



Учреждение Российской академии наук Институт
биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН



Учреждение Российской академии наук Институт
проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
РАН



ПОВЕДЕНИЕ РЫБ

Материалы докладов
IV Всероссийской конференции
с международным участием.
Борок, Россия, 2010 г.



Москва
Издательство «АКВАРОС»
2010

УДК 597-151(663)

ББК 47.2

П 42

Поведение рыб. Материалы докладов IV Всероссийской конференции с международным участием. 19–21 октября 2010 г., Борок, Россия. – М: АКВАРОС, 2010. – 474 с.

Книга посвящена актуальным вопросам поведения, распределения и сенсорных систем рыб. Представлены работы по следующим направлениям: особенности поведения, ориентации и распределения рыб в природных и искусственных полях физических раздражителей; миграции рыб в естественных водоемах и зонах влияния гидротехнических сооружений; гидродинамика и скорость плавания рыб; стайное, пищевое, оборонительное, исследовательское и нерестовое поведение; коммуникация, внутригрупповая иерархия, агрессивное и территориальное поведение рыб; гормональная регуляция поведения; индивидуальная изменчивость поведенческих реакций; экология, онтогенез, генетика и эволюция поведения; вопросы управления поведением рыб, проблемы рыбозащиты и рыбопропуска; поведение рыб в зоне действия орудий лова.

Табл. 43. Ил. 93.

Fish behaviour. Proceedings of the All-Russian Conference with Foreign Partners. 19–21 October, 2010, Borok, Russia. – М: AQUAROS, 2010. – 474 p. – ISBN 978-5-901652-13-8.

The book is devoted to the topical problems of behaviour, distribution and sensory systems of fishes: orientation and distribution of fish in natural and artificial fields of physical irritants; their migrations and migratory cycles; hydrodynamics and swimming speeds; schooling, feeding and exploratory behaviour; behaviour in the intraspecific groups; fish communication; intragroup hierarchy; aggressive and territorial behaviour; spawning and parental behaviour; hormonal regulation of behaviour; individual variability of behaviour; ecological aspects, ontogeny, genetics and evolution of behaviour; control of fish behaviour; fish-protecting and fish passes.

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН
от 4 октября 2010 г.

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
по проекту № 10-04-06118*

ISBN 978-5-901652-13-8

© Издательство «АКВАРОС», 2010

© Институт биологии внутренних вод РАН, 2010

© Институт проблем экологии и эволюции РАН, 2010



ПРЕДИСЛОВИЕ

Поведение рыб – одно из важнейших направлений современной ихтиологии. Результаты исследований в этой области служат основой для построения новых фундаментальных положений и решения прикладных задач, связанных с промыслом, культивированием, охраной и восстановлением запасов рыб.

Исследования поведения и рецепции рыб в России, а также в странах ближнего и дальнего зарубежья имеют многолетнюю историю. После Всесоюзного совещания в 1989 г. «Поведение рыб» (Москва), 2-го Всероссийского совещания «Поведение рыб» (Борок, 1996) и Международной конференции «Поведение рыб» (Борок, 2005), на которых были широко представлены основные направления работ, в России состоялось большое количество съездов, конференций, совещаний и симпозиумов, на которых российские ученые, а также их коллеги из дальнего и ближнего зарубежья имели возможность представить результаты своих исследований в области поведения и рецепции рыб.

Среди них – IX Съезд Гидробиологического общества при РАН (Тольятти, 2006), IV Всероссийская конференция по поведению животных (Москва, 2007), Международная конференция «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2007), 2-я научная конференция с участием стран СНГ «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Петрозаводск, 2007), Всероссийская конференция с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, 2008), Международная научно-практическая конференция «Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна» (Астрахань, 2008), Всероссийская конференция «Гидроакустические исследования на внутренних водоемах» (Борок, 2008), XXVIII Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Петрозаводск, 2009), X Съезд Гидробиологического общества при РАН (Владивосток, 2009), VIII Международная конференция по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных (г. Светлогорск, Калининградской обл., 2010), Международная научная конференция «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб» (Санкт-Петербург, 2010), Всероссийская научно-практическая конференция «Современное состояние проблемы рыбозащиты и рыбопропуска. Их роль в сохранении водных биологических ресурсов» (Ново-черкасск, 2010), III Международная конференция-школа «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Петрозаводск,



2010), IV Международная научная конференция «Современные проблемы гидроэкологии» (Санкт-Петербург, 2010) и другие.

Особо следует отметить проведение в 2007 г. в Москве IV Всероссийской конференция по поведению животных, возобновившей славные традиции форума ученых и специалистов России в области поведения всех животных. Настоящая конференция «Поведение рыб» по праву имеет статус IV Всероссийской и вновь проводится в п. Борок, Ярославской области на базе Учреждения Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Естественно, что процессы, происходившие в отечественной и мировой науке в последние 5 лет, не могли не найти отражения в области исследованиях поведения и рецепции рыб в России. С 2005 г, когда прошла последняя «очная» встреча специалистов по поведению, многое изменилось. Именно поэтому, и прежде всего по инициативе ученых из Учреждения Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и Учреждения Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, в октябре 2010 г. в п. Борок на базе ИБВВ РАН проводится IV Всероссийская конференция с международным участием «Поведение рыб». Подано более 90 заявок из академических институтов, высших учебных заведений и рыбохозяйственных организаций России, США, Украины, Вьетнама, Азербайджана и других стран. Учитывая научное значение представленных материалов, а также получение гранта Российского Фонда Фундаментальных Исследований и финансовую поддержку со стороны Отделения биологических наук РАН, Оргкомитет считал возможным издание не кратких тезисов докладов, а сборника материалов конференции.

Об уровне конференции, а также ее географии можно судить по участию широкого круга ученых и специалистов как из различных регионов России – от Дальнего Востока и Сибири до Северо-Запада Европейской части, так и из стран ближнего и дальнего зарубежья (более 30 институтов и организаций, около 100 участников). Отрадно, что среди участников конференции достаточно много молодых исследователей.

Ряд исследований поведения и рецепции рыб получил финансовую поддержку со стороны центральных органов и различных научных фондов – как отечественных, так и иностранных.

Материалы, в кратком виде отражающие содержание представленных докладов, позволят в значительной мере оценить современное состояние исследований поведения и рецепции рыб в России.



ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ ДЛЯ ОЦЕНКИ СМЕРТНОСТИ ЛИЧИНОК ПЕЛЯДИ В УСЛОВИЯХ ПОЙМЫ НИЖНЕЙ ОБИ

В.Д. Богданов, Е.Н. Богданова

Учреждение Российской академии наук Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия, Bogdanov@ipae.uran.ru

Выявление степени воздействия того или иного фактора на выживаемость в ранние периоды жизни рыб, сравнительная их оценка и классификация по степени значимости важны для развития теории динамики стада рыб, оценки воспроизводства, прогнозирования запаса и реального управления рыбным хозяйством конкретного водоема (Дементьева, 1976; Рикер, 1979).

Оценку выживания сиговых рыб Нижней Оби на ранних стадиях онтогенеза проводили в уральских нерестовых притоках: в период эмбриогенеза (Богданов, 2007), в период вылупления и ската личинок (Богданов, 1987), в период нагула личинок в сорах поймы Оби (Богданов, 1992; Богданов, Богданова, 2001).

Выживание икры сиговых рыб Нижней Оби на нерестилищах, расположенных в уральских притоках, может изменяться от 0% до 93%. Основные факторы, определяющие гибель икры, – перемерзание нерестилищ, локальные заморы, выедание хищниками, второстепенные – неполное оплодотворение, паразитарные заболевания (Богданов, 2007). Условия для высокого выживания икры формируются на участках рек со стабильным грунтовым питанием рек, обильными зажорными явлениями, незначительной скоростью нарастания льда, низкой численностью хищников. На уральских нерестовых притоках такие нерестилища находятся в предгорных участках рек. Полная гибель от перемерзания развивающейся икры возможна только в маловодных притоках, расположенных в полярных широтах.

Выживание личинок в период покатной миграции на чистых реках определяется генетическими и механическими причинами. В районе нерестилищ от общей численности вылупившихся личинок погибает около 2–3% особей (Богданов, 1987). Гибель личинок особенно высока в периоды шугохода (до 28%). В процессе дальнейшей миграции с нерестилищ к местам нагула численность покатных личинок уменьшается в среднем на 1% за 10 км пути. Среди уральских нерестовых притоков наиболее высокое выживание икры и вылупившихся личинок наблюдается на нерестилищах в р. Манье (бассейн р. Северной Сосьвы).

В первую декаду нагула в пойменных водоемах гибнет большая часть молоди. Плотность личинок наиболее быстро уменьшается на участках,



где преобладает навальный ветер. Обнаружена достоверная ($P < 0.05$) отрицательная связь смертности личинок с повторяемостью ветров северного и западного направлений и со штилевой погодой. Если эти ветры длительное время не меняются, то у подветренных берегов формируются благоприятные условия для нагула. После образования стай влияние ветров на выживание личинок ослабляется. Личинки отходят от навального берега и концентрируются на затишных участках.

Установлено, что высокий паводок, когда вода выходит за пределы границ соров (основных нагульных водоемов) и затапливает окружающий лес, неблагоприятно сказывается на выживании личинок, тогда как при среднем и ниже среднего уровнях воды образуется много мелководных зон с травянистой луговой растительностью, где личинки оказываются наиболее защищенными от штормовых ветров. Очень низкий уровень воды сказывается на выживании личинок так же плохо, как и высокий, так как при очень низкой воде личинки больше погибают от штормов, а при очень высокой воде – от недостатка пищи.

Смертность личинок ниже, если их массовый заход в соры происходит спустя 20–25 суток от начала его затопления. Связь между периодом от залития сора до массового захода в него личинок и их смертностью отрицательная ($r = -0.58$). Как правило, к этому времени устанавливается температура воды выше $+10^{\circ}\text{C}$, и отмечается резкий подъем численности зоопланктона (Богданова, 1992). Чем выше количество градусодней до массового захода личинок и за 10 суток нагула после их массового захода, тем ниже смертность ($P < 0.05$).

Выживание личинок в очень большой степени зависит от трофического фактора. Большинство генераций пеляди в условиях нагульных водоемов уральских нерестовых рек в большинстве случаев (лет) переходят на потребление экзогенной пищи при плотности кормовых организмов и температуре воды, показатели которых лежат в пределах пороговых концентраций стартового корма и температур (Богданов, Богданова, 2001). Успешному переходу на активное питание способствует наличие у части особей остатков эндогенных запасов пищи.

Однако в отдельные годы трофическая ситуация при переходе на потребление пищи из водоема складывается неблагополучно, что приводит к снижению выживаемости личинок (Богданов, Богданова, 2001). Наименее успешно проходит данный этап в жизни пеляди в условиях нагульных водоемов р. Северной Сосьвы в год с поздним сроком весеннего половодья, ранним сроком массового ската личинок и с крайне высоким или крайне низким уровнем воды.

Связь выживаемости личинок пеляди и тугуна с активностью перехода их на экзогенную пищу и количеством кормовых организмов под-



тврждается математическими методами – получены высокие (для натуральных исследований) значения коэффициентов корреляции и построены линии регрессии. В годы, когда личинки успешно переходили на потребление экзогенной пищи, их выживаемость была высокая и, наоборот, при незначительном успехе перехода выживаемость была низкая. Исключение составляют годы, отличающиеся очень неблагоприятными ветровыми режимами. Используя полученные регрессии, можно прогнозировать уровень смертности (выживаемости) личинок. Отметим, что показатели нужно снимать для личинок массового захода в сор, которые в основном определяют выживаемость генераций.

Смертность личинок от выедания хищниками в сорах ограниченная. Личинки сиговых в сорах Нижней Оби не выедаются рыбами, однако наблюдается их выедание беспозвоночными хищниками (личинками веснянок и поденок), но лишь на непроточных участках, удаленных от русел рек и проток, где концентрации хищников высокие. Если для выживания икры и покатных личинок определяющими всегда являются абиотические, то для выживания нагульных личинок либо абиотические, либо биотические факторы.

Установлено на многолетнем материале, что наиболее благоприятные условия нагула личинок пеляди и тугуна (массовые виды) в сорах поймы р. Северной Сосьвы возникают: в годы со средним уровнем залития сора или ниже его (многоводные и слишком маловодные годы неблагоприятны); при условии массового захода личинок через 20–25 суток после начала затопления сора; при значительном преобладании одного-двух направлений ветра, типичных для данной местности, или при штилевой погоде; при прогреве воды на мелководьях сора в период массового захода личинок выше 6° С. Благоприятными для выживания личинок были условия весны 1980, 1981, 1985, 1986, 1990, 1991, 1994, 1999, 2000 гг., менее благоприятными – 1983, 1984, 1988, 1995, 1997, 1998, 2001, 2003, 2004 гг., неблагоприятными – 1979, 1982, 1987, 1989, 1992, 1996, 2002, 2005, 2006, 2007 гг. Смертность личинок в благоприятные годы за первые десять дней нагула составляет от 65 до 84%, а в неблагоприятные годы от 95 до 98%. В годы с высокой выживаемостью личинок наблюдался и хороший темп их роста (Богданов, 1992).

За первые 10 суток нагула в зависимости от величины выживания личинок численность поколения может измениться почти в 10 раз. У видов с небольшими межгодовыми колебаниями численности вылупившихся личинок величина поколения после 10 суток нагула при максимальном и минимальном фонде отложенной икры может быть одинаковой, и дальнейшая судьба генерации будет зависеть от выживания личинок на местах нагула. К таким видам относятся чир и тугун. У видов, колебания



численности которых значительные (пелядь и, отчасти, пыжьян), при высокой численности фонда отложенной икры, но при плохом выживании икры и личинок, величина поколения после 10 суток нагула личинок будет больше, нежели в случае низкой численности фонда икры, но хорошего выживания. В связи с этим четкие многолетние ритмы численности («волны жизни») проявляются только у пеляди. Для этого же вида отмечена зависимость численности рождаемых поколений от численности производителей ($r = 0.71$) и биомассы производителей (через 6–7 лет после рождения) от численности личинок ($r = 0.95$, $P < 0.05$).

Таким образом, значительное отставание начала нагула личинок от начала вегетации соров обеспечивает достаточное количество кормовых организмов и выживание личинок при прочих равных условиях повышается.

Литература

Богданов В.Д. 1987. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых реки Северной Сосьвы. Препринт. Свердловск, УрО АН СССР: 1–60.

Богданов В.Д. 1992. Пространственная структура и выживаемость личинок сиговых рыб в пойменном водоеме // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск: 27–46.

Богданов В.Д. 2007. Выживание икры сиговых рыб на нерестилищах в уральских притоках Нижней Оби. // Научный вестник. Вып. 2 (46). Современное состояние и динамика природных сообществ Севера. Салехард: 42–49.

Богданов В.Д., Богданова Е.Н. 2001. Выживание сиговых рыб Нижней Оби в первый год жизни // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб. Мат-лы научно-производ. Совещ. Тюмень: 14–17.

Богданова Е.Н. 1992. Весенний зоопланктон сора Польхос-Тур // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск: 20–26.

Дементьева Т.Ф. 1976. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М.: изд-во Пищевая пром-сть, 1–238.

Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: изд-во Пищевая пром-сть, 1–447.

Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: изд-во Пищевая пром-сть, 1–408.



НОВЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В РАЗРАБОТКЕ СЕТЧАТЫХ РЫБОЗАЩИТНЫХ УСТРОЙСТВ

А.Е. Ващинников¹, А.А. Васильев¹,
К.В. Илюшин², В.Д. Шульгин³

¹ ООО НПЦ «Эквос», Энгельс, Саратовская обл., Россия,
ekvos@yandex.ru

² ФГУ «ЦУРЭН», Москва, Россия, *zurenexpert@mtu-net.ru*

³ ЗАО «ДАР/ВОДГЕО», Москва, Россия, *shulgin@darvodgeo.ru*

Среди множества технических решений защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения сетчатые рыбозащитные устройства (РЗУ) с принудительным рыбоведением занимают особое место. В отличие от других способов защиты мелкоячеистый сетчатый экран потенциально может производить практически стопроцентное задержание рыб любых размеров, а при сохранении их выживаемости обеспечивать и высокий рыбозащитный эффект. И только такие рыбозащитные экраны способны обеспечить отведение из водозаборного потока значительную часть зоопланктона, входящего в кормовой рацион рыб.

Высокие потенциальные возможности сетчатых РЗУ с рыбоотводом подтверждены результатами экспериментальных исследований, ранее выполненных институтами ИЭМЭЖ АН СССР и ВолжНИИГиМ [1; 2].

Опыт длительной эксплуатации конусных сеток с рыбоотводом, наряду с достоинствами показал и недостатки этих устройств. Через технологические щели, необходимые для вращения сетки, часть рыб проходит в водозабор, а при попадании в эти щели твердых части (крупного песка, щепок) возможна остановка конуса и прекращения работы системы промывки. При необходимом для защиты ранней молоди рыб размере ячей не более 1×1 мм резко возрастает скорость засорения сетного полотна, что определяет необходимость применения высокоеффективных систем промывки и постоянного контроля за их работой со стороны обслуживающего персонала. В случае даже кратковременного выхода из строя этой системы или резком «залповом» увеличении концентрации в водозаборном потоке взвесей (травы, листьев, шуги) происходит возрастание перепада на сетке с последующим разрушением фильтрующего защитного элемента и выходом из строя всей конструкции. Указанные недостатки не позволяют в полной мере реализовать потенциальные возможности принципиальной схемы формирования рыбозащитного эффекта, заложенной в РЗУ конусного типа.

В ходе поисковых исследований мы пришли к необходимости отказаться от традиционной принципиальной конструктивной схемы конусного РЗУ, предусматривающей вращения конуса и размещение входной



части рыбоотвода внутри сеточной камеры. Для дальнейшей проработки была принята новая технологическая и компоновочная схема, согласно которой фильтрующий элемент выполняется неподвижным, а входная часть рыбоотвода размещается с наружной стороны сеточной камеры. Переход к такой схеме открывает широкие возможности многовариантного конструирования объемных сетчатых РЗУ для самых различных типов водозаборных сооружений и условий эксплуатации.

В настоящей статье приводятся результаты исследований одного из нескольких разработанных модификаций конусного типа РЗУ, реализующих предложенную технологическую схему. Условное название модификации – конусная неподвижная сетка с кольцевым рыбоотводом (КНС-КР).

Схема работы РЗУ. Водозаборный поток втекает в устройство со стороны малого основания неподвижного сетчатого конуса и, фильтруясь через его боковую поверхность, поступает в насосную станцию. Задержанные рыба и мусор за счет острого угла подхода водозаборного потока к сетке и действия струйного потока промывной флейты перемещаются к большому основанию конуса в зону действия кольцевого течения, доставляющего их к входу в рыбоотвод. Кольцевое течение создается специальными струйными гидроускорителями, расположенными по периметру внешнего кожуха.

С целью повышения эксплуатационной надежности РЗУ оснащается системой аварийного пропуска воды, позволяющей при возникновении нештатной ситуации (например, выхода из строя промывного устройства) или при резком «залповом» возрастании концентрации мусора или щуги сохранить целостность защитной сетки и избежать деформации конструкции.

Исследования эффективности КНС-КР проводились на специализированном полигоне (гидротехнической площадке), рассчитанном на биолого-технические испытания опытных образцов РЗУ различных типов в пределах регулируемого расхода воды до 500 л/с. Основным элементом полигона является бетонный бассейн емкостью 62 м³ и площадью по поверхности воды 28 м². Рабочая зона бассейна, в которой устанавливаются опытные образцы РЗУ или их фрагменты, имеет ширину 3 м, длину 4 м и глубину 2.2 м. Необходимые расходы воды, пропускаемые через РЗУ, создаются специальным водо-разгонным устройством.

Определение эффективности опытного образца РЗУ проводилось на молоди рыб, обитающих в близлежащих протоках р. Волга. Суть эксперимента сводилась к запуску партии рыб в количестве 70–100 экз. непосредственно перед входом в РЗУ и последующий их отлов за РЗУ и на выходе из рыбоотвода. Проход рыб за РЗУ контролировался конусной мальковой ловушкой, перекрывающей все сечение водозаборного потока.



Фильтрующий элемент ловушки капроновый газ № 13. Для контроля выхода рыб из рыбоотвода использовалась специально разработанная конструкция садка, позволяющая вести постоянное наблюдение за процессом рыбоотведения и оказывать минимальное влияние на выживаемость отводимых рыб.

В качестве контроля использовались результаты экспериментов с запуском рыб из садка общего содержания в концевую часть рыбоотвода (за пределами конусной сетки и эжекторной установки). При этом запуск и отлов рыб выполнялись теми же приемами что и при проведении основного эксперимента. Частота выполнения контрольных запусков – один раз после 3-х основных экспериментов.

Расчет эффективности (\mathcal{E}) опытных образцов РЗУ проводился по формуле, учитывающей возможное снижение выживаемости рыб после контакта с элементами РЗУ (B_0) и исходную выживаемость, не связанную с работой РЗУ (B_K):

$$\mathcal{E} = \frac{N - N_1}{N} \times \frac{B_0}{B_K}, \quad (1)$$

где: N и N_1 – количество рыб, попадающих в водозабор, соответственно, при отсутствии и наличии РЗУ.

Проведенные испытания показали, что в пределах исследованных размерно-видовых групп рыб эффективность опытного образца РЗУ колебалась от 57 до 100% (рисунок 1). Минимальное значение эффективности (57.1%) получены по личинкам густеры размерной группы 8–11 мм. По той же размерной группе личинки уклей и горчака защищались на уровне 72–80%. С увеличением длины тела эффективность защиты возрастает, и, начиная с размерной группы 21–25 мм, она достигает максимального значения (100%).

Полученные результаты контрольных испытаний практически подтвердили результаты предшествующих исследований функциональной эффективности модифицированного конусного РЗУ варианта КНС-КР – 300 (рисунок 1). Отклонения по результатам в 1–2.5% находятся в одном доверительном интервале.

Визуальные и видео наблюдения показали, что характер продвижения вдоль сетчатого экрана попадающих в РЗУ рыб практически не имеет видовой специфики, но значительно отличается по размерным группам. Молодь с длиной тела более 20 мм при скорости подходного потока 0.35 м/с пытаясь избежать прижатия к сетке и сопротивляясь потоку относительно долгое время (3–5 минут) задерживается в сеточной камере, после чего скатывается в створ размещения рыбоотвода. Более мелкая молодь



(12–15 мм) также пытается сопротивляться потоку, но после нескольких бросков разворачивается и быстро отплывает по течению в сторону рыбоотвода. Все рыбы из самой мелкоразмерной группы (8–11 мм) оказывали сопротивление водозаборному потоку только в передней части конуса, где скорости водозаборного потока по нормали к сетке (V_H) не превышали 0.1 м/с. В средней части сетки и на подходе к рыбоотводу, где происходит возрастание значения V_H до 0.16–0.18 м/с, они прижимаются к сетке. В дальнейшем под действием промывочной волны от водоструйной флейты и скорости водозаборного потока происходит принудительное перемещение рыб к рыбоотводу.

