориентацию рыб и по топографии дна. Глубина следования семги во время миграций изменяется незначительно, обычно рыба придерживается только верхних слоев воды.

Не исключено, что в этом случае мигранты могут получать информацию о степени удаленности берега по характеру гравитационных волн [108]. Возможным ориентиром может быть прибрежный звуковой фон, возникающий при прибое. Известно, что вода — хороший проводник звуковых волн, особенно в длинноволновой части спектра, т. е. как раз в той его части, которая более всего представлена в прибойной зоне. Высокая чувствительность рыб к звукам, способность локализовать направление на их источник, хорошие условия распространения звука в воде вполне могут обеспечить рыбе получение информации о прибрежном шумовом фоне с расстояния в десятки метров во внутренних водоемах, а у морского побережья, где прибой значительно сильнее, — с расстояния нескольких сотен метров.

Следует подчеркнуть, что в прибрежной полосе часто отмечаются и наибольшие градиенты ряда гидрофизических и гидрохимических факторов: летом температура воды понижается от побережья в сторону глубоководий, так же несколько изменяется и прозрачность воды, ее рН и электропроводность. Поэтому существенным моментом в выборе направления движения рыб вдоль берега может быть их стремление придерживаться зон с минимальными градиентами одного или суммы этих факторов.

Менее понятен механизм распознавания рыбами, например осетрами, рельефа дна. Маловероятно, что они ощущают дно тактильно или зрительно, поскольку их движение, хотя и происходит в придонных

сплоях воды, но все же в значительном удалении от дна. Дальность видения рыб за счет низкой прозрачности пресных вод ограничена: 1 м, реже 2—3 м. В данном случае заслуживает внимания гипотеза о способности рыб ощущать изменения рельефа дна по характеру движения частиц воды под действием гравитационных волн [108]. Кроме того, нельзя не принимать во внимание и тот факт, что изменения рельефа дна, как правило, сопровождаются сменой направлений и скоростей течения воды. Так, осетры, мигрирующие вдоль русел, находятся в сравнительно стабильных гидродинамических условиях, поскольку чаще всего основной поток воды проходит как раз в русловой части водоема.

Широко распространена у рыб ориентация по градиенту температуры, что особенно важно для генеральных определений рыбой направлений миграций в весенний период, когда из нерестовых притоков в озерную часть водохранилищ или в море из рек поступает более теплая вода, отличающаяся также и химическим составом. Дистанционные наблюдения в Рыбинском водохранилище показали, что в динамической среде смена направления движения рыб во многих случаях совпадает с изменениями температуры, общего химизма воды, глубины [97]. Совпадение курса рыбы с температурными градиентами увеличивается на участках водоема с постоянной электропроводностью или глубиной. При дальнейшей стабилизации среды это совпадение становится меньшим. Подобная зависимость получена для общего химизма воды, выраженного через электропроводность, и для глубины. Такая взаимосвязь температуры, общего химизма воды и глубины свидетельствует о том, что роль одного из факторов в ориентации рыб зависит от изменений другого. Однако при этом нельзя забывать, что температура воды не только имеет ориентирующее значение для определения курса миграции, но и служит сигнальным фактором начала миграции, а также сроков нереста. В этих случаях изменение миграционного поведения связано не только с условиями ориентации, но и с физиологическими особенностями организма.

Для оценки роли отдельных органов чувств в ориентации рыб мы провели исследования леща в Рыбинском водохранилище [97]. Оказалось, что выключение по отдельности зрения и обоняния не изменяло существенно ориентационного поведения рыб. Широкий цикл подобных работ был проведен в Киевском водохранилище [2]. Опыты по смещению плотвы, синца, густеры, окуня, щуки показали, что в условиях озеровидных расширений рыбы четко определяют сторону нахождения первичной поимки. Наиболее четко такой хоминг проявляется во время нерестовых миграций. Подтвердились наши данные о роли отдельных органов чувств: оперированные особи также успешно находили сторону "дома", как и контрольные. Ориентация рыб нарушалась при отключении сразу двух органов чувств: зрения и боковой линии, зрения и обоняния, обоняния и боковой линии. При этом отмечается, что наиболее

стойкое изменение ориентации рыб происходит при отключении зрения и боковой линии. Становится ясным, что отключение одного органа чувств компенсируется, хотя и с меньшей эффективностью, работой других.

Итак, в озеровидных расширениях водохранилища ориентация рыб в значительной степени облегчается выбором таких наиболее надежных ориентиров, как береговая линия и русловые участки. По-видимому, механизм восприятия этих ориентиров имеет комплексный характер и в нем принимают участие различные органы чувств. Выбор правильного направления в значительной степени облегчается наличием в озеровидных расширениях постоянного стокового течения, величина которого, хотя и очень мала (0,1–0,2 м/с), но все же находится в области восприятия рыбами потоков воды. В местах сложно направленных течений или при их временном отсутствии корректировка курса рыб происходит по местным гидрофизическим факторам.

ОЗЕРО И ОЗЕРНЫЙ ПЛЕС ВОДОХРАНИЛИЩ С ОДНОРОДНОЙ ОБСТАНОВКОЙ

В озеровидных водохранилищах и озерах имеются обширные участки с довольно однородными экологическими условиями: ровным рельефом дна, отсутствием однонаправленных течений, со стабильными температурами и химическими показателями, отдаленные от берегов. Биотелетрические наблюдения показывают, что здесь пути миграций рыб наиболее сложны. На рис. 59 представлены трассы движения рыб различных видов в открытых водах двух различных озер.



Рис. 59. Трассы движения рыб в открытых плесах озер [188, 234]:

I — оз. Мендота; II — оз. Йеллоустоун; 1 — место выпуска; 2 — путь рыбы; 3 — нерестилища

Обращает на себя внимание тот факт, что рыбы редко перемещались по прямой линии. Однако генеральное направление движения в основном соответствует стороне расположения нерестилищ. В оз. Йеллоустоун (США) нерестовые притоки форели расположены как у западного, так и восточного побережий. Опыты по смещению рыб из разных притоков в центр озера показали, что особи, взятые из восточных притоков, выбирали восточный курс движения, а из западных — западный [234]. Это существенно повышает эффективность миграции, так как ускоряет выход рыб к своим притокам. Все это свидетельствует о том, что в открытом озере движение рыб также происходит не в виде случайного поиска, а вполне ориентированно. После перехода из открытых вод водоема рыба выходит под берег и далее следует вдоль него в сторону своих нерестовых притоков.

Специальные исследования миграции леща на подобных участках Рыбинского водохранилища показали, что выбор правильного направления движения в сторону своего участка или нерестилища осуществляется здесь галсовидным поиском на значительной акватории водоема до тех пор, пока рыба не выйдет или в прибрежную зону, или в русловый участок, где имеется течение.

Роль поверхностных ветровых течений в открытых водах для выбора рыбами направления движения к нерестовым притокам, видимо, незначительна, поскольку путь рыб с ними не коррелирует. Хотя у отдельных рыб изменения курса подчас довольно точно совпадают с изменениями направлений потоков, но в целом достоверной зависимости между движением рыб и распределением потоков воды не наблюдается. Исключена ориентация рыбы и по рельефу дна. Не зарегистрировано также существенной разницы в трассах движения рыб в штилевую и штормовую погоду при волнах высотой до 1,8 м. Рыбы, лишенные обоняния или зрения, также правильно определяют сторону нахождения своего притока, но путь их движения более изменчив, чем контрольных особей [234].

Принципиально иным оказывается поведение в озерном плесе пелагических рыб во время нагула. Наши наблюдения за меченными с помощью передатчиков взрослыми толстолобиками (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) позволили выявить, что основным типом из поведения в мелководном оз. Балатон (Венгрия) является пассивно-активный дрейф с течениями в зонах циклональных и антициклональных циркуляций воды, возникающих в водоеме в результате ветрового воздействия (рис. 60).

Поскольку в этих зонах выше концентрация фито- и зоопланктона, рыбы оказываются в благоприятных условиях и не стремятся к поиску иных районов водоема, ориентационная активность их в это время минимальна.

Влияние облачности на перемещение рыб, по-видимому, неоднородно. В одних случаях в солнечную погоду миграционная активность

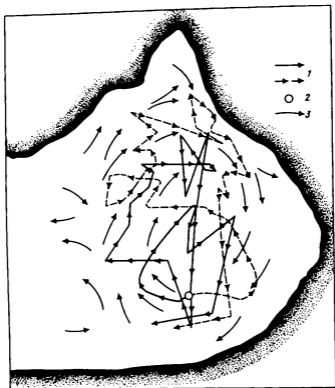


Рис. 60. Перемещения толстолобика в оз. Балатон:

1 — путь рыб; 2 — место выпуска; 3 — течения

рыб увеличивается, движение становится более ориентированным [2, 101, 206]. В других случаях такой зависимости не обнаруживается [198, 233, 234]. Механизмы ориентации рыб в открытых водах озер и озеровидных расширений водохранилищ так же, как и ориентации рыб в условиях моря, до сих пор не выяснены полностью.

Одним из возможных ориентиров, направляющих движение рыбы, в этих случаях может быть геомагнитное поле, позволяющее рыбе сохранять компасное направление до тех пор, пока ей не встретятся другие, более надежные, ориентиры. Например, коррелятивный анализ путей движения леща с направлением магнитного меридиана показывает, что

по мере стабилизации окружающей среды возрастает число случаев (до 87,5 %) движения рыб по магнитному меридиану [97].

Еще одним возможным механизмом ориентации в открытых водах может быть способность рыб длительное время поддерживать однонаправленное движение по инерции. Доказана возможность рыб поддерживать курс движения без внешних раздражителей путем закономерного чередования правых и левых поворотов [218].

Широкое признание получила гипотеза о том, что рыбы во время миграций в качестве отправного ориентира используют солнце [197]. Животное, которое ориентируется по солнцу, нуждается в точном отсчете времени суток и года, т. е. должно обладать биологическими часами. Чтобы поддерживать постоянный курс своего плавания, рыба должна воспринимать положение Солнца на небосводе и определять соответствующий горизонтальный угол между своим курсом и высотой Солнца. Теоретически рыба может воспринимать высоту и азимут Солнца с точностью до 10° с глубин 50—100 м, а в прозрачных морских водах — даже с 200 м. Большинство пелагических рыб мигрирует только в поверхностных слоях воды, где наилучшая видимость Солнца.

Экспериментальные исследования ушастых окуней подтвердили способность рыбы определять азимут Солнца. Более того, оказалось, что они воспринимают высоту Солнца над горизонтом с погрешностью не более 5° и в соответствии с ее суточным изменением могут вносить поправки в направление своего плавания. Такая же способность к ориентации по Солнцу отмечена у маленьких рыбок гамбузий, фундулюсов, у некоторых рифовых рыб [186, 197]. Наблюдения за суточными перемещениями этих рыб показали, что в солнечную погоду движение их к дому было более ориентированным, чем в пасмурные дни. Отмечены различия в ориентации у молодых и взрослых рыб, указывающие на значительную роль приобретенного опыта в использовании солнечного компаса.

Экспериментальные опыты показывают, что тихоокеанские лососи дифференцируют направление движения в зависимости от видимости Солнца. При появлении облачности восприятие Солнца в поверхностных слоях воды возможно путем восприятия поляризованного света. Интересно отметить, что компасная ориентация по Солнцу проявляется не только у взрослых, но и у молоди рыб, например у угрей, лососей [86]. Имеются данные о возможности ориентации рыб по Луне. Так, в ночное время ориентированность движения молоди нерки заметно возрастает при ее появлении [161].

Многие представления об ориентации рыб в открытых водах озер, озерных плесов до сих пор находятся на уровне умозаключений и гипотез, хотя и получены прямые доказательства их успешной ориентации в самых различных условиях. Некоторые ученые вообще скептически относятся к сложным механизмам ориентации рыб, например к ориентации по магнитным полям планеты [73]. Однако здесь можно при-

вести такое сравнение. Длительное время считалось, что сторонники химической ориентации наделяют рыб сверхестественными способностями. Однако наличие этого механизма ориентации рыб сейчас стало очевидным.

Анализ возможных и наиболее вероятных систем ориентации рыб свидетельствует о том, что навигационный комплекс рыбы весьма разнообразен и включает как простые, так и сложные механизмы ориентации. Пространственный анализ, проявляющийся в виде направленного движения к заданной точке, к местам нереста, зимовки и нагула, осуществляется с помощью различных анализаторов, которые действуют в тесном функциональном единстве.

Накопились многочисленные данные о том, что изменение ориентиров сразу же сказывается на миграционных путях рыб. Наиболее доказательным примером может служить формирование новых миграционных путей рыб при их акклиматизации, а также в водоемах, созданных человеком. Это свидетельствует о том, что рыбы способны использовать для ориентации новые условия среды.

Ориентация животных в пространстве обеспечивает нормальное существование организма и как высокоадаптивное и лабильное явление требует комплексной работы всех органов чувств. Для мигрирующих животных такая комплексность тем более важна, что на своем пути она встречает разнообразные и изменчивые условия, характеризующиеся постоянным исчезновением одних и появлением новых факторов, которые несут информацию о дальнейшем курсе плавания рыб. Комплексная работа анализаторов не исключает того, что 1—2 из них на данном этапе миграции могут быть ведущими, определяющими поведение рыб в конкретной обстановке.

При анализе ориентации необходимо принять во внимание, что большинство рыб мигрирует стаями. Стаеобразование во время миграций оправдано энергетически. Оно служит также и для защиты от возможных хищников [112]. В стаях рыбам легче и ориентироваться. Действительно, у стаи зона восприятия того или иного ориентира гораздо объемнее, чем у отдельной особи. В то же время у рыб хорошо развито опосредованное обучение, основанное на врожденной способности к подражанию [72]. Вполне допустимо, что они могут определять правильный курс не только по внешним ориентирам, но и в силу общения с партнерами по стае, следуя в сторону движения стаи.

При появлении в эстуарии реки следов запаха "дома" ведущее значение имеют хеморецепторные органы. Выбор курса движения здесь регулируется двумя факторами: запахом и течением. Другие показатели на данном участке миграции играют второстепенную, корректирующую роль. Это и температура воды, и рельеф дна, и акустический фон, облегчающие мигрантам ориентацию в наиболее сложных условиях.

В реке производители попадают в обстановку постоянных стоковых течений со следами запаха своего "дома". В данном случае

реотактильно-обонятельный механизм обеспечивает успешное продвижение рыбы вверх по реке. В то же время не исключается значимость и других факторов. При попадании рыбы в условия малопроточного широкого водоема (разливы, озеровидные расширения реки, водохранилища) подключаются другие системы ориентации, например пеленгация береговой линии, которая в любом случае выведет рыбу в верхние участки реки. Ориентация по береговой линии в комплексе с обонятельным механизмом обеспечивает рыбе успешный проход в более сложных, чем стандартные, речных условиях. Другие виды рыб, например осетровые, в этих случаях приспособлены к ориентации по топографии дна. Именно эти способы ориентации и обеспечивают успех миграции рыб в изменившихся условиях зарегулированного стока. В условиях открытой воды озер, озерных плесов выбор генерального направления миграции, вероятно, осуществляется по ориентирам глобального характера (Солнцу, электромагнитному полю Земли). В настоящее время еще не установлены все тонкости этих механизмов ориентации. Однако можно предположить, что ответственны за эту ориентацию зрение и магнитоэлектрорецепция.

МИГРАЦИЯ РЫБ И РЫБНОЕ ХОЗЯЙСТВО

Наиболее серьезными проблемами рыбного хозяйства на внутренних водоемах остаются научное регулирование промысла, а также поддержание, а во многих случаях восстановление нормальных условий воспроизводства численности популяций ценных рыб и сохранение оптимальной структуры ихтиоценозов в соответствии с количеством и качеством кормовых ресурсов [83]. Кормовая база при современном состоянии экосистем внутренних водоемов умеренных широт, существующих в условиях возрастающей антропогенной эвтрофикации, в большинстве случаев не лимитирует рост численности рыб.

Основными факторами, препятствующими достижению в водоемах оптимального соотношения между количеством наличной пищи и ее потребителями, являются нарушение условий естественного размножения рыб и выживания молоди.

Особенно резко действия этих факторов сказываются на проходных рыбах локальных популяций, размножающихся в реках, притоках озер и водохранилищ. Основные нарушения условий воспроизводства проходных рыб возникают в результате антропогенной деятельности на водосборных площадях, приводящей к сокращению площадей и ухудшению на них гидрофизических и гидрохимических условий.