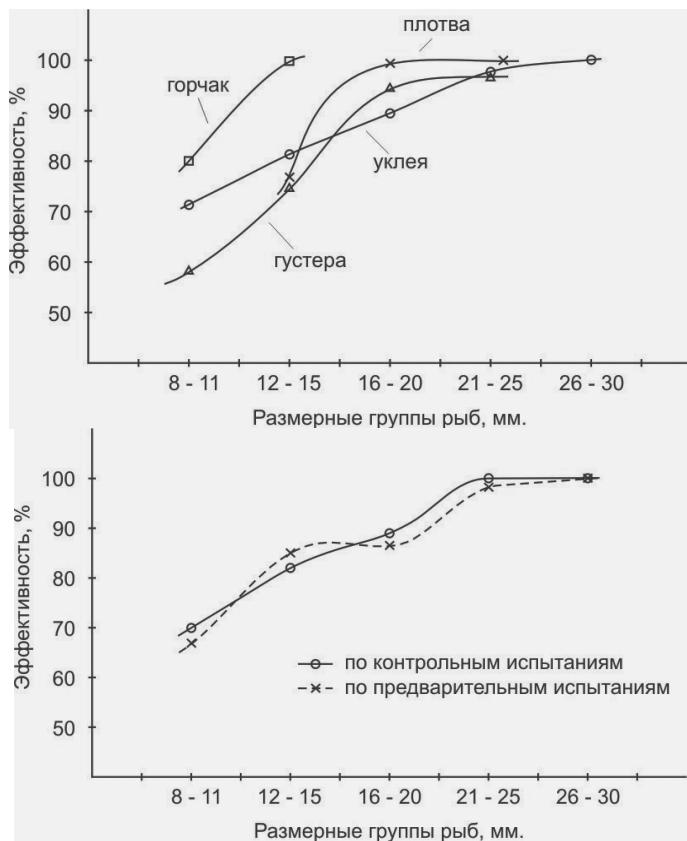


Рис. 1. Эффективность модифицированного конусного РЗУ варианта КНС-КР-300



Результаты проведенных биологических испытаний показали перспективность выбранного направления конструирования объемных сетчатых рыбозащитных устройств, основанного на применении новой технологической схемы, согласно которой фильтрующий элемент выполняется неподвижным, а входная часть рыбоотвода размещается над любым участком сетки, где концентрируется молодь рыб.

Экспериментально подтверждена высокая функциональная эффективность опытных конструкций новых модификаций РЗУ конусного типа. На примере модификации КНС-КС установлено, что для молоди рыб уровень эффективности защиты составляет:

- для размерной группы 20–30 мм – близкий к 100%;
- для группы 12–20мм – 80–90%;
- для группы 8–11 мм – 60–70%.

Литература

Павлов Д.С., Пахоруков А.М. Биологические основы защиты молоди рыб от попадания в водозaborные сооружения. М. Пищевая промышленность, 1973.

Ващинников А.Е., Михайлов Н.Н., Пахоруков А.М., Больщов А.А. Испытания конусного рыбозащитного устройства варианта КРЗУ – 1000. // Вопросы орошения в Поволжье. М. ВНИИГиМ, 1980.



ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ *DAPHNIA MAGNA STRAUS*, ДЛИТЕЛЬНО НАХОДЯЩИХСЯ В ТЕРМОГРАДИЕНТНОЙ УСТАНОВКЕ

В.Б. Вербицкий

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, verb@ibiw.yaroslavl.ru

Возможность осуществления поискового поведения в условиях термально-гетерогенной окружающей среды обеспечивается особенностями физиологии эктотермов, позволяющими им воспринимать очень незначительные перепады температур. Так, например, для рыб было определено, что они могут различить изменения в температуре в 0.03 °C (Steffel *et al.*, 1976). Для крупных ракообразных указаны значения от 1.0 °C (американский омар *Homarus americanus* – Jury and Watson, 2000) до 2.1–4.2 °C (*Procambarus clarkia* – Espina *et al.*, 1993). Для дафний, по результатам экспериментов в термоградиентных установках, было определено, что они реагируют на средние изменения в температуре, равные 0.2–0.5 °C (Gerritsen, 1982).

У ракообразных не известны никакие определенные терморецепторы и определенные терморегуляторные центры. Поэтому считается, что их тепловое поведение базируется только на ненаправленных поведенческих механизмах (ортоклинезисах и клинокинезисах), которые вызваны изменениями или разницей температур (Lagerspetz & Vainio, 2006).

Цель данной работы – сравнительное исследование двигательной активности ювенильных и взрослых особей *Daphnia magna Straus*, длительно находящихся в термоградиентной установке.

Материал и методы. Для анализа использовали данные, полученные в ходе определения КИТ у дафний, акклиматированных на протяжении нескольких поколений к постоянной температуре 23.4 °C и затем содержащихся на протяжении 24 сут. в термоградиентной установке. В качестве параметра, характеризующего активность дафний в установке, использовали показатель относительного смещения (ΔS), который рассчитывали как разницу (в см) между местом нахождения особи во время двух следующих друг за другом отсчетов, деленную на время (в мин) между этими отсчетами. Подробное описание условий эксперимента, порядок съемки и общее число отсчетов приведены выше (см. наст. сборник, стр. 20).

Результаты и обсуждение. Анализ динамики относительных смещений дафний в ходе эксперимента выявил, что взрослые особи в условиях температурного градиента демонстрируют минимальную активность. Их среднее относительное смещение составляло 0.64 ± 0.17 см/мин (Рис. 1). При этом разница между периодами относительно больших (в 1–2-е и

21–22-е сут) и относительно меньших смещений (с 8-х по 20-е сут) составляли 33.8–43.3% (Табл.).

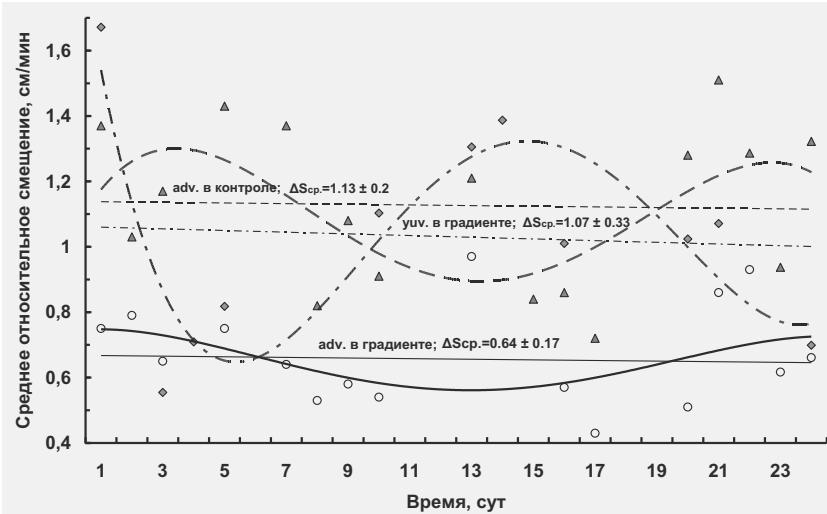


Рис. 1. Динамика среднего относительного смещения (ΔScp) одной особи *D. magna* за единицу времени.

В контрольном лотке взрослые особи дафний были значительно активнее, чем в градиенте температур. Величина среднего относительного смещения (1.13 ± 0.20 см/мин) у них была на 43.4% выше, чем в градиенте. Но, из рис. 1 видно, что характер динамики в контрольном и опытном лотках был сходен по периоду и фазам колебаний. Амплитуда колебаний, измеренная в абсолютных величинах, в контроле была выше, чем в градиенте. Однако, разница между средними минимальными и максимальными величинами смещения в относительных величинах составляла 35.6–37.4%, т.е. этот показатель изменялся в тех же пределах, что и в опытном варианте (см. табл.).

Коэффициент ранговой корреляции Спирмена между этими двумя вариантами (0.68 при $P = 0.007$) также подтверждает достоверность сходства динамик.

Ювенильные особи в условиях температурного градиента были значительно активнее взрослых дафний. Характер динамики относительных смещений у молодых особей был также колебательный, с таким же периодом как и у взрослых особей, но только со значительно большей амплитудой. Разница между периодами высоких и низких скоростей составляла 92.9–142.0%, что в 2–4 раза выше показателей взрослых особей (см.



табл.). Средняя скорость перемещения молоди равнялась 1.07 ± 0.33 см/мин, т.е. была примерно такой же, как у взрослых в контроле и на 40.2% выше, чем у взрослых особей в градиенте.

Таблица. Динамика среднего относительного смещения (ΔS сред.) дафний в течение эксперимента

Период наблюдений	1	2	3	4
адвентивные особи в градиенте				
Время, сут	1–2	8–20	21–22	
ΔS сред. \pm ст.откл., см/мин	0.77 ± 0.03	0.51 ± 0.07	0.90 ± 0.05	
Разница, %	33.8	43.3		
адвентивные особи в контроле				
Время, сут	1–7	8–17	20–24	
ΔS сред. \pm ст.откл., см/мин	1.39 ± 0.03	0.87 ± 0.12	1.35 ± 0.11	
Разница, %	37.4	35.6		
ювенильные особи в градиенте				
Время, сут	1	3–5	13–14	24
ΔS сред. \pm ст.откл., см/мин	1.67	0.69 ± 0.13	1.35 ± 0.06	0.70
Разница, %	142.0	95.7	92.9	

В контроле дафний были распределены по всей длине лотка неким случайным образом. В условиях температурного градиента распределение носит явно выраженный избирательный характер. При этом, в первые четверо суток эксперимента, в переходный период наблюдается наличие полностью избегаемой зоны. В это время раки избирают повышенные температуры и полностью избегают 1/3 часть лотка (0–60 см) с низкими температурами. Весь последующий период, наряду с хорошо выраженным избирианием в диапазоне 30–110 см (74% отсчетов), они встречаются по всей длине камеры.

Очевидно, причиной пониженной активности взрослых дафний в условиях градиента является хорошо известное явление, когда в избирамом диапазоне температур многие животные показывают минимум моторной деятельности. Так, на примере различных видов ракообразных было показано, что раки, акклиматированные к избиаемым температурам, демонстрируют и более низкую двигательную деятельность (уменьшение ортокинезиса). В том числе, это было отмечено и у *D. magna* в 25.0 °C (McKenzie *et al.*, 1992). В результате было выдвинуто предположение, что снижение двигательной деятельности – поведенческий механизм, который встречается при тепловом избириании (Lagerspetz & Vainio, 2006).

Повышенная активность молодых особей в условиях температурного градиента могла быть вызвана их нахождением при более высоких, чем взрослые особи, температурах воды. Это могло повлиять как на повышение общего уровня обмена веществ, так и поведенческой активности.

В переходный период (1–4 сут) у молоди и взрослых дафний отмечается сходная картина двигательной активности (рис. 2). В зоне оптимальных и субоптимальных температур раки демонстрируют самый минимальный и сходный уровень активности (0.70–0.72 см/мин).

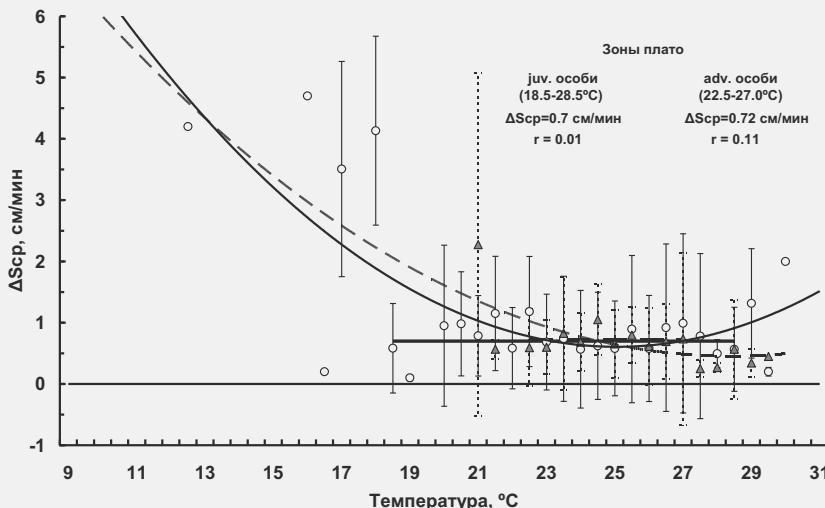


Рис. 2. Средние относительные смещения (ΔScp) одной особи *D. magna* в зависимости от температуры среды в переходный период (1–4 сут). о – ювенильные особи, \blacktriangle – взрослые самки. – зона плато ювенильных особей, – – зона плато взрослых самок, вертикальные линии – стандартные отклонения.

Но у ювенильных особей диапазон независимых от температуры значений ΔScp (зона плато) в два раза шире (18.5–28.5 $^{\circ}$ C), чем у взрослых (22.5–27.0 $^{\circ}$ C). Причем, в сторону низких температур он шире на 4.0 $^{\circ}$ C, а сторону высоких – всего на 1.5 $^{\circ}$ C, что хорошо согласуется с известным положением о расположении зоны оптимальных температур ближе к верхним, чем к нижним критическим температурам (DeWitt & Friedman, 1979; Reynolds & Casterlin, 1979).

Ювенильные особи имели, кроме того, больший размах значений ΔScp , чем взрослые самки. Средние значения стандартных отклонений у ювенильных дафний составляли 0.90, а у взрослых – 0.65. Большая активность молоди выражалась также и в том, что они встречались при значительно более низких температурах, чем взрослые особи (12.5 и 21.0 $^{\circ}$ C соответственно), демонстрируя в этих температурах максимальные значения ΔScp (выше 4.0 см/мин).

После завершения переходного процесса и выхода на уровень конечных избираемых температур, диапазон независимости уровня ΔScp от из-



биаемой температуры значительно расширился у обеих групп дафний (Рис. 3). При этом, у молоди верхняя граница зоны плато осталась на том же уровне, что и в переходный период (28.5°C), а нижняя граница сместилась с 18.5 до 13.5°C . В результате зона плато расширилась на $1/3$.

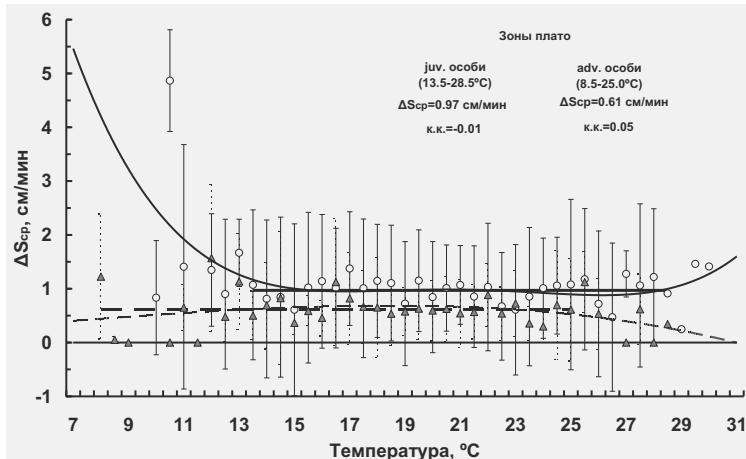


Рис. 3. Средние относительные смещения (ΔScp) одной особи *D. magna* в зависимости от температуры среды в период после выхода на уровень КИТ (5–28 сут). Условные обозначения как на рис. 2.

У взрослых дафний верхняя граница снизилась с 27.0 до 25.0°C , а нижняя – с 22.5 до 8.5°C , т.е. зона плато расширилась почти в 4 раза. Двигательная активность взрослых дафний снизилась по сравнению с переходным периодом (с 0.72 до 0.61 см/мин), а у молоди – выросла с 0.72 до 0.97 см/мин. Размах значений ΔScp (ст. откл.) у молоди увеличился с 0.90 до 1.20 , а у взрослых самок остался на уровне 0.65 .

В целом можно констатировать, что после выхода на уровень КИТ молодые особи избирали более высокие (на 1.5 – 2.0°C) температуры, имели большую (на 37%) двигательную активность и вариабельность значений ΔScp по сравнению со взрослыми самками. Таким образом, полученные результаты показали наличие согласованности известной из литературы поведенческой реакции молоди избирать более высокую температуру, чем взрослые особи, с повышенной двигательной активностью, т.е. и с более высоким общим физиологическим уровнем.

Литература

DeWitt C.B. & Fridman R.M. Significance of skewness in ectotherm thermoregulation // American Zoology. 1979. V. 19. P. 195–209.



Espina S., Díaz F.H. & Bückle L.F.R. Preferred and avoided temperatures in the crawfish *Procambarus clarkia* (Decapoda, Cambaridae) // J. Therm. Biol. 1993. V. 18. P. 35–39.

Gerritsen J. Behavioral response of *Daphnia* to rate of temperature change: possible enhancement of vertical migration // Limnology and Oceanography. 1982. V. 27. P. 254–261.

Jury S. H., Watson III W.H.. Thermosensitivity of the lobster, *Homarus americanus*, as determined by cardiac assay // Biol. Bull. 2000. V. 199. P. 257–264.

Lagerspetz K.Y.H., Vainio L.A.. Thermal behaviour of crustaceans // Biol. Rev. 2006. V. 1.

McKenzie J.D., Clow P., Clyde J., Miles A., Dickinson R., Lieb W.R., Franks N. P. Effects of temperature on the anaesthetic potency of halothane, enflurane and ethanol in *Daphnia magna* (Cladocera : Crustacea) // Comp. Biochem. Physiol. 1992. V. 101C. P. 15–19.

Reynolds W.W., Casterlin, M.E., 1979. Behavioral thermoregulation and the «final preferendum» paradigm // Amer. Zool. V. 19. P. 211–224.

Steffel S., Dizon A.E., Magnuson J.J., W. H. Neill. 1976. Temperature discrimination by captive tree-swimming tuna, *Euthynnus affinis* // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 105. P. 588–591.



ТЕРМОПРЕФЕРЕНДУМ *DAPHNIA MAGNA* STRAUS, АККЛИМИРОВАННЫХ К ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ СОДЕРЖАНИИ В УСЛОВИЯХ ТЕРМОГРАДИЕНТА

В.Б. Вербицкий, Т.И. Вербицкая

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, verb@ibiw.yaroslavl.ru

Водные животные, поведенчески реагируя на тепловые изменения окружающей среды, избегают смертельных температур и избирают оптимальные температурные интервалы (Reynolds & Casterlin, 1979). Поэтому термопреферендум часто определяет особенности распространения животных в биотопах и их перемещения. Границы ареалов животных также определяются температурой, действующей в качестве ограничивающего фактора. Считается, что по избираемым температурам с достаточно большой уверенностью можно судить об оптимальных температурах жизнедеятельности гидробионтов.

Влияние температуры предварительной акклиматации на величину окончательного температурного преферендума хорошо изучено у рыб, рептилий и крупных ракообразных. В то же время для Cladocera известны только единичные публикации.

Цель работы состояла в определении конечных избираемых температур (КИТ) ветвистоусых раков *Daphnia magna* при длительном содержании в условиях температурного градиента.

Материал и методы. Установка для изучения избираемой температуры представляла собой лоток Хертера с металлическим дном и стенками из прозрачного оргстекла. Размеры установки – 180×15×5 см. Горизонтальный градиент создавали путем поддержания разных температур на противоположных концах лотка (от 0–10 до 28–30 °C) с помощью терморегулирующего устройства, нагревательного элемента и холодильного агрегата. Точность измерения температуры составляла 0.1 °C. Лоток был разделен продольными непрозрачными перегородками на три отсека, в каждый из которых помещали по 1 экз. взрослой партеногенетической самки *Daphnia magna*. Дафнии были предварительно акклиматированы к температуре 23.4 °C в течение месяца и помещались в отсеки в такую же температуру.

Три контрольные дафнии из того же клона, что и опытные экземпляры, также предварительно акклиматированные к 23.4 °C, помещались в контрольный лоток, разделенный на три отсека и заполненный водой при комнатной температуре. В разные дни температура воды равнялась 18.0–



22.0 °C. Ежедневно в конце дня во все камеры вносились взвеси хлореллы (*Chlorella* sp.) из расчета $5-7.5 \times 10^5$ кл/мл. Взвеси вносили равномерно по всей длине камеры. Отсчеты местоположения дафний снимали с периодичностью в 20–30 мин с 8:30 до 16:40 ежедневно на протяжении 24 сут. Молодь, рожденную самками в ходе опыта, оставляли в камерах на 3–5 сут, после чего удаляли. Всего за время опыта было снято по 702 отсчета взрослых дафний из контрольного и опытного лотков и 1826 отсчетов молодых особей из опытного лотка. Для характеристики распределения дафний в градиентных условиях среды использовали среднее арифметическое значение избираемой температуры. Статистическую обработку данных вели в программах Excel 2003 и Statistica 6.

Результаты и обсуждение. После помещения в условия температурного градиента дафний в течение первых 4-х сут преимущественно избирали повышенные температуры 24.0–25.0 °C. На 5-е сут происходило смещение избиения в область более низких температур. С 7-х по 15-е сут выраженность ТИ уменьшилась, а диапазон расширился и значения ТИ колебались 19.0 до 25.0 °C. С 16-х сут и до конца наблюдений значения ТИ колебались от 17.0 до 23.0 °C.

На графике распределения дафний, построенном по обобщенным за период с 5-х по 24-е сут данным, видно (рис. 1) что взрослые самки избирали широкий диапазон температур от 19.0 до 25.0 °C, причем кривая распределения по температурной шкале была бимодальная, с одной широкой вершиной при 19.0–23.0 °C (69% отсчетов) и другой, слабо выраженной – при 24.0–25.0 °C (15% отсчетов). Таким образом, в диапазоне 19.0–25.0 °C было зарегистрировано 84% всех отсчетов. Молодые особи избирали более высокие температуры. При этом, кривая распределения молоди была более растянута по шкале температур, хотя имела также два максимума – при 24.0–25.0 °C (27% отсчетов) и при 28.0 °C (7% отсчетов). У молоди 85% всех отсчетов были заключены в пределах 19–28 °C.

То, что молодые особи имеют тенденцию избирать более теплую воду чем взрослые особи тех же самых видов было показано многими авторами на примере рыб (Лапкин и др., 1981; McCauley & Huggins, 1979 и др.). Считается, что повышенные избираемые температуры молодых рыб – важнейший фактор, который ведет эти организмы в мелкие более теплые воды, где их выживаемость растет за счет ускорение роста и развития и более низкую вероятность гибели от хищников.

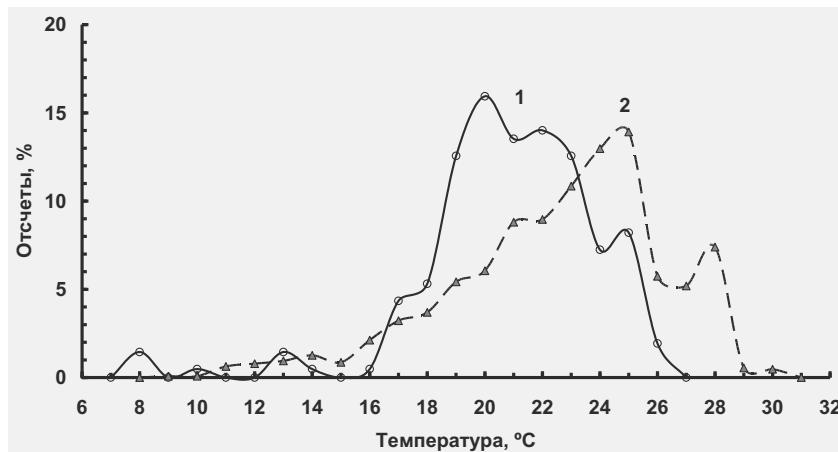


Рис. 1. Распределение дафний на 5–24-е сут опыта. о 1 – ювенильные особи, Δ 2 – взрослые партеногенетические самки.

Однако, для дафний это объяснение не подходит, поскольку и молодь, и взрослые особи обитают совместно, в одних и тех же условиях. В то же время, хорошо известно, что в зависимости от температуры среды Cladocera могут реализовать один из двух возможных путей увеличения численности популяции. При более низких температурах увеличивается время до наступления созревания, но раки достигают больших размеров, что приводит к потенциально большей плодовитости. При высокой температуре сокращается время созревания, но оно наступает при меньших размерах тела. В результате, особи начинают раньше размножаться, но размер каждого помета у них будет меньше. Предоставляя молоди возможность свободного выбора температуры среды в течение продолжительного времени, мы видим, что молодь *D. magna* выбирает второй путь развития.

У трех взрослых самок дафний динамика избираемых температур была сходна и имела три характерных периода. Первый период продолжался 4 сут и характеризовался избиением повышенных температур (24.0–27.5 °C). Второй период (с 5-х по 14-е сут) – снижение избираемых температур и выход на плато от 19.7±1.2 до 21.6±1.3 °C (КИТ 1). Третий период (с 16 до 21 или 24 сут) – следующее снижение ТИ с выходом на плато на уровне 16.7±2.0–18.8±0.65 °C (КИТ 2). Расчет коэффициентов ранговой корреляции Спирмена выявил отсутствие достоверных различий между рядами данных ($R^2_{1-2}=0.71$ при $P=0.00$; $R^2_{1-3}=0.48$ при $P=0.023$; $R^2_{2-3}=0.67$ при $P=0.00$). Это позволяет объединить данные по



трем особям в одну совокупность и далее анализировать их как три повтора одного опыта.