Система природоохранных мероприятий, направленная на стабилизацию водообмена и улучшение качества воды малых рек путем создания вдоль берегов лесозащитных зон и прекращения сброса в них сельскохозяйственных и промышленных стоков, призвана улучшить состояние водоемов, однако полностью проблему воспроизводства рыб она не решит. Необходимо интенсивное внедрение комплекса мелиоративных, рыбоводных и рыбоохранных мероприятий.

В соответствии с этапами миграционных циклов рыб должны решаться три основные задачи:

- 1) регламентация и прогнозирование промысла;
- 2) обеспечение пропуски расчетного количества производителей (в соответствии с генетической структурой нерестовой популяции) на репродукционный биотоп;
- 3) поддержание на репродукционном биотопе необходимых пло-

щадей нерестового субстрата, гидрохимического режима для выживания икры и личинок и кормовой базы для ранней молодежи;

4) обеспечения условий ската молоди на нагульные и зимовальные биотопы.

ПРОМЫСЛОВЫЙ И ЛЮБИТЕЛЬСКИЙ ЛОВ РЫБЫ

Традиционное использование сведений о миграциях рыб, имеющее многовековую историю, заключается в проведении промыслового лова в соответствии с местами и сроками массовых преднерестовых, нагульных и зимовальных перемещений рыб, имеющих сезонный характер.

В подавляющем большинстве случаев основное изъятие проходных рыб промыслом на внутренних водоемах происходит во время ее преднерестовых миграций, т. е. наиболее интенсивно облавливаются нерестовые популяции. Благодаря сравнительно малой вариабельности сроков и путей этих миграций и топографии преднерестовых скоплений производителей себестоимость добываемой в это время рыбной продукции наиболее низка.

Регулирование рыболовства во избежание нарушения естественного воспроизводства рыб достигается путем установления запретных периодов и мест лова, ограничения общего вылова производителей и прилова неполовозрелых особей популяций. Регулирование осуществляется в масштабах видовых популяций водоема в целом, без разделения по локальным стадам и учета их эколого-генетической структуры.

В рациональном рыбохозяйственном использовании запасов проходных рыб, широко представленных не только среди видов, мигрирующих из моря в реки, но и в локальных стадах многих жилых рыб, очень важным является формирование четких положений о наличии или отсутствии у них генетической детерминированности озимой и яровой сезонных рас. Мнения исследователей по этому вопросу разноречивы [35].

Функциональной основой дифференциации осетровых на сезонные расы считается комплекс физиолого-биохимических процессов, определяющих различную динамику накопления и расходования энергетических запасов в осмотически различных средах, а также разные уровни реактивности генеративной ткани к гормонам.

Сезонные расы осетровых репродукционно изолированы одна от другой и обладают разными темпами выживания потомства, которые значительно различаются в конкретных экологических ситуациях. В одних случаях в популяции преобладает потомство озимых, в других — яровых рыб.

Популяции проходных рыб, постоянно обитающих в пресной воде,

в иммуногенетическом соотношении не изучены. Однако очевидно уже сейчас, что одной из важнейших задач, определяемых новыми данными об экологии и миграциях рыб, является возможно полный учет и сохранение при эксплуатации рыбных запасов видовой эколого-генетической структуры популяций, обеспечивающей им повышенную устойчивость к неблагоприятным воздействиям.

В связи с этим важно в каждом локальном стаде пропускать на нерест не вообще расчетное количество производителей, а определенное число озимых и яровых, оседложивущих и активно мигрирующих их представителей. Локальное и дифференцированное по стадам регулирование позволяет, на наш взгляд, пересмотреть в сторону увеличения существующие коэффициенты допустимой промысловой смертности и увеличить вылов производителей без нанесения ущерба эффективности воспроизводства популяций.

Существенным резервом повышения вылова рыбы на внутренних водоемах должно быть использование знаний об ее нагульных и предзимовальных миграциях.

С помощью наблюдений на закрепленных полигонах, охватывающих все основные наборы биотопов водоема, мы показали устойчивую неравномерность распределения рыб и определили диапазоны ее сезонной изменчивости [97]. Оказалось, что примерно 80–90 % всей рыбы, использующей для нагула и зимовки открытые плесы водоема, образует скопления только на 7–15 % акватории, а на остальной ее части уловы всегда случайны и значительно ниже по величине. Участки устойчивых нагульных скоплений рыб, названные нами зонами аккумуляции биомассы, отличаются от соседних сложным рельефом дна и структурой гидродинамических полей над ними, создающими во взаимодействии условия для активной седиментации здесь влекомых водой взвесей минерального и органического характера. Условия нагула на таких участках при большой концентрации пищи и наличии убежищ оказываются значительно лучше, чем на соседних, однородных по глубине. Это привлекает в зону аккумуляции разновозрастных особей различных видов рыб. За планктофагами и бентофагами следуют питающиеся ими хищники [99]. Состав и обилие ихтиофауны меняются в течение сезона и различны в различных зонах аккумуляции в связи с неравнозначностью условий в каждой из них, определяемых в первую очередь степенью удаленности от литорали и источников аллохтонного биогенного питания. Зоны аккумуляции, занимающие в водоеме небольшую площадь, обеспечивают основной прирост ихтиомассы.

Самые высокие плотности рыб обнаружены на участках, где имеются затопленные старицы, озера, а бывшие русла рек образуют множество излучин (рис. 61).

Здесь отмечаются скопления рыб как непосредственно на русле, так и на более мелководных пойменных участках между излучинами. С помощью наблюдений показано, что по мере удаления от углублений

дна и берега закономерны резкое уменьшение плотности рыб, а затем ее стабилизация (рис. 62).

Эта зависимость выражается уравнением

$$P = P_0 \exp(-ar),$$

где P_0 — плотность рыб в русле, $г/м^2$; r — расстояние от русла, км; a — коэффициент, рассчитанный по уравнению регрессии.

Минимальная плотность пелагических и массовых видов донных рыб характерна для участков затопленной поймы с ровным рельефом дна и удаленных более чем на 1,5–2,0 км от прибрежных мелководий и от естественных углублений (русел, затопленных озер и стариц). По мере приближения к береговой линии и углублениям плотность рыб постепенно возрастает, достигая максимума непосредственно над затопленными руслами и озерами или в защищенных прибрежных мелководьях с растительностью. Отличительной особенностью зон повышенной плотности рыб является резкая изменчивость глубин. Это в значительной мере способствует массовости суточных нагульных перемещений различных видов рыб (леща, густеры, синца, судака, окуня) по линии мелководье — русло. Вечером рыба выходит на нагул на мелководные участки, утром скатывается на русло. Свообразие гидравлических условий в местах изменений глубин способствует повышенной седиментации взвесей. В зонах частых излучин высокая биомасса кормовых

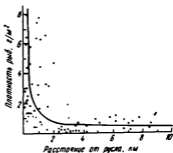
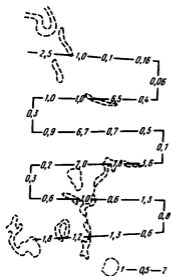


Рис. 62. Изменение плотности рыбы по мере удаления от бывших русел рек в Рыбинском водохранилище

Рис. 61. Плотность скопления рыб в сублиторали водохранилища:

1 — углубления дна; 2 — плотность рыбы в $г/м^2$

организмов, как бентосных, так и планктонных, отмечена не только на глубоководных русловых участках, но и на прилегающих к ним мелководьях внутри излучин. Близость русла обеспечивает возможность быстрого ухода рыб в безопасные глубоководные участки при наступлении неблагоприятных погодных условий, усилении ветра, волнении. Все это свидетельствует о важной роли в обеспечении оптимальных условий нагула участков с таким сложным рельефом дна. Не случайно в литературе неоднократно подчеркивается опасение, что спрямление и углубление русел приводят к большому снижению численности рыб, обеднению фауны [258]. Примером может служить одна из рек во Флориде (США), где мелиоративные работы привели к резкому снижению численности рыб [238].

Гидроакустический учет плотности рыбного населения водоема в привязке к элементам рельефа дна в период летнего нагула позволяет существенно повысить точность определения численности рыб, так как в этом случае суммируются показатели равнозначных участков и избегается грубое осреднение. Анализ соотношений этих участков в водоемах разного типа может дать унифицированную информацию о потенциальных продукционных возможностях локальных стад и служить основой промысловых карт, используемых для оптимального размещения промысла и любительского рыболовства в период нагульных и предзимовальных миграций рыб.

ПРОПУСК РЫБ НА МЕСТА ИКРОМЕТАНИЯ

Необходимость развития энергетики, миграции, судоходства, возрастающая потребность в водоснабжении городов и предприятий обусловили в последние десятилетия бурный рост гидростроительства. Сток многих крупных рек мира зарегулирован плотинами гидроузлов. В последние годы особое внимание уделяется зарегулированию малых рек и притоков.

Анализ влияния зарегулирования стока на воспроизводство проходных и полупроходных рыб показывает, что оно выражается в уменьшении нерестовых угодий, нарушении гидрологических условий, на сохранившихся нерестилищах и в недостаточном пропуске на них производителей, пути миграции которых перекрыты плотинами.

В условиях зарегулированных рек сохранение и увеличение запасов проходных рыб определяется ростом промышленного рыболовства, включающего выращивание молоди рыб на рыбоводных предприятиях, рациональным использованием существующих промысловых запасов и повышением эффективности естественного воспроизводства.

Промышленное рыборазведение в настоящее время дает весьма ощутимый результат. В СССР ежегодно выпускается более 100 млн шт. рыб разных видов и молоди, причем значительная доля приходится на

молодь осетровых, сиговых и лососевых. В настоящее время каждый год на нерестово-выростных хозяйствах всего мира выращивается около 3 млрд шт. молоди тихоокеанских лососей, что обеспечивает в промысловом возврате около 10 % мирового улова этих ценных рыб. Искусственное воспроизводство имеет большое значение в обеспечении роста промыслового запаса осетровых Каспия. Особенно четко это заметно на популяции белуги, нерестилища которой полностью отрезаны плотинами Волжского каскада ГЭС. Выявлена прямая зависимость между запасом молоди белуги в море и увеличивающимися масштабами искусственного рыбозаведения.

Теоретически полная замена естественного размножения ценных проходных и пресноводных рыб промышленным воспроизводством молоди уже при современном уровне развития ихтиологии и техники вполне возможна. Однако вызывает большие сомнения биологическая целесообразность такого подхода. Полный перевод рыбоводства с естественной на промышленную основу воспроизводства — это прежде всего замена многократного нереста однократным, что отрицательно может отразиться на оптимальной структуре нерестового стада таких полициклических рыб, как осетровые, сиговые, карповые. Применительно к осетровому хозяйству до сих пор следует считать актуальными тезисы проф. Н. И. Кожина [42] о том, что первоочередной задачей остается охрана естественного размножения.

Экономически, а вполне допустимо, что и экологически, не всегда оправдана и полная замена естественного размножения заводским у таких одноцикловых рыб, как тихоокеанские лососи, прежде всего за счет возможности нарушения внутривидового полиморфизма как одного из важнейших приспособительных механизмов успешного выживания этих рыб.

Особую значимость в условиях гидростроительства приобрела проблема пропуска рыб через плотины гидроузлов на сохранившиеся и вновь создаваемые нерестилища в верховьях рек и водохранилищ. Зарегулирование стока хотя и резко уменьшило площадь нерестовых угодий, но определенная их часть все же сохранилась в верховьях почти всех зарегулированных рек. Кроме того, ведутся интенсивные исследования по разработке новых типов искусственных нерестилищ.

Одно из решений проблемы пропуска — это обеспечение прохода рыб через плотины по специальным рыбопропускным устройствам, построенным в системе гидроузла. По принципу пропуска рыб эти устройства подразделяются на рыбоходы, рыбоподъемники, рыбошлюзы. В СССР предложен и разработан принципиально новый тип рыбопропускного сооружения — плавучий передвижной рыбоаккумулятор с судами-контейнерами и живорыбными автомашинами для перевозок рыбы через плотину [60]. В настоящее время в мире построено более 300 различных рыбопропускных сооружений. В Советском Союзе введено в строй 22 сооружения, из них 9 рыбоходов, 5 рыбоподъемников, 6 рыбошлюзов, 2 передвижных рыбоаккумулятора [33].

Не все построенные рыбопропускные сооружения оказались эффективными. В нашей стране до сих пор не обеспечивают пропуска рыб через плотины 5 рыбоходов и 1 рыбошлюз. Основная причина низкой эффективности их работы — недоучет особенностей экологии и миграционного поведения рыб при выборе местоположения и разработке конструкции этих сооружений. Несмотря на то что первые рыбоходы были созданы еще в прошлом столетии, научные основы их создания прорабатываются лишь с начала нашего века. Причем наиболее мощное развитие этих основ приходится на последние два десятилетия, когда к проблеме пропуска рыб были привлечены биологи, гидравлики, гидротехники [7, 80, 97, 91]. Биологические основы создания рыбопропускных сооружений включают следующие положения:

1. Биологическое обоснование целесообразности строительства рыбопропускных сооружений.

2. Биологическое обоснование выбора местоположения, мощности и количества рыбопропускных сооружений в системе гидроузла.

3. Биологические требования к конструкции сооружений, выбору типа привлечения рыб, оптимального обеспечения перехода (переноса) рыб из нижнего бьефа в верхний и обеспечения успешной ориентации рыб при выходе в верхний бьеф для дальнейшей миграции.

4. Биологические требования к режиму эксплуатации рыбопропускных сооружений и к режиму работы всего гидроузла.

Сразу следует оговорить, что рыбопропускные сооружения не следует рассматривать как самостоятельный элемент рыбного хозяйства, как это часто делается в настоящее время. Рыбопропуск должен быть одним из составных частей комплекса, рыбохозяйственных компенсационных мероприятий при гидростроительстве. Этот комплекс помимо рыбопропускных сооружений включает сохранение и необходимую мелиорацию существующих нерестовых угодий, создание новых, эффективно действующих рыбоводных предприятий, научно обоснованную регуляцию промысла пропускаемых видов рыб, охрану и регулярный контроль за состоянием их популяций, организацию заказников и заповедников на местах массового размножения рыб.

Целесообразность строительства рыбопропускных сооружений основана на данных биологических исследований ихтиофауны до начала гидростроительства, оценке мощности популяций наиболее ценных видов, изучении их миграций и характера размножения. До сих пор за основу целесообразности принимается тот факт, что плотина прерывает миграцию проходных и полупроходных рыб, у которых места размножения и нагула пространственно разделены большими расстояниями. Совершенно не принимается в расчет, что и туводные и жильные формы многих пресноводных рыб также совершают миграции. Как было показано выше, при сооружении гидроузлов происходит экологическая дифференциация ранее единой популяции на несколько групп (их можно назвать популяциями конкретного водохранилища), раз-

деляемых плотинами. Обмен между вновь сформировавшимися популяциями невелик и, как правило, имеет одностороннее направление (скат молоди и взрослых рыб через плотины). Видимо, нельзя исключать экологическую целесообразность регулярного двустороннего обмена между популяциями рыб выше и ниже плотины. Этот вопрос в экологии рыб освещен еще очень слабо.

При обосновании целесообразности рыбопропускных сооружений нельзя исходить только из необходимости сохранения промысловых видов. Существенную роль этих сооружений может быть и в охране малочисленных и редких видов рыб, которым также свойственны регулярные сезонные миграции.

Вопрос о мощности, т. е. выборе величины пропуска рыб через плотины, должен решаться не только по исходной численности популяций рыб в момент зарегулирования, но и с учетом их возможного увеличения после реализации всего комплекса компенсационных мероприятий. Мощность сооружения в значительной степени определяется оптимальным выбором его местонахождения в системе гидроузла, эффективностью привлечения в него рыб, обеспечением успешного их прохода в верхнем бьефе.

Из опыта проектирования и эксплуатации известно, что одна из основных причин низкой эффективности многих рыбопропускных сооружений — их неудачное расположение в системе гидроузла относительно зон перемещений и концентрации рыб, мигрирующих под плотину [60]. Отсюда ясна важность определения зон концентрации рыб, изучения их миграционного поведения и перемещений под плотной гидроузла.

Обобщения результатов наших многолетних исследований на 7 гидроузлах Дона, Кубани, Волги, Туломы показали [70], что, несмотря на разнообразие гидрофизических условий приплотинных зон, у мигрирующих рыб можно выделить четкую стереотипизацию основных элементов поведения:

1. Подход рыб в приплотинную зону совершается преимущественно по границе основного потока воды от гидроузла, если его скорость превышает 0,8—1,5 м/с. Здесь обычно и отмечается наиболее высокая концентрация рыб, пытающихся отыскать выход в верхний бьеф.

2. Наибольшая активность рыб в поисках выхода в верхний бьеф приходится на первые 1—3 сут, после чего мигранты скатываются на некоторое время вниз или переходят на места отставания, где образуют скопления. Из этих мест рыба время от времени (осветровые часы в темное время) выходит вновь к основному потоку для дальнейшего движения вверх по течению.

Повышенная активность рыб в первые дни после подхода к плотине проявляется не только в скоростях плавания, длительности активных перемещений, но и в обследовании больших акваторий.

Характерными элементами поискового поведения рыб являются

подъем к плотине до "линии предельных скоростей", а единично и непосредственно под плотину, последующий скат вниз по течению, отставание в спокойных участках и очередной выход к плотине. Масштаб ската рыб может варьировать от десятков метров до нескольких километров. Чаще рыба скатывается для отдыха на определенные места отставания.

3. Характерной особенностью мест отставания являются меньшие, чем в краевой зоне потока, скорости течений, а также близость этого потока. Во всех случаях они непосредственно граничат с основным потоком воды от гидроузла.

4. Во многих случаях отставание происходит в углублениях, что может быть связано не только с гидрологическими особенностями участка водоема, но и с пассивно-оборонительным поведением рыбы. Поэтому немаловажное значение, особенно в мелководных реках, для сохранения зон отдыха (отставания) рыбы имеет отсутствие отпугивающих факторов, например шума проходящих судов.

5. В оптимальных условиях (небольшая скорость течения, близость основного потока, достаточная глубина, отсутствие отпугивающих факторов) на местах отставания концентрируется основная масса производителей, не сумевших пройти в верхний бьеф.

На основании выявленных стереотипов разработан метод выбора местоположения рыбопропускных сооружений, который учитывает специфику распределения и перемещения рыб под конкретными гидроузлами. Он используется в практике конструирования рыбопропускных сооружений. [60]. Биогидравлические исследования на моделях гидроузлов позволяют конкретизировать особенности формирования скоплений рыб в задаваемых гидрологических условиях [91]. Необходимо учитывать, что эффективный пропуск производителей рыб через плотину возможен только при их достаточной концентрации непосредственно перед рыбопропускным сооружением [66].

Помимо концентрации рыб для успешной работы этих сооружений важное значение имеют характеристики привлекающего потока: скорость и сопряжение с основным течением. Скорости привлекающего потока определяются двумя факторами:

чем выше скорость потока, тем дальше он прослеживается, привлекая тем самым рыб с большей площади, что, в свою очередь, приводит к увеличению захода рыб;

скорость потока должна быть соизмерима с эколого-физиологическими и энергетическими особенностями плавания рыб, не вызывать сильного их переутомления, приводящего к невозможности сопротивляться потоку и их пассивному выносу вниз по течению.

Осетровые и лососевые, например, способны длительное время (более 1 ч) преодолевать встречные потоки, скорость которых до 1,5, редко 2 м/с. По мере возрастания скорости встречного течения рыбы выходят в более спокойные участки. Во время миграций в средней

части реки осетровые чаще придерживаются потоков, где скорость не более 0,5—0,6 м/с, в низовьях рек — не более 0,9—1,0 м/с. На основании биотелеметрических наблюдений за миграцией нами установлено, что выбор встречных потоков меняется не только в зависимости от района наблюдений, но и от сезона, погодных условий, физиологического состояния, пола рыб и других показателей. В общем виде выявленные вариации скоростей течений, в которых рыбы мигрируют, положены в основу строительных норм и правил (СНиП 11—55—79) для использования при выборе скоростей привлекающих потоков воды в рыбопропускных сооружениях.

Видоспецифичность привлекающих скоростей должна быть согласована с вертикальным распределением рыб. Так, осетровые мигрируют в нижних и средних слоях воды, лососевые — ближе к поверхности. Большие различия в вертикальном распределении наблюдаются и у частиковых рыб.

При пропуске рыб через плотину важное значение имеет обеспечение их нормальной жизнедеятельности непосредственно в рыбопропускном сооружении. Это прежде всего создание оптимальных условий движения и ориентации рыб путем формирования структуры потоков воды, предотвращающей вынос рыб из сооружения и их сильное утомление и обеспечивающей успешный выход рыб в верхний бьеф.

Особенно большое значение структура потоков воды имеет для рыбоходов, в которых движение рыб можно сравнить с их миграцией на запороженных участках реки, т. е. участках, где каменистые пороги, мелкие водопады чередуются с более затишными местами, омутами.

При создании низконапорных гидроузлов на малых реках, населенных лососевыми, предлагаются нетрадиционные гидротехнические сооружения из искусственных порогов [230, 231]. При оптимальном подборе пороги не препятствуют прохождению рыб на выше- и нижележащие участки.

Обычно считается, что рыбоходы имеют узковидовую специфику и наиболее пригодны только для таких пловцов, как лососи. В то же время имеются примеры успешного использования рыбоходов и другими видами рыб. Так, через Кегумьский рыбоход на р. Даугаве проходила сырть. Рыбоходы в Австралии успешно используются для пропуска 15 видов рыб, в том числе угря, плотвы, кефали [163, 220]. В США построены рыбоходы для обеспечения пропуска сельди-помолобуса. Через волжские, донские и кубанские рыбоподъемники и рыбошлюзы помимо осетровых мигрируют рыбы еще 10—20 видов.

Из анализа работы рыбоподъемников и рыбошлюзов на реках СССР видно наиболее четкое разделение суточной интенсивности захода рыб на два типа. В ночные часы возрастает заход осетровых, сома, в дневные — карповых рыб. Ритмика захода рыб в целом вполне соответствует их суточному ритму двигательной активности. Некоторые от-

клонения могут быть обусловлены изменениями плотности рыб перед сооружением, условий привлечения, появлением каких-либо отпугивающих факторов.

Решение проблемы рыбопропуска через плотины гидроузлов включает создание не только оптимальных условий привлечения и переброски рыб из нижнего в верхний бьеф, но и благоприятных условий прохода ими приплотинной зоны верхнего бьефа.

Этот участок гидроузлов является одним из наиболее сложных для ориентации мигрирующих рыб, так как они попадают в совершенно иную ситуацию, отличную от условий нижнего бьефа, и еще находятся в состоянии стресса, вызванного прохождением через рыбопропускное сооружение. Неучет этого фактора приводит к тому, что значительная часть прошлюзовавшихся производителей сразу же скатывается через плотину в нижний бьеф. Уменьшение ската мигрантов достигается созданием специальных защитных стенок и выбором оптимального режима работы гидроузла и рыбопропускного сооружения [97]. Однако если скат в нижний бьеф анадромных мигрантов (половозрелых производителей), успешно прошлюзовавшихся через рыбопропускные сооружения, — явление вынужденного порядка, обусловленное стрессовыми воздействиями, потерей ориентации, утомлением, то отнерестившиеся особи совершают целенаправленную миграцию вниз по течению, в том числе и миграцию через плотины. Кроме того, направленную покатную миграцию через плотины совершает и молодь рыб, направляющаяся от мест размножения к более кормным участкам низовьев рек, в озера или моря. Как показывают наблюдения, при скате через плотины часть скатывающихся рыб погибает из-за травмирования в турбинах ГЭС, летального перепада давления, воздействия кавитации. При скате через водосливные секции рыба травмируется при ударе о грунт или бетонированные гасители потока. Травмирование и гибель скатывающихся рыб могут быть уменьшены путем создания оградительных рыбонаправляющих решеток в местах забора воды в турбины, выбором оптимального режима сброса воды через водосливные секции, созданием специальных систем отводящих каналов для пропуска рыб и их молоди.

Учет биологических требований при разработке, строительстве и эксплуатации последних образцов рыбопропускных сооружений сразу же положительно сказался на эффективности их работы. В последнее десятилетие созданы достаточно эффективные рыбопропускные сооружения на Рижской ГЭС (р. Даугава), Краснодарском и Федоровском гидроузлах (р. Кубань), на Усть-Маньчском и Кочетовском гидроузлах (р. Дон). Планируется реконструкция имеющихся рыбопропускных сооружений на ряде других гидроузлов.

Особенно наглядно видна эффективность пропуска лососей. За сорокалетний период эксплуатации рыбохода Нижнетуломской ГЭС удалось полностью сохранить популяцию туломской семги, пути миграции которой перекрыты плотиной ГЭС. Относительно атлантического

лосося (семги) в одной из рек Ньюфаундленда сделан интересный подсчет. Из-за естественных и искусственных преград 35 % площади реки недоступно для размножения. За счет размножения рыб на сохранившихся в среднем и нижнем течении реки нерестилищах стадо производителей за 20 лет возросло на 1000 голов. После сооружения рыбохода за 6 лет нерестовое стадо возросло на 2500 производителей [179].

Благодаря рыбопропускным сооружениям в последние десятилетия стабилизировались и даже несколько возросли запасы отдельных локальных стад тихоокеанских лососей на североамериканском побережье. Высокая отдача ожидается от донских и кубанских рыбопропускных сооружений, где рыбохозяйственный эффект от увеличения запасов ценных проходных рыб достигнет 20 тыс. т [60].

ПОДДЕРЖАНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ РЕПРОДУКЦИОННЫХ БИОТОПОВ РЫБ

Комплекс рыбохозяйственных мероприятий по сохранению и увеличению численности ценных проходных и жилых рыб внутренних водоемов включает как обязательный элемент цикл мелиоративных работ на нерестилищах и установку, где это необходимо, искусственного нерестового субстрата. Мелиорация заключается чаще всего в дноуглублении, создании канальных проходов для обеспечения доступа рыбе в верховья рек и ската обратно, ограничении зарастания и заболачивания мелководий. К категории мелиоративных работ относят также борьбу с малоценными и хищными рыбами.

Создание искусственных нерестилищ для псаммолитофильных рыб осуществляется отсыпкой соответствующего грунта в подходящих по условиям местах, а для фитофильных — установкой в литорали плавучих полей из искусственного (синтетическое волокно) или природного (ветки деревьев) субстрата. Весьма перспективным представляется использование нерестовых панелей.

Общая экологическая обстановка на внутренних водоемах складывается таким образом, что разрыв между количеством в водоемах наличной пищи и численностью способных ее использовать рыб будет в обозримом будущем иметь тенденцию к увеличению.

Сократить его только за счет оптимизации условий естественного воспроизводства ценной ихтиофауны, видимо, нельзя. Поэтому, поддерживая естественное размножение ценных рыб, обязательное для сохранения их генофонда, необходимо одновременно осуществлять широкий фронт рыбоводных работ, направленных на регулирование нужной плотности рыбного населения путем ежегодного выпуска в водоем подрощенной жизнестойкой молодежи.

Очевидно, что по оптимальной схеме объем этого выпуска должен осуществляться дифференцированно по локальным стадам или по их группам, имеющим смежные нерестилища, в соответствии с биопродукционной емкостью освоенных нагульных биотопов.

Местоположением комплексов по локальному воспроизводству запасов рыб должно определяться оптимальное размещение объектов и мощность региональных промышленных рыбхозов, отвечающих за сохранение репродуктивных биотопов и рациональное использование формируемых запасов рыб.

Надежные сведения о миграционных циклах рыб, биопродукционной емкости нагульных биотопов и обеспеченности их местами размножения необходимы также при определении на водоеме направления и объемов акклиматизационных работ. Как известно, эти работы могут быть направлены на вселение нового для данной экосистемы вида рыб с двумя целями — для заполнения свободной экологической ниши, не используемой (недоиспользуемой) аборигенами, или для замещения малопродуктивного местного вида более ценным. В обоих случаях обязательной предпосылкой этих работ должен быть обоснованный экологическими и этологическими исследованиями выбор перспективных для вселяемых видов репродукционных и нагульных биотопов. Этот вопрос в современной литературе освещен очень слабо, а накопленный практический опыт показывает, что положительные результаты от акклиматизации получены только при заполнении вселенцами свободной экологической ниши и только в тех случаях, когда их выпуск случайно или направленно производится на участки водоема с малой плотностью близких по экологии аборигенов и обилием репродукционных биотопов.

ОБЕСПЕЧЕНИЕ УСЛОВИЙ ВЫЖИВАНИЯ МОЛОДИ

Обязательным элементом комплекса рыбохозяйственных мероприятий по сохранению и увеличению численности ценных проходных и жилых рыб внутренних водоемов являются работы по снижению действия факторов повышенной смертности молоди при переходе с мест рождения на нагульные и зимовальные биотопы, а также во время ее обитания на этих биотопах.

Главными здесь оказываются группы мероприятий по исключению помех покатной миграции молоди с репродуктивных биотопов и защите ее от попадания в водозаборные сооружения. Очень важным направлением, актуальность которого стала особенно очевидной для равнинных водохранилищ по результатам исследований последних лет, является экологическое обустройство литорали с целью восстановления и реконструкции ювенильных биотопов.

Сохранение скатывающейся с нерестилищ молоди на начальных

стадиях этого процесса обеспечивается сооружением на репродуктивных биотопах рыбосборных и рыбоотводных каналов, прокосом трасс в зарослевых участках мелководной и соединением местных углублений, способных стать при падении уровня водоемами-ловушками, с основным водоемом. Имеется большой опыт эффективного выполнения этих работ, позволяющих ежегодно сохранять от гибели миллионы личинок и молоди ценных рыб.

Проблема защиты молоди от попадания в водозаборные сооружения состоит из двух частей: выбора местоположения будущего водозабора и типа рыбозащитного сооружения.

Учитывая образ жизни молоди разных видов рыб и зная закономерности ее распределения в водоеме, можно выделить участки с повышенной и относительно стабильной плотностью рыбного населения, с ее временным внутрисезонным повышением и малонаселенные. Схемы экологического районирования распределения молоди могут быть в настоящее время построены для любого водоема. Исследования показали, что распределение эмбрионов и личинок рыб в озерах и водохранилищах в основном определяется ветровыми течениями и рельефом дна водоема, а формой их перемещений служит пассивный дрейф. В результате этого дрейфа молодь неизбежно попадает в зоны аккумуляции биомассы, где и задерживается в течение длительного времени. Зная основные места нереста, время массового выклева, скорость и направление течений, рельеф дна и скорость концентрации, можно точно указать подлежащие охране места основных скоплений молоди и исключить их из сферы хозяйственной деятельности водопользователей. Проектирование водозаборов в известном удалении от мест нереста, основных трасс перемещений молоди и зон ее концентрации снижает возможность гибели рыбы и упрощает дальнейшие мероприятия по ее защите от попадания в водотоки. Эти мероприятия основаны на экологическом, поведенческом или физическом принципах [92].

Совершающая покатную миграцию молодь, попадая после выхода из нерестового притока на не защищенные от волнения участки литорали и сублиторали озера или водохранилища, оказывается в условиях, резко отличающихся от предыдущих по кормности и наличию убежищ-укрытий от хищников, что ведет к ее повышенной смертности. Этим, возможно, в значительной степени объясняется низкий промысловый возврат от продукции нерестово-выростных озерных рыбных хозяйств. Совершенно другая картина наблюдается в том случае, если выращенная молодь попадает в основной водоем в прибрежную зону аккумуляции биомассы с сохраняющимися зарослями и наличием защищенных от волнения участков. Здесь она получает возможность эффективного нагула и, используя биотоп в течение всего лета, уходит дальше в глубь водоема уже значительно окрепшей и способной к зимнему переживанию тяжелых условий подледного периода.

Расширение площадей ювенильных прибрежных биотопов возможно

путем сооружения на открытых участках литорали системы прерывистых дамб-маршей (искусственных рифов), гасящих действие волнения. Их сооружение с минимальными затратами вполне реально сочетать, в частности, с добычей нерудных полезных ископаемых (песка, гравия) как дополнительного к рыбному хозяйству элемента комплексного водопользования, широко развиваемого на озерах и водохранилищах, но из-за несогласованности мест, сроков проведения и объемов работ входящего в противоречия с природоохранными мероприятиями.

Эмпирически показано, что наличие в литорали водоема зон аккумуляции биомассы (защищенные участки побережья с растительностью) в количестве 5–15 % акватории обеспечивает потребности ихтиофауны в условиях размножения и выживания молоди на первом году жизни [100].

Рыбохозяйственная наука и практика в настоящее время располагает достаточным арсеналом средств и способов управления воспроизводством запасов ценных рыб во внутренних водоемах. Очень важно научиться рационально ими пользоваться.