При анализе усредненных по трем повторам данных видно, что на графике динамики ТИ сохраняются описанные выше три характерные периода (Рис. 2).

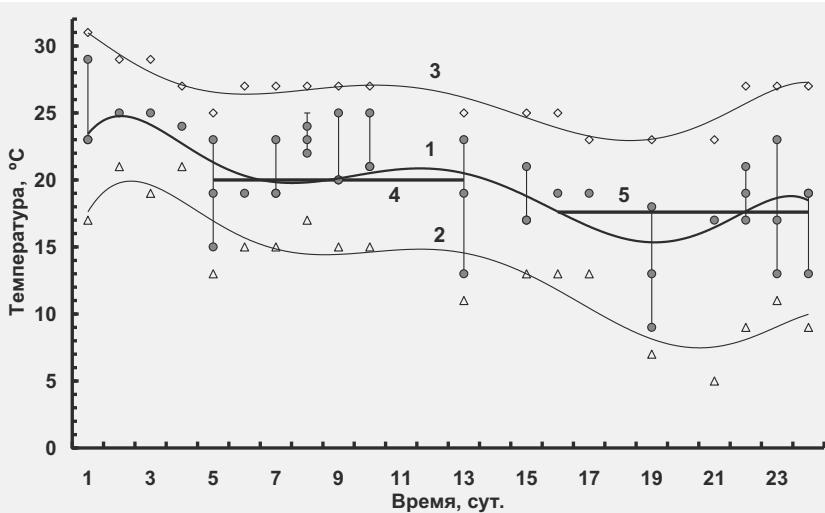


Рис. 2. Динамика средних избираемых и избегаемых взрослыми дафниями температур. 1 (o) – ТИ сред, 2 (Δ) – тизбег min, 3 (◊) – тизбег max, 4 – зона плато 1 (ТИ=20.0 °C), 5 – зона плато 2 (ТИ=17.6 °C). Вертикальные линии – стандартное отклонение ТИ.

Из рис. 2 также видно, что вместе с избираемыми температурами в зону более низких значений смещается и диапазон избегаемых температур (Δ тизбег). Причем, это смещение идет в основном за счет снижения уровня низких избегаемых температур (тизбег min – на 14–16 °C), тогда как значения верхних избегаемых температур (тизбег max) снижаются в значительно меньшей степени (на 8 °C). В итоге наблюдается расширение диапазона избегаемых температур с 9.5 ± 3.4 в первые 4 сут до 17.0 ± 1.0 в последние 3 сут., т.е. почти в два раза.

Сходную картину расширения интервала теплового избирания за счет снижения тизбег min у животных, акклиматированных к повышенным температурам, отмечали, например, у стенотермного тропического вида рыб *Poecilia sphenops* (Hernandez & Bückle, 2002).

В динамике диапазона избегаемых температур, как и в динамике ТИ прослеживается наличие двух зон плато – на 5–17-е сут (тизбег

min= 14.0 ± 1.7 °C; тизбег max= 25.8 ± 1.4 °C) и на 21–24-е сут (тизбег min= 8.5 ± 2.5 °C; тизбег max= 26.0 ± 2.0 °C).

Молодь дафний, также как и взрослые самки, в первые 4 сут избирали повышенные температуры, а с 5-х сут вышли на конечную избираемую температуру (КИТ), но при более высоких значениях (22.4 °C) и оставались на этом уровне до конца эксперимента (Рис. 3).

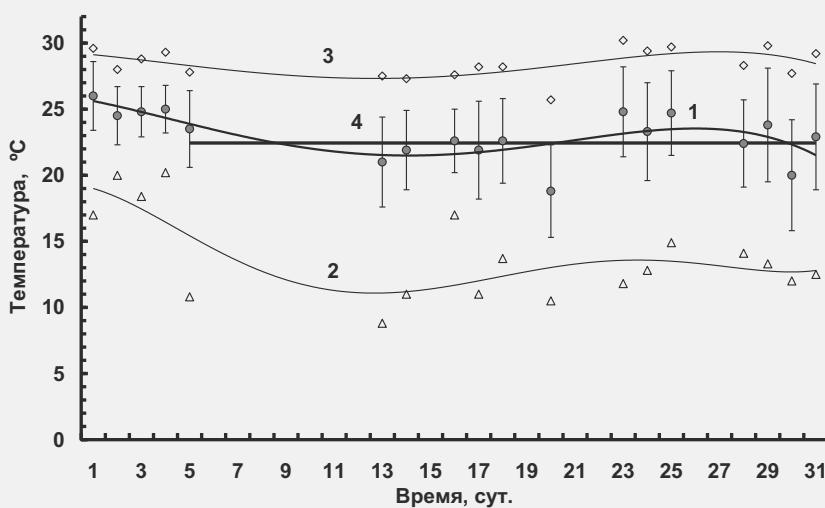


Рис. 3. Динамика средних избираемых и избегаемых ювенильными дафниями температур. Обозначения как на рис. 2.

Ранее рядом авторов (Lagerspetz, 2000; Lamkemeyer *et al.*, 2003) в «острых» опытах у *D. magna*, выведенных из одного партеногенетического клона и акклиматированных в течение шести недель к 23.0 °C, была определена КИТ ~22.0 °C, т.е. практически такая же, как у ювенильных особей в нашем исследовании.

Избегаемые температуры, начиная с 5-х сут также вышли на плато (тизбег min= 12.4 ± 2.1 °C; тизбег max= 28.3 ± 1.2 °C) и, в отличие от взрослых особей, их диапазон оставался неизменным весь период наблюдений (15.9 ± 2.0 °C).

Таким образом, у взрослых партеногенетических самок *D. magna* в ходе жизненного цикла выявлено наличие не одного, а двух уровней КИТ, различающихся на 3.0 °C. Кроме того, адвентивные особи *D. magna* при длительном содержании в условиях температурного градиента избирают температуры, на 3.4–5.8 °C, а ювенильные особи – на 1.4 °C ниже, чем температура акклиматации. Аналогичный нашему эффект был обнару-



жен у речного рака *Orconectes immunis* – животные, акклимированные к теплой воде, выбирали более прохладные температуры, чем акклимированные к холодной воде (Crawshaw, 1974). Такую же реакцию проявляли и земноводные фиолетовые береговые крабы *Hemigrapsus nudus* (McGaw, 2003) и рыбы *Poecilia sphenops* Valenciennes (Hernandez & Bückle, 2002). Причина такой парадоксальной реакции пока остается невыясненной, но очевидно, что характер зависимости термоизбирания от температуры акклимации у разных видов различен и зависит как от особенностей биологии вида, так и от амплитуды суточных и годовых колебаний температуры в природной среде обитания вида.

Литература

Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика изби-
раемых и летальных температур рыб // Зоол. журн. 1981. Т. 40. Вып.
12. С. 1792–1801.

Crawshaw L.I. 1974. Temperature selection and activity in the crayfish *Or-
conectes immunis* // J. Comp. Physiol. V. 95. P. 161–172.

Hernandez M.R., L.F. Bückle R. 2002. Temperature tolerance polygon of *Poe-
cilia sphenops* Valenciennes (Pisces: Poeciliidae) // J. Therm. Biol. V. 27.
P. 1–5.

Lagerspetz K.Y.H. (2000). Thermal avoidance and preference in *Daphnia
magna* // J. Therm. Biol. V. 25. P. 405–410.

Lamkemeyer T., Zeis B. & Paul R.J. (2003). Temperature acclimation influ-
ences temperature-related behaviour as well as oxygen-transport physiolo-
gy and biochemistry in the water *Daphnia magna* // Can. J. Zool. V. 81. P.
237–249.

McCauley R.W. & Huggins N.W. (1979): Ontogenetic and nonthermal sea-
sonal effects on thermal preferenda of fish // Am. Zool. 19: 267–271.

McGaw I. J. Behavioral thermoregulation in *Hemigrapsus nudus*, the Amphib-
ious Purple Shore Crab // Biol. Bull. 2003. V. 204. P. 38–49.

Reynold, W.W., Casterlin M.E., 1979. Behavioral thermoregulation and the
«final preferendum» paradigm // Am. Zool. V. 19. P. 211–224.



ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЕОФИЛЬНЫХ ВИДОВ РЫБ В МАЛЫХ ПРИТОКАХ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

А.Е. Веселов, Д.А. Ефремов

Учреждение Российской академии наук Институт биологии КарНЦ
РАН, г. Петрозаводск, Россия, veselov@krc.karelia.ru

Интерес исследователей к сезонной динамике распределения реофильных видов рыб отчетливо проявился лишь в последнее десятилетие, и, в основном, в Европейских странах в связи с практикой рекультивации нерестово-выростных биотопов, восстановлением запасов, прежде всего лососевых рыб (Der Lachs, 2005). Вместе с тем, пришло понимание того, что воссоздать полноценные речные биоценозы не представляется возможным без возвращения других видов рыб, которые в естественных условиях совместно обитают с молодью лососёвых и также совершают кочевые перемещения и сезонные миграции (Lippeaue, 2009). Кроме того, закономерности динамики распределения рыб необходимо учитывать при конструировании рыбоходов естественного типа, позволяющих населяющим реку видам рыб свободно перемещаться между биотопами и водоёмами (Fish passes, 2002).

Известно, что гидрографическая сеть бассейна Онежского озера включает 6765 притоков (Экосистема, 1990). Ихтиофауна основных рек достаточно полно исследована и представлена в ряде работ (Атлас, 2002; и др.). Однако изучение малых притоков, имеющих среднегодовой расход воды $0.5\text{--}2.5\text{ m}^3/\text{с}$, практически не велось. Вместе с тем, многие авторы отмечают важную роль таких водоёмов в воспроизводстве лососёвых и других реофильных видов рыб (Schneider, 1997; Веселов, Калюжин, 2001; и др.). В связи с этим цель данной работы заключалась в том, чтобы на примере одного из типичных водотоков выявить видовой состав ихтиофауны, оценить плотности распределения рыб, а также проследить, как изменяются эти показатели в сезонном аспекте. В наших ранних работах выделено высокое сходство подобных водотоков по гидрологическому режиму. Поэтому можно предположить, что и по видовому составу ихтиофауны, закономерностям ее распределения также много общего. В связи с этим, для детального исследования мы выбрали типичную в бассейне Онежского озера кумжёвую реку Большая Уя ($61^{\circ}36' \text{ с.ш.}, 34^{\circ}39' \text{ в.д.}$).

Река слабо разветвленная, не имеет озер, её протяжённость составляет 14.2 км, общее падение достигает 147 м, относительное – 1 м/100 м длины реки. Большая Уя протекает по лесистой местности, верховье ее заболочено и русло сильно меандрирует. На нижнем участке реки, до 2 км



от устья, расположены пороги и перекаты, дно которых сложено галечно-валунным грунтом. Они чередуются с плёсами и отдельными бочажками. Ширина русла в нижней трети реки не превышает 10–11 м, скорость течения изменяется от 0.3 до 1.2 м/с, глубины – от 0.05 до 0.95 м. Проективное покрытие древесной растительностью поверхности воды достигает 30–40%. По представленным характеристикам – это типичная кумжевая река, подобных которой в бассейне Онежского озера насчитывается до четырех десятков. Контроль видового состава ихтиофауны осуществлялся и на соседних реках – Орзега и Шокша, путем выборочного электролова.

Исследования проводили в период открытой воды с апреля по ноябрь 2003 и 2005 гг. В качестве модельного участка была выбрана извилистая часть реки длинной 125 м, расположенная в 300 м от устья.

Установлено, что в реке Большая Уя видовой состав рыб типичен для малых рек Онежского озера не имеющих сточных или русловых озер и обычно не превышает 6–9 видов (реки Орзега и Шокша). В реке встречаются 11 видов рыб, принадлежащих к 10 семействам, это кумжа *Salmo trutta*, хариус обыкновенный *Thymallus thymallus*, обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio*, усатый голец *Barbatula barbatula*, обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus*, трехглазая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, девятиглазая колюшка *Pungitius pungitius* и минога речная *Lampetra fluviatilis*. Кроме того, в устье реки в период открытой воды иногда наблюдается молодь окуня *Perca fluviatilis*, налима *Lota lota* и щуки обыкновенной *Esox lucius*, которые по реке не мигрируют дальше, чем на 150–300 м от озера.

Сезонный учет ихтиофауны на модельном участке реки показал, что среди рыб следует различать две группы – мигранты и резиденты. К резидентам принадлежат те рыбы, которые постоянно, как в летний, так и в зимний период обитают в реке. К мигрантам относятся виды, которые на зиму скатываются в озеро, а весной возвращаются в реку. В нашем случае к мигрантам можно отнести гольяна, трехглазую и девятиглазую колюшку, т.к. практически все возрастные группы этих видов, включая сеголеток, при устойчивом снижении температуры воды от 12 до 7 °C покидали не только модельный участок, но и ниже расположенные биотопы. Исключение составляли лишь единичные, крупные особи (9–10 см у гольяна и 6–6.5 см у колюшек), возрастом 4+, реже 5+. Они достигали своего максимального возраста и в основном погибали, не доживая до весеннего повышения температуры воды. Об этом свидетельствовали их еще не разложившиеся останки, обнаруженные в апреле сразу после распаления льда. Однако в год с относительно тёплой зимой, как это наблюдалось в 2006 г., большая часть рыб может выжить и оставаться способной к нересту. Очевидно, что для всех трёх видов рыб наблюдаласьperi-



одичность формирования численности в реке. Так, весенний рост численности связан с нерестовой и нагульной миграцией рыб, а последовавшее затем почти двукратное снижение количества объясняется их гибелью после нереста. Затем в июле – августе вновь происходило возрастание численности, причем часто превышающее весенний уровень. Это объясняется массовым появлением молоди всех трёх видов рыб, численность которых к концу августа – началу сентября постепенно снижалась из-за естественной убыли или ската в озеро.

Другая группа рыб, условно названная резидентами, практически постоянно в течение летнего и зимнего периодов обитала в реке. К ним относятся подкаменщик и усатый голец. Тем не менее, их численность в течение сезонов года изменяется с той же динамикой, как и у мигрантов. Вместе с тем, в период ледостава или сразу после распаления льда регистрировалось лишь незначительное количество подкаменщика и усатого гольца. Однако это не означает, что они мигрировали в озеро. Так, в 2002 и 2006 гг. при обследовании дна методом подводного наблюдения с раскопкой грунта были найдены живые, но слабо активные экземпляры усатого гольца и подкаменщика. Это позволяет предположить, что при низких температурах данные виды рыб слабо проявляют анодную реакцию, весьма глубоко на 10–15 см зарываются в мягкий грунт (Крыжановский, 1949) или под валуны, где они зимуют и, поэтому их затруднительно «вытащить» при помощи электролова.

Промежуточное положение между этими двумя группами занимают проходные виды рыб, такие как кумжа, хариус, а также мигрирующая один раз в жизни на нерест минога. У всех трех видов резидентами можно считать только молодь, которая у кумжи обитает в реке 3–4 года (Мельянцев, 1952), у хариуса – 2 года и 4–6 лет у миноги (Берг, 1948). На модельном участке большую часть года численность кумжи сохранялась в пределах 20 экз. (в основном для возрастных групп 1+ и 2+) и резко возрасла в июне до 50–60 экз., когда появлялись сеголетки. Такая высокая численность наблюдалась почти до конца августа и затем она вновь снижалась до 10–20 экз. Сеголетки кумжи оставались на участке, но их отлов резко затруднялся тем, что они при низкой температуре прятались под валунами. Это было установлено при ручном переборе грунта на пороговых и перекатных биотопах. Оценивая количество производителей кумжи и хариуса, совершающих нерестовую миграцию на участок, можно сказать, что оно не превышает 1–2 пар, а в некоторые годы производители у обоих видов не обнаруживались. У миноги в совместном нересте принимало участие не более 10–15 экземпляров.

В реке было выделено 4 типа биотопов, в которых происходит распределение и обитание рыб. Все они встречаются на модельном участке.



Пороги – характеризуется глубинами 0.2–0.4 м, скоростями течения 0.7–1.2 м/с, дно сложено галечно-валунным грунтом. Перекаты – грунт в основном галечный с небольшими валунами, глубины 0.1–0.2 м и скорости течения 0.4–0.6 м/с. Плёсы – для них обычны глубины 0.4–0.7 м, скорости течения не превышают 0.3 м/с, а грунт песчаный, иногда заиленный. Бочажки, или участки с ямами глубиной до 1 м, скорости течения и грунт как у плёсовых биотопов (рис.).

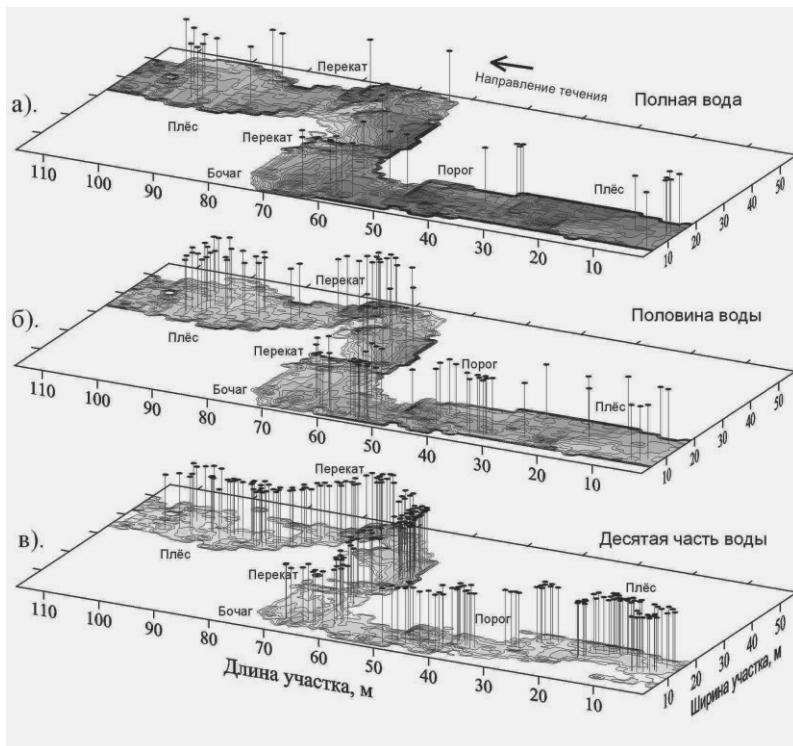


Рис. Динамика распределения рыб разных видов на модельном участке р. Большая Уя в периоды с разным уровнем воды.

Особенности биологии исследуемых видов рыб проявлялись в сезонной динамике их распределения на различных типах биотопов. Так, например, при полной воде в мае, как в 2003, так и в 2005 гг. не многочисленное количество рыб распределялось в основном на самых глубоких участках 3 и 4 типа, где на песчаном грунте имелось достаточно укрытий в виде отдельных групп валунов или затонувшей древесины



(рис. а). Затем, при прогреве воды до 10–12 °С, на фоне постепенного уменьшения площади водного зеркала (91%) и стока до половины объема воды (51%), а также с появлением мигрантов из озера, распределение рыб приняло мозаичный характер с образованием отдельных группировок на всех типах биотопов (рис. б). В этих местах в начале и середине июня происходил нерест большинства видов рыб. В конце июля и, особенно в августе, когда площадь водяного зеркала составляла 73–77%, а объем воды был минимальным (16%), проявилось наиболее четкое мозаично-агрегированное распределение разных видов рыб (рис. в). В этот период кумжа и подкаменщик обитали исключительно на пороговых и перекатных биотопах, а на их границах с плёсовыми биотопами чаще всего встречался усатый голец и гольян. Колюшки всех возрастных групп и часть гольянов, в основном сеголетки, обитали на плёсах и в бочажках, примыкающих к нависающим берегам. Хариус распределялся только в укрытиях и на глубоких плёсах. Личинки миноги концентрировались на песчано-илистых грунтах мелководья плёсовых участков. С осенним снижением температуры воды и началом дождей вновь происходило перераспределение оставшихся на зимовку рыб на более глубокие участки, причём в основном на бочажковые и плёсовые.

Таким образом, в типичной кумжевой реке Онежского озера – Большая Уя обитает 11 видов рыб. В сезонном аспекте ежегодно наблюдалась общая закономерность: наиболее интенсивно прирост численности происходил при повышении температуры от 8 до 12 °С. Затем, после нереста часть рыб погибала или мигрировала в озеро, что приводило к снижению плотности распределения большинства видов. Повторное её повышение было связано с массовым выклевом личинок и последующим расселением мальков по различным биотопам. К осени общая численность рыб вновь снижалась.

Исследованный модельный участок включает 4 типа биотопов, которые встречаются в реке Большая Уя и аналогичных ей притоках Онежского озера. Это создает разнообразие среды обитания, гидрологические показатели которой – глубина, скорость течения, турбулентность потока – модифицируются в течение года. Поэтому в реке, как мигранты, так и резиденты, в соответствие с температурным режимом того или иного сезона года, а также биологическими особенностями жизненного цикла, совершают кочевые перемещения внутри и между биотопами или мигрируют в нагульный водоём и обратно. Кроме того, близость крупного озера также отразились на расширенном видовом составе рыб в реке Большая Уя и на динамике их численности.



Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».

Литература

Атлас пресноводных рыб России. 2002. В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука. 379 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 468 с.

Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2001. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося // Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.

Крыжановский С.Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, выюновых и сомовых рыб // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1949. Вып. 1. С. 5–332.

Мельянцев В.Г. 1952. Форели водоемов Карело-Финской ССР. Петрозаводск: Госиздат КФССР, 88 с.

Экосистема Онежского озера и тенденции её изменения. 1990. Л.: Наука. 264 с.

Der Lachs kehrt zurück. Stand der Wiederansiedlung in Rheinland-Pfalz. 2005. Ministerium für Umwelt und Forest Rheinland-Pfalz (MUF). 63 s.

Fish passes – Design, dimensions and monitoring. 2002. Food and Agriculture Organization of the United Nations in arrangement with Deutscher Verband für Wasserwirtschaft und Kulturbau e.V. (DVWK). Rome. 118 s.

Lippeaue. Eine Flusslandschaft im Wandel. 2009. Bezirksregierung Ansberg – Standort Lippstadt, Arbeitsgemeinschaft Biologischer Umweltschutz im Kreis Soest e.V. (ABU). 47 s.

Schneider J. 1997. Zeitliche und räumliche Einnischung juveniler Lachse (*Salmo salar* Linneaeus, 1758) allochthoner Herkunft in ausgewählten Habitaten // Verlag Natur & Wissenschaft, Solingen. 218 s.



ВЛИЯНИЕ СЕРОТОНИНТРОПНОГО ПРЕПАРАТА ФЛУОКСЕТИНА НА ИЗБИРАЕМЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ МОЛОДЫХ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* L.

Д.В. Гарина, А.К. Смирнов

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославской обл.,

darina@ibiw.yaroslavl.ru, smirnov@ibiw.yaroslavl.ru

Терморегуляционное поведение как форма адаптации у рыб и других водных животных, известно давно. В среде, неоднородной по температуре, рыбы способны на самопроизвольный выбор условий, наиболее благоприятных для их текущего физиологического состояния. Ранее были подробно изучены возрастные и сезонные изменения избираемой температуры у различных видов рыб (Голованов, 1996; Лапкин и др. 1981; Reutter, Herdendorf, 1974 и др.). Однако физиологические аспекты терморегуляционного поведения рыб, в частности, роль центральных моноаминергических систем в выборе температур, освещены недостаточно.