Изучение миграций и условий формирования локальных стад рыб убедительно показывает, что успех от рыбоводных, мелиоративных и социально-организационных мероприятий в области создания рыбохозяйственных комплексов индустриального типа достигается только в том случае, когда все элементы этого комплекса, привязанного к конкретной экологической обстановке, проектируются и сооружаются одновременно, с тем чтобы исключить негативное влияние среды и человека сразу на всех этапах миграционных циклов популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

“Мы находимся сейчас лишь в самом начале изучения миграций рыб. Для полного выяснения этого замечательного явления природы предстоит еще очень много сделать, идя по намеченным уже путям, особенно по пути экспериментального исследования с применением мечения рыб в море и широким развитием экологических работ, сопровождающихся подробным изучением гидрологической обстановки. Не подлежит сомнению, что такого рода исследования могут дать ценнейший материал не только для теоретического понимания миграций как биологического явления, но и для практических целей крупного рыбного промысла, почти всегда связанного с использованием рыб в период их миграций” — так завершил свою книгу “Миграции рыб” П. Ю. Шмидт 50 лет тому назад [141].

Прошедшие с того времени годы принесли много новой информации о миграциях и распределении рыб, позволяющей приблизиться к раскрытию ранее непонятных явлений, оценить их практическую значимость и направить на службу народному хозяйству.

Наиболее важным за этот период было широкое внимание исследователей к изучению миграций не только традиционных объектов морского и океанического промысла, но и жилых рыб в реках, озерах и водохранилищах.

Развитие этих исследований диктовалось необходимостью выяснения общего и частного в миграционной деятельности морских и пресноводных рыб для формирования теории миграций в целом, однако преследовало и решение практических задач в связи с защитой пресноводных экосистем от негативного антропогенного воздействия и интенсификацией рыбохозяйственного использования внутренних водоемов.

Накопленные к настоящему времени сведения о миграциях рыб по степени информативности довольно четко группируются в две категории: статистических (их большинство), дающих пространственно-временное описание хода миграционных циклов тех или иных видов рыб, т. е. показывающих, когда и по каким трассам происходят миграции, и факториально-аналитических, содержащих попытки ответа на вопрос, почему они происходят так, а не иначе.

Глубокое развитие исследований второй категории еще только начинается, так как требует привлечения для анализа во многом нетрадиционной для гидробиологии информации о структурах и динамике гидрофизических и энергетических полей на биотопах водоема, мезо- и микроагрегированности гидробионтов, структурно-организационных стандартах, адаптационных потенциалах и биопродукционных индексах их популяций как основы последующего процессуального моделирования и его натурной проверки.

Очевидно, что анализ миграционной деятельности популяций вида должен начинаться с биоценологической характеристики водоема и региона. При использовании принципа экологического районирования оказывается возможным наметить топографию триад биотопов, обеспечивающих размножение, нагул и зимовку самовоспроизводящихся территориальных группировок (локальных стад) особей, а затем описать и документировать их миграционные циклы.

Эти описания и документация представляют собой самостоятельную практическую ценность, так как служат основой для составления промысловых карт распределения рыб.

Примеры миграционного поведения рыб разного систематического положения и относящихся к разным экологическим группам, обитающим в различных по условиям среды водоемах, позволяют свести видимое многообразие циклов их перемещений к нескольким четко определяемым типам (рис. 63).

Система "река-озеро" (водохранилище, море). I т и п. Популяция (локальное стадо, группа локальных стад) постоянно обитает на от-

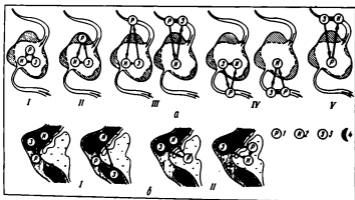


Рис. 63. Типы миграционных циклов рыб:

а — река-озеро (водохранилище); б — река, река — затопляемая пойма; P, H, Z — репродукционный, нагульный и зимовальный биотопы

носителем изолированном участке озера, водохранилища или моря и перемещается в пределах этого участка по сложной траектории. Относительная изоляция популяций обеспечивается наличием во многих зонах ареала условий для размножения, нагула и зимовки особей вида и спецификой гидродинамического режима данного участка водоема (наличие циркуляционных течений). Популяции первого типа не совершают активных миграций, но могут перемещаться на большие расстояния, дрейфуя с течениями и осуществляя основные жизненные функции на тех или иных участках кольца дрейфа в сезоны и сроки, обусловленные ритмами их созревания и биологической активности. Этот тип миграций характерен для многих видов сельдевых, карповых и сиговых рыб, имеющих пелагическую икру и обитающих в толще воды открытых плесов водоемов.

II т и п. Территориальная группировка особей использует для размножения участок литорали водоема, а нагуливается и зимует на смежных с ним биотопах сублиторали и батии, не заходя в притоки. У производителей четко выражена нерестовая миграция из глубины в прибрежье, ориентированная по градиентам температуры, солености и, возможно, комплекса химических веществ, характеризующих "запах" репродукционного биотопа. С производителями часто подходят на нерестилища неполовозрелые особи, причем их миграция является нагульной, так как в прогретой литорали весной, как правило, больше пищи.

После икрометания производители постепенно перемещаются на нагульные биотопы батии. Первыми покидают репродукционный биотоп активные мигранты. Молодь задерживается в литорали до осени и затем уходит на зимовку в сублитораль. Нагульные и предзимовальные перемещения особей на биотопах батии и сублиторали у локальных стад с данным типом миграционного цикла невелики по расстоянию, могут быть разнонаправленными и у разных скоплений происходить несинхронно во времени.

При зимнем (летнем) локальном дефиците кислорода в ряде озер и водохранилищ, подверженных сильному антропогенному воздействию, часто наблюдаются вынужденные массовые миграции рыб, носящие характер "бегства" и направленные в стороны от заморной водной массы, обычно от верховьев плесов к центру водоема, а в водохранилищах — в приплотинную зону верхнего бьефа с возможным скатом части особей в нижний бьеф.

Второй тип миграций проявляют особи многих локальных стад фитофильных и псаммофильных карповых, окуневых, сиговых, сомовых, тресковых и других рыб.

III т и п. Этот тип миграций характерен для яровых особей локальных стад проходных и полупроходных рыб. В эту категорию объединяются как классические мигранты (лососевые, осетровые и некоторые сельдевые), преодолевающие при входе в реки солевой барьер,

и мигранты из локальных стад туводных рыб. Общим для них является исторически или генетически закрепленная резкая пространственная удаленность репродукционных биотопов от мест нагула, определяемая повышенной требовательностью производителей к качеству и степени стабильности условий на нерестилищах и отсутствием этих условий в основном водоеме, используемом для нагула.

Эти рыбы, за которыми можно с полным правом сохранить название проходных, ежегодно или через интервал в несколько лет один раз в жизни или многократно совершают массовые преднерестовые миграции в реки к местам размножения, а после икрометания — столь же массовые, но часто растянутые во времени преднагульные миграции. У рыб с одноразовым нерестом последние у производителей отсутствуют, а миграционный цикл составляют покатная нагульная миграция молоди, ее зимовальные перемещения в основном водоеме и анадромная преднерестовая миграция взрослых зрелых рыб к местам икрометания, расположенным в верхнем, среднем или нижнем течении рек.

Подвариантом III типа миграций являются перемещения озимых экологических групп локальных стад проходных рыб, размножающихся весной, но заходящих в реки в районы репродуктивных биотопов осенью предыдущего года.

IV т и п. Этот тип миграционных циклов характерен для ряда местных популяций проходных рыб озер и водохранилищ с рыбопускными сооружениями, освоивших репродукционные биотопы в реках, вытекающих из нагульного водоема. Эти рыбы совершают преднерестовую миграцию вниз по течению реки, а после икрометания возвращаются на озерные нагульные биотопы, где обитают до следующего нерестового периода. В локальных стадах здесь также обнаружены группы озимых особей, уходящих в район нерестилищ осенью, т. е. совершающих зимовально-нерестовую миграцию.

Молодь этих рыб по достижении определенного размера и возраста мигрирует вверх по реке и постепенно проникает в основной водоем, где затем оседло живет до наступления половой зрелости. Этот тип миграций описан пока в основном только для ряда видов карповых рыб.

V т и п. Этот тип миграций характерен для речных угрей, репродукционные биотопы которых находятся в море, а нагульные и зимовальные — в пресных речных и проточных озерных водах. Известно, что личинки речного угря от морских нерестилищ течениями приносятся к устьям рек, проходят метаморфоз и затем поднимаются в реки, где обитают до наступления половой зрелости, после чего совершают катадромную миграцию из рек в море, участвуют в икрометании и погибают.

Система река—пойма. I т и п. Этот тип миграций характерен для жилых речных рыб, реофилов, размножающихся на биотопах перекатов и нагуливающих и зимующих в углублениях русел, заливах и водоемах придаточной системы, расположенных ниже по течению.

В зависимости от специфики участка реки молодь может быть пассивно разнесена на более удаленные от репродукционного биотопа низлежащие нагульные участки, что значительно увеличит протяженность их будущих преднерестовых миграций вверх.

И т и п. Этот тип миграций свойствен жилым лимнореофильным рыбам, использующим в качестве репродукционных биотопы заливаемой во время половодья поймы, покрытые луговой или земноводной растительностью. Здесь же отнерестившиеся производители и неполовозрелые особи осуществляют нагул, если пойма находится в залитом состоянии более или менее длительное время или рыба сразу скатывается в русло реки, где обитает до наступления очередного подъема уровня воды.

Перечисленные типы миграционных циклов характерны для ихтиофауны в целом и проявляются вне зависимости от географического положения ареала популяций и типа водоема.

Выделение унифицированных типов миграционных циклов рыб представляется наиболее важным выводом работы, обоснованным анализом имеющейся информации о миграциях морских и пресноводных рыб. Эта типизация исключает, на наш взгляд, установившуюся в литературе двойственность терминологических понятий: в природе существуют только проходные и жилые рыбы, а нет полупроходных и частично жилых. Категория так называемых полупроходных рыб искусственна, равно как и противопоставления морских проходных рыб пресноводным.

Важным выводом можно считать обнаружение в популяциях проходных рыб внутренних водоемов озимых и яровых форм, ранее описанных только для осетровых и лососевых. Они уже обнаружены в нерестовых популяциях многих исследованных видов карповых и окуневых рыб и, являясь отражением внутривидового полиморфизма, способствуют повышению устойчивости популяций к негативному воздействию среды. Конкретно это проявляется в расширении набора нерестовых площадей и повышении эффективности размножения за счет одновременного икрометания на лучшем репродукционном биотопе, освоении большого набора нагульных биотопов и рассредоточении в период зимовки, что снижает вероятность гибели особей стада при заморных явлениях, от переохлаждения, болезней и других причин.

Существование в нерестовых популяциях озимых и яровых особей, видимо, закреплено наследственно и свойственно только проходным рыбам локального стада, нагульные биотопы которых значительно удалены от репродуктивных. Об этом косвенно свидетельствуют различия в соотношениях численности тех и других у локальных стад, находящихся в условиях разной обеспеченности репродуктивными биотопами.

Наличие в локальных стадах оседлых и мигрирующих (проходных) рыб в целом также необходимо рассматривать как исключитель-

но важное приспособление популяций к существованию в изменчивых условиях. При этом проходные рыбы, видимо, функционально отвечают за сохранение генофонда популяции и расселение особей, а оседлые способствуют поддержанию ее высокой численности.

Вопрос о степени консервативности наследования соответствующих признаков в потомстве проходных, оседлых, озимых и яровых особей локального стада еще требует решения путем исследований.

Однако уже имеется ряд интересных данных, в той или иной степени раскрывающих суть этой важной проблемы.

Так, наблюдения на зарегулированных реках, превращенных в каскады водохранилищ, показывают, что в результате резкого изменения условий из популяции стенобионтных реофильных и лимнофильных рыб выпадают только оседлые группировки, а проходные продолжают существовать в притоках (осетровые, хариусовые, головль, елец, подуст). Более эврибионтные проходные виды, например каспийская вобла, малый тупорылый осетр, в условиях водохранилищ способны образовывать местные популяции, дав оседлых рыб.

Каспийская килька, азовская тюлька и игла-рыба образовали высокочисленные оседлые популяции в водохранилищах Волги и Дона, а белозерская корюшка путем катадромных миграций заселила водоемы Средней Волги. Малейшее изменение в лучшую сторону условий на репродукционных биотопах сразу вызывает ответную реакцию проходных резервантов. Так, образование на открытых участках литорали Рыбинского водохранилища песчаных пляжей быстро привело к появлению на них оседлых популяций ельца. Многочисленные примеры взаимопереходов проходных рыб в оседлые и обратно показывают лососевые. Все это косвенно свидетельствует о том, что свойственный виду полиморфизм в той или иной степени закреплен набором генов у каждой особи нерестовой популяции, а степень реализации определяется конкретными условиями на триадах биотопов в ареалах локальных стад.

Следующим моментом, о котором нужно обязательно упомянуть в связи с анализом природы миграций, являются суточные вертикальные и горизонтальные перемещения рыб. Хорошо известно их приспособительное значение, фотопериодичность как пусковой механизм начала и конца перемещений и роль в оптимизации условий питания и пищевых взаимоотношений рыб. Представляет интерес также вскрытый при изучении вертикальных миграций пелагических холодолюбивых сиговых механизм их кратковременных подъемов в богатые кормом теплые верхние слои воды. Эти подъемы осуществляются 1 раз в сутки одновременно только частью особей популяции, а остальные находятся в зоне оптимальной для вида температуры ниже термоклина. Рыба совершает кормовой подъем, видимо, только 1 раз в 2-3 сут, что обеспечивает популяции существование в жестких условиях пресса температуры сверху.

Рассматривая энергетику плавания и ориентационные способности

рыб, следует отметить, что активная реализация этих возможностей осуществляется в основном во время преднерестовых и частично предзимовальных миграций. Вся остальная часть жизненного цикла протекает в условиях сравнительно малой подвижности. Этому способствуют широкое использование рыбами для нагульных перемещений энергии попутных потоков воды, вместе с которыми перемещается и пища, локализация в пределах освоенного нагульного биотопа за счет циркуляционных течений или попеременного противоположно направленного внутрисуточного дрейфа в верхних и нижних слоях воды и низкая (4–6 ч в сутки) двигательная активность рыб, не связанная с использованием сложных и энергоемких способов ориентации.

Как показали биотелеметрические исследования поведения меченых рыб, преднерестовая миграция требует реализации тех или иных их ориентационных возможностей в зависимости от степени сложности проходимых экологических участков. Выделяются 4 основных типа этих участков: эстуарии и устья нерестовых рек и притоков, русло рек, речные плесы с циркуляционными течениями, озерные плесы со сложной расчлененной и однородной обстановкой.

Наибольшее время миграции приходится на прохождение участков первого и последнего типов. В эстуариях это связано с разрешающей способностью органов хеморецепции рыб, позволяющих им распознать воду своего нерестового притока, а также с периодом адаптации к этой воде, а на участках с однородной батиметрической и гидрофизической обстановкой — с отсутствием надежных ориентиров и необходимостью использования сложных способов магниторецепции, электрорецепции и комбинаций др. При прохождении этих участков отмечается наибольшее число заблудившихся рыб. Наиболее успешно ориентация осуществляется на участках, имеющих постоянные каналы информации (градиенты глубин и температуры). Следуя по этим каналам, рыба сравнительно легко достигает домашних участков, а репродуктивный хоминг в целом более четко выражен у особей тех локальных стад, на пути к нерестилищам которых встречается меньшее число сложных для ориентации зон водоема.

Хоминг на нагульный участок у рыб выражен менее четко и возникает только в случае физической изоляции нагульного биотопа от соседних и чаще у узкоспециализированных стенофагов.

Антропогенное воздействие вносит серьезные нарушения в сложившуюся систему миграционных циклов и ориентации рыб. Это проявляется прежде всего в значительном расширении масштабов вынужденных зимовальных миграций, что повышает процент заблудившихся рыб, приводит к нерациональным затратам энергии или гибели особей и, в конечном счете, сказывается на воспроизводительной способности популяций.

Появление в водоемах новых каналов ориентационной информации в связи с распространением потоков сточных и высокотемператур-

ных вод вызывает массовое привлечение рыб в зоне с аномальными условиями, что приводит к изменениям сезонных и годовых ритмов их жизнедеятельности, нарушениям воспроизводительного потенциала, гибели от аккумуляции в организме вредных веществ или распространению болезней.

Экологическое топографирование, включающее набор знаний о состоянии биотопов, миграциях, распределении и жизнедеятельности локальных стад, открывает возможности направленной рыбохозяйственной реконструкции ихтиоценозов и конкретизации элементов комплекса мероприятий по повышению биопродуктивности экосистем водоемов, охране и рациональному освоению формируемых запасов рыб.

Главным в хозяйственной деятельности должно быть строгое соблюдение основного тактического принципа: одновременное выполнение всего комплекса мелиоративной, рыбоводной и рыбоохранной помощи для конкретного локального стада, а в целом по водоему — поэтапно для основных населяющих его локальных стад.

Документация сроков, трасс и плотности скоплений мигрирующих рыб в привязке к элементам среды уже сегодня может быть выполнена с помощью сравнительно малых усилий и с высокой точностью в рамках службы экологического мониторинга.

Дальнейшее развитие исследований миграций рыб вообще и во внутренних водоемах в частности должно быть в большей степени направлено на выявление факториальных связей и зависимостей между поведением перемещающихся особей и их групп и параметрами среды. Необходимо срочно заполнить пробел в наших знаниях эколого-генетической структуры популяций, нейрогуморальных и эндокринных механизмов регулирования миграционной активности рыб.

Миграции рыб нужно рассматривать в неразрывной связи с их перемещениями и поведением на протяжении жизненных циклов в целом. Этим может быть достигнута расшифровка закономерностей распределения особей, определены условия образования их устойчивых скоплений и разработаны основы экологического районирования водоемов.

Необходимо продолжить углубленную разработку теории локальных стад рыб и на ее основе системы рыбохозяйственных мероприятий по поддержанию и рациональному использованию рыбных запасов. Еще очень мало сделано в области изучения внутривидовых и внутрипопуляционных группировок рыб, различающихся временными жизненными ритмами, типом обмена, степенью стено- и зврибионтности.

Исследования новых вопросов требуют разработки новых методов и совершенствования или коренного пересмотра старых. Необходимо внедрение экспресс-методов оценки состояния кормовой базы и питания рыб, агрегированности зоопланктона, зообентоса и молоди рыб. Несвершенны методы обработки собранной информации, еще далеко не реализованы здесь возможности компьютерного анализа первичных

данных и почти полностью отсутствует оперативная обработка блоков информации. Глубокое изучение миграций и распределения рыб на современном уровне уже немислимо без хорошей инженерно-технической оснащенности и комплексирования со специалистами разного профиля.

Представляется необходимым рассматривать дальнейшее изучение миграций как важный составной элемент системы исследований, направленных на разработку основ теории управления рыбопродуктивностью экосистем внутренних водоемов.

Схема исследовательского процесса, имеющего конечной целью создание функциональных программ рыбохозяйственных мероприятий по управлению рыбопродуктивностью водоемов, должна включать 3 группы блоков экологической информации — организменный, популяционный и биоценологический (экосистемный), банк оперативных данных, 3 блока управления. Мы предлагаем следующий вариант такой программы (рис. 64).

Первая группа содержит 7 блоков (программ) специализированных исследований жизнедеятельности особей в контролируемых условиях среды с паспортизацией интегральных количественных показателей их способности реализовать в онтогенезе наследственные и приобретенные возможности развития и роста.

Исследованиями в рамках 1—7 программ блока онтогенеза охватываются все возрастные группы особей вида по принципу синхронного анализа состояния строго паспортизированных особей.

1-й блок группы включает цикл эколого-генетических разработок, направленных на определение набора генотипов, предъявляемых среде для реализации парами (гнездами) производителей.

Исследования 2-го блока способствуют ответу на вопрос о преобладающих типах обмена веществ (углеводный, липидный, белковый) у разных по качеству особей потомства в конкретных условиях эксперимента и водоема.

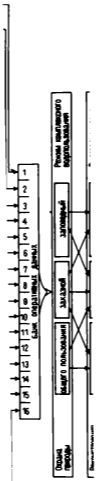
В 3-м блоке исследований формируются обобщенные количественные характеристики типов и этологии питания особей с учетом их исходной разнокачественности (стойловый и пастбищный типы, с разными двигательной активностью и расходами энергии на поиск и принятие пищи, тратами на обмен и рост).

4-м блоком обеспечивается получение обобщенной информации о типах развития и роста особей в этих условиях (стационарный, смешанный и нестационарный рост, варианты скорости развития).

5-й блок определяет спектр типов адаптаций особей к ведущим факторам абиотической среды (температура, pH, течение и др.).

6-м блоком исследуются типы двигательной и миграционной активности у жилых, проходных, озимых и яровых рыб.

7-й блок отвечает за получение классифицированных данных об устойчивости особей, отличающихся по набору маркеров из 1—6-х блоков, к болезням и экстремальным действиям среды.



Обобщенные характеристики индивидуальной наследственной и приобретенной изменчивости особей от сеголетка (икры, личинки, малька) и старше интегрируются на уровне второй группы 8–13-х блоков, определяющих качество и функционирование видовых популяций.

8-й блок обеспечивает получение информации о типах локальных стад рыб — элементарных единиц управления (соотношение проходных и жилых особей разного качества, занятый ареал).

9-й блок представляет данные о спектре генотипической разнокачественности особей локального стада, реализованном в условиях данной триады биотопов (репродукционные, нагульные и зимовальные).

10–12-е блоки определяют соответственно структурно-плотностный репродукционный и биопродукционный индексы локальных стад разного типа, занимающих в водоеме разные триады биотопов.

13-й блок позволяет получить изоляционные индексы локальных стад (оценить степень мигрантности, оседлости и относительной изолированности особей, масштабы их утечки и проникновения в другие стада и экосистемы).

Обобщенные количественные представления о типах, структуре и классах продуктивности локальных стад интегрируются на уровне ихтиоценоза (всех локальных стад видовых популяций) и экосистемы водоема в целом (взаимодействующего сообщества растений и животных).

14-й блок включает цикл исследований, конечной целью которых является получение обобщенных в виде ихтиоценологических индексов данных о роли и месте по энергетике и силе взаимосвязей набора конкретных местных популяций (локальных стад) в сообществе рыб водоема.

15-й блок интегрирует информацию об экосистемных индексах популяций разных видов рыб, дающих количественные представления о трофоэнергетической роли этих популяций в энергетическом балансе

Рис. 64. Блок-схема сбора информации при разработке биологических основ управления рыбопродуктивностью экосистем:

основные элементы мониторинга среды:

1 — побиотопные характеристики распределения, динамики и связей, гидрофизических и химических полей, количества, качества и скорости трансформации продукции растений и животных; 2 — обобщенные индексы состояния, устойчивости, агрегированности, взаиморасположения и степени обилия в водоеме типичных биотопных структур;

возраст и ранг объекта исследования:

A — от икринки до малька; B — от личинки и старше, C — все особи локального стада, C' — все половозрелые особи локального стада, D — все типы локальных стад данного вида в водоеме; E — локальные стада популяций разных видов

экосистемы, степени освоения биотопов водоема, силе воздействия и зависимости от других популяций растений и животных.

Информация, полученная при разработке всех 15 блоков, аккумулируется в банке оперативных данных в виде системы рабочих программ, позволяющих рассматривать разновариантные задачи в 3 блоках управления: 1) комплексного водопользования и природоохранных мероприятий (заповедники, заказники и водоемы общего пользования); 2) масштабов и качества рыбоводной, мелиоративной и охранной помощи нуждающимся популяциям (локальным стадам); 3) прогнозирования величины и организации оптимального съема рыбопродукции при эксплуатации экосистемы в животноводческом, охотничьем или смешанном режимах.

Важным и обязательным компонентом схемы с разной силой выхода на отдельные блоки (программы) должен быть мониторинг среды, включающий получение: 1) побиотопных характеристик распределения, динамики и связей гидрофизических и химических полей (температура, течение, биогенные элементы, кислород, углекислота и пр.), количества, качества и скорости трансформации продукции растений и животных (микро-, макрофлора, простейшие, фитопланктон, зообентос) и 2) обобщенных индексов состояния, устойчивости, агрегированности, взаиморасположения и степени обилия в водоеме типичных биотопных структур.

Каждый блок (программа исследований) схемы системой вероятностных связей соединен с соседними, что позволяет оценить преемственность информации и степень глубины разработки соответствующих программ.

Качество конечного результата (эффективности программ управления) зависит от степени реализации всех исследовательских программ и получения в каждой из них набора признаков, количественно описывающих ход изучаемого процесса.

В настоящее время все блоки схемы обеспечены информацией только в объеме, позволяющем сформулировать постановку задачи и разработать программу исследований для ее решения в ближайшем будущем. Связи между блоками показаны на схеме гипотетически, однако их реальное существование во многих случаях уже подтверждено фактическими данными, в частности достоверно установлено преобладание у разных одноразмерных одновозрастных особей того или иного типа обмена, определяющего способность их выживания во время зимовки, доказаны существование у них стойлового и пастбищного типов питания, трех типов роста.

В популяциях многих видов рыб выделены одновременно существующие на триаде биотопов локального стада оседлые и мигрирующие, жилые и проходные, озимые и яровые особи, различающиеся по степени теплолюбивости, потреблению кислорода, отношению к течениям и другим факторам среды. Выполнена первая типизация локальных

стад, показавшая возможность достоверно различать их по структурно-плотностным, продукционным показателям и стереотипам поведения особей.

Все это убеждает в реальности установления достоверных связей между перечисленными в схеме наследуемыми и приобретенными интегральными показателями жизнедеятельности особей и популяций с дальнейшим использованием их в практике управления рыбопродуктивностью локальных стад в экосистемах разного типа на новом инженерно-техническом уровне, определяемом требованиями периода резкой интенсификации научно-технического прогресса.

Организация исследовательского процесса по предлагаемой блок-схеме сбора информации позволяет:

- 1) реализовать в новом качестве уже собранную гидробиологическую информацию;
- 2) обеспечить более четкое понимание каждым исследователем общей и частной роли его работы;
- 3) активизировать творческий процесс за счет четкой постановки задачи и формирования рабочих групп специалистов, объединенных общей идеей;
- 4) повысить надежность выводов за счет объективизации, взаимосвязей и проверки качества реализации смежных программ;
- 5) улучшить систему управления исследовательским процессом;
- 6) конкретизировать материально-техническое обеспечение исследований в соответствии с реализуемыми программами и избежать неоправданных затрат.

По мере накопления информации закономерны совершенствование блок-схемы по качеству, количеству и содержанию рабочих программ, дальнейшая конкретизация содержания мониторинга среды, разработка системы банковых операций и программ управления рыбопродуктивностью.

С помощью реализации обоснованного блок-схемой системного анализа адаптационных свойств особей и популяций в целом ожидается ускорение разработки теоретических основ управления рыбопродуктивностью природных гидрозкосистем и внедрение в практику комплексного водопользования конкретных программ управления.

В соответствии с изложенной схемой изучение миграций рыб должно перейти к качественно новому этапу, и новому поколению экологов предстоит сконцентрировать усилия на решении поставленных задач и обеспечить очередной импульс развития теории и практики.

СПИСОК ИСПОЛЪЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдурахманов Ю. А., Сейд-Рзаев М. М. Распределение и численность рыб Мингечауского водохранилища // Биология Каспийского моря в новых экологических условиях. — Баку, 1978. С. 149—175.
2. Абросямова А. М. Ориентация при хоминге рыб водоемов замедленного стока на примере Киевского водохранилища // Автореф. канд. дисс. Киев, 1976. 22 с.
3. Азерникова О. А. О сохранении запасов семги // Рыбное хозяйство. — 1980. — № 2 — С. 31—32.
4. Алексеев Ю. Г. Нектон. — Киев: Наукова думка, 1976. — 390 с.
5. Бабеев Н. С. К биологической характеристике Аральского ходового жереха *Aspius aspius iblicoides* (Kessler) низовьев р. Сырдарья // Вопросы ихтиологии. — 1977. — Т. 17, вып. 2 (103). — С. 251—269.
6. Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. — Л.: Наука, 1975. — 210 с.
7. Барекян А. Ш. Гидравлические расчеты рыбопропускных сооружений речных гидроузлов. — Ереван: Ереванское книжное изд-во, 1980. — 121 с.
8. Берг Л. С. Яровые и озимые рыбы у проходных рыб. // Изв. АН СССР. Сер. матем. и естеств. наук. — 1934. — С. 711—732.
9. Биологическая характеристика русского осетра Волгоградского водохранилища / Ю. Б. Долидзе, В. И. Дубинин, В. И. Лукьяненко и др. // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979. С. 69—71.
10. Биология атлантического лосося на этапе речной жизни / Г. П. Сидоров, В. Н. Шубина, В. Г. Мартынов и др. — Сыктывкар, 1977. — 47 с.
11. Богданов В. Д. Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков Нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск, 1983. С. 55—79.
12. Богдашкин Б. Е., Еньков Ю. М., Кочетков П. А. Некоторые биологические характеристики обского налима в период катадромной миграции // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск, 1983. С. 132—136.
13. Борзенко М. П. Современное состояние и прогноз изменений запасов северной в Каспийском море при зарегулированном стоке // Тр. ВНИРО. 1964. Вып. 2. № 1. С. 259—287.
14. Василевская Н. Е. О химической необязательной рецепции у рыб // Основные особенности поведения и ориентации рыб. М.: Наука, 1974. — С. 36—56.
15. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. — Минск: Изд-во Белорусского университета, 1956. — 236 с.
16. Власенко А. Д. К вопросу об искусственных нерестилищах осетровых рыб р. Кубани // Тр. ВНИРО. 1974. Т. 102. С. 3—29.
17. Волерман И. Б. О вертикальных миграциях голомянок Байкала // Тезисы доклада V Всесоюзного лимнологического совещания. Листвавичюс, 1981. Вып. 3. С. 12—14.

18. Вотиное Н. П., Касьянов В. П. Экология и эффективность размножения сибирского осетра *Asipenser baeri* Brandt в Оби в условиях зарегулирования // *Вопр. икhtiологии*. — 1978. — Т. 18, вып. 1 (108). — С. 25–35.
19. Герасимов Ю. В. Условия нагула бентосоядных рыб в зоне зарослей макрофитов озер // *Автореф. канд. дисс. М.*, 1983. 24 с.
20. Гирса И. И. Освещенность и поведение рыб. — М.: Наука, 1981. — 164 с.
21. Голованов И. С. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на северном побережье Охотского моря // *Вопр. икhtiологии*. — 1982. — Т. 22, вып. 4. — С. 568–575.
22. Гринюк И. Н., Задорина В. М., Исеева С. А. Экология пестряков и покотников семги р. Порья // *Биология промысловых рыб внутренних водоемов северной части Европейской территории СССР*. Мурманск, 1977. Вып. 32. С. 87–104.
23. Денисов Л. И. Рыболовство на водохранилищах. — М.: Легкая и пищевая промышленность, 1978. — 282 с.
24. Елизарова Н. С. Результаты мечения леща в Волгоградском водохранилище // *Тр. Саратовского отделения ГосНИОРХ*. 1976. Т. 14. С. 197–199.
25. Еншиина С. А. Половое созревание и периодичность нереста стерляди Средней Оби // *Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР*. Астрахань, 1979. С. 79–80.
26. Задорожная Е. А. Питание леща в водохранилищах на малых реках (на примере Можайского водохранилища) // *Вопр. икhtiологии*. — 1977. — Т. 17, вып. 5. — С. 890–899.
27. Захаров С. С. Современное состояние численности осетровых в Северном Каспии // *Тр. ВНИРО*. 1975. Т. CVIII. С. 99–108.
28. Захарченко Т. М. О миграциях хариуса (*Thymallus thymallus* L.) в верховьях Печоры // *Вопр. икhtiологии*. — 1973. — Т. 13, вып. 4. — С. 744–745.
29. Зубенко Е. Б. Особенности распределения промыслового стада окуня в Кременчугском водохранилище // *Гидробиологический журнал*. — 1982. — Т. 18, № 2. — С. 36–42.
30. Зуссер С. Г. Ход рыбы в дельте Волги // *Зоологический журнал*. — 1939. — Т. 18, вып. 2. — С. 231–246.
31. Зуссер С. Г. Суточные вертикальные миграции рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1971. — 224 с.
32. Иоганзен Б. Г., Гундризер А. Н., Кривошеков Г. Н. Массовая нерестовая миграция сибирской плотвы *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas) // *Вопр. икhtiологии*. — 1966. — Т. 6, вып. 1 (38). — С. 32–39.
33. Исеев А. И., Карпова Е. И. Рыбное хозяйство водохранилищ. — М.: Пищевая промышленность, 1980. — 304 с.
34. Исследование энергетике движения рыб / В. А. Матюкин, В. В. Хескин, К. А. Шошенко и др. — Новосибирск: Наука, 1984. — 135 с.
35. Казанский Б. Н., Подушка С. Б., Буренин О. К. О значении мигрантов озимого типа для осетрового хозяйства // *Биологические основы осетроводства*. М.: Наука, 1983. С. 42–54.
36. Казанчев Е. Н. Рыбы Каспийского моря. — М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. — 168 с.
37. Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. — М.: Наука, 1972. — 158 с.
38. Кляшторин Л. И. Водное дыхание рыб. — М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. — 215 с.
39. Коблицкая А. Ф. Ильменно-пойменные нерестилища дельты Волги и их значение в разных экологических условиях на примере нерестилищ нижней зоны дельты // *Вопр. икhtiологии*. — 1984. — Т. 24, вып. 4. — С. 587–596.
40. Коваль Н. В. К экологии молоди промысловых рыб Кременчугского водохранилища // *Гидробиологический журнал*. — 1979. — Т. 15, № 5. — С. 44–48.
41. Коган А. В. Сравнительная характеристика питания молоди окуня

Верхней Волги в условиях разного течения // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. — 1981. — Т. 86, № 4, — С. 19—30.