Известно, что моноаминергические системы мозга рыб чувствительны к термальному стрессу. Исследовано содержание серотонина, дофамина и норадреналина в ряде отделов мозга костиных рыб (гипоталамусе, теленцефалоне, зрительных долях) в зависимости от температуры акклиматации. Установлено, что повышение температуры акклиматации на 5–6 °C по сравнению с оптимумом приводит к активизации серотонинергической системы гипоталамуса – доминирующей области терморегуляторного центра у холоднокровных, что выражается в увеличении содержания мезатолита серотонина (5-HIAA) (De Boeck et al., 1996) и снижении содержания серотонина (5-HT) (Tsai, Wang, 1997). Сходным образом реагирует серотонинергическая система рыб и на увеличение солёности воды, однако в этом случае увеличивается как содержание 5-HT, так и 5-HIAA в гипоталамусе (De Boeck et al., 1996; Мустафаев, Мехтиев, 2008). Это свидетельствует о вовлечении центральной серотонинергической системы в регуляцию адаптивных перестроек при стрессе, вызванном отклонением условий окружающей среды от оптимальных. С другой стороны, изменение активности центральной серотонинергической системы ведёт к изменению избираемых температур у рыб. Этот аспект терморегуляции изучен гораздо слабее. Имеющиеся немногочисленные сведения указывают на сложный характер реакции на введённый извне серотонин, зависящий от дозы препарата и времени экспозиции. Так, у гуппи экспозиция в растворе серотонина в дозах от 20 до 120 мг/л приводила к бифазному ответу средней избираемой температуры: самая низкая доза понижала избираемую температуру, а самая высокая – значительно увеличивала. У ло-



сося инъекция серотонина в дозе 2 мкг/г сначала понижала избиравшую температуру на 4 градуса, а затем увеличивала на 1.5 градуса через 3 ч после инъекции (Fryer, Ogilvie, 1978). Однако в указанных работах избиравшие температуры определялись лишь в краткосрочных экспериментах, поэтому сведения о влиянии серотонина на окончательную избиравшую температуру отсутствуют. Нет работ с использованием широко применяющихся в последние годы для изучения регуляции поведенческих реакций животных серотонинтропных препаратов, позволяющих менять баланс центральных нейротрансмиттеров наиболее щадящим образом.

Цель данного исследования состояла в выяснении влияния серотонинтропного препарата – флуоксетина, увеличивающего содержание серотонина в мозге, на терморегуляционное поведение молоди плотвы *Rutilus rutilus* L.

Опытный материал для проведения эксперимента был получен в результате искусственного нереста производителей плотвы из р. Сунога (Рыбинское вдхр.) и последующим выращиванием молоди в прудах стационара полевых и лабораторных исследований «Сунога». Зимовка молоди проводилась в аквариумных условиях. На момент эксперимента возраст молоди составлял 11 мес., средняя масса 2.6 ± 0.1 г, средняя длина 71 ± 1.0 мм. Перед началом эксперимента рыб акклиматизировали к температуре 18 °C в течении 13 дней. После этого молодь была посажена в отсек температурного градиента с температурой, равной температуре акклиматации. Температурный градиент был создан в горизонтальном лотке из стекла размерами 320×23×17 см. Горизонтальный градиент температур создавался посредством нагрева (терморегулятор и нагревательный элемент) с одной стороны лотка и охлаждения (регулирующее устройство и холодильный агрегат ВС-1.1) с другой. Лоток был разделен неполными перегородками на 12 камер, в каждой из которых у дна размещалось два аэратора для устранения вертикальной стратификации. Разность температур на концах установки составляла 15 °C (от 15 до 30 °C).

Для проведения эксперимента было создано две группы рыб: опытная и контрольная, по 10 экз. в каждой. Через 5 дней после начала акклиматации рыб опытной группы начали кормить кормом, содержащим флуоксетин (антидепрессант, ингибитор обратного захвата серотонина, производство ЗАО «АЛСИ Фарма», Москва), и кормили им на протяжении 8-ми дней акклиматизации и далее в течение всего эксперимента. Предварительное кормление в течение 8 дней было выбрано нами исходя из того, что минимальный срок клинического эффекта препарата у человека составляет одну неделю. Корм давали рыбам один раз в сутки из расчёта 7.5% от массы тела. Корм был приготовлен на основе рыбного фарша с добавлением желатина. В полученную смесь вливается и быстро перемешивается 2 мл раствора флуоксетина, содержащего 0.26 мг препарата.



Доза препарата, полученного с кормом, составила приблизительно 0.29 мкг/г массы тела в сутки. Контрольная группа получала тот же самый рацион, но без добавления препарата. Корм выедался рыбами полностью, к концу эксперимента масса рыб опытной группы возросла на 19% ($p<0.05$), опытной группы – на 7% ($p>0.05$).

Распределение рыб в температурном градиенте фиксировалось в светлое время суток с помощью видеокамеры. В течение дня производилось 25 наблюдений распределения рыб в отсеках.

Статистическая обработка данных проводилась в программе STATISTICA 6.0 с использованием критерия Стьюдента.

Исходя из полученных данных, процесс выбора оптимальной температуры особями плотвы из опытной группы протекал постепенно и имел фактически линейную зависимость с коэффициентом регрессии ($R=0.6$, при $p<0.05$) (рис. 1).

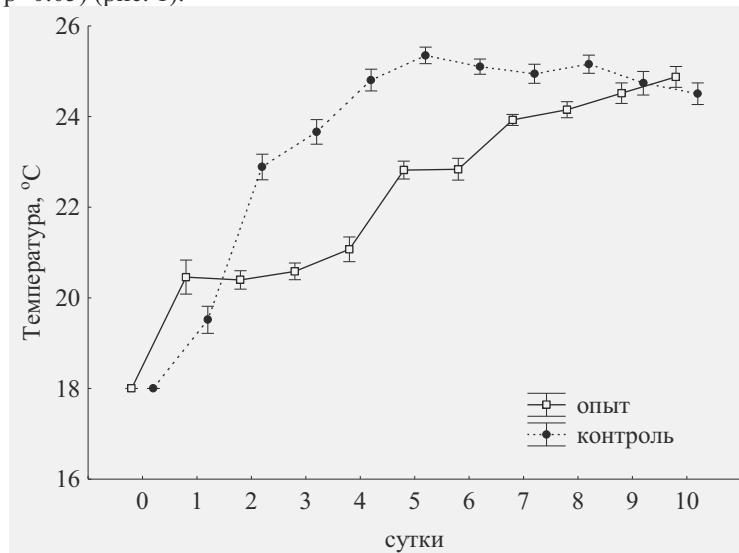


Рис. 1. Динамика среднесуточных избираемых температур у молоди плотвы в контроле и под воздействием флуоксетина

В то же время молодь из контрольной группы рыб быстро начала движение в отсеки с теплой водой. Так, в течение вторых суток эксперимента особи плотвы из опытной группы посещали отсеки с температурами 17–23 °C, с наибольшей частотой встречаемости при 21 °C, а контрольные особи находились в отсеках с температурой 15–30 °C с наибольшей частотой встречаемости при 24°C. Следует также отметить,



что молодь плотвы из опытной группы значительно реже посещала отсек с максимальным значением температуры (30°C) в течение всего эксперимента в отличие от контрольных особей.

Реакция молоди плотвы из контрольной группы на температурный градиент согласуется с ранее полученными литературными данными. Так, неоднократно было показано, что процесс выбора оптимальных температур протекает с наличием фазы избыточного реагирования («совершута»), который выражается в резком уходе рыб из температур акклиматации в зону с температурой воды несколько выше последующего оптимального значения (Лапкин и др., 1981, Озернюк, 2000). В нашем эксперименте максимальные значения избираемых температур у контрольной группы были достигнуты на пятые сутки эксперимента (25.4°C). К концу опыта среднесуточное значение избираемых температур несколько снизилось (на 0.8°C , $p<0.05$). Известно, что окончательная избираемая температура у молоди плотвы достигает своего максимума в течение первого года жизни и составляет $\approx 26.5^{\circ}\text{C}$ (Лапкин и др., 1981). Ван Дайком с соавторами (2002) показано, что окончательная избираемая температура у годовиков плотвы равнялись $26.8\pm 0.9^{\circ}\text{C}$ при питании *ad libitum*. В нашем эксперименте значения окончательных избираемых температур для рыб из обеих групп были несколько ниже (24.9°C и 24.5°C в опыте и контроле соответственно), что, возможно, вызвано длительным содержанием молоди в условиях аквариума.

Динамика продвижения опытной группы по температурному градиенту заметно отличалась от контрольной. При этом из процесса температурной адаптации, протекающего при движении рыб по температурному градиенту, фактически исчезла фаза избыточного реагирования. Однако окончательная избираемая температура была достоверно неразличима ($p>0.05$) у рыб обеих групп. Ранее отмечалось, что недостаточное кормление и особенно голодание вызывает заметное снижение значения избираемых температур (Van Dijk et al., 2002; Zdanovich, 2006). В проведенных экспериментах кормление опытной и контрольной групп проводилось одинаково, и в достаточном объеме, о чем свидетельствует некоторое увеличение массы тела рыб к концу опыта. Следовательно, более медленный выбор окончательной избираемой температуры опытной группой не обусловлен недостаточностью корма.

Таким образом, изменение нейротрансмиттерного баланса в мозгу рыб (увеличение содержания серотонина) заметно замедлило процесс перехода рыб в зону оптимума, но не повлияло на окончательную избираемую температуру. Необходимо отметить, что, поскольку флуоксетин, кроме серотонина, в меньшей степени способен увеличивать содержание в мозгу другихmonoаминов – норадреналина и дофамина (Gobert et al.,



1999), дальнейшие работы с использованием агонистов и антагонистов серотониновых рецепторов различных типов позволят судить о специфичности действия серотонина на терморегуляторное поведение рыб и о механизмах, определяющих это действие.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 09-04-00075).

Литература

1. Голованов В.К. Эколо-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всероссийск. совещ. «Поведение рыб». Борок. 1996. С. 16–40.
2. Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избиаемых и летальных температур // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 12, С. 1792–1801.
3. Reutter J.M., Herdendorf C.E. Laboratory estimates of the seasonal final temperature preferenda of some lake Erie fishes // Proc. 17 th. Conf. Great Lakes Res. Hamilton. 1974. Part 1. Ann. Arbor., Mich. 1974. P. 59–67.
4. De Boeck G., Nilsson G., Vlaeminck A., Blust R. Central monoaminergic responses to salinity and temperature rises in common carp // J. Exp. Biol. 1996. Vol. 199 (7). P. 1605–1611.
5. Tsai Ch.-L., Wang L.-H. Effects of thermal acclimation on the neurotransmitters, serotonin and norepinephrine in the discrete brain of male and female tilapia, *Oreochromis mossambicus* // Neuroscience Letters. 1997. V. 233. P. 77–80.
6. Мустафаев Н. Дж., Мехтиев А.А. Изменение серотонинергической активности в тканях рыб при увеличении солёности воды // Ж. эвол. физиол. биохим. 2008. Т. 44, № 1. С. 69–73.
7. Fryer J.N., Ogilvie D.M. Alteration of thermoregulatory behavior in fish by 5-hydroxytryptamine // Pharmacol. Biochem. Behav. 1978. Vol. 8 (2). P. 129–132.
8. Озернюк Н.Д. 2000. Температурные адаптации. М.: Изд-во МГУ. 205 с.
9. Van Dijk P.L.M., Staaks G., Hardewig I. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus* // Oecologia. 2002. V. 130. P. 496–504.
10. Zdanovich V.V. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. Ichthyol. 2006. V. 46. Suppl. 2. P. S188–S193.
11. Gobert A., Rivet J.M., Cistarelli L., Melon C., Millan M.J. Buspirone modulates basal and fluoxetine-stimulated dialysate levels of dopamine, noradrenaline and serotonin in the frontal cortex of freely moving rats: activation of serotonin-1A receptors and blockade of alpha2-adrenergic receptors underlie its actions // Neuroscience. 1999. Vol. 93(4). P. 1251–1262.



ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ В ЗОНЕ ДЕЙСТВИЯ ЛОВУШКИ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Ю.В. Герасимов¹, О.М. Лапшин², И.Г. Истомин²

¹ Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, gu@ibiw.yaroslavl.ru

² ФГУП «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГУП «ВНИРО»), Москва, Россия

Введение. К ловушкам относятся такие устройства, вход в которые для объекта лова облегчен, а выход затруднен. Другими словами, для ловушек обязательным является условие:

$$\rho_1 > \rho_2. \quad (1)$$

где: ρ_1 — вероятность захода рыбы в ловушку, ρ_2 — вероятность выхода.

Условием (1) косвенным образом отмечается факт принципиальной пассивности лова ловушками. Процесс лова основан на учете особенностей поведения объекта. Например, некоторые объекты лова могут использовать ловушки в качестве убежища. Однако для большинства рыб степень привлекательности ловушки определяется наличием и качеством приманки. Производительность ловушек в очень большой мере зависит от вида и конструктивного исполнения входных устройств (Fuwa et al., 1994, 1995; Сеславинский, 2005; Li et al., 2006).

Следует отметить, что на сегодня не существует цельной базовой теории процесса лова рыб ловушками, основывающейся на поведении и биологии рыб. Детальное описание поведенческого механизма привлечения рыб в ловушку с выделением и изучением отдельных элементов взаимосвязи между параметрами ловушками и реакциями рыб возможно в лабораторных контролируемых условиях.

Цель работы состояла в исследовании процесса уловистости рыболовных ловушек, используемых при проведении учетных съемок. В задачи экспериментального исследования входило определение уловистости ловушек:

- 1 от конструкции ловушек;
- 2 от конструкции входных конусов;
- 3 от времени засоя;
- 4 оценка взаимной связи параметра «наличие/отсутствие приманки» и фактора «наличие/отсутствие течения», влияние «рифового эффекта» на технологию использования ловушек.



Материал и методы. Исследования проводились в аквариальной Института биологии внутренних вод РАН в бассейне площадью 27 м² и глубиной 1,2 м, куда помещались ловушки в натуральном масштабе, построенные из металлического каркаса, обтянутого мелкоячейной делью. Ширина модели – 5 м, длина с крылом – 3 м. Исследовались ловушки двух типов: цилиндрическая – 4 входа с разных сторон и прямоугольная – 4 входа с двух сторон. В качества модельного вида был выбран окунь.

Результаты и обсуждение. 1 *Зависимость уловистости от конструкции ловушек.* Исследовались ловушки двух типов: цилиндрическая – 4 входа с разных сторон и прямоугольная – 4 входа с двух сторон.

При установке ловушек в центре экспериментального бассейна с использованием приманки (куски нарезанной рыбы) достоверных различий между цилиндрической и прямоугольной ловушками в уловистости не было отмечено ($p = 0.48$). При установке ловушек без приманки уловы были не значительными и так же не имели достоверных различий ($p = 0.36$).

Различия были отмечены при установке ловушек у стенки бассейна на пути перемещения рыб. Уловы в прямоугольную ловушку достоверно превосходили уловы в цилиндрической ловушке ($p < 0.01$). Данные результаты позволяют сделать вывод о том, что уловистость прямоугольных ловушек устанавливаемых на путях миграций рыб могут оказаться более уловистыми, чем цилиндрические. При установке ловушек на местах нагула, где отсутствует генеральное направление перемещения рыб, и доминируют стохастичные перемещения различия в уловистости ловушек указанных конструкций, скорее всего, будут отсутствовать.

2 *Зависимость уловистости от конструкции входных конусов*

Исследовались ловушки цилиндрической конструкции с разными типами входных конусов:

1 с коротким входным конусом;

2 с удлиненным входным конусом;

3 с удлиненным входным конусом, у которого внутреннее отверстие имеет форму овала на 1 см больше максимального обхвата самой крупной используемой в эксперименте рыбы;

4 с удлиненным входным конусом, у которого внутреннее отверстие не имело каркаса, т.е. свободно свисающая делья крепилась к верху ловушки.

При изучении удерживающей способности этих ловушек в них сажали по 50 рыб и в течение двух суток регистрировали выход рыб из них. Минимальное количество рыб оставалось в ловушке с коротким входным конусом, а максимальное в ловушке с удлиненным входным конусом у которого внутреннее отверстие не имело каркаса. Удерживающая способность ловушек достоверно зависела от конструкции входного конуса ($F=22$; $p<0.001$). В ряду ловушек: с коротким входным конусом – с удли-



ненным входным конусом — с удлиненным входным конусом, у которого внутреннее отверстие имеет форму овала — с удлиненным входным конусом, с внутренним отверстием без каркаса, удерживающая способность достоверно возрастала ($r=0.67$; $F=80$; $p<0.001$)

Удерживающая способность ловушек является функцией времени застоя. Максимальная скорость снижения количества рыб наблюдалась у ловушки с коротким входным конусом ($r=-0.95$; $F=130$; $p<0.001$), минимальная скорость была отмечена у ловушки с удлиненным входным конусом у которого внутреннее отверстие имеет форму овала ($r =-0.88$; $F=51$; $p<0.001$). Из ловушки с удлиненным входным конусом, у которого внутреннее отверстие не имело каркаса, выхода рыб не наблюдалось.

При изучении уловистости ловушек с разной конструкцией входных конусов их с приманкой помещали в бассейн с рыбой и через сутки подсчитывали улов. Результаты показали, что уловистость ловушек (в течение периода, когда еще не начался выход рыб из ловушки) в меньшей степени зависит от конструкции входных конусов, чем удерживающая способность ($r=-0.41$; $F=19$; $p<0.01$) (рис. 1). Только в случае ловушки с удлиненным входным конусом, у которого внутреннее отверстие не имело каркаса, улов оказался ниже, чем в остальных ловушках. Очевидно, это связано с отсутствием видимого прохода, что останавливает рыб от захода в ловушку.

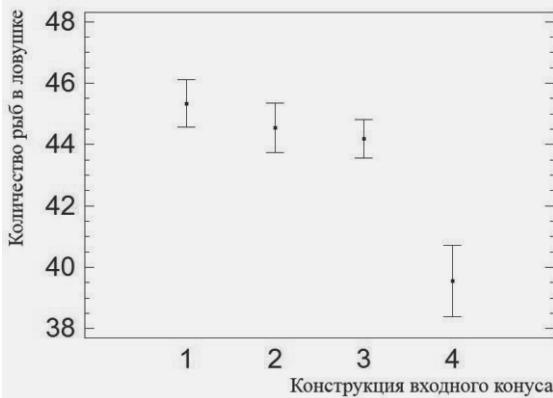


Рис. 1. Зависимость количества рыбы зашедшей в ловушку за сутки застоя (с приманкой) от конструкции входного отверстия.

4 *Оценка взаимной связи параметра «наличие/отсутствие приманки» и фактора «наличие/отсутствие течения», влияние «рифового эффекта» на технологию использования ловушек*



При исследовании эффективности ловушки с приманкой один конец бассейна шириной 1.5 м затеняли черной полиэтиленовой пленкой, что приводило к скоплению рыбы на затененном участке в дневное время. В другом конце бассейна помещали ловушку с приманкой (куски нарезанной рыбы). За начало эксперимента принимался момент помещения ловушки с приманкой в бассейн. Исследовались два варианта:

Вариант 1 – со стороны ловушки в бассейн подавалась вода, что создавало в бассейне проточность, течение было направлено от ловушки к месту скопления рыбы. Вариант 2 – течение отсутствовало.

В первом варианте первые признаки реакции рыбы на приманку (увеличение активности и короткие проплывы в сторону ловушки) в зависимости от объема поступающей в бассейн воды ($r=0.89$; $F=67.8$; $p<0.01$) начинались через 5–20 мин. При подаче воды в бассейн при отсутствии приманки подобная реакция у рыб не наблюдалась. Процесс скопления рыб у ловушки имел прямую и линейную зависимость от времени ($r=0.64$; $F=34.8$; $p<0.05$).

При использовании круглой ловушки с четырьмя входными отверстиями, расположенными под прямым углом, наблюдалась достоверная разница между количеством рыб, заходившим в ловушку через отверстие со стороны подхода рыбы, и тремя другими (Колмогоров – Смирнов, $K-S=1.66$; $p<0.01$). То же наблюдалось и при использовании прямоугольной ловушки (Колмогоров – Смирнов, $K-S=1.58$; $p<0.01$). Если ловушка располагалась перпендикулярно продольной оси бассейна, достоверной разницы между отверстиями по количеству заходившей через них рыбы не было (Колмогоров – Смирнов, $K-S=0.48$; $p<0.32$), и при этом отмечалось достоверное снижение улова (Колмогоров – Смирнов, $K-S=1.81$; $p<0.01$).

Сравнение эффективности работы ловушки в рассматриваемых вариантах показало, что скорость лова в первом варианте оказалась достоверно выше (Колмогоров – Смирнов, $K-S=2.08$; $p<0.01$).

В первом варианте процесс накопления рыбы в ловушке имел линейную зависимость от скорости течения. Интенсивность подхода рыбы к ловушке также линейно зависела от времени застоя. Во втором варианте процесс накопления рыбы в ловушке определялся стохастическими законами, поскольку поиск корма в однородной среде и при отсутствии соответствующего опыта у рыбы является случайным процессом.

При исследовании эффективности работы ловушек без приманки исследовались варианты использования ловушки в качестве убежища (рифовый эффект). В эксперименте проверялся факт более интенсивного заселения искусственного сооружения рыбами, которое устанавливается вблизи уже существующего другого искусственного субстрата со сложной трехмерной структурой.



Для проведения экспериментов в бассейн помещалось сооружение, собранное из керамических трубок диаметром 8 см и длиной 40 см. Общий размер сооружения составлял длину 200 см, ширину 40 см и высоту 60 см. Сразу после установки сооружения оно занималось окунем. Через двое суток в бассейн помещались две круглые ловушки. Одна в непосредственной близости от сооружения, другая у противоположного конца бассейна.

Анализ полученных данных показал, что суточные уловы ловушки расположенной в непосредственной близости от сооружения достоверно превосходил суточный улов ловушек вдали от сооружения (Колмогоров – Смирнов, $K-S=1.31$; $p<0.05$).

Выводы.

1 Уловистость прямоугольной и цилиндрической ловушек различалась, если они устанавливались на пути одностороннего перемещения рыб, при этом уловистость прямоугольной ловушки была выше.

2 Конструкция входных конусов, в первую очередь, определяет удерживающую способность ловушек и в меньшей степени их уловистость.

3 Конструкция, у которой отсутствует видимое отверстие, показала достоверно меньшую уловистость, но при этом обладала максимальной удерживающей способностью, т.е. показатель уловистости может иметь и отрицательную зависимость от показателя удерживающей способности.

4 Удерживающая способность ловушек является функцией времени застоя. Определив время начала выхода из ловушки первых рыб можно добиться увеличения уловов и при использовании ловушек с меньшими значениями удерживающей способности.

5 Наличие течения увеличивает интенсивность лова ловушки с приманкой. Особенно эффективен лов, если входное отверстие (или отверстия) расположены со стороны течения.

6 Уловы ловушки расположенной в непосредственной близости от уже заселенного трехмерного сооружения достоверно превосходил улов ловушек расположенных вдали от него.

Литература

Даун В.М., Мизюркин М.А., Новиков Н.П. и др. Справочник по прибрежному рыболовству. Владивосток: Дальрыбвтуз, 1999. 262 с.

Лапшин О.М. Эффективность использования искусственных рифов (ИР) // Вопросы теории и практики промышленного рыболовства. Поведение гидробионтов в зоне действия орудий лова: Сборник научных трудов. М.: ВНИРО, 1998. С. 97–110.

Мочек А.Д. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука, 1987. 270 с.



Сеславинский В.И. Ловушки для промысла рыб в шельфовой зоне дальневосточного региона // Известия ТИНРО. 2005. Том. 142. С. 349–390.

ICES. 2007. Report of the ICES-FAO Working Group on Fish Technology and Fish Behaviour (WGFTFB), 23–27 April 2007, Dublin, Ireland. ICES CM 2007/FTC:06. 197 p.

Fuwa S., Shimomura Y., Ishizaki M., Imai T. 1994. The fishing mechanism of pots for puffer. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 60 (4): 455–460.

Fuwa S., Ishizaki M., Sako K., Imai T. 1995. A catching model of fish trap for puffer. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 61 (3): 356–362.

Li Y., Yamamoto K., Hiraishi T., Nashimoto K., Yoshino H. 2006. Behavioral responses of arabesque greenling to trap entrance design. *Fisheries Science*. 72: 821–828.



ТЕРМОАДАПТАЦИИ – КРИТЕРИИ ПОВЕДЕНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ В ЕСТЕСТВЕННОЙ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ СРЕДЕ

В.К. Голованов

Учреждение Российской академии наук

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославской обл., golovan@ibiw.yaroslavl.ru

По мере прохождения сезонных жизненных циклов (эмбрионального развития, нереста, нагула, созревания, зимовки и оцепенения), а также в процессе развития, питания и роста рыбы, по возможности, используют весь температурный диапазон жизнедеятельности (Вирбицкас, 1988; Голованов, 1996; Голованов и др., 1997; Magnuson, 1979). Поведение и распределение рыб, их сезонные и суточные миграции в первую очередь обусловлены комплексным взаимодействием двух факторов – температурного и трофического (Brett, 1971, Golovanov, 2006).

Весь температурный диапазон существования пресноводных рыб – от 0 до 45 °С – подразделяется на интервалы, характеризующие верхние и нижние границы жизнедеятельности (пессимум) и оптимальную зону функционирования животных (оптимум). Действие температурного фактора в различных областях диапазона проявляется в неодинаковой степени. Установлено, что приспособление рыб к температурному режиму среды разнообразно, а температурные требования рыб определяются комплексом адаптаций, которые они используют в различные периоды своего жизненного цикла. Принято считать, что существует несколько основных форм температурных адаптаций – акклиматация, терморегуляционное поведение (выбор температур в градиентных условиях), адаптация к пребыванию в сублетальных температурах у границ жизнедеятельности (верхних и нижних), а также оцепенение (спячка) (Голованов и др., 1997; Озернюк, 2000). Отдельное или совместное использование данных форм адаптаций позволяет различным видам рыб наиболее эффективно приспособливаться к термальным режимам рек, озер, водохранилищ и морей.

Цель данной работы – определить пессимальные и оптимальные температурные критерии (нормы) жизнедеятельности для ряда широко распространенных видов пресноводных рыб. Использованы собственные многолетние экспериментальные и полевые исследования температурных реакций рыб, а также литературные источники, отечественные и зарубежные.

Существует большое количество разнообразных методик, позволяющих выполнить оценку оптимума и пессимума жизнедеятельности рыб. Среди них различают экологические, поведенческие, физиолого-биохи-



мические и др.). В последнее время чаще применяются такие методы и, соответственно, показатели, как конечные избираемые температуры (КИТ) или конечный термопреферендум (в случае оптимума) и летальные температуры (для границ жизнедеятельности) рыб (Алабастер, Ллойд, 1984; Голованов и др., 1997; Голованов, Смирнов, 2007; Beitinger et al., 2000).

В настоящее время общепринято, что между значениями температурного оптимума (например, роста и питания рыб) и характеристиками их конечного термопреферендума, который рыбы избирают в конце концов в градиентных условиях среды, существует устойчивая связь (Голованов, 1996; Jobling, 1981). Эти понятия в ряде случаев определяются как синонимы. При корме в избытке температуры оптимального роста и питания, а также конечного термопреферендума у различных видов эври- и стено-термных рыб практически совпадают. Как итог, значение конечного термопреферендума (конечных избираемых температур) широко используют для оценки температурного оптимума не только рыб, но и водных беспозвоночных.

Методика определения избираемых и конечных избираемых температур апробирована и описана ранее (Голованов, Валтонен, 2000; Лапкин и др., 1979; Свирский, 1996; Reynolds, Casterlin, 1979). Модернизированы и апробированы также методики определения верхних летальных температур (ВЛТ) (Голованов, Смирнов, 2007; Смирнов, Голованов, 2004; Becker, Genoway, 1979; Beitinger et al., 2000). С их помощью определяют критический термический максимум (КТМ), характеризующий ВЛТ рыб при воздействии разных скоростей нагрева – от 0.5 до 50 °C/ч. Возможно также определение хронического летального максимума (ХЛМ), характеризующего ВЛТ рыб при медленном нагреве со скоростью 0.02–0.04 °C/ч или 1–2 °C/сутки, при котором рыбы успевают адаптироваться к новым температурным условиям.

Отобранные результаты представлены в табл. 1–4. При оценке оптимальных и летальных температур рыб использованы также материалы обширной литературной базы данных, собранной за период с 40-х гг. прошлого века по настоящее время.

Как видно из табл. 1, все вышеприведенные виды подразделяются на несколько групп. Первая (карась, лещ, плотва, окунь и щука), оптимальные температуры для которых находятся в диапазоне от 20 до 30 °C. Вторая (атлантический лосось, приведенный для сравнения, а также радужная форель), у которых оптимум несколько ниже, в диапазоне от 10 до 20 °C. Третья – корюшка и налим, у которых оптимумы или несколько ниже, или нуждаются в уточнении (данные по налиму).



Табл. 1. Температурные характеристики у различных рыб в начале онтогенеза

Вид рыб	Нерестовая т-ра, °C	Оптимум эмбриогенеза, °C	Оптимум роста, °C	Конечные избираемые температуры, °C
Карась	14–22.5	17–22.0	28–30.0	27–29.0
Лещ	13–20.0	10–20.0	< 28.0	27.0
Плотва	10–20.0	11–22.0	< 28.0	23–26.0
Окунь	4–17.0	12–18.0	26.0	25–26.0
Щука	7.5–14.0	7–15.0	19–26.0	23–26.0
Корюшка	5–12.0	3.5–13.0	≈ 3.5–13.0	12–13.0
Атл. лосось	0–8.0	3–12.0	12–18.0	14–18.0
Форель	3–8.0	5–10.0	16–17.0	13–17.0
Налим	0–2.0	0.3–1.0	0.3–1.0?	14–16.0?

В целом, интервал температур нереста и эмбриогенеза совпадает, или эмбриогенез протекает при температурах несколько выше нерестовых. Оптимум роста у сеголетков и годовиков у всех указанных видов рыб или соответствует температурам эмбриогенеза, или несколько выше. В то же время, КИТ, как показатель, чаще совпадают с оптимальными температурами роста и питания рыб. Таким образом, в процессе онтогенеза и развития на ранних этапах и периодах (эмбриональном и мальковом), у всех видов рыб, возможно, заложена «программа» развиваться в условиях с постепенным повышением температуры окружающей среды. Максимальные КИТ, впрочем, как и верхние летальные, отмечены у карповых, окуневых, лосевых и других видов рыб в возрасте до 1.5–2 лет, в мальковом периоде развития. По мере роста рыб, эти значения пессимума и оптимума понижаются на 2–10 °C.

Соотношение оптимальных температур роста, зон конечного термо-преферендума и верхних летальных температур у молоди некоторых видов рыб рассмотрено в табл. 2.

У всех видов наблюдается достаточно хорошее соответствие между оптимумом роста и КИТ рыб, отличающееся положением на температурной шкале жизнедеятельности рыб. У молоди карповых и окуневых видов, а также щуки это область температур от 20 до 34 °C, у остальных трех видов – интервал между 12 и 18 °C (у корюшки ниже).

Отметим, что практике аквакультуры принято, что выращивание оптимально не при конкретной (иногда очень технологически и экономически невыгодной) температуре, а при несколько, на 2–4 °C, более низкой



температуре. Так, сеголетков карпа часто выращивают в бассейнах при температуре воды 24–26 °C.

Табл. 2. Соотношение оптимальных и летальных температур на примере молоди некоторых видов рыб

Вид	Температурный оптимум		Верхняя летальная температура, °C
	Скорость роста, °C	Конечный термопреферендум, °C	
Сазан (карп)	26–34	29–32	36–40
Карась	28–30	27–29	38
Лещ	<28	27	36–37
Синец	<28	27–29	35–38
Плотва	<28	23–26	36
Судак	22–24	22–26	35
Окунь	26	25–26	35
Щука	19–26	23–26	33–34
Корюшка	3.5–13	12–13	26–28
Форель	16–17	13–16	24–30
Атл. лосось	12–18	14–18	28

Максимально возможные летальные температуры, при которых после медленного нагрева особи рыб гибнут, существенно отличаются от КИТ. Они располагаются в области температур от 33 до 40 °C у первой группы видов и в диапазоне температур от 24 до 30 °C у корюшки, форели и атлантического лосося. При этом сублетальный диапазон (между оптимальными и конечными летальными температурами) достигает величины около 13–16 °C или несколько меньше.

Отдельно рассмотрено соотношение верхних летальных температур, характеризующих верхнюю границу термоустойчивости каждого вида, и конечных избираемых температур, отражающих эколого-физиологический оптимум (табл. 3).

ХЛМ – максимальная конечная летальная температура, выше которой особи существовать практически уже не могут. А КТМ – летальная температура, по достижении которой еще практически возможно вернуть рыбам обычное функционирование при условии, что температура окружающей среды резко понизится до уровня нормальной. Это реально в экспериментальных условиях, однако фактически невозможно в естественных водоемах. Данные по КТМ в таблице выбраны при скорости нагрева 4 °C/ч. Такие скорости подъема температур вполне возможны в подогретых водах ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий при возникновении аварийных ситуаций.



Как видно из таблицы, в случае медленных скоростей нагрева (КТМ при $4^{\circ}\text{C}/\text{ч}$), даже в летнее время в термальных водах тепловых электростанций существует потенциальная опасность гибели от высоких температур для ряда видов (леща, плотвы, окуня, форели).

Табл. 3. Соотношение конечных избираемых и верхних летальных температур на примере молоди некоторых видов рыб.

Вид	Конечный термо-преферендум, $^{\circ}\text{C}$	Верхние летальные температуры			
		Критический термический максимум, нагрев $4^{\circ}\text{C}/\text{ч}$		Хронический летальный максимум, нагрев $1^{\circ}\text{C}/\text{сут}$	
		Лето	Зима	Лето	Зима
Лещ	27	33–34	29–30	36–37	36–37
Плотва	23–26	32	23	35–36	35–36
Карп	29–31	37	26	39–40	37–38
Серебряный карась	27–28	38	28	38–39	37–38
Речной окунь	25–26	33–34	24–25	35	34–35
Радужная форель	14–17	28–30.5	~27	26.5–28.5	26–27

С учетом того, что молодь карповых и окуневых привлекается на такие участки по градиенту температур, это тем более очевидно. Следует обратить внимание и на тот факт, что при столь низкой скорости нагрева летние и зимние значения КТМ существенно отличаются.

Прямое использование экспериментальных данных по термопреферендуму рыб, а также их летальным температурам из научной литературы в ряде случаев сопряжено с определенными трудностями. Далеко не всегда исследователи учитывают тот факт, что в различные сезоны года, при исходной разной температуре акклиматации, у рыб разного возраста – молоди и взрослых рыб значения ХЛМ, КТМ и конечного термопреферендума существенно отличаются. Далеко не всегда учтен физиологобиохимический статус подопытных животных.

Существуют также методические особенности получения данных по летальным и конечным избираемым температурам. Так, кроме методики определения верхних летальных температур методами критического термического максимума и хронического летального максимума существует и много модификаций определения ВЛТ, например, метод «температурного скачка» или другие варианты. Методики пересчета разных методов или приведения их к общему знаменателю практически отсутствуют. А при определении КИТ важно знать, что краткосрочные опыты (в течение



минут и часов) в градиентах температур дают представление только об избираемых текущих температурах, но никак не об истинно конечных, соответствующих оптимальным.

В данной работе вышеуказанные противоречия учтены и обсуждены. Использованы, по возможности, наиболее четкие характеристики КИТ и ВЛТ, полученные, в основном, в результате собственных экспериментальных и методических разработок, а также тщательно проверенные по исходным литературным источникам.

Температурные критерии молоди и взрослых рыб даны в табл. 4.

Табл. 4. Температурные характеристики молоди и взрослых рыб

Вид	Молодь рыб		Взрослые рыбы	
	Температурный оптимум, °C	Верхние летальные температуры, °C	Температурный оптимум, °C	Верхние летальные температуры, °C
Карп	26–32.0	36–40.0	22–24.0	34–36.0
Карась	26–30.0	38–39.0	21–24.0	33–35.0
Лещ	25–28.0	36–37.0	~15–20.0	28–32.0
Плотва	23–28.0	35–36.0	~15–20.0	30–32.0
Окунь	24–26.0	35–36.0	19–24.0	29–32.0
Щука	19–26.0	33–36.0	17–23.0	28–32.0
Корюшка	3.5–13.0	26–28.0	3.5–8.0	22–24.0
Форель	13–17.0	24–30.0	8–13.0	21–24.0

Приведенные выше критерии (нормы) жизнедеятельности рыб, отражающие их оптимальные зоны существования, а также верхние границы термоустойчивости, могут быть использованы для целей экологического мониторинга, при прогнозировании поведения и распределения рыб в естественных водоемах, для классификации рыб по отношению к температурному фактору среды, при оценке риска инвазии видов-вселенцев и климатических тенденций, а также в рыбохозяйственных целях.

Работа выполнена в рамках Программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

Литература

Алабастер Дж., Ллойд Р. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1984. 344 с

Вирбцикcas Ю.Б. Структура и динамика популяции и рыбного населения пресноводных водоемов под влиянием теплового воздействия. Авт-реф. дис., д.б.н. Москва, 1988, 48 с.



Голованов В.К. Эколо-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всероссийск. совещ. «Поведение рыб». Борок. 1996. С. 16–40.

Голованов В.К., Валтонен Т. Изменчивость термоадаптационных свойств радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum в онтогенезе // Биол. внутр. вод. 2000. № 2. С. 106–115.

Голованов В.К., Свирский А.М., Извеков Е.И. Температурные требования рыб Рыбинского водохранилища и их реализация в естественных условиях // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: ЯрГТУ, 1997. С. 92–116.

Голованов В.К., Смирнов А.К. Влияние скорости нагрева воды на термоустойчивость карпа *Cyprinus carpio* в разные сезоны года // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 4. С. 555–561.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Соловьев Ю.Н. 1979. Избираемая температура и температура акклиматации рыб // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 11. С. 1659–1670.

Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. 2000. М.: Изд-во МГУ, 205 с.

Свирский А.М. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всероссийск. совещ. «Поведение рыб». Борок. 1996. С. 140–152.

Смирнов А.К., Голованов В.К. Влияние различных факторов на термоустойчивость серебряного карася *Carassius auratus* L. // Биол. внутр. вод. 2004. № 3. С. 103–109.

Becker C.D., Genoway R.G. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Environ. Biol. Fish. 1979. V. 4. № 3. P. 245–256.

Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. 2000. V. 58. № 3. P. 237–275.

Brett J.R. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Amer. Zool. 1971. V. 1. № 11. P. 99–113.

Golovanov V.K. The ecological and evolutionary aspects of thermoregulation behavior of fish // J. of Ichthyology. 2006. V. 46. Suppl. 2. P. S180–S187.

Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. Vol.19. № 4. P. 439–455.

Magnuson J.J., Crowder L.B., Medvick P.A. 1979. Temperature as an ecological resource // Amer. Zool. V.19. № 1. P. 331–343.

Reynolds W.W., Casterlin M.E. 1979. Behavioral thermoregulation and the «final preferendum» paradigm // Amer. Zool. V. 19. № 1. P. 211–224.



ОСОБЕННОСТИ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (L.) В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ГРАДИЕНТНЫХ УСЛОВИЯХ

В.К. Голованов, А.К. Смирнов

Учреждение Российской академии наук

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославской обл., golovan@ibiw.yaroslavl.ru,
smirnov@ibiw.yaroslavl.ru

Терморегуляционное поведение как форма адаптации у рыб и других водных животных, известна давно. Ранее были подробно изучены особенности распределения рыб в термоградиентной среде у различных видов рыб (Голованов, 1996; Зданович, 2005; Лапкин и др., 1981; Павлов и др., 1997; Golovanov, 2006; Zdanovich, 2006). Исследований терморегуляционного поведения рыб непосредственно в раннем онтогенезе, после выклева – у личинок и мальков – сравнительно немного (Европейцева, 1944; Касимов, 1963; Рзаев, 1972; Шкорбатов, 1966; Peterson, Metcalfe, 1979; Reynolds, Thomson, 1974; Ross et al., 1977).

Известно, что у теплолюбивых и холодолюбивых видов рыб в возрасте до 1–2 лет отмечается постепенное увеличение уровня конечных избираемых температур в процессе развития (Голованов, 1996; Лапкин и др., 1981). Об этом же свидетельствуют и данные, полученные в непродолжительных 30–40 мин опытах Рзаева (1972) на 5 видах карловых. Избираемые температуры у жереха *Aspius aspius* (L.) , кутума *Rutilus frisii kutum* (Kamensky, 1901), воблы *Rutilus rutilus caspicus* (Jakovlev, 1870), белого амура *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) и пестрого толстолобика *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1846), начиная с 1-х по 45-е сут после выклева, несколько возрастали. В то же время эксперименты ряда других авторов показывают, что избираемая температура личинок рыб по мере их развития постоянна (Шкорбатов, 1966; Reynolds, Thomson, 1974). Длительность этих опытов также не превышала по времени 1 ч. Исследований по особенностям терморегуляционного поведения личинок рыб и их распределения в термоградиентной среде в первый месяц после выклева в длительных, более 5–10 суток, экспериментах в доступной нам литературе не обнаружено. Таким образом, вопрос о том, избирают ли личинки, а затем и мальки рыб все более высокие температуры в процессе своего развития на первом месяце жизни, остается открытым.

Цель настоящей работы заключалась в определении особенностей терморегуляционного поведения, избираемых и конечных избираемых



температур у плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в течение первого месяца жизни после выклева в экспериментальных градиентных условиях.

Экспериментальный материал получен путем искусственной инкубации икры, взятой от диких производителей плотвы, отловленных в р. Суна (приток р. Сутка, впадающей в Волгу) в мае 2007 г (опыт 1, экспериментальная 3-х секционная установка 1) и мае 2008 г. (опыт 2, экспериментальная установка 2). К началу 1-го эксперимента возраст личинок плотвы, считая с момента массового выклева, составлял 11 сут, 2-го – 12 сут. В обоих опытах использовано по 30 личинок плотвы с размерами 8.4–8.7 мм и массой тела 0.1–0.15 г. Выклев эмбрионов плотвы, а также развитие предличинок и ранних личинок происходило в отдельном аквариуме при температурах 20–21 °С. Конструктивные особенности двух установок были следующими. Размеры горизонтальных термоградиентных установок 156×25×10 см (3 продольные секции по 8 камер в каждой) в первом и 300×20×15 см (12 камер) во втором варианте. Нагрев и охлаждение в концах установок при непрерывной аэрации в камерах позволял поддерживать разницу температур между 20 и 31 °С в 1-ом опыте, между 15 и 32 °С во 2-ом опыте.

Оба эксперимента (с конца мая по начало июня) проведены в условиях естественного фотопериода, при равномерном освещении всех отсеков установок. В начале обоих экспериментов ранних личинок на этапе С₂ (Коблицкая, 1981) помещали в отсек температурного градиента с температурой, равной температуре их содержания – 20–21 °С. Продолжительность 1 и 2 опытов составила 16 суток каждый. Личинок в градиенте кормили живым зоопланктоном два раза в сутки *ad libitum*. Корм вносили в тот отсек, в котором находились личинки. За время опыта личинки последовательно прошли через этапы развития D₁, D₂, E и F₁ (соответственно – поздние личинки и ранние мальки), достигнув в первом опыте в возрасте 27 суток размера 19.0±0.2 мм и массы тела в среднем 0.40±0.02 г. Во втором опыте, на 16 сут в возрасте 28 сут, ранние мальки имели размер 21.0±0.2 мм и массу тела в среднем 0.50±0.02 г). Подробно методика определения избираемых и конечных избираемых температур апробирована и описана ранее (Лапкин и др., 1979).

За 2 недели наблюдений в обоих опытах были получены следующие результаты (рисунок).

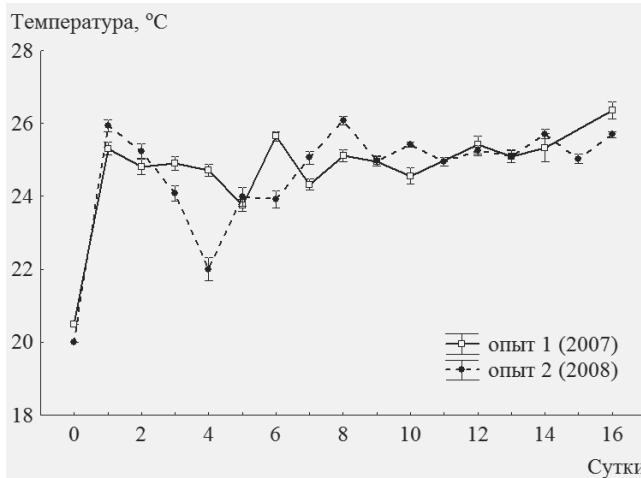


Рис. 1. Динамика избираемых температур у личинок и мальков плотвы на первом месяце развития (с 11 по 28 сутки после выклева).

В первом опыте непосредственно после посадки в температурный градиент личинки плотвы продемонстрировали универсальную для большинства биологических объектов адаптационную реакцию, называемую «избыточным реагированием» или «овершутом» (Лапкин и др., 1979; Golovanov, 2006). Сразу же после размещения в градиентную среду личинки начали «обследовать» более холодные и теплые отсеки. Они плавали стайкой в толще воды, привыкая к новым температурным условиям. Практически сразу было отмечено постепенное продвижение личинок в сторону высоких температур из отсека, в который их поместили. Начиная с 8-го по 16-ый сутки 1-го эксперимента, колебания среднесуточной избираемой температуры не превышали амплитуды в $0.8\text{ }^{\circ}\text{C}$, между значениями 24.6 ± 0.2 и $25.4\pm0.2\text{ }^{\circ}\text{C}$, составив в среднем $25.1\pm0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ (значение конечной избираемой температуры).

Сходная динамика выбора личинками температур была отмечена и во втором градиенте (опыт 2008 г), но их продвижение вверх по температурному градиенту шло несколько медленнее. Как и в предыдущем опыте, начальная реакция личинок после посадки в градиент носила характер «избыточного реагирования».

После девятых суток эксперимента зона избираемых температур стабилизировалась (в среднем, $25.3\pm0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$). В двух опытах получены практически идентичные результаты, не отличающиеся статистически ($p<0.05$) друг от друга.



В процессе развития от поздних личинок до ранних мальков особи плотвы используют все «температурное пространство», предоставленное в градиенте температур. Отдельные особи периодически, но сравнительно редко появлялись и в отсеках с температурами 28–31 °C, и в отсеках с температурами 19 °C. Однако время нахождения в таких условиях было непродолжительным. Из крайних отсеков личинки обычно мгновенно возвращались в привычные по температуре отсеки. Следует отметить и тот факт, что личинки, как правило, держались стайкой.

Принципиальной разницы в динамике и характере терморегуляционного поведения молоди плотвы в градиенте температур в обеих экспериментальных установках не обнаружено. Наличие элементов переходного процесса, «овершута», некоторой амплитуды колебаний избираемой температуры в первой половине двухнедельного опыта, а также определенная «стабилизация» уровня избираемых температур во второй половине эксперимента, отражающая достижение конечных избираемых температур, наблюдались в обоих опытах. Очевидно, что, по крайней мере, в продольных горизонтальных градиентных установках разного размера и конструкции, экспериментальные данные по терморегуляционному поведению молоди рыб или одинаковы, или сходны (Свирский и др. 1999).

При сравнении краткосрочных (минуты или часы) и длительных (от 4 суток и более) опытов по определению избираемых температур у рыб и интерпретации полученных данных следует обратить внимание на следующее. Как уже отмечалось, короткие опыты дают представление только о текущих избираемых температурах у молоди рыб, которые имеют тенденцию к изменению в ходе длительных экспериментов (Голованов, 1996; Лапкин и др., 1979; Golovanov, 2006). Вероятно, отсутствие изменения в избираемых температурах у некоторых личинок сиговых в опытах Шкорбатова (Шкорбатов, 1966) и калифорнийской атерины у Рейнольдса и Томпсона (Reynolds, Thomson, 1974) объясняется именно непродолжительностью эксперимента. А данные Рзаева (1972) на личинках ряда карповых видов в градиенте температур, показывающие небольшое увеличение уровня избираемых температур в аналогичных непродолжительных опытах, показывают лишь некоторую тенденцию продвижения рыб в зону конечных избираемых температур.