42. Кожин Н. И. Осетровые СССР и их воспроизводство. // Тр. ВНИРО. 1964. Т. 52. С. 21—58.

43. Конобеева В. К., Конобеев А. Г., Поддубный А. Г. О механизме образования скоплений молоди окуня в открытой части водохранилищ озерного типа (на примере Рыбинского водохранилища) // Вопросы ихтиологии. — 1980. — Т. 20, вып. 2. — С. 250—271.

44. Коновалов С. М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. — Л.: Наука, 1980. — 238 с.

45. Константинов К. Г. Современные способы мечения рыб // Вопр. ихтиологии. — 1977. — Т. 17, вып. 6. — С. 1097—1112.

46. Кострова О. И., Песериди Н. Е. Сравнительная характеристика качественной структуры нерестовой части популяции осетра р. Урал за 1976—1980 гг. // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград, 1981. С. 113—115.

47. Крогнус Ф. В. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной в оз. Дальнем // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 90. С. 39—48.

48. Крокалевский В. Р. Половое созревание и периодичность нереста обской пеляди // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск, 1983. С. 93—110.

49. Кузнецов В. А. Внутрипопуляционная дифференцировка рыб в условиях зарегулированного стока рек // Экология. — 1975. — № 4. — С. 61—69.

50. Лагунова В. С. Динамика ската молоди осетра и северюги в зависимости от гидрологических условий р. Волги // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979. С. 127—129.

51. Палицкий И. И. Направленное формирование ихтиофауны и управление численности популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. Волгоградского отделения ГосНИОРХ. 1970. Т. 4. С. 4—280.

52. Левин А. В. Поведение и распределение молоди русского осетра в западной части Северного Каспия на первом году жизни // Автореф. канд. дис. М., 1984. 22 с.

53. Легеза М. И. Современное распределение осетровых рыб в Каспийском море // Вопр. ихтиологии. — 1973. — Т. 13, вып. 6. — С. 1008—1016.

54. Линник В. Д., Герасимов Ю. В. Поведение леща в нагульный период на высококормном участке Рыбинского водохранилища // Тез. докл. конф. молодых ученых и спец. СеврыбНИИпроекта. Петрозаводск, 1984. С. 67—68.

55. Лукин А. В. Биологическая дифференциация локальных стад леща Куйбышевского водохранилища // Зоологический журнал. — 1975. — Т. 54, № 7. — С. 1037—1046.

56. Лукин А. В. Стерлядь Куйбышевского водохранилища // Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М., 1979. С. 146—154.

57. Лукьяненко В. И. Актуальные вопросы осетрового хозяйства в условиях комплексного использования внутренних водоемов // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979. С. 135—138.

58. Лукьяненко В. И., Каратаева А. А., Терентьева А. А. Иммуногенетическая специфичность сезонных рас русского осетра // ДАН СССР, 1973. Т. 213, № 2. С. 458—462.

59. Максумов В. А. Промысловые рыбы Таджикистана. — Душанбе: Донки, 1968. — 100 с.

60. Мелеванчик Б. С., Никоноров И. В. Рыбопропускные и рыбозащитные сооружения. — М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. — 256 с.

61. Малинин Л. К. Домашние участки и фактический путь рыб в речном

плесе Рыбинского водохранилища // Биология и физиология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 158–165.

62. М а л и н и н Л. К. Скорости миграций рыб // Рыбное хозяйство. — 1973. — № 8. — С. 16–17.

63. М а л и н и н Л. К. Поведение налима // Природа. — 1971. — № 8. — С. 77–79.

64. М а л и н и н Л. К. Миграции и ориентация рыб. — М.: Знание, 1981. — 64 с.

65. М а л и н и н Л. К., П о д д у б н ы й А. Г., С в и р с к и й А. М. Поведение семги при нерестовой миграции через водохранилище // Журнал общей биологии. — 1974. — Т. 35, № 4. — С. 645–650.

66. М а л и н и н Л. К., М а л е в а н ч и к Б. С. Влияние концентрации рыб на эффективность работы рыбопропускных сооружений // Информ. бюллетень ИБВВ АН СССР. — 1981. — № 50. — С. 11–14.

67. М а л и н и н Л. К., Б а з а р о в М. И. О вертикальном распределении леща в период нагула // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука, 1983 а. С. 142–150.

68. М а л и н и н Л. К., Б а з а р о в М. И. О вертикальном распределении и суточном ритме двигательной активности осетров во время анадромной миграции // Механизмы поведения. М.: Наука, 1983 б. С. 206–208.

69. М а л и н и н Л. К., Л и н и к В. Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Тр. ИБВВ. АН СССР. 1983. Вып. 51. С. 125–159.

70. М а л и н и н Л. К., П о д д у б н ы й А. Г. Особенности поведения осетровых в условиях вынужденного задерживания под плотинами гидроузлов // Экология. — 1984. — № 4. — С. 38–44.

71. М а л ю к и н а Г. А., К а с у м я н А. О., М а р у с о в Е. А. Значение обоняния в поведении рыб // Сенсорные системы. Обоняние и вкус. Л.: Наука, 1980. С. 30–44.

72. М а н т е й ф е л ь Б. П. Экология поведения животных. — М.: Наука, 1980. — 220 с.

73. М а р т и Ю. Ю. Миграции морских рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1980. — 248 с.

74. М а т ю х и н В. А. Биознергетика и физиология плавания рыб. — Новосибирск: Наука, 1973. — 154 с.

75. М и г р а ц и и производителей / В. Эрм, С. Бонтемис, Р. Вольксис и др. // Биология и промысловое значение рыбцов Европы. Вильнюс, 1970. С. 71–103.

76. М и г р а ц и о н н ы е пути леща в Кременчугском водохранилище / Л. И. Вятчинина, М. Ф. Демченко, И. В. Пробатова и др. // Рыбное хозяйство. — 1979. — № 29. — С. 62–66.

77. М у с а е в П. Г., К а й т м а з о в М. М. Миграция белуги в р. Терек // Тр. по зоологии, паразитологии и гистологии Дагестанского университета. Махачкала, 1976. С. 46–49.

78. Н е с т е р о в В. Д. Поведение молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в период поклатной миграции // Автореф. канд. дис. М., 1985. 24 с.

79. Н и к а н о р о в Ю. И., Н и к а н о р о в а Е. А. Рыбы озера Селигер и их биология // Озеро Селигер и его рыбные ресурсы. Калинин, 1963. С. 70–81.

80. Н и к о л о в е в А. С. Некоторые итоги изучения трасс движения взрослых лососей в Камчатском заливе // Вопр. ихтиологии. — 1977. — Т. 17, вып. 1. — С. 148–158.

81. Н и к о л а е в А. С., М а к с и м е н к о А. И., Д у д н и к о в Ю. Ф. Экомерическая съемка молоди красной в оз. Курильском // Рыбное хозяйство. — 1982. — № 4. — С. 43–44.

82. Н и к о л ь с к и й Г. В. Экология рыб. — 3-е изд., перераб. — М.: Высшая школа, 1974. — 366 с.

83. Никольский Г. В., Поддубный А. Г., Фортунатов М. А. Рыбное хозяйство как необходимый элемент комплексного использования водохранилищ // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 127–134.

84. Носкова Е. Д. Некоторые результаты мечения леща в Вислинском заливе Балтийского моря // Тр. АтлантНИРО. 1976. Вып. 85. С. 33–37.

85. О биологическом обосновании режима рыболовства в дельте и эвандельте Волги в условиях эксплуатации вододелителя / А. В. Павлов, Г. Г. Сибирцев, А. П. Сливка и др. // Тр. ВНИРО. 1975. Т. 108. С. 248–256.

86. Овчинников В. В. Солнечно-компасная реакция и возможность ориентации рыб по Солнцу // Вопр. ихтиологии. — 1981. — Т. 21, вып. 6. — С. 1110–1119.

87. Оганесян Р. О и др. Распределение сигов оз. Севан в новых экологических условиях // Тр. Севанской гидробиологической станции. 1983. Т. 18. С. 144–153.

88. Онежское озеро / Г. С. Биске, С. В. Григорьев, Т. И. Малинина и др. — Петрозаводск: Карелия, 1975. — 165 с.

89. Павлов А. В. Биологическая характеристика русского осетра Волги в 1980 г. // Рациональные основы введения осетрового хозяйства. Волгоград, 1981. С. 179–181.

90. Павлов А. В., Елизаров Г. А. Изучение биологии волжского осетра путем массового мечения // Вопр. ихтиологии. — 1969. — Т. 9, вып. 3. — С. 461–473.

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

92. Павлов Д. С., Пахорук А. М. Биологические основы защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения. — М.: Пищевая промышленность, 1973. — 208 с.

93. Пальгуй А. А. Распределение осетра в русле Волги в период нерестовой миграции // Рыбное хозяйство. — 1980. — № 3. — С. 32–33.

94. Пыльщик В. В. Миграция рыб в оз. Ханка и их значение для промысла // Рыбное хозяйство. — 1983. — № 5. — С. 26–27.

95. Поддубный А. Г. О продолжительности периода формирования стада рыб в волжских водохранилищах // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М., Л.: 1963. С. 178–183.

96. Поддубный А. Г. О степени устойчивости ареала локального стада рыб // Биология рыб волжских водохранилищ. М., Л. Наука, 1966. С. 132–154.

97. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. — Л.: Наука, 1971. — 312 с.

98. Поддубный А. Г. Ихтиофауна // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. С. 148–169.

99. Поддубный А. Г., Гордеев Н. А., Пармитин И. Е. Направление движения нагульных скоплений рыб и его связь с элементами среды // Тр. ИБВВ АН СССР. 1968. вып. 16. С. 202–249.

100. Поддубный А. Г., Ильина Л. К., Гордеев Н. А. Рыбы // Методика изучения биоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975.

101. Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Спектор Ю. И. Биотелметрия в рыбохозяйственной науке и практике. — М.: Пищевая промышленность, 1979. — 191 с.

102. Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Результаты биотелметрических исследований миграционного поведения осетровых // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979. С. 206–207.

103. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или / Д. С. Павлов, В. К. Нездолый, Р. П. Ходоровская и др. — М.: Наука, 1981. — 320 с.

104. Покатная миграция рыб из Ивановского водохранилища /

/ Д. С. Павлов, В. В. Костин, В. К. Наздолий и др. // Поведение и распределение молоди рыб. М., 1984. С. 5—47.

105. Половкова С. Н. Питание ряпушки в нерестовый период // Внутри-популяционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, С. 72—77.

106. Попова Т. А., Костарев Г. В. Первые результаты мечения рыб в Камском водохранилище // Уч. зап. Пермск. ун-та. 1975. № 338. С. 92—96.

107. Потапова О. Н. Крупная ряпушка. — Л.: Наука, 1978. — 132 с.

108. Протасов В. Р. Поведение рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1978. — 296 с.

109. Путилина Л. А. Качественная структура нерестовой части популяции периодского осетра Волги // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград, 1981. С. 209—210.

110. Пушкерева Н. Ф. Состояние запасов камчатской горбуши и пути увеличения ее численности // Тр. ВНИРО. 1975. Т. CVI. С. 106—113.

111. Пушкина Н. П. Распределение молоди в Воткинском водохранилище // Биологические основы применения рыбозащитных и рыбопропускных сооружений. М., 1978. С. 76—79.

112. Радаков Д. В. Стайность рыб как экологическое явление. — М.: Наука, 1972. — 174 с.

113. Решетников Ю. С., Ермохин В. Я. Содержание жира у сига в весенний период // Вопр. икhtiологии. — 1975. — Т. 15, Вып. 1. — С. 173—176.

114. Ризванов Р. А. Биологическое обоснование регулирования численности судачка Ладозского озера // Автореф. канд. дис. Казань, 1971. 25 с.

115. Рыбинское водохранилище / М. А. Фортунатов, Н. В. Буторин, И. А. Зиминова и др. — Л.: Наука, 1972. — 364 с.

116. Сабанеев Л. П. Жизнь и ловля пресноводных рыб. — Киев, 1959. — 667 с.

117. Савина Н. О., Покровский В. В. Периодическое распределение промысловых рыб в озере Балхаш // Изв. ВНИОРХ. — 1956. — Т. 37. — С. 64—91.

118. Сазонова Е. А., Концевая Н. Л. Распределение и рост молоди некоторых промысловых рыб Псковского озера // Изв. ГосНИОРХ. — 1980. — Т. 159. — С. 84—90.

119. Сальников Н. Е., Мицнер А. О. О влиянии зарегулирования стока рек на образование экологических популяций рыб // Тр. ВНИРО. 1975. Т. 107. С. 134—141.

120. Саранчов С. И. Применение биотелеметрической техники в рыбохозяйственных исследованиях // Обзорн. информ. ЦНИИТЭИРХ. М., 1984. Вып. 1. С. 1—59.

121. Сбикин Ю. Н., Хоменкова А. С. Изучение влияния характера грунта и течений на распределение молоди осетровых в экспериментальных условиях // Зоологический журнал. — 1980. — Т. 59, № 11. — С. 1661—1670.

122. Смирнов А. Н. Распределение некоторых видов рыб в восточной части Финского залива // Изв. ГосНИОРХ. — 1977. — Т. 123. — С. 138—157.

123. Смирнов Ю. А. Пресноводный лосось. — Л.: Наука, 1979. — 155 с.

124. Соин С. Г. Приспособительные особенности развития рыб. — М.: МГУ, 1969. — 125 с.

125. Соколов Л. Н., Малютин В. С. Особенности структуры популяции и характеристики производителей сибирского осетра р. Лены в районе нерестилищ // Вопросы икhtiологии. — 1977. — Т. 17, вып. 2. — С. 237—247.

126. Соловкина Л. Н. Ряпушка *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна Печоры // Вопросы икhtiологии. — 1974. — Т. 14, вып. 5. — С. 768—781.

127. Сорокин В. Н. Налим озера Байкал. — Новосибирск: Наука, 1976. — 143 с.

128. Стрельников А. С., Володин В. М., Сметанин М. М. Формирование икhtiофауны и структура популяций рыб в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 161—203.