Таким образом, только более продолжительные эксперименты в состоянии показать реальную динамику температурного выбора, оценить и текущие избираемые, и конечные избираемые температуры личинок, мальков, молоди и взрослых рыб.

Как известно, температурный оптимум нерестовых температур плотвы находится в диапазоне от 10 до 20 °C, а наиболее оптимальная температура развития икры у плотвы равна 13–14 °C (Резниченко и др., 1962).



Так как места нереста плотвы обычно находятся в прибрежье, то, следуя сезонному росту температуры в апреле – мае, икра и вылупившиеся личинки, неспособные к активному перемещению, нагреваются вместе с окружающей их водой. Вполне вероятно, что в естественных условиях по мере того, как личинки становятся способными к самостоятельному передвижению, они могут активно перемещаться по температурному градиенту в сторону более высоких температур.

Известно, что конечная избираемая температура у плотвы достигает своего максимума в течение первого года жизни и составляет $\sim 26.5^{\circ}\text{C}$ (Голованов, 1996; Лапкин и др., 1981). Ван Дийком с соавторами (Van Dijk et al., 2002) показано, что конечные избираемые температуры у годовиков плотвы (средняя длина тела 8.6 см, средняя масса вес 7.2 г) равнялись $26.8 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$ при питании *ad libitum*, отражая верхнюю границу оптимальных температур роста и развития молоди плотвы. Исходя из полученных нами двухлетних экспериментальных результатов, уровень конечных избираемых температур личинок и мальков плотвы, равный $25.1\text{--}25.3^{\circ}\text{C}$, несколько ниже, чем у 4-х месячных особей и годовиков данного вида.

Реакция молоди плотвы в градиенте температур вполне объяснима – в ходе постепенной акклиматации достичь более комфортных оптимальных температурных условий для роста, питания и развития (Голованов, 1996; Golovanov, 2006; Jobling, 1981). С другой стороны, присутствие молоди в воде с температурами от 24 до 27°C способствует повышению ее термоустойчивости до уровня $32\text{--}35^{\circ}\text{C}$, что представляет собой верхнюю температурную границу жизнедеятельности для молоди данного вида в летний период (Смирнов, Голованов, 2005).

В естественных условиях температурные градиенты образуются на мелководьях в летние периоды года, в устьях рек, в местах подъема глубинных вод, а также в зонах сброса подогретых вод ГРЭС, АЭС и промышленных предприятий при условии, что высокие температуры воздуха (и соответственно, воды) сохраняются в течение нескольких суток или недель. Известно, что теплые сбросные воды (до уровня возможной опасной границы в 30°C) всегда привлекают молодь теплолюбивых рыб – леща, плотвы и окуня (Голованов, 1996). Происходит это в первую очередь благодаря самопроизвольным реакциям температурного выбора рыб, которые получены нами в градиентных условиях, в том числе и для плотвы на ранних стадиях развития.

Очевидно, что с момента появления способности к активному передвижению, по крайней мере, с возраста 10–11 суток после выклева (судя по нашим опытам), ранние личинки, поздние личинки, а также мальки стремятся перейти в более теплую воду. Относительно высокие показате-



ли избираемых и верхних летальных температур позволяют молоди плотвы длительное время находиться в интенсивно прогреваемом мелководном прибрежье водоемов. Такие участки обладают богатой кормовой базой для молоди, в то же время благодаря сильной заастаемости способствуют ее защите от хищников (Герасимов, Столбунов, 2007). Высокая температура, повышенное содержание кислорода и обилие пищи позволяют молоди интенсивно набирать массу, что является необходимым условием для последующей успешной зимовки.

Работа выполнена в рамках Программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

Литература

Герасимов Ю.В., Столбунов И.А. Влияние условий среды разной обогащенности в раннем онтогенезе на пищевое и оборонительное поведение молоди леща *Abramis brama* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиол. 2007. Т. 47. № 2. С. 253–261.

Голованов В.К. Эколо-физиологические аспекты термо-регуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всероссийск. совещ. «Поведение рыб». Борок. 1996. С. 16–40.

Европейцева Н.В. Предпочитаемые температуры у личинок рыб // Докл. АН. 1944. Т. 42. № 3. С. 143–146.

Зданович В.В. Некоторые характеристики термопреферентного поведения молоди осетровых рыб в зависимости от накормленности // Поведение рыб. Материалы докл. Международн. конф. М.: Акварос, 2005. С. 163–166.

Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. 208 с.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 12. С. 1792–1801.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Соловьев Ю.Н. Избираемая температура и температура акклиматации рыб // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 11. С. 1659–1670.

Касимов Р.Ю. Изменение отношения к свету и температуре у некоторых видов куриных осетровых в раннем онтогенезе // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 65–68.

Павлов Д., Садковский Р.В., Костин В.В., Лупандин А.И. Влияние фото-, термо- и бароградиентов на поведение и вертикальное распределение молоди карповых рыб // Вопр. ихтиол. 1997. Т. 37. № 1. С. 72–77.



Резниченко П.Н., Котляревская Н.В., Гулидов М.В. Влияние постоянной температуры инкубации на выживаемость икры плотвы // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. 1962. Т. 40. С. 247–253.

Рзаев Э.А. Изучение распределения молоди некоторых видов частиковых рыб р. Куры в термоградиентных условиях // Тр. Азербайдж. отд. ЦНИИ осетр. хоз-ва. Баку. 1972. Т. VII. С. 113–118.

Свирский А.М., Лапкин В.В., Голованов В.К., Извеков Е.И. Методы исследования термоадаптационных характеристик рыб. 1. Определение оптимальных температур. Ин-т биол. внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. П. Борок. 39 с. 8 ил. Библ. 116 назв. 1999. (Рукопись деп. в ВИНИТИ 15.12.99 № 3717-В99).

Смирнов А.К., Голованов В.К. Сезонная динамика верхних летальных температур у молоди карповых и окуневых видов рыб // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. IV (XXVII) Международная конференция, посвященная памяти профессора Л.А. Жакова (1923–2005). Сборник материалов. Часть 2. Вологда, 5–10 декабря 2005 г., Вологда, Россия. Вологда. 2005. С. 145–148.

Шкорбатов Г.Л. Избираемая температура и фототаксис личинок сигов // Зоол. журн. 1966. Т. 45. Вып. 10. С. 1515–1525.

Golovanov V.K. The ecological and evolutionary aspects of thermoregulation behavior of fish // J. of Ichthyology. 2006. V. 46. Suppl. 2. P. S180–S187.

Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. V. 19. № 4. P. 439–455.

Reynolds W. W., Thomson D.A. Responses of young gulf grunion *Leuresthes sardina*, to gradient of temperature, light, turbulence and oxygen // Copeia. 1974. № 3. P. 747–758.

Ross J., Powles P.M., Berrill M. Thermal selection and related behavior in larval yellow perch (*Perca flavescens*) // Can. Field-Natur. 1977. V.91. № 4. P. 406–410.

Van Dijk P.L.M., Staaks G., Hardewig I. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus* // Oecologia. 2002. V. 130. № 3. P. 496–504.

Zdanovich V.V. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. of Ichthyology. 2006. Vol. 46. Suppl. 2. P. 188–193.



НЕРЕСТОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ГОРБУШИ И КЕТЫ В БАССЕЙНЕ РЕКИ УТХОЛОК (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) В ГОДЫ ВЫСОКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ВИДОВ

М.А. Груздева

Государственное учебно-научное учреждение Биологический факультет
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, mg_office@mail.ru

Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* (Salmonidae) – проходные моноциклические рыбы, погибающие после первого нереста. Они откладывают относительно небольшое количество крупной икры, которую закапывают в каменисто-песчаный грунт пресных водоёмов – в гнёзда (нерестовые бугры), где потомство надёжно защищено от хищников и неблагоприятного воздействия абиотических факторов. Зародыши длительное время развиваются за счёт заключенных в икру питательных веществ. Однако развиваться икра может лишь в при условии хорошей проточности грунта, в который она закопана, когда чистая, с высоким содержанием растворённого кислорода вода омывает эмбрионы в течение всего периода развития. Нарушение водообмена гнёзд, промерзание, заилиение нерестилищ ухудшают качество воды и резко увеличивают гибель икры и личинок (Смирнов, 1975).

Особенности нереста тихоокеанских лососей в целом известны. В то же время, детали нереста, нерестовое поведение особей отдельных видов тихоокеанских лососей изучены ещё недостаточно. В связи с этим целью нашей работы явилось изучение распределения нерестилищ и нерестового поведения горбуши (*O. gorbuscha*) и кеты (*O. keta*) – самых массовых видов рыб в реке Утхолок на северо-западе Камчатки в год их высокой численности. В реках западного побережья Камчатки в нечётные годы численность горбуши невелика, в чётные годы – наоборот, может возрастать в разы, у кеты год от года численность меняется не столь значительно, как у горбуши.

Река Утхолок располагается на северо-западе Камчатского полуострова, берёт своё начало в отрогах Медвежьего хребта и впадает в Охотское море с южной стороны Утхолокского полуострова. Её протяжённость около 140 км. В целом река имеет единое русло, которое сильно меандрирует. Придаточная система развита слабо, состоит из боковых проток, ключевых затонов и родников. Дно сложено крупными обломочными породами, крупной и мелкой галькой, гравием и песком. По всей реке встречаются глубокие ямы от 5 до 7 м. Уклон ложа в верховьях – 5–6 м/км, в среднем и нижнем – 3–4 м/км, питание снеговое, дождевое за счёт поверхностного стока и грунтовых вод, расход воды в устье в ме-



жень 80 м³/сек. Ложе реки сложено аллювиальными наносами и подстилающими породами (глины).

Ход кеты в р. Утхолок начинается с первой декады июня и продолжается до конца сентября, пик хода приходится на последнюю декаду июня – июль. Возможно, в реке Утхолок существуют две расы кеты – весенняя и летняя, так как первые отнерестившиеся особи кеты попадались в сети уже в конце июня. Основная масса кеты нерестится со второй декады августа. Длина тела самок 440–648 (в среднем 583.1) мм, масса 1246–3390 (в среднем 2226.1) г, самцов 495–844 (в среднем 645.4) мм и 1388–6050 (в среднем 3304.3) г соответственно. Ход горбуши приходится на начало июля, нерест – на середину августа. Длина тела самок 443–521 (481) мм, масса 880–1709 (1240.1) г, самцов – 395–595 (494.8) мм, 671–2554 (1409.8) г соответственно.

В реке Утхолок нерестилища горбуши при малочисленном подходе производителей располагаются в конце плёса перед перекатом, где происходит максимальная инфильтрация русловых вод в грунт, который состоит в основном из окатанной гальки от 1.0 до 5.0 см, гравия от 0.5–5.0 см и песка менее 0.5 см; нерестилища кеты – в середине плёса, ближе к высокому берегу, грунт крупный, состоит из валунов (более 10 см), гальки (5–10 см), гравия (5–7 см) и песка (менее 0.5 см), уклон ложа и скорость течения здесь выше, чем в конце плёса перед перекатом, что позволяет русловым водам легко проникать в глубь субстрата. Нерестилища обоих видов пространственно разобщены, производители кеты и горбуши практически не вступают в какие-либо межвидовые отношения во время нереста.

В годы высокой численности горбуши и кеты к концу августа нерестилища обоих видов переполняются, а подходы рыбы всё продолжаются, и кета начинает нереститься в конце плёса перед перекатом, в тех же местах, что и горбуша. При этом нерестилища кеты занимают весь плёс в местах с глубиной от 0.5 м, а нерестилища горбуши располагаются в самом конце плёса, заходят на перекат и даже продолжаются за перекатом, в местах, где глубина не превышает 0.5 м. Иногда нерестовые бугры кеты и горбуши располагаются вперемешку.

Непосредственные наблюдения за нерестом горбуши в бассейне реки Утхолок проходили 23 августа 2004 года с 16 до 20 часов при температуре воздуха 15.1 °С, воды 12.3 °С. В нересте горбуши одновременно принимали участие три крупных по размеру самца и одна самка. Более мелкий самец горбуши (около 250 мм) был изгнан крупными самцами и самкой ещё до начала нереста. Однако время от времени он возвращался к нерестящимся производителям, но его вновь изгоняли. Самка во время кладки икры находилась несколько впереди вырытой ею неглубокой (25–



30 см) продолговатой (60×40 см) ямки-гнезда, самцы располагались позади гнезда. Периодически, примерно два раза в минуту, самка поворачивалась на бок и совершала высокоамплитудные движения хвостовой частью тела, вымётывая при этом небольшую порцию икры в гнездо. Одновременно с выметом самкой икры, самцы устремлялись вверх по течению, располагаясь чуть впереди самки, выпускали в воду сперму, которая оплодотворяла падающую в гнездо икру, после чего самцы вновь спускались вниз по течению, останавливаясь позади гнезда. Если вдруг появлялся еще какой-либо самец, невыбранный ранее самкой, то чужак сразу же изгонялся. В этом также принимала активное участие самка, которая к нему была ещё более непреклонна, чем самцы, и более того, она начинала преследовать непрошшенного «ухажёра» вместе с другими самцами. Изгнав чужака, самка возвращалась к нерестовой ямке. В этом случае интервал между откладкой икры увеличивался до двух минут и более. Отложенная икра располагалась ближе к задней части ямки, закатываясь между камнями. После того, как было отложено несколько порций икры, самка при помощи хвоста присыпала икру небольшим количеством грунта, и всё повторялось сначала. В нерестовом бугре, как правило, находится несколько гнёзд. Сходная картина нерестового поведения характерна и для кеты.

Постоянная перекопка грунта нерестящимися рыбами наблюдалась на протяжении целого месяца – с середины августа до середины сентября, когда в нижнем течении реки на одном и том же месте, сменяя друг друга, нерестилась то кета, то горбуша, при этом между производителями разных видов велись настоящие баталии. В подавляющем большинстве случаев побеждала кета.

К концу августа нерест горбушки и кеты в бассейне реки Утхолок был на спаде. Однако, в первую декаду сентября, горбуша ещё продолжала нереститься, а нерестящиеся особи кеты встречались до конца сентября.

Таким образом, в годы высокой численности тихоокеанских лососей в бассейне реки Утхолок на западе Камчатки, из-за недостатка нерестовых площадей, вновь пришедшие на нерест производители кеты и горбушки перекапывали ранее сформированные их предшественниками нерестовые бугры и прилегающий к ним грунт, что, в целом, хотя и приводило к гибели какой-то части ранее отложенной икры, но, в то же время, увеличивало нерестовые площади обоих видов, поскольку мелиорации (освобождение грунта от ила) подвергались значительные площади дна реки. Однако и этих, дополнительных площадей также не хватало для всех производителей, поэтому нерест проходил даже в не свойственных для этих видов участках речного бассейна: кета занимала места нереста горбушки в конце плёса перед перекатом, вытеснив её с нерестилищ, при этом горбуша смыкалась на гребень переката и даже на участки ниже переката.



В зависимости от численности зашедших на нерест производителей тихоокеанских лососей в условиях ограниченного пространства нерестовой реки происходит изменение нерестового поведения рыб: в годы низкой численности производителей их размножение происходит в узко локализованных специфических для вида участках речной системы, при этом виды практически не взаимодействуют друг с другом, в годы высокой численности тихоокеанских лососей наблюдается расширение площади нерестилищ за счёт нетипичных участков речной системы, при этом возрастает напряжённость межвидовых отношений вплоть до прямых столкновений и вытеснения конкурентов. Таким образом, вариабельность нерестового поведения тихоокеанских лососей является адаптацией к успешному размножению в динамичных условиях внешней среды бореальных водоёмов и в условиях колебаний численности видов.

Литература

Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во Московского государственного университета, 334 с.



ВИДОВАЯ СПЕЦИФИКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВКУСОВЫХ ПОЧЕК В ОРОФАРИНГИАЛЬНОЙ ПОЛОСТИ У РЫБ

Г.В. Девицина, Т.В. Головкина, О.В. Габитова, М.М. Родькин

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Москва, Россия, gdevicyna@mail.ru

Пищевое поведение рыб, имеет полисенсорную основу и представляет собой систему последовательных фаз и определённых поведенческих реакций (Павлов, Касумян, 1997). Механизмы запуска и проявления этих реакций варьируют у разных видов в соответствии с экологией и характером питания вида. Однако, при наличии межвидовых вариаций в элементах этой динамичной системы реакций, конечная цель всегда одна – получение пищи, пригодной для данного вида особей. На последнем этапе достижения цели у всех видов включается комплексный рецепторный аппарат, расположенный в орофарингиальной полости. Ротовая полость у рыб, как и у других позвоночных, является сложной рефлексогенной зоной, в которой важнейшую роль играют вкусовые рецепторы. Они обычно группируются и образуют вкусовые луковицы или почки, а вкусовые почки группируются и образуют вкусовые зоны (Devitsina, 2005; Девицина, Головкина, 2008). Сравним особенности морфологии вкусового аппарата ротовой полости у видов хищников с различной стратегией пищевого поведения на примере речных видов из сем. лососевых кумжи (*Salmo trutta*) и форели *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*), а также мирных рыб из сем. карповых это карп (*Cyprinus carpio*), пескарь (*Gobio gobio*) и горчак (*Sericeus amarus*). Изучение структуры поверхности слизистой выстилки в ротовой, жаберной полости и в глотке этих видов проводили с применением электронного сканирующего микроскопа.

Наблюдения показали, что у всех рыб вкусовые рецепторы располагаются по зонам, имеющим определенную анатомическую локализацию. У лососевых видов рыб выделяются вкусовые зоны – мандибулярная, максиллярная, сошниковая, нёбо, язык, глотка и жаберная полость. Все они несут различное количество вкусовых почек. У карповых рыб, в отличие от лососевых, не выделяется сошниковая зона, но имеется премаксиллярная, гулярная зона и зона нёбного органа.

Каждая вкусовая зона ротовой полости имеет характерную для вида морфологию вкусовых сосочков и может отличаться от аналогичных зон у других видов по плотности распределения вкусовых почек, площади и морфологии их сенсорного поля. Количество вкусовых почек в каждой сенсорной зоне орофарингиальной полости связано с интенсивностью её функциональной нагрузки в соответствии с видоспецифичными особен-



ностями захвата и тестирования пищи. Так, у кумжи, типичного хищника, обитающего преимущественно в реках с быстрым течением, наиболее высокая концентрация вкусовых почек отмечена в ростральных зонах ротовой полости – максиллярной и мандибулярной, а также на языке. Все зоны у кумжи снабжены очень крупными загнутыми назад зубами. Зоны нёба, глотки и жаберная зона у кумжи имеют сравнительно мало вкусовых почек. Представитель того же сем лососевых радужная форель (микижа) населяет реки различного характера, в том числе равнинные реки и озёра. По характеру питания форель можно отнести к полифагам (Павлов и др., 2001). Это отражается и на морфологии вкусового аппарата её ротовой полости. Все вкусовые зоны радужной форели, также как и кумжи, снабжены зубами, но меньшего размера. Отметим, что эти два родственных вида различаются по морфологии вкусовых зон, по морфологии сенсорного поля вкусовых почек, по количеству и размерам зубов. При этом характер количественного распределения вкусовых почек сходен у этих видов.

Исследованные виды карповых рыб отличаются от лососевых наличием большего количества вкусовых зон. Особенно крупную зону образует нёбный орган, который расположен на границе ротовой и жаберной полости, как скопление вкусовых сосочков, несущих наиболее плотное скопление вкусовых почек. Три вида бентофагов – карп, пескарь, и горчак, имеющие сходный спектр питания, имеют и много общих черт в морфологии вкусового аппарата орофарингиальной полости. Однако, обитая в разных экологических нишах, они различаются характером захвата и тестирования пищи. Эти виды имеют несколько различную морфологию одноименных вкусовых зон, различную форму и расположение вкусовых сосочков и различные морфометрические характеристики вкусовых почек. Наиболее крупные и многочисленные вкусовые почки имеет карп. Пескарь несколько уступает карпу по плотности распределения вкусовых почек и по размерам их сенсорного поля. Наиболее редкие вкусовые почки во вкусовых зонах у горчака. Исследованные виды карповых рыб не имеют зубов. При этом все три вида карповых рыб отличаются от хищников сравнительно меньшими размерами сенсорного поля вкусовых почек при более высокой плотности их распределения. Вероятно, это связано с адаптацией к анализу мелких и разнообразных объектов питания.

Таким образом, морфология вкусовых зон орофарингиальной полости различается не только у представителей разных отрядов, но и у представителей одного семейства. Морфологические особенности вкусового аппарата в значительной степени отражают особенности экологии вида и характер его пищевого поведения. Виды с различным характером питания имеют в ротовой полости разное количество вкусовых почек и вкусовых зон. При этом, у разных видов вкусовые почки имеют различные



морфометрические параметры и различный характер их распределения в орофарингиальной полости. Отмечено, что у всех исследованных видов во вкусовых зонах челюстной дуги, получающих иннервацию от VII нерва, особенно велика морфологическая вариабельность и хорошо выражены межвидовые различия. Вместе с тем наибольшей морфологической стабильностью у всех исследуемых видов отличаются вкусовые зоны, иннервируемых IX и X нервами, т.е. на жабрах, языке и в глотке. Именно эти зоны сохраняются в эволюции позвоночных, как основной орган вкуса. Возможно, высокий уровень морфологической стабильности хеморецепторов системы языкоглоточного и блуждающего нервов в отличие от хеморецепторов системы лицевого нерва, является не только основой морфо-экологических адаптаций, но и играет определённую роль в эволюции вкусовой системы.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда РFFИ (грант № 09–04–00729)

Литература

Девицина Г.В., Головкина Т.В. 2008 . Морфология вкусового аппарата ротовой пролости наваги *Eleginus navaga* L. и трески, *Gadus morhua marisalbi* Der. (Gadidae, Teleostei) // Сенсорные системы. Т.22. № 1. С. 70–86.

Павлов Д.С., Касумян А.О. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. 1990. Т.3. Вып.5. С. 720–732.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д., Медников Б.М., Максимов С.В. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир. 200 с.

Devitsina G.V. Comparative Morphology of Intraoral Taste Apparates in Fish // J. of Ichthyology. Suppl. 2. 2005. V. 45. P. S286–306.



РОЛЬ ИОНОВ И КАТЕХОЛАМИНОВ В РЕГУЛЯЦИИ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ РЫБ ПРИ СТРЕССЕ

Р.А. Запруднова

Учреждение Российской академии наук Институт биологии
внутренних вод им. И.Д. Патанина РАН, Борок, Россия,
rimma@ibiw.yaroslavl.ru

В настоящей работе по результатам многолетних исследований проводился сравнительный анализ между двигательной активностью и ионными и гормональными показателями при стрессе у половозрелых и близких к половозрелости особей леща *Abramis brama* (L). Изучалась также щука *Esox lucius* (L) и некоторые другие виды рыб Рыбинского водохранилища. Интенсивность двигательной активности оценивали визуально. К гормональным показателям относились концентрация катехоламинов в плазме крови и хромаффинной ткани (головной и туловищной почках). Из ионных показателей анализировали концентрацию натрия, калия, кальция в плазме крови, скелетных мышцах, переднем мозге, черепно-мозговой жидкости, а также потери ионов натрия и калия из организма и поглощения из воды и интенсивность активного транспорта ионов калия в эритроциты в опытах *in vitro*. Кроме того, в настоящей работе в качестве показателя возбудимости нервной системы использовали соотношение концентрации ионов K/Ca в плазме крови по аналогии с таковым в спинно-мозговой жидкости у высших позвоночных (Касиль, 1983). Мембранный потенциал мышечных и мозговых клеток вычисляли по уравнению Нернста. Описание применяемых стрессоров дано в другой нашей работе в настоящем сборнике (Запруднова, Камшилов, 2010). В качестве стресса рассматривали также нерест.

Норма (нормальная двигательная активность)

За нормальное принимали состояние здоровых рыб, адаптированных после отлова в течение двух и более недель в глубоких затененных бассейнах с низкой плотностью посадки. Рыбы спокойно перемещались по аквариуму. Отмечены нормальная чувствительность к воздействиям, максимальное содержание катехоламинов в хромаффинной ткани и минимальное – в плазме крови, средняя, вероятно, оптимальная, интенсивность активного транспорта ионов через мембранные клеток и тканей, и средние (оптимальные) ионные концентрационные градиенты и средние значения мембранных потенциала клеток мозга и мышц (на рисунках – № 1). На основании ионных показателей к нормальному отнесено также состояние рыб после 2.5 часового плавания на протоке воды со скоростью, близкой к оптимальной (№ 2).

Повышенная двигательная активность. а) начальная стадия сильного острого стресса – нормальное возбуждение (№ 3) В начале действия сильных стрессоров разной природы практически всегда в качестве



оборонительной реакции наблюдали повышение двигательной активности в 2–4 раза и более в сравнении с нормой. Регистрировали сильное посветление окраски тела, происходящее под влияние выделяющихся в кровь катехоламинов (концентрация увеличивалась в 100 раз и более). Отмечены усиление активных и пассивных ионотранспортных процессов, деполяризация мембранны клеток мозга и мышц и некоторое уменьшение гормонов в хромаффинной ткани.

б) «вертеж» – *патологическое возбуждение* (№ 4). Патологическая двигательная реакция у рыб перед гибелью при хроническом стрессе, обусловленная проникновение больших количеств ионов калия в мозг, высвобождающихся из мышечных и прочих белков в связи с их расщеплением при анаэробном обмене. Отмечено также истощение хромаффинной ткани и повышение почти до нормальных значений концентрации натрия во внутренней среде за счет усиления абсорбции этих ионов из воды и выхода из мышц.

Пониженная двигательная активность. а) *деполяризационное торможение*. На рисунках под №№ 5, 6, 7 обозначены летальные формы стресса (соответственно, хронического, подострого и острого). Продолжительность жизни рыб равнялась, соответственно, 1–4 мес, 5–20 сут, 5–96 ч. Изменения в двигательной активности происходили по схеме: заторможенность → оцепенение → переворот на бок и спину. При всех видах стресса перед гибелью наблюдали истощение хромаффинной ткани. Ионные показатели изменялись в сторону уменьшения концентрационных градиентов, снижения активных ионных потоков и увеличения – пассивных. Максимальные отклонения в двигательной реакции, ионном дисбалансе, деполяризации мембран и других показателях наблюдали при остром стрессе (№ 7), который представлял запредельное торможение (Симонов, 1962), возникающее на фоне гипервозбудимости и обладающее малой защитно-компенсаторной функцией. Состояние гипобиоза в околонулевых температурах (№ 8) обратимо. Изменения в поведении и в ионных параметрах близки к описанным выше при летальных формах стресса. Активность симпато-адреналовой системы снижена.

б) *гиперполяризационное торможение* Состояние рыб, вызываемое несильными непродолжительными нагрузками называется первичным торможением (Симонов, 1962) или физиологическим стрессом (на рисунках № 9). Уменьшался диапазон перемещения рыб по аквариуму и скорость движения: в первые 1–2 ч после воздействия рыба проплывала примерно на одну треть меньшее расстояние, чем в норме.



Рис 1 Мембранный потенциал скелетных мышц
леща при стрессе

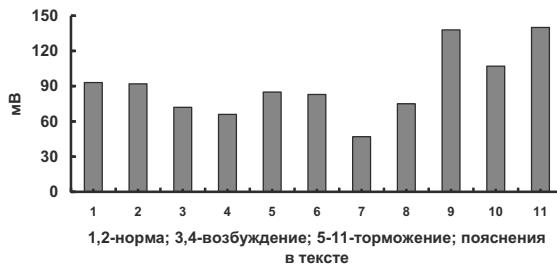


Рис 2 Концентрация натрия и калия в плазме
крови леща при стрессе

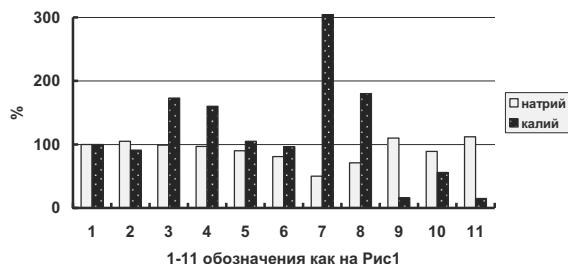
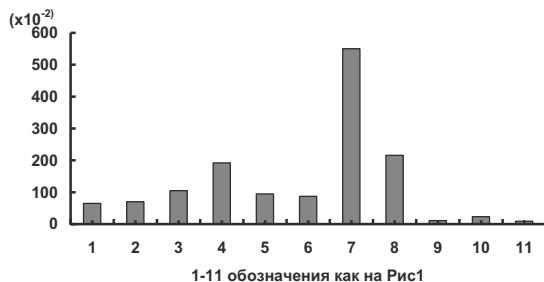


Рис 3 Соотношение концентрации ионов K/Ca в
плазме крови леща при стрессе





В хромаффинной ткани запасы гормонов высоки, а в крови увеличивалось содержание адреналина. Ионные концентрационные градиенты на мемbrane клеток и тканей повышались, активные ионотранспортные процессы усиливались, а пассивные – ослабевали. Наблюдалась гиперполяризация мембранны мышечных и мозговых клеток. Динамика ионных параметров представляла затухающий колебательный процесс, обусловленный, вероятно, автоколебательным режимом работы симпатической и парасимпатической систем. Состояние, обозначенное на рисунках под № 10, относится к последовательному торможению (Симонов, 1962), сменяет фазу возбуждения (№ 3). Запасы гормонов в хромаффинной ткани после возбуждения заметно восстанавливались, а двигательная активность уменьшалась ниже нормы. Активные ионные процессы преобладали над пассивными, отмечена гиперполяризация мембран мозговых и мышечных клеток. У рыб перед нерестом (№ 11) динамика ионных показателей сходна с такой при действии несильных непродолжительных стрессоров, т.е. при физиологическом стрессе (№ 9), однако перед нерестом эти изменения устойчивы во времени: нарушен колебательный режим. Двигательная активность снижена в сравнении с рыбами с незрелыми половыми продуктами, а запасы гормонов в хромаффинной ткани – увеличены.

Диагностические возможности ионных и гормональных параметров. В ходе стрессовой реакции изменения ионного состава черепно-мозговой жидкости и мозга следовали за изменением ионного состава плазмы крови. Это указывает на проницаемость для ионов гемато-энцефалического барьера. Так, например, уменьшение концентрации калия в скелетной мышце щуки в 2 раза при стрессе сопровождалось увеличением концентрации этого иона в плазме крови, черепно-мозговой жидкости и переднем мозге в 4, 3.2 и 1.7 раза, соответственно. Поэтому отклонения ионного состава плазмы крови могут быть показателями изменения возбудимости нервной системы, т.к. возбудимость нервных клеток определяется ионным составом клеточной и внеклеточной среды. Простым и надежным показателем возбудимости центральной нервной системы может быть содержание натрия и калия в плазме крови (Рис 2). Необходимым условием повышенной двигательной активности являются нормальные значения концентрации натрия в плазме крови и повышенные – калия (№№ 3, 4). Гиперполяризационное торможение возникает при пониженном уровне калия во внутренней среде и, возможно, повышенном – натрия (№№ 9–11). При нарушениях двигательной активности обязательна гипонатриемия (№№ 5–8), ее величина (а также величина потерь натрия в воду) прямо связана со степенью нарушения координации движений. При быстрой гибели рыб от сильного стресса (запредельное торможение) фиксируется также очень высокая гиперкалиемия, ле-



жащая в основе гипервозбудимости (№ 7). Между высшими позвоночными и рыбами практически отсутствуют различия в содержании ионов калия и кальция в церебральной жидкости и в величине соотношения ионов К/Са, характерной для нормальной возбудимости нервной системы (Рис 3). Увеличение соотношение К/Са в черепно-мозговой жидкости и в плазме крови рыб указывало на повышение возбудимости центральной нервной системы, сопоставимое с таковыми изменениями у высших позвоночных (Кассиль, 1983). Уменьшение этого показателя наблюдалось при гиперполяризационном торможении.

В норме и при гиперполяризационном торможении концентрация катехоламинов в хромаффинной ткани высокая, а в крови у рыб преобладал адреналин (конечный продукт синтеза гормонов), уровень которого при торможении повышен. При нормальном возбуждении (в начале сильного острого стресса) концентрация катехоламинов в хромаффинной ткани снижалась, а в плазме крови значительно увеличивалась, преобладающим был тот гормон, который доминировал в хромаффинной ткани: у карповых – норадреналин, у лососевых – адреналин. Нарушения двигательной активности имели место при истощении запасов гормонов в хромаффинной ткани при летальном стрессе, либо при крайне низкой активности симпато-адреналовой системы в низких сублетальных температурах. В этих состояниях и во время последовательного торможения дополнительные даже очень сильные стрессоры не вызывали увеличения уровней гормонов в крови. В норме у рыб, обладающих более высокой двигательной активностью (лосось, форель), содержание катехоламинов в крови в десятки раз выше, чем у менее подвижных рыб (леща, угря и щуки в спокойном состоянии).

Литература

Запруднова Р.А., Камшилов И.М. Влияние стрессовых факторов на дыхание и двигательную активность рыб// Настоящий сборник, 2010
Кассиль Г.Н. Внутренняя среда организма. М.: Наука, 1983. 225с.
Симонов П.В. Три фазы в реакциях организма на возрастающий стимул. М.: Из-во АН СССР, 1962. 244с.



ВЛИЯНИЕ СТРЕССОВЫХ ФАКТОРОВ НА ДЫХАНИЕ И ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ РЫБ

Р.А. Запруднова, И.М. Камшилов

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия,
rimma@ibiw.yaroslavl.ru

Повышение и понижение двигательной активности у рыб при стрессе обеспечивалось изменениями в нервной, гормональной и ионной системах (Запруднова, 2010, настоящий сборник). Исследование в тех же условиях показателей дыхательной системы будет способствовать более глубокому пониманию механизмов изменчивости поведения рыб и в целом механизмов адаптации к стрессовым воздействиям. Поэтому в настоящей работе у рыб в различных стрессовых ситуациях одновременно с поведенческой реакцией исследовали поглощение кислорода, функциональные свойства гемоглобина (сродство к кислороду, эффект Бора) и концентрацию магния в эритроцитах, как положительного модулятора сродства гемоглобина к кислороду

В летне-осенне время года изучали половозрелых и близких к половозрелости особей леща *Abramis brama* (L.), линя *Tinca tinca* (L.), карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) и щуки *Esox lucius* (L), отловленных в Рыбинском водохранилище. Интенсивность двигательной активности оценивали визуально. Сбор проб эритроцитов их обработка, а также анализ концентрации ионов магния и функциональных свойств гемоглобина описаны ранее (Запруднова, Камшилов, 2008). Кроме того, измеряли скорость поглощения кислорода рыбами в закрытом аквариуме при помощи кислородомера КЛ-115. Характер и интенсивность применяемых стрессоров описаны в ходе изложения результатов исследования.

Пониженная двигательная активность. а) действие несильных недолгительных стрессоров (физиологический стресс). Опыты проводили на леще, карасе и лине. Пониженная двигательная активность у рыб наблюдалась после несильной недолгительной стрессовой нагрузки, такой как 1–2 мин. извлечение рыб из воды, или 1–5 мин. помещение в ограниченный объем воды, или укол в брюшную полость, или введение физиологического раствора, или плавное изменение температуры воды на 3–4 °C в сутки, или введение адреналина либо норадреналина в дозах 0.01–0.05 мг/кг веса. После любой из перечисленных манипуляций в течение 1–2 часов подвижность рыб уменьшалась в 1.2–1.4 раза от доопытных значений. Потребление кислорода у леща, карася и линя снижалось, соответственно, в 1.3, 1.2 и 1.5 раза. В перечисленных условиях концентрация магния в эритроцитах рыб увеличивалась в 1.8–2.7 раза: диапазон



изменения у леща от 9.6 до 27 мМ. Сродство гемоглобина к кислороду под воздействием перечисленных стрессоров увеличивалось. Так величина полунасыщения гемоглобина кислородом (P_{50}) у леща уменьшалась с 17.4 мм рт.ст., до 6 и с 67.1 до 47 мм рт.ст., при молярности 0.05 М и pH буферного раствора 7.2 и 6.6 соответственно. Повторный хендлинг способствовал еще большему повышению сродства гемоглобина к кислороду, соответственно P_{50} уменьшалась до 4.5 и 36.5 мм рт. ст., при молярности 0.05 и pH буферного раствора 7.2 и 6.6 соответственно. При плавном изменении температуры на 4 °C в сутки сродство гемоглобина к кислороду у карася статистически значимо увеличивалось, а величина P_{50} уменьшалась с 8.78 до 6.15 мм рт.ст., при pH 7.2 и с 39.53 до 29.09 мм рт.ст., при pH 6.6 и молярности буферного раствора 0.05М. При этом эффект Бора гемоглобина уменьшался с 1.133 до 1.089. Снижение локомоторной активности рыб при введении низких доз адреналина и физраствора наблюдала также Гарина (2005) с использованием видеосъемки в специальной экспериментальной установке.

Состояние рыб, вызываемое воздействием несильных непродолжительных нагрузок и сопровождающееся усилением анаболизма и повышением устойчивости организма к воздействию неблагоприятных факторов, называется физиологическим стрессом (Аршавский, 1982). Из литературных данных (Константинов, 1993) известно, что при небольших колебаниях абиотических факторов наблюдается усиление роста и развития рыб, которое, в свою очередь, сопровождается снижением потребления кислорода и пищи. Результаты настоящих исследований позволяют предположить, что одним из возможных механизмов повышения анаболизма под влиянием несильных непродолжительных стрессоров может быть снижение газообмена, что, возможно, обусловлено повышением сродства гемоглобина к кислороду и соответствующим изменением ионного окружения. Главную роль в сдвиге диссоциационной кривой влево, вероятно, играют ионы магния – конкуренты АТФ, отрицательного модулятора сродства гемоглобина к кислороду. Уменьшение поглощения кислорода у рыб при физиологическом стрессе положительно коррелирует со сниженной двигательной активностью.

б) непродолжительное действие очень сильных, несовместимых с жизнью стрессоров (острый стресс с летальным исходом). Опыты проводили на леще и щуке. К числу чрезмерно сильных непродолжительных стрессоров, обычно приводящих рыб к гибели через несколько часов с начала действия, относились отлов и транспортировка. Летом при транспортировке рыб в лабораторию в ограниченном объеме воды, температура воды поднималась до 25 °C, концентрации кислорода в воде снижалась до 1.5–2.5 мг/л и рыбы погибали через 6–8 ч. В этих условиях пре-



обладающая двигательная активность – оцепенение – ближе к гибели сменялась нарушением координации и переворотом рыб сначала на бок, затем на спину. Интенсивность потребления кислорода была снижена в 1.3–1.5 раз, а величина эффекта Бора в 1.5–1.7 раз превышала таковую у рыб во время отлова. Концентрация магния в эритроцитах практически не менялась. Сродство гемоглобина к кислороду у леща и щуки увеличивалось в сравнении со свежеотловленными особями в 1.8–3 раза: величина P_{50} колебалась в диапазоне 6–13 мм рт.ст.

в) длительное действие несильных стрессоров, приводящих рыб к гибели (хронический стресс с летальным исходом). Опыты проводили на леще, лине, карасе и щуке. Хронический стресс вызывали длительным (от 1 до 3 мес) содержанием рыб в неблагоприятных условиях: обычно при повышенном фоне световых и шумовых раздражителей, невысокой гипоксии и/или повышенной плотности посадки и/или в небольших объемах воды. Преобладала заторможенность двигательных реакций, переходящая в оцепенение. Нарушение координации наблюдали только перед смертью. Отмечено также потемнение окраски тела и различные заболевания на коже. Регистрировали пониженное потребление кислорода. Сродство гемоглобина к кислороду у леща, щуки, линя и карася в этих условиях было в 2–3 раза выше того, что регистрировали сразу после отлова рыб из естественной среды, а эффект Бора увеличен почти в 2 раза. Концентрация магния выше, чем у рыб после отлова в 2 раза, но примерно во столько же раз ниже, чем при физиологическом стрессе.

Повышенная двигательная активность. *а) начальная стадия сильного острого стресса.* Опыты проводили на леще, щуке, лине и карасе. В начале действия различных неблагоприятных факторов (от нескольких минут до одного часа) – после поимки и при транспортировке в лабораторию, при хэндинге, после введения в организм адреналина, либо норадреналина в дозах, превышающих физиологические, по мере повышения температуры акклиматации в диапазоне толерантности – у рыб наблюдали повышенную двигательную активность. Количество завершенных двигательных циклов в аквариуме могло быть увеличено в 2–4 раза в сравнении с нормой. Количество потребляемого кислорода увеличивалось в 1.5 раза и более. Концентрация магния в эритроцитах снижалась у различных видов рыб до минимальных значений: 3.2–5.4 мМ/л. Сродство гемоглобина к кислороду и величина эффекта Бора были невысокими. Так у леща при концентрации буферного раствора 0.05 М и pH 7.2 и 6.5 величина P_{50} составляла, соответственно, 18.44 и 69.7 мм рт.ст. Величина эффекта Бора равнялась 0.906. У линя эти показатели в тех же условиях составляли, соответственно: 6.5, 36.47, 1.28, а у карася: 8.79, 39.53, 1.134. У щуки при pH 7.2 и 0.05M буферного раствора величина P_{50} равнялась



26.9 мм рт.ст., а при pH 6.6 и 0.005 М – 82 мм рт.ст. Величина эффекта Бора при 0.005 М буферного раствора составляла 1.365.

К настоящему времени среди дыхательных функций у рыб при стрессе наиболее исследована частота дыхания (по движению жаберной крышки). Этот показатель изучался также одновременно со стайным и индивидуальным поведением рыб (Иванов, 2003 и др). Как правило, с увеличением стресса частота дыхания увеличивалась, но потребление кислорода рыбами изменялось по-разному. Однако авторы не задавались вопросом о связи ответной реакции с дозой стрессора. В небольшом числе работ (Солдатов, 2003) исследованы изменения в гемоглобиновой системе отдельно без других показателей дыхательной системы и поведенческой реакции, при этом в качестве стрессоров рассматривались преимущественно гипоксия, реже – температура, т.е. основное внимание уделялось специальному компоненту стрессорной реакции.

Состояние организма, возникающее при действии сильных и/или продолжительных стрессоров и сопровождающееся усилением катаболических процессов и понижением неспецифической устойчивости организма, определяется как патологический стресс (Аршавский, 1982). Начальная фаза патологического стресса представляет реакцию возбуждения с увеличенной двигательной активностью, повышенным потреблением кислорода и снижением сродства гемоглобина к кислороду. При наступающем позже торможении все перечисленные показатели менялись на противоположные. Результаты настоящих исследований позволяют предположить, что в условиях патологического стресса основное влияние на сродство гемоглобина к кислороду оказывают не столько ионы магния, сколько отрицательные модуляторы, например АТФ.

Выявленные нами ранее (Запруднова, Камшилов, 2007) сезонные изменения дыхательных функций рыб указывают на существование в течение годового цикла такой же связи между поведением и дыхательной системой, что обнаружена при стрессе. Так летом, когда весенне-нерестующиеся рыбы наиболее подвижны, отмечались минимальные в сезоне сродство гемоглобина к кислороду, эффект Бора и концентрация магния в эритроцитах. При нересте – который по целому ряду гормональных и ионных параметров рассматривается в качестве физиологического стресса – наблюдалась максимальные в сезоне значения сродства гемоглобина к кислороду и концентрации магния в эритроцитах, кроме того эффект Бора был минимальным перед нерестом и увеличивался сразу после него. В этот период года также снижена двигательная активность рыб (Иванов, 2003) и уменьшено потребление кислорода (Строганов, 1962). Осенью и зимой, в период наименьшей подвижности рыб, сродство гемоглобина к кислороду примерно столь же высокое, что во



время нереста, однако концентрация магния ниже в 1.4 раза. Величина эффекта Бора занимает промежуточное положение между пред- и посленерестовыми значениями (Запруднова, Камшилов, 2007).

Заключение. Пониженная двигательная активность, встречающаяся у рыб в различных стрессовых ситуациях сопровождалась снижением потребления кислорода, повышением сродства гемоглобина к кислороду, иногда увеличением концентрации магния в эритроцитах и разнонаправленными изменениями величины эффекта Бора. Повышенная двигательная активность у рыб при стрессе сопровождалась увеличением потребления кислорода и уменьшением значений всех других исследуемых нами показателей дыхательной системы: сродства гемоглобина к кислороду, концентрации магния в эритроцитах и величины эффекта Бора.

Литература

Аршавский И.А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. М.: Наука, 1982. 270с.

Гарина Д.В. Влияние глюкозы и некоторых гормонов на пищевое поведение рыб (на примере карася и карпа). Авт. дис.к.б.н. Борок, 2005. 20с.

Запруднова Р.А. Роль ионов и катехоламинов в регуляции двигательной активности рыб при стрессе // Настоящий сборник, 2010

Запруднова Р.А., Камшилов И.М. Межвидовые различия дыхательных функций эритроцитов некоторых пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии, 2008, Т. 48. № 4. С.553–562.

Запруднова Р.А., Камшилов И.М. Дыхательные функции пресноводных рыб в период размножения // Экологич. проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов. Мат-лы Всерос. научно-практ. конф. Ярославль: ЯрГУ, 2007. С. 76–82.

Иванов А.А. Физиология рыб. М.: Мир, 2003. 284с.

Константинов А.С. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди рыб // Извест. АН РАН. Сер. биол. 1993, № 1, С. 55–63.

Солдатов А.А. Влияние температуры, pH и органических фосфатов на гемоглобину рыб // Журн. эволюц. биохим. и физиолог. 2003. Т. 39, № 2. С. 121–127.

Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. М.: МГУ, 1962. 444с.



ВЛИЯНИЕ ХИЩНИКА НА ОБЕСПЕЧЕНИЕ ПОТОМСТВА КОРМОМ У ЧЕРНОПОЛОСОЙ ЦИХЛАЗОМЫ *AMATITLANIA NIGROFASCIATA* (CICHLIDAE)

Д.Д. Зворыкин

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия, d.zworykin@gmail.com

Очевидно, что важнейшей формой родительской заботы является охрана и защита потомства от хищников. При этом присутствие хищника оказывает существенное влияние как на выживание приплода, так и на весь комплекс родительского поведения у рыб (Rangeley, Godin, 1992; Gaisner, 2005). Важно отметить, что характер этого влияния далеко не всегда очевиден. Например, в некоторых ситуациях присутствие хищников сопровождается повышением выживания потомства костистых рыб (Lehtonen, 2008; Nakazawa, Yamamura 2009). Известно также, что некоторые консервативные формы родительского поведения рыб не зависят от величины пресса хищника (Dupuis, Keenleyside, 1982; Magnhagen, 1995).

Уникальной особенностью заботы о потомстве у ряда цихловых рыб (семейство Cichlidae) является обеспечение потомства кормом. Наиболее характерным типом такого поведения является взмучивание донного субстрата, чаще всего реализуемое за счет так называемого «копания плавниками» (*fin digging*) (Wisenden et al., 1995; Zworykin, 2001).

Осуществляется оно за счет того, что родительская особь размещается непосредственно над донным субстратом, содержащим ил, детрит, а также зоо- и фитобентос, и производит серию энергичных колебательных движений грудными плавниками и всем телом, добиваясь таким образом взмучивания субстрата и извлечения из него пищевых объектов для своего потомства. Через определенный интервал времени (от нескольких секунд и более) происходит повторение описанной серии движений. Под интенсивностью, или частотой, взмучивания принято понимать количество таких серий за интервал времени, например, за регистрационную сессию.