129. Танасийчук В. С. Об этапах формирования поколения у некоторых видов рыб. // Изв. ГосНИОРХ. — 1977. — Т. 126. — С. 138—141.
130. Тарабрин А. Г. Суточная динамика ската и особенности распределения молоди осетровых в русле р. Урал // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979. С. 256—257.
131. Халтурин Д. К. Величина углового перемещения в характеристике анадромной миграции лососей рода *Salmo*. // ДАН СССР. 1967. Т. 177, № 6. С. 1462—1464.
132. Характеристики реагирования карликового и туркестанского сомиков, стальноголового лосося и радужной форели на электрические и магнитные сигналы / Б. В. Солуха, Г. Р. Броун, Ю. Н. Андрианов и др. // Сенсорная физиология рыб. Тезисы доклада. Апатиты, 1984. С. 98—101.
133. Ходоревская Р. П. Поведенческие реакции, регулирующие поквотную миграцию молоди осетровых // Управление поведением животных. М.: Наука, 1977. С. 301—302.
134. Хорошко П. Н. К экологии нереста осетра измененной Волги // Тр. ЦНИОРХ. 1970. Т. 2. С. 105—112.
135. Цыплаков Э. П. Рыбохозяйственное значение малководной зоны Куйбышевского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. — 1974. — Т. 89. — С. 138—150.
136. Чижикова М. Ф. Лещ Ладожского озера. // Изв. ГосНИОРХ. — 1974. — Т. 92. — С. 36—42.
137. Численность сырты в нижнем бьефе Рижской ГЭС / А. Г. Поддубный, Л. К. Калинин, Б. С. Малеванчик и др. // Информ. бюллетень ИБВВ АН СССР. — 1981. — № 50. — С. 22—25.
138. Шапошникова Г. П. Биология и распределение рыб в реках уральского типа. — М.: Наука, 1964. — 175 с.
139. Шатуновский М. И. Эколого-физиологические исследования рыб в онтогенезе // Экология размножения и развития рыб. М.: ИМЭЖ, 1980. С. 29—47.
140. Ширкова А. П. Лещ Псковско-Чудского водоема // Изв. ГосНИОРХ. — 1974. — Т. 83. — С. 89—100.
141. Шмидт П. Ю. Миграция рыб. — М.: Изд-во АН СССР, 1947. — 361 с.
142. Штундюк Ю. В., Шевченко И. С. Миграционный потенциал — комплексный морфофизиологический показатель // В кн.: Морфологическая структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л.: Наука, 1983. С. 248—249.
143. Шубина Т. Н. Пути и скорости движения севриги в нижнем течении Волги во время нерестовой и посленерестовой миграции // Вопросы ихтиологии. — 1971. — Т. 2, Вып. 1. — С. 113—124.
144. Шильман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1972. — 368 с.
145. Шустов Ю. А., Шуров И. Л., Смирнов Ю. А. Поведение и расселение дикой и заводской молоди семги в малых реках Кольского полуострова // Тр. ГосНИОРХ. 1981. Вып. 163. С. 101—113.
146. Юданов К. И., Калихман И. Л., Теслер В. Д. Руководство по проведению гидроакустических съемок. — М.: ВНИРО, 1984. — 124 с.
147. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. К изучению локальных группировок плотвы *Rutilus rutilus* L. оз. Плещеево // Информ. бюллетень ИБВВ АН СССР. — 1982. — № 56. — С. 13—15.
148. Яржомбек А. А. Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — Киев, 1982. — 202 с.
149. Ailan B. Long-distance migration of Atlantic salmon. "Nature" Engl., 1963, v. 200, N 4901, 79—80.
150. Ait K. T. Jonouu *Stenodus leucichthys*, migration studies in Alaska 1961—74. : "U. Fish. Res. Board. Can.", 1977, 34, N 1, 129—133.

151. Bagliniere J. L. Etude des populations de saumon atlantique (*Salmo salar* L., 1766) en Bretagne - Basse - Normandie. - II. - Activite de devalaison des smolts sur L'Elle. - "Ann. Hydrobiol.", 1978, v. 7, N 2, 159-177.
152. Bagliniere J. L. Devalaison de truites (*Salmo trutta*) sur la riviere elle. "Bull. franc. piscicult.", 1979, 52, N 275, 49-60.
153. Baker J. A., Ross S. T. Spatial and temporal resours utilization by southeastern cyprinids. "Copeia", 1981, N 1, 178-189.
154. Beamish F. W. H. Migration and spawning energetics of the anadromous sea lamprey, *Petromyzon marinus*. "Env. Biol. Fish.", 1979, v. 4, N 1, 3-7.
155. Berg M. A. Relict salmon, *Salmo salar* L., called "smablank" from the river Namsen, North-Irnelag. - "Acta Borealis, A. Scientia, 1953, N 6, Irnso Museum., 12 p.
156. Bodznick D. The relationship of the olfactory EEG evoked by naturally-occurring stream waters to the homing behavior of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*, Walbaum). "Comp. Biochem. and Physiol.", 1975, A52, N 3, 487-495.
157. Bohle E. Dial pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. "Oecologia", 1980, 44, N 3, 368-375.
158. Bonetto A. Y., Pignalberi C. Nuevos aportos al conocimiento de las migraciones de los peces en los rios mesopotamicos de la Republica Argentina. "Comunic. Inst. Nac. Limnol.", 1964, Santo-Tome (Santa Fe), 1, 1-14.
159. Bonetto A. A., Pignalberi C., Cordrviolade Jhan E. Yolliveros O. Informaciones complementarias sobre migraciones de peces en la cuenca del plata. "Physla", 1971, v. XXX, N 81, 505-520.
160. Brandt S. B. Application of acoustics to the study of fish behaviour an example from lake Michigan. "CSIRO, PIV. Fish. and Oceanogr. Rept.", 1980, N 123, 7-9.
161. Brannon E. L., Quinn T. P., Lucchetti G. L., Ross B. D. Compass orientation of sockeye salmon fry from a complex river system. "Can. G. Zool.", 1981, 59, N 8, 1548-1553.
162. Brett J. R. Energy expenditure of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, during sustained performance. "J. Fish. Res. Board Can.", 1973, 30, N 12, Part 1, 1799-1809.
163. Breumer J. P., Harrington D. J. A preliminary study of fishes through a Victorian (Lederberg River) fish-ladder. "Proc. Poy. Soc. Victoria", 1982, 94, N 3-4, 121-132.
164. Carbine W. F., Applegate V. C. The movement and growth of marked northern pike (*Esox lucius* L.) in Houghton lake and the Maskegon River. "Pap. Mick. Acad. Sci.", 1948, v. 32.
165. Carlin B. Migration of salmon. "Laxforskning inst Medd. Report", 1969, 2-4.
166. Carscadden J. E., Leggett W. C. Meristic differences in spawning populations of American Shad, *Alosa sapidissima*: evidence for homing to tributaries in the St. John River, New Brunswick. "J. Fish. Res. Board Can.", 1975, 32, N 5, 653-660.
167. Clady M. D. Distribution and abundance of larval ciscoes, *Coregonus artedii* and hurbot, *Lota lota*, in Oneida Lake. "J. Great Lakes Res.", 1976, 2, N 2, 234-247.
168. Clarke W. C., Smith H. D. Observations on the migration of sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*) in the lower Babine River. "J. Fish. Res. Board Can.", 1972, 29, N 2, 161-159.
169. Cooper J. C., Hirsch P. J. The role of chemoreception in salmonid homing. "Chemorecept. Fishes", Amsterdam e. a., 1982, 343-362.
170. Crossman E. J. Displacement and home range movement of muskellunge determined by ultrasonik tracking "Environ. Biol. Fishes", 1977, v. 1, N 2, 145-158.

171. Cuinat R., Heland M. Observations sur le developpement d'alevins de truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le lissurage. "Bull. franc. piscicult.", 1979, 51, N 274, 1-17.
172. Dadds well M. J. Biology and population characteristics of the shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum* LeSueur 1818 (Osteichthyes: Acipenseridae), in the Saint John River Estuary, New Brunswick, Canada. "Can. J. Zool.", 1979, 57, N 11, 2186-2210.
173. Davis S. M. American shad movement, weight loss and length frequencies before and after spawning in the St. Johns River, Florida. "Copeia", 1980, N 4, 889-892.
174. Dembinski W. Vertical distribution of vendace *Coregonus albula* L. and other pelagic fish species in some Polish lakes. "J. Fish. Biol.", 1971, v. 3, N 3, 341-357.
175. Diana J. S. Diel activity pattern and swimming speeds of northern pike (*Esox lucius*) in Lac Ste. Anne, Alberta. "Can. J. Fish. and Aquat. Sci.", 1980, 37, N 9, 1454-1458.
176. Dodson J. J., Leggett W. C. Role of olfaction and vision in the behavior of American shad (*Alosa sapidissima*) homing to the Connecticut River from Long Island sound. "J. Fish. Res. Board Can.", 1974, 31, N 10, 1607-1619.
177. Elliott J. M. The downstream driftstream drifting of eggs of brown trout, *Salmo trutta* L. "J. Fish. Biol.", 1976, 9, N 1, 45-50.
178. Emery A. R. Preliminary comparisons of day and night habits of freshwater fish in Ontario lakes. "J. Fish. Res. Board Can.", 1973, 30, N 6, 761-774.
179. Farwell M. K., Porter T. R. Atlantic salmon enhancement techniques in Newfoundland. "FAO Techn. conf. Aquacult. (Prepr.)", 1976, N E31, 11, 8 p.
180. Frost W. E. The homing of charr *Salvelinus willughbii* (Günther) in Windermere. "Animal behaviour", 1963, 11, 74-82.
181. Gabriel W. L., Leggett W. C., Carscadden J. E., Glebe B. D. Origin and characteristics of "fall-run" American shad (*Alosa sapidissima*) from the St. John River, New Brunswick. "J. Fish. Res. Board Can.", 1976, 33, N 8, 1764-1770.
182. Gerking S. D. The restricted movement of fish populations. "Biol. Rev.", 1959, 34, 221-242.
183. Glebe B. D., Leggett W. C. Temporal intra-population differences in energy allocation and use by American shad (*Alosa sapidissima*) during the spawning migration. "Can. J. Fish. and Aquat. Sci.", 1981, 38, N 7, 795-805.
184. Goody M. P. Brazilian tagging experiments, fishes migration and upper Parana river basin eco-system. "Rev. Brasil. biol.", 1972, 32, N 4, 473-484.
185. Goldspink C. R. The return of marker roach (*Rutilus rutilus* L.) to spawning grounds in Tjeukemeer, The Netherlands. "J. Fish. Biol.", 1977, 11, N 6, 599-603.
186. Goodyear C. Learned orientation in the predator avoidance behavior of mosquitofish, *Gambusia affinis*. "Behaviour", 1973, 45, N 3-4, 191-224.
187. Grau E. G., Dickhoff W. W., Nishioka R. S., Bern H. A., Folmar L. C. Lunar phasing of the thyroxine surge preparatory to seaward migration of salmonid fish. "Science", 1981, 211, N 4482, 607-609.
188. Greer W. M., Harden J. F. R., Arnold G. P. The movements of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) tracked in the open sea. "J. Cons. int. Explor. Mer.", 1978, v. 36, N 1, 58-86.
189. Greer W. M., Emerson L. Sustained swimming speeds and myotomal muscle function in the trout, *Salmo gairdneri*. "J. Fish. Biol.", 1978, v. 13, 475-481.
190. Green S., Corbet S. Ecological studies on crater lakes in West Cameroon. The blood of endemic cichlids in Berombi Mbo in relation to stratification and their feeding habits. "J. Zool.", 1973, v. 170, 229-308.
191. Groot C. Migration of yearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)

- as determined by time-lapse photography of sonar observations. "J. Fish. Res. Bd. Canada", 1972, 1431-1444.
192. Groot C., Simpson K., Todd J. Movements of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Skeena river estuary as revealed by ultrasonic tracking. - "J. Fish. Res. Bd. Canada", 1975, 32, (2), 233-242.
193. Hain J. H. W. The behaviour of migratory eels, *Anguilla rostrata*, in response to current, salinity and lunar period. "Hergoländ. Wiss. Meeresuntersuch.", 1975, 27, N 2, 211-233.
194. Hall D. J., Werner E. E., Gilliam J. F. Diel foraging behavior and prey selection in the golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*). "J. Fish. Res. Board. Can.", 1979, 36, N 9, 1029-1039.
195. Hara T. J. Is morpholine an effective olfactory stimulant in fish? "J. Fish. Res. Board Can.", 1974, 31, N 9, 1547-1550.
196. Harden J. F. K. Fish migration. London, 1968, 325 p.
197. Hasler A. D. Homing of salmon. Underwater guideposts. Univ. Wisconsin, press Madison, Milwaukee and London, 1966, 155 p.
198. Hasler A. D., Gardella E. S., Horrall R. M., Henderson H. F. Open-water orientation of white bass (*Morone chrysops*), as determined by ultrasonic tracking methods. - "J. Fish. Res. Bd. Canada", 1969, 26, 2173-2192.
199. Hasler A. D., Willemotte J. R. Observations on the daily movements of fishes. "Science", 1953, N 3064, 321-324.
200. Hasler A. D., Scholz A. T. Olfactory imprinting and homing in salmon. Investigations into the mechanism of the imprinting process. "Zoophysiology", 14, Springer-Verlag, Berlin, 1983, 134.
201. Hartt A. C. Migrations of salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea as determined by seining and tagging, 1959-1960. - "INPFC, Bull.", 1966, N 19, 141.
202. Heland M. La devalaison des alevins de truite commune, *Salmo trutta* L. I. Caracterisation en milieu artificiel. "Ann. limnol.", 1980, 16, N 3, 233-245.
203. Heufelder G. R., Jude D. J., Tesar F. L. Effects of upwelling on local abundance and distribution of larval alewife (*Alosa pseudoharengus*) in eastern Lake Michigan. "Can. J. Fish. and Aquat. Sci.", 1982, 39, N 11, 1531-1537.
204. Hoar W. S. Control and timing of fish migration. "Biol. Revs. Cambr. Philos. Soc.", 1953, 28, N 4, 437-452.
205. Inoue M., Ning W. G., Arimoto T. "Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.", 1982, 48, N 12, 1697-1701.
206. Jahn L. A. Openwater movements of the cutthroat trout (*Salmo clarki*) in Yellowstone Lake after displacement from spawning streams. "J. Fish. Res. Board Can.", 1966, 23, N 10, 1475-1485.
207. Jeh Chi Fu, Jeh Gour-Tsyh. Mathematical modeling of the distribution of fish eggs from spawning regions of a river. "Ecol. Modell.", 1980, 8, 97-107.
208. Johnson R. C. Direction of movement of salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea as indicated by surface gillnet catches, 1959-1960. - "INPFC, Bull.", 1964, N 14, 33-48.
209. Johnson J. H. Sonic tracking of adult Salmon at Bonneville Dam, 1957. - "Fish. Bull.", 176, U. S. Fish and Wildlife Serv., 60, 1960, 471-485.
210. Johnson T. Seasonal migrations of anadromous fishes in a northern Swedish coastal stream. "Coast. Res. Gulf Bothnia", The Hague e. a., 1982, 353-362.
211. Jones D. K., Kicenink J. W., Bamford O. S. Evaluation of the swimming performance of several fish species from the Mackenhill River. "J. Fish. Res. Board Can.", 1974, 31, N 10, 1641-1647.
212. Jones R. The use of marking data in fish population analysis. "FAO Fish. Techn. Pap.", 1976, N 153, 42.
213. Jonston J. A., Davison W., Goldspink G. Energy metabolism of carp swimming muscles. "J. Comp. Physiol.", 1977, B114, N 2, 203-216.

214. K e i s o J. R. M. Diel movement of walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*, in West Blue Lake, Manitoba, as determined by ultrasonic tracking. "J. Fish. Res. Board Can.", 1976, 33, N 9, 2070-2072.

215. K e n n e d y G. J. A. Individual variation in homing tendency in the european minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.). "Anim. Behav.", 1981, 29, N 2, 621-625.

216. K e n n e d y G. J. A., S t r a n g e C. D. The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient. "J. Fish. Biol.", 1982, 20, N 5, 579-591.

217. K l e e r e k o p e r H. The role of olfaction in the orientation of fishes. "Chemosensory Fishes," Amsterdam e. a., 1982, 201-225.

218. K l e e r e k o p e r H., T i m m s A. M., W e s t l a k e G. F., D a v y F. B., M a l a r T., A n d e r s o n K. M. Inertial guidance system in the orientation of the goldfish (*Carassius auratus*). "Nature", 1969, 223, N 5205, 501-502.

219. K o c h F., W e i s e r W. Partitioning of energy fish: can reduction of swimming activity compensate for the cost of production? "J. Exp. Biol.", 1983, 107, 141-146.

220. K o w a r s k y J., R o s s A. Fish movement upstream through a central Queensland (Fitzroy River) coastal fishway. "Austral. J. Mar. and Freshwater Res.", 1981, 32, N 1, 93-109.

221. L a B a r G. W., M c C l e a v e J. D., F r i e d S. M. Seaward migration of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in the Penobscot River estuary Maine; Open-water movements. "J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer.", 1978, v. 40.

222. L a r k i n s H. A. Direction of movement of salmon in the North Pacific Ocean, Bering Sea and Gulf Alaska as indicated by surface gillnet catches, 1961. - "INPFC, Bull.", 1964, N 14, 49-58.

223. L a w r e n c e K. C., L o u g h n a P. T., G o l d s p i n k G. Muscle fiber activity in carp as a function of swimming speed and muscle temperature. "Amer. J. Physiol.", 1984, 247, N 2, Pt., 272-279.

224. L e g g e t t W. C. Weight loss in American shad (*Alosa sapidissima*, Wilson) during the freshwater migration. "Trans. Amer. Fish. Soc.", 1972, 101, N 3, 549-552.

225. L i b o s v a r s k y J. On the stability and population of chub *Leuciscus cephalus* L. in a stream section. Zool., listy, 1966, 15, 2, 17-20.

226. L i l e y N. R. Olfactory communication of fishes. "Can. J. Fish. and Aquat. Sci.", 1982, 39, N 1, 22-35.

227. L i n d r o t h A., L a r s s o n P., B e r t m a r A. Where does the Baltic salmon go? "Coast. Res. Aulf. Bothnia", 1982, 387-414.

228. L i n d s e y C. C., N o r t h c o t e T. G. and H a r t m a n G. F. Homing of rainbow trout to inlet and outlet spawning streams at Soon Lake, British Columbia. "J. Fish. Res. Bd. Can.", 1958, 16, 695-719.

229. L o f t u s K. H. Studies on river-spawning populations of lake in Eastern Lake Superior. "Trans. Amer. Fish. Soc.", 1958, 87, 259-277.

230. L u c k S. Rocky chutes and fish stock of streams. "Prirodoved pr. Ustavu CSAV Brne", 1979, 13, N 12, 34.

231. M a r k o v e c W. Fischereiliche Auswirkungen des hydrobiologischen Flusbaues. "Wasser und Abwasser", 1969, Wien, 1972, 219-222.

232. M c C l e a v e J. D., F r i e d S. M., T o w t A. K. Daily movements of shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum*, in a Maine estuary. "Copela", 1977, N 1, 149-157.

233. M c C l e a v e J. D., H o r r a l l R. M. Ultrasonic tracking of homing cutthroat trout (*Salmo clarki*) in Yellowstone Lake. - "J. Fish. Res. Board Can.", 1970, 27, N 4, 715-730.

234. M c C l e a v e J. D., L a B a r G. W. Further ultrasonic tracking and tagging studies of homing cutthroat trout (*Salmo clarki*) in Yellowstone Lake. - "Trans. Amer. Fish. Soc.", 1972, 101, N 1, 44-54.

235. M c C r i m m o n H. R. Observations on the spawning of Lake trout (*Sal-*

- velinus namaycush) and the post-spawning movement of adult trout in Lake Simcol. "Can. Fish. Cultur.", 1958, N 23, 3-11.
236. Meek A. The migrations of Fish. London, 1916, 427.
237. Miller R. B. Movements of cutthroat trout after different periods of retention upstream and downstream from their homes. - "J. Fish. Res. Board Can.", 1954, v. 11, 550-558.
238. Miller M., Hartman B., Dunford D. Fish and wildlife values of the Apalachicola River and Floodplain. "Fla Mar. Res. Publ.", 1977, N 26, 122-129.
239. Müller K. Ungfishwanderungen zur Bottensee. "Arch. Hydrobiol.", 1982, 95, 271-282.
240. Narver D. M. Diel vertical movements and feeding of underyearling sockeye salmon and the limnetic zooplankton in Babine Lake, B. C. "J. Fish. Res. Bd. Can.", 1970, 27, N 2, 281-316.
241. Neuman E. Species composition and seasonal migration of the coastal fish fauna in the southern Bothnian Sea. "Coast Res. Gulf. Bothnia". The Hague e. a., 1982, 317-351.
242. Nomura H. Marcacão e migração da piaiva, *Leporinus copelandii* Steindachner 1885 (Osteichthyes, Anostomidae) do rio Mogi Guacu Sao Paulo. "Rev. ceres. Univ. fed. Vicosa", 1975, 22, N 123, 332-340.
243. Nordeng H. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids. "OIKOS", 1977, 28, N 2-3, 155-159.
244. Northcote T. G. Patterns and mechanisms in the lakeward migratory behaviour of juvenile trout. - In: Symposium on salmon and trout in streams. Univ. Brit. Columb., Vancouver, 1969, 183-203.
245. O'Gorman R. Distribution and abundance of larval fish in the nearshore waters of western Lake Huron. "J. Great Lakes Res.", 1983, 9, N 1, 14-22.
246. Oldani N. O. Identificación y morfología de larvas, juveniles y adultos de *Pimelodus albicans*, *P. clarias* e *Iheringichthys westermanni*. (Pisces, Pimelodidae). - "J. Jornadas de Ciencias Naturales del litoral. Santa Fe", 1981, 56-57.
247. O'Leary D. P., Vilches-Troya J., Dunn R. F., Campos-Munoz A. Magnets in guitarfish vestibular receptors. "Experientia", 1981, 37, N 1, 86-88.
248. Penaz M., Prokes M. Das heichen der Plötze, *Rutilus rutilus* (Hinnalus, 1758) im stromenden Abschnitt des Oslava-Husses. "Zool. listy", 1972, 21, N 4, 383-388.
249. Peterson N. R. Immigration of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) into riverine ponds. "Can. J. Fish. and Aquat. Sci.", 1982, 39, N 9, 1308-1310.
250. Picha R. L., Dryer W. R. Movements of hatchery-reared lake trout to Lake Superior. "J. Fish. Res. Bd. Can.", 1965, 22, N 4, 999-1024.
251. Pilla S. R., Rao K. V. Preliminary report on the tagging of the Hilsa (*Hilsa ilisha* Ham.). "Indo-Pacif. Fish. Council Proc.", Ser. 2, Bahgkok, 1963.
252. Pinto P., Araujo B. Marcacoes de peixes nas regioes do alto e medio Sao Francisco (Brasil). "Cienc. e cult.", 1982, 34, N 10, 1362-1366.
253. Poddubny A., Oldani N., Malinin L., Arguello A., Saranchov S. Primeros resultados de los biotelemetrios del campo tamiento de importancia economica en el rio Parana. - "J. Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral." Santa Fe, 1981, 56.
254. Polgar T. T. Larval retention: transport and behavior, or differential mortality? "Estuaries", 1981, 4, N 3, 276-277.
255. Power G. Estimates of age, growth, standing crop and production of salmonids in some north Norwegian rivers and streams. "Rep. Inst. Freshwater Res., Drottningholme, 1973, N 53, 78-111.
256. Priede I. G. An ultrasonic salinity telemetry transmitter for use on fish in estuaries. "Biotelem. Pat. Monitg.", 1982, N 9, 1-9.

257. Prouzet P. Caracteristiques d'une population de salmonides (*Salmo salar* et *Salmo trutta*) remontant sur un affluent de l'Elorn (Riviere de Bretagne-Nord) pendant la periode de reproduction 1979-1980. "Bull. franc. piscicult.", 1982, 54, N 283, 140-154.
258. Przybylski A. Wplyw budowli hydrotechnicznych na naturalne srodowisko ryb. "Gosp. rybna", 1977, 29, N 10, 12-13.
259. Ricker W. E. Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations. - "The stock concept in pacific Salmon. H. R. MacMillan lectures in Fisheries", 1972, 19-160.
260. Richkus W. A. Factors in influencing the seasonal and daily patterns of alewife (*Alosa pseudoharengus*) migration in a Rhode Island River. "J. Fish. Res. Board Can.", 1974, 31, N 9, 1485-1487.
261. Ristic M. Biologija, uzrasne struktura rasteenje i intenzitet ribolova deve-rike (Abramis brama L.) u Duruvu. "Ribar. Jugosl.", 1972, N 1, 1-13.
262. Ross L. G., Watts W., Young A. H. An ultrasonic biotelemetry system for continuous monitoring of tail-beat rate from free-swimming fish. "J. Fish. Biol.", 1981, 18, N 4, 479-490.
263. Roule L. Les poissons et le monde vivant des eaux, t. III, Voyages et migrations. Paris, 1929, 313 p.
264. Royce W. F., Smith L. S., Hartt A. C. Models of oceanic migration of pacific salmon and comments on guidance mechanisms. "Fish. Bull.", USA, 1968, 66, 441-462.
265. Ruggles C. P., Turner A. E. Recent changes in stock composition of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Miramichi River, New Brunswick. "J. Fish. Res. Board Can.", 1973, 30, N 6, 779-786.
266. Saglio P. Communication chimique et migration reproductrice chez los salmonides. "Bull. franc. piscicult.", 1979, 52, N 275, 72-82.
267. Scheuring L. Wanderungen der Fische. "Ergebn. Biol.", 1929, 5, 405-691.
268. Schlosser I. J. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. "Ecol. Monogr.", 1982, 52, N 4, 395-414.
269. Scott W. B., Crossman E. J. Freshwater fishes of Canada. "Fish. Res. Board Can. Bull.", 1973, N 184, 966 p.
270. Smith E. W., Hawkins A. D., Urquhart G. G. The open water behaviour of migrating fish: a current problem. - "Underwater Telem. News.", 1982, 12(1), 1-6.
271. Sopuck R. D. Emigration of juvenile rainbow trout in Cayuga inlet, New York. "N. Y. Fish and Game J.", 1978, 25, N 2, 108-120.
272. Stahlig O. Genetis differentiation among natural populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in northern Sweden. "Ecol. Bull.", 1981, 34, 95-105.
273. Stasko A. B. Review of field studies on fish orientation. - "Ann. N. Y. Acad. Sci.", 1971, 188, 12-29.
274. Stasko A. B., Horrall R. M. Method of counting tailbeats of free-swimming fish by ultrasonic telemetry techniques. - "J. Fish. Res. Board Can.", 1978, 35, 2586-2588.
275. Stasko A. B., Rommel S. A. Ultrasonic Tracking of Atlantic salmon and eels. "Repp. et proc. - verb reum. Cons. entexp. mer.", 1977, 170, 36-40.
276. Stein R. A., Reimers T. E., Hall J. D. Social interaction between juvenile coho (*Oncorhynchus kisutch*) and fall chinook salmon (*O. tshawytscha*) in Sias River, Oregon. "J. Fish. Res. Board Can.", 1972, 29, N 12, 1737-1748.
277. Stott B., Elsdon F. W. V., Tohston J. A. A. Homing behaviour in gudgeon (*Gobio gobio* L.). "Animal behaviour", 1963, 11, 1, 15-18.
278. Symons P. E. K. Behavioural adjustment of population density to available food by juvenile Atlantic salmon. "J. Anim. Ecol.", 1971, 40, N 3, 569-587.

279. Tabeta O. O. "Sci. Bul. Fac. Agric. Kyushu Univ.", 1964, 21, N 2-3, 17-19.
280. Takahashi T., Ichikawa M., Matsuike K. "Jmu. Mar.", 1981, 19, N 3, 111-114.
281. Taubert B. D. Reproduction of shortnose sturgeon (*Acipenser brevirostrum*) in Holyoke Pool, Connecticut River, Massachusetts. "Copeia", 1980, N 1, 114-117.
282. Tesch F. W. Influence of geomagnetism and salinity on the directional choice of eels. "Helgol. Wiss. Meeresuntersuch.", 1974, 26, N 3-4, 382-395.
283. Tilzey R. D. J. Repeat homing of brown trout (*Salmo trutta*) in Lake Eucumbage, New South Wales, Australia. "J. Fish. Res. Board Can.", 1977, 34, N 8, 1085-1094.
284. Trump C. L., Leggett W. C. Optimum swimming speeds in fish: the problem of currents. "Can. J. Fish. and Aquat. Sci.", 1980, 37, N 7, 1086-1092.
285. Tsukamoto K., Kajihara T., Nishiwaki M. Swimming ability of fish. "Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.", 1975, 41, N 2, 167-174.
286. Tytler P. Relationship between oxygen consumption and swimming speed in haddos. "Nature", 1969, 221, N 6.
287. Tytler P., Thorpe J. E., Shearer W. M. Ultrasonic tracking of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the estuaries of two Scottish rivers. - "J. Fish. Biol.", 1978, 12(6), 575-586.
288. Vigg S. Vertical distribution of adult fish in pyramid Lake, Nevada. "Great Basin Natur.", 1978, 38, N 4, 417-428.
289. Warner K. Landlocked Salmon spawning run at cross Lake Troroughfare Maine. - "Copeia", 1962, N 1, 131-138.
290. Webb P. W. The swimming energetics of trout. II. Oxygen consumption and swimming efficiency. "J. Exp. Biol.", 1971, 55, N 2, 521-540.
291. Webb P. W., Kosteckí P. T., Stevens D. E. The effect of size and swimming speed on locomotor kinematics of rainbow trout. "J. Exp. Biol.", 1984, 108, 77-95.
292. Weihs D. W. Tidal stream transport as an efficient method from migration. "J. Cons. int. Exp. Mer", 1978, 38, N 1, 92-99.
293. Weihs D. W. Optimal fish cruising speed. "Nature", 1973, 245, 48-50.
294. Went A. E. V. Movements of salmon *Salmo salar* (L.) to and from Irish water. "J. Fish. Biol.", 1973, 5, N 6, 659-671.
295. Westin L., Nyman L. ActMty, orientation and migration of Baltic eel (*Anguilla anguilla* L.). "Rapp. et proc. - verb. reu. Cons. int. explor. mer", 1979, 1974, 115-123.
296. Wilkowska H., Zurowska H. Obserwacje nad rozrodelem wczupaka (*Esox lucius* L.) i plosi (*Rutilus rutilus* L.) w jeziorach Pojezierza Mazurskiego. "Roczniki nauk Rolniczych", 1967, 90, ser. H, Berr.
297. Woodhead P. M. J. The behaviour of fish in relation to light in the sea. "J. Oceanogr. and Mar. Biol.", 1966, 4, 337-403.
298. Wokoma A., Johnston I. A. Anaerobic metabolism during activity in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). "Experientia", 1983, 39, N 12, 1366-1367.
299. Wolfert D. R., van Meter H. D. Movements of walleyes tagged in eastern Lake Erie. "N. Y. Fish and Game J.", 1978, 25, N 1, 16-22.

ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Введение</i>	3
Глава 1. Внешние и внутренние факторы миграционной активности рыб.	5
Особенности жизни рыб во внутренних водоемах	5
Основные факторы миграционной активности	18
Глава 2. Миграционные циклы рыб	28
Осетровые	29
Сельдевые	52
Лососевые	55
Щуковые	61
Карповые	63
Тресковые	90
Окуновые	93
Миграции молоди рыб	100
Глава 3. Суточные вертикальные и горизонтальные миграции рыб.	115
Суточные вертикальные миграции пелагических рыб	116
Суточные вертикальные миграции донных рыб	129
Суточные горизонтальные миграции рыб	133
Глава 4. Скорости и энергетика плавания рыб во время миграций.	137
Скорости плавания рыб	137
Ритмы двигательной активности рыб	146
Энергетика плавания рыб	148
Глава 5. Ориентация рыб	159
Эстуарии и устья нерестовых рек и притоков	160
Раки со спрямленным руслом и четко выраженным стоковым течением	166
Раки со сложным рельефом дна и циркуляционными течениями	169
Озерные плесы водохранилищ	173
Озеро и озерный плес водохранилищ с однородной обстановкой	176
Глава 6. Миграции рыб и рыбное хозяйство	182
Промысловый и любительский лов рыбы	183
Пропуск рыб на места икрометания	186
Поддержание и восстановление репродукционных биотопов рыб	193
Обеспечение условий выживания молоди	194
Заключение.	197
Список использованной литературы.	210

CONTENTS

<i>Introduction</i>	3
Chapter 1. External and internal factors of migrating activity of fishes	5
Peculiarities of fishes life in the inland reservoirs	5
Main factors of migrating activity	18
Chapter 2. Migrating cycles of fishes	28
Acipenseridae	29
Clupeidae	52
Salmonidae	55
Esocidae	61
Cyprinidae	63
Gadidae	90
Percidae	93
Migrations of juvenile fishes	100
Chapter 3. Daily vertical and horizontal migration of fishes.	115
Daily vertical migration of pelagic fishes	116
Daily vertical migration of bottom fishes	129
Daily horizontal migration of fishes	133
Chapter 4. Speed and energy of fishes swimming during migration.	137
Speed of fishes swimming	137
Rhythms of moving activity of fishes.	146
Energy of fishes swimming.	148
Chapter 5. Orientation of fishes.	159
Estuaries and issues of spawning rivers and tributaries	160
Rivers with straight bed and clear channel flow	166
Rivers of complex bottom and circulating flows	169
Lake pools of reservoirs	173
Lakes and lake pools with homogenous regime	176
Chapter 6. Fishes migration and fishery	182
Commercial and sport fishery	183
Escapement of fishes to spawning grounds.	186
Maintenance and renewal reproductive biotopes of fishes	193
Securing the conditions for survival of juveniles	194
<i>Conclusion</i>	197
<i>Reference</i>	210

МИГРАЦИИ РЫБ ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ

Требования рыб к условиям среды на разных этапах их жизненного цикла меняются, поэтому для обеспечения наиболее благоприятных условий нагула, размножения и зимовки они совершают миграции, т. е. закономерные массовые перемещения.

В книге обобщены результаты исследования миграций и перемещений особей локальных стад разных по экологии видов рыб мировой фауны в реках, озерах и водохранилищах. Оценена роль внешних и внутренних факторов миграционной активности рыб, описаны их типичные миграционные циклы.