Влияние хищника на кормление рыбами своего потомства оставалось до недавнего времени малопонятным. Мы исследовали данную проблему на примере чернополосой цихлазомы, *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867). Этот широко распространенный в Центральной Америке эврибионтный вид, населяющий как небольшие речки, так и более крупные водоемы, в том числе, мелководья больших рек (Miller, 1966; Bussing, 1987), осуществляет активную и сложную родительскую заботу, сопровождающуюся формированием семейных групп. В качестве потенциального хищника использовался самец астронотуса, *Astronotus ocellatus* (Agassiz, 1831).



Исследование было осуществлено в аквариальных условиях и организовано таким образом, что родительские особи цихлазом из экспериментальной группы имели возможность осуществлять как визуальный, так и хемосенсорный контакт с астронотусом, однако, тактильный контакт и физические стычки были исключены. Цихлазомы из контрольной группы осуществляли заботу о потомстве, не имея никаких контактов с хищником.

Регистрация интенсивности родительского взмучивания донного субстрата проводилась на каждой из пяти условно выделенных стадий развития потомства: 1) на стадии икры, 2) на стадии предличинок, 3) на 3-й день экзогенного питания, 4) на 10-й день экзогенного питания, 5) на 17-й день экзогенного питания. Такое условное разделение развития потомства цихловых рыб методически удобно и часто используется в подобных работах (Wisenden et al., 1995; Zworykin, 1998). Первичную обработку собранных данных проводили с помощью специально написанной для подобных целей программы EXPR, автором которой является С.В. Будаев (1996). Для статистического анализа данных использовался дисперсионный анализ (ANOVA) и критерий Вилкоксона.

Результаты исследования показали, что самки чернополосой цихлазомы взмучивают субстрат более интенсивно, чем самцы, как в присутствии хищника, так и в его отсутствии (ANOVA, $p < 0.001$ в обоих случаях). При рассмотрении отдельных стадий потомства, межполовые различия становятся значимыми, начиная с момента перехода потомства к свободному плаванию. На более ранних стадиях разница между поведением самца и самки не достоверна, прежде всего, из-за слабой выраженности данного поведения в этот период родительской заботы. Присутствие хищника не оказывает на эту закономерность никакого влияния (табл. 1).

Таблица 1. Различия между самцом и самкой чернополосой цихлазомы по интенсивности взмучивания субстрата (критерий Вилкоксона, значение p)

Присутствие хищника	Стадия потомства				
	1	2	3	4	5
Без хищника	0.109	0.273	0.018	0.021	0.018
В присутствии хищника	0.109	0.142	0.012	0.012	0.012

В целом, присутствие хищника снижает интенсивность кормления потомства самцом (ANOVA, $p=0.034$), но не влияет на аналогичное поведение самки (ANOVA, $p=0.900$). Интенсивность взмучивания у самки не зависит от хищника и при ее рассмотрении на каждой отдельно взятой стадии потомства (табл. 2). Присутствие хищника имеет тенденцию снижать значение этой переменной у самца после перехода потомства к свободному плаванию, однако достоверно это влияние проявляется лишь на последней стадии (табл. 2).



Таблица 2. Влияние присутствия хищника на изменение интенсивности взмучивания субстрата у самца и самки чернополосой цихлазомы (критерий Вилкоксона, значение p)

Пол родителя	Стадия потомства				
	1	2	3	4	5
Самец	-	0.361	0.361	0.310	0.046
Самка	0.593	0.593	0.600	0.674	0.575

Интенсивность кормления выводка растет с возрастом потомства как у самца, так и у самки цихлазомы, хотя паттерн роста неодинаков. Более подробно межполовые различия в динамике интенсивности взмучивания были рассмотрены нами ранее (Зворыкин, 1995; Zworykin et al., 2000).

Присутствие хищника не оказывает достоверного влияния на динамику интенсивности взмучивания: у самки эта переменная растет от стадии к стадии во всех случаях, когда значения переменной отличны от нуля, т.е. всегда, кроме перехода от 1-й ко 2-й стадии (критерий Вилкоксона, $p \leq 0.047$). У самца, напротив, все изменения недостоверны, независимо от присутствия хищника (критерий Вилкоксона, $p \geq 0.056$).

Различия в поведении между самцами и самками в родительских парах цихловых рыб, в том числе чернополосой цихлазомы, являются известным феноменом, обычно именуемым «разделением родительских обязанностей» (Smith-Grayton, Keenleyside, 1978; Annett et al., 1999). Результаты данной работы находятся в полном соответствии как с ними, так и с нашими более ранними данными, согласно которым самки цихлазомы находятся в более тесном контакте с потомством, чем самцы и характеризуются более высокой двигательной активностью (Зворыкин, 1995; Zworykin et al., 2000). Теперь мы можем добавить, что самки интенсивнее кормят выводок, чем их партнеры.

Существуют данные, согласно которым увеличение пресса хищников усугубляет разделение родительских обязанностей у рыб (Dipuis, Keenleyside, 1982). Однако наши результаты свидетельствуют о том, что само по себе присутствие хищника не оказывает никакого влияния на межполовые различия в интенсивности кормления родителями своего потомства.

Известно, что интенсивность питания чернополосой цихлазомы снижается в присутствии хищника (Rangeley, Godin, 1992). В то же время, было установлено, что частота взмучивания субстрата родительскими особями этого вида зависит от уровня их накормленности и повышает доступность корма как для самих рыб, так и для их потомства (Wisenden et al., 1995; Zworykin, 1998). Соответственно, можно предположить, что интенсивность взмучивания донного субстрата также должна снижаться



у родителей в присутствии хищника. Тем не менее, полученные нами результаты свидетельствуют о том, что данный фактор оказывает ожидаемое влияние только на поведение самца. Родительская активность самки по данной переменной оказалась более стабильной.

Результаты наших последних работ, также как и литературные данные (Magnhagen, 1992; Lavery, 1995), свидетельствуют о том, что интенсивность родительской заботы у цихловых рыб по многим параметрам возрастает с возрастом потомства. Это касается и охраны потомства от хищников, и активности его кормления. Последняя закономерность очевидным образом связана с возрастанием потребностей в корме у растущего потомства. Важно отметить, что зависимость ряда поведенческих переменных от присутствия потенциального хищника становится наиболее отчетливой на поздних стадиях развития потомства, после его перехода к свободному плаванию и экзогенному питанию.

Проведенное исследование позволило установить, что присутствие потенциального хищника оказывает слабо выраженное трансформирующее влияние на обеспечение потомства кормом чернополосыми цихлазомами. Наибольшей лабильностью характеризуется поведение самцов в период после перехода молоди к свободному плаванию. Поведение самок в целом более консервативно.

Литература

Будаев С.В. 1996. EXPR: Простая компьютерная система для регистрации поведения животных // Ж. ВНД. Т. 45. С. 423–429.

Зворыкин Д.Д. 1995. Особенности родительского вклада самца и самки восьмиполосой цихлазомы *Cichlasoma octofasciatum* (Cichlidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 5. С. 673–677.

Annett C.A., Pierotti R., Baylis J.R. 1999. Male and female parental roles in the monogamous cichlid, *Tilapia mariae*, introduced in Florida // Environ. Biol. Fishes. V. 54. № 3. P. 283–293.

Bussing W.A. 1987. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. San Jose: Univ. de Costa Rica, 468 p.

Dupuis H.M.C., Keenleyside M.H.A. 1982. Egg-care behaviour of *Aequidens paraguayensis* (Pisces, Cichlidae) in relation to predation pressure and spawning substrate // Canadian J. Zool. V. 60. P. 1794–1799.

Gaisner A. 2005. Parental care and reproductive behavior of the clown goby, *Microgobius gulosus*, with observations on predator interactions // Environ. Biol. Fishes. V. 73. № 4. P. 341–356.

Lavery R.J. 1995. Changes in offspring vulnerability account for the increase in convict cichlid defensive behavior with brood age evidence for the nest crypsis hypothesis // Anim. Behav. V. 49. P. 1177–1184.



Lehtonen T.K. 2008. Convict cichlids benefit from close proximity to another species of cichlid fish // Biol. Lett. V. 4. P. 610–612.

Magnhagen C. 1992. Parental care and predation risk in fish // Ann. Zool. Fenn. V. 29. P. 227–232.

Magnhagen C. 1995. Sneaking behaviour and nest defence are affected by predation risk in the common goby // Anim. Behav. V. 50. P. 1123–1128.

Miller R.R. 1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes // Copeia. V. 1966. P. 773–802.

Nakazawa T., Yamamura N. 2009. Theoretical considerations for the maintenance of interspecific brood care by a Nicaraguan cichlid fish: behavioral plasticity and spatial structure // J. Ethol. V. 27. № 1. P. 67–73.

Rangeley R.W., Godin J.G.J. 1992. The effects of a trade-off between foraging and brood defense on parental behavior in the convict cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum* // Behaviour. V. 120. № 1–2. P. 123–138.

Smith-Grayton P.K., Keenleyside M.H.A. 1978. Male–female parental roles in *Herotilapia multispinosa* (Pisces: Cichlidae) // Anim. Behav. V. 26. P. 520–526.

Wisenden B.D., Lanfranconi-Izawa T.L., Keenleyside M.H.A. 1995. Fin digging and leaf lifting by the convict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum*: examples of parental food provisioning // Anim. Behav. V. 49. P. 623–631.

Zworykin D.D. 1998. Parental fin digging by *Cichlasoma octofasciatum* (Teleostei: Cichlidae), and the effect of parents' satiation state on brood provisioning // Ethology. V. 104. P. 771–779.

Zworykin D.D. 2001. Parental brood provisioning in cichlid fishes by means of stirring up the bottom substrate: a brief review // Cichlid Research: State of the Art / Ed. Coleman R.M. USA, Parkville: The Written Word. P. 269–286.

Zworykin D.D., Budaev S.V., Mochek A.D. 2000. Does parental fin digging improve feeding opportunities for offspring in the convict cichlid? // Environ. Biol. Fishes. V. 57. № 4. P. 443–449.



ПОВЕДЕНИЕ И ЭНЕРГОБЮДЖЕТ МОЛОДИ РЫБ В ТЕРМОГРАДИЕНТНОМ ПОЛЕ

В.В. Зданович, В.Я. Пушкарь

*Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Москва,
Россия, zdanovich@mail.ru*

В естественных условиях обычным для большинства водоемов является непостоянство термических условий. Наиболее значительны по абсолютной величине—сезонные колебания, затем следует выделить суточные колебания температуры, когда температура воды в водоеме снижается ночью и повышается днем. Как сезонные, так и суточные колебания температуры в гораздо большей степени затрагивают воды континентальных водоемов и внутренних морей (мелководные озера, пруды, временные водоемы, горные потоки, эстуарии, приливно-отливные зоны морей и пр.). Таким образом, большинство пойкилтермных гидробионтов, в том числе и рыбы, обитают в условиях непостоянства температур и для них нормой существования является переменный терморежим. Со значительными перепадами температуры сталкиваются рыбы и при перемещениях в водоемах, которые практически всегда температурно градиентны как по вертикали, так и по горизонтали.

В гетеротермальных условиях среды для рыб характерно термопреференное (терморегуляционное) поведение, выражющее в самопроизвольном перемещении и выборе рыбами определенного температурного диапазона, наиболее благоприятного для роста, питания, физиологического состояния, т.е. диапазона их эколого-физиологического оптимума, называемого также предпочтаемым или термопреференчным диапазоном. В пределах этого диапазона рядом авторов выделяется конечная избираемая температура (конечный термопреферендум), в области которой сосредотачиваются все особи данного вида, помещенные в термогradient, соответствующая статическому температурному оптимуму роста этого вида. При статическом температурном оптимуме роста все адаптивные механизмы отключены, энергия расходуется только на фундаментальные жизненные процессы, что обеспечивает максимальную продуктивность организма. При отклонении от этого значения оптимального температурного оптимума включаются адаптивные механизмы, работа которых сопряжена с определенными энергетическими тратами.

Собственные наблюдения и ряд литературных данных говорят о том, что находясь в термогradientном поле, рыбы не сосредотачиваются в каком-то узком его участке, а постоянно перемещаются в пределах достаточно широкого температурного диапазона. При этом установлено, что колебания температуры в некотором диапазоне с разными частотными



характеристиками не только не ухудшают, но даже значительно улучшают рост, энергетику и физиологическое состояние рыб. Очевидно, что в условиях термопреферендного поведения может осуществляться именно та динамика температурных воздействий, которая в наибольшей степени соответствует физиологическим потребностям рыб. Выявление особенностей и параметров динамики термопреферендного поведения рыб, а также роста, энергетики и энергобюджета открывает новые перспективы совершенствования биотехнологии индустриального выращивания рыб, которая до настоящего времени базируется на принципе максимального приближения температур к стабильным значениям, рассматриваемых в качестве оптимальных.

Особенности поведения рыб, темп роста, энергетику и параметры энергобюджета в условиях термоградиентного поля изучали на молоди карпа *Cyprinus carpio*, белого амура *Ctenopharyngodon idella*, русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, стерляди *A. ruthenus*, сибирского осетра *A. baerii* и радужной форели *Oncorhynchus mykiss*. Термопреферендное поведение молоди рыб исследовали в термоградиентных лотках (150×20×20 см), где поддерживался определенный линейный градиент температуры. У рыб в течение 10–15 мин. непрерывно каждую секунду отмечали нахождение отдельной особи в том или иной отсеке термоградиентного лотка. В результате получали этограмму, описывающую все перемещения рыбы в термоградиентном пространстве. На основе статистической обработки полученных результатов рассчитывали среднюю длительность разового пребывания рыбы в том или иной отсеке, число заходов в каждый из них и суммарное время нахождения в каждом отсеке термоградиентного лотка. Интегрируя кривые временного распределения в преферендном диапазоне определяли интегральную преферендную температуру, при которой рыбы находились в результате терморегуляционного поведения в лотке. Зная общее число векторных перемещений и их среднюю продолжительность, рассчитывали суммарный путь. Каждое векторное перемещение сопровождалось температурным сдвигом. Зная длительность векторного перемещения и изменение температуры за это время, находили скорость ее изменения при перемещении рыб в термоградиентном пространстве. Отмечали нижнюю и верхнюю границы термопреферендного диапазона и широту последнего.

При оценке темпа роста, энергетики и параметров энергобюджета молодь рыб выращивали как при постоянных температурах, близких к оптимальным для роста, а также в условиях термоградиента. В конце каждого опыта (продолжительность опытов от 12 до 25 сут., корм – живой мотыль, рацион – насыщающий) оценивали удельная скорость роста, рассчитывали кормовой коэффициент. Интенсивность дыхания рыб определяли методом прерванного потока с электрометрическим определением концентрации



кислорода в воде. Оценивали также величину расхода кислорода на прирост 1 г массы тела рыб. Энерготраты определяли, принимая оксикалорийный коэффициент равным 14.2 кДж/г О₂. Для оценки калорийности тела рыб и мотыля использовали метод бихроматного окисления.

После помещения в термоградиентный лоток (в отсек с температурой, соответствующей температуре предварительного содержания) рыбы довольно быстро перемещались и начинали заходить в отсеки с более высокой температурой и в течение нескольких часов (обычно 2–3 ч) достигали температурной зоны, близкой к преференцной. Полная стабилизация диапазона предпочтаемых температур наблюдалась через 12–24 ч после помещения молоди рыб в термоградиентный лоток.

В табл. 1 приведены учитываемые нами характеристики поведения молоди рыб в условиях термоградиентного поля.

Табл.1. Некоторые характеристики термопреференчного поведения молоди разных видов рыб.

Показатели	Карп (m=4.1 г)	Белый амур (m=1.0 г)	Русский осетр (m=4.0 г)	Стерлядь (m=1.3 г)	Сибир- ский осетр (m=1.4 г)
Число векторный перемещений за 1 ч	164	141	282	151	305
Средняя дальность векторного перемещения, м	0.37	0.27	0.64	0.31	0.32
Средняя длительность век- торного перемещения, с	23.1	22.5	15.2	28.1	15.3
Путь, проплываемый ры- бами за 1 ч, м	60.7	38.1	180.5	45.7	103.0
Нижняя граница термопре- ференчного диапазона, °C	26	29	22	21	21
Верхняя граница термопре- ференчного диапазона, °C	32	34	27	25	26
Ширина термопреферен- чного диапазона, °C	6	5	5	4	5
Интегральная преферен- чная температура, °C	29.7	31.7	23.8	23.0	24.4
Средняя скорость измене- ния преференчной темпе- ратуры, °C/с	0.25	0.20	0.32	0.12	0.23

После периода стабилизации диапазона преференчных температур, ши-
рота которого у молоди исследованных видов рыб варьировала от 4 до 7 °C
и имела свои характерные границы, все подопытные рыбы не сосредотачи-
вались в температурных пределах, близких к величине интегральной пре-
ференчной температуры, а продолжали непрерывно перемещаться. Число
векторных перемещений в среднем для карпа и белого амура достигало 152



за один час, а путь, проплываемый рыбами за это время, в среднем 49.4 м. Для молоди осетровых в среднем соответственно 246 и 109.7 м. Скорость изменения температуры при перемещении молоди рыб в термоградиентном пространстве в среднем для представителей карповых рыб составляла 0.23 °C/c (0.20–0.25 °C/c), а для осетровых – 0.22 °C/c (0.12–0.32 °C/c). Столь высокие скорости изменения температуры при самопроизвольном перемещении рыб в термоградиентном диапазоне ставят под сомнение утверждение ряда специалистов о необходимости длительной адаптации рыб при изменении температуры среды на несколько градусов при транспортировке или пересадке рыбы.

Следует отметить, что направление и дальность перемещений рыб в термоградиентном поле отличались крайней вариабельностью. Иногда рыбы плыли безостановочно от нижней к верхней границам (или наоборот) термопреферендного диапазона, в других случаях – проплыv небольшое расстояние поворачивались и двигались в обратном направлении, либо задерживались по пути в том или ином отсеке термоградиентного лотка на несколько секунд и даже минут.

Термопреферендная реакция рыб характеризуется двумя составляющими – частотой заплызов в разные температурные зоны лотка и длительностью пребывания в них. Вариационные ряды распределение обоих показателей оказались очень сходными, т.е. наибольшей частоте заплызов рыб в ту или иную температурную зону лотка соответствовала максимальная длительность разового пребывания в нем. Рыбы наиболее часто заплывали и более долго задерживались в отсеках термоградиентного лотка, в которых температура приближалась к величине интегральной преферендной. Однако суммарная длительность нахождения рыб в лотке при температуре, соответствующей интегральной преферендной для данного вида, составляла у карпа, белого амура и русского осетра соответственно 39.2, 43.8 и 35.3% в течение одного часа.

Темп роста и энергобюджет рыб являются интегральными характеристиками метаболизма, энергетики и эффективности конвертирования пищи на рост в тех или иных экологических условиях. Чем лучше экологические условия, тем более эффективно протекают метаболические процессы, выше темп роста и больше энергии пищи идет на прирост массы тела, уменьшается доля неиспользованной энергии. В табл. 2 приведены данные о скоростях роста, интенсивности дыхания и эффективности использования пищи на рост рыбами при постоянных температурах и в термоградиентном поле. Видно, что у всех исследованных рыб скорость роста в условиях термоградиента выше, чем при постоянных температурах, близких к оптимальным для роста. У карпа и золотой рыбки скорость роста в термоградиентном лотке соответственно на 9 и 11% была выше, чем в постоянных температурных



условиях, а у молоди стерляди, сибирского осетра и радужной форели соответственно выше на 9, 12 и 4%. Эффективность конвертирования пищи в условиях термоградиентного поля в среднем для всех исследованных видов рыб оказалась на 20.7% (12.2–27.6%) выше, чем при постоянных температурах. Интенсивность дыхания рыб в термоградиенте (за исключением радужной форели) в среднем была ниже на 5.5% (1.6–8.5%), чем регистрируемая при стабильных температурах. Расход кислорода на прирост единицы массы тела оказался в среднем в 1.17 (1.12–1.24) раза выше при постоянных температурах, чем в условиях термоградиентного поля.

Повышение темпа роста, снижение интенсивности дыхания и расхода кислорода на прирост единицы массы тела, более эффективное конвертирование пищи на рост в условиях термоградиентного поля в конечном итоге приводят к значительным различиям в параметрах уравнений энергобюджета рыб, по сравнению с постоянными температурами (табл. 3).

Табл.2. Скорость роста и энергетика молоди разных видов рыб при постоянных температурах, близких к оптимальным для роста, и в условиях термоградиентного поля.

Терморежим	Удельная скорость роста, %г/сут.	Кормовой коэффициент	Интенсивность дыхания, мг O_2 / г·ч	Расход O_2 на прирост 1 г массы тела, г
Карп (m=4.2 г)				
26 °C	8.4	7.1	0.957	0.287
24 ~ 28 °C	9.2	5.7	0.902**	0.232
Золотая рыбка (m= 2.2 г)				
27 °C	6.3	6.7	0.798	0.311
25 ~ 29 °C	7.0	5.3	0.786*	0.278
Стерлядь (m= 1.4 г)				
24 °C	15.8	2.9	1.185	0.193
19 ~ 30 °C	17.2	2.1	1.085*	0.164
Сибирский осетр (m= 1.5 г)				
24 °C	16.0	2.6	0.996	0.161
19 ~ 30 °C	17.7	2.0	0.935*	0.138
Радужная форель (m= 0.5 г)				
17 °C	7.6	8.2	0.647	0.263
15 ~ 21 °C	7.9	7.2	0.766	0.305

Примечание: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$ по сравнению с постоянной температурой

В термоградиентном пространстве, по сравнению с постоянными температурами, у рыб значительно возрастает доля энергии корма, идущая на прирост. У карпа и золотой рыбки доля энергии корма, идущая на прирост массы тела, в условиях термоградиентного пространства оказалась соответ-



ственno в 1.28 и 1.73 раза больше, чем при постоянных температурах. У стерляди и сибирского осетра больше соответственно в 1.35 и 1.26 раза, а у радужной форели – больше в 1.13 раза. В среднем для всех рыб – в 1.34 раза больше энергии пищи в условиях термоградиента идет на прирост, чем при стабильных температурах. При этом доля энергии корма, идущая на энерготраты в условиях термоградиентного пространства возрастила незначительно – в среднем в 1.13 (1.01–1.32) раза, тогда как доля неиспользованной энергии пищи уменьшилась в среднем в 1.53 (1.22–2.16) раза.

Табл. 3. Уравнения энергобюджета молоди разных видов рыб при постоянных температурах, близких к оптимальным для роста, и в термоградиентном поле.

Терморежим	Параметры уравнения энергобюджета
Карп (m=4.2 г)	
26 °C	100P = 36.1Π + 16.3T + 47.6H
24 ~ 28 °C	100P = 44.6Π + 16.5T + 38.9H
Золотая рыбка (m=2.2 г)	
27 °C	100P = 32.7Π + 18.7T + 48.6H
25 ~ 29 °C	100P = 56.6Π + 20.9T + 22.5H
Стерлядь (m=1.4 г)	
24 °C	100P = 41.0Π + 16.9T + 42.1H
19 ~ 30 °C	100P = 55.2Π + 19.2T + 25.6H
Сибирский осетр (m=1.5 г)	
24 °C	100P = 40.0Π + 15.7T + 44.3H
19 ~ 30 °C	100P = 50.6Π + 17.0T + 32.4H
Радужная форель (m=0.5 г)	
17 °C	100P = 28.8Π + 19.7T + 51.5H
15 ~ 21 °C	100P = 32.7Π + 26.1T + 41.2H

Примечание: Р – рацион, Π – прирост, Т – энерготраты, Н – неиспользованная энергия; в процентах

Более лучшие показатели скорости роста, энергетики, эффективности конвертирования пищи, а также балансовых равенств энергобюджета рыб в условиях термоградиентного пространства убедительно доказывают, что оптимальными температурными условиями существования для рыб является не их стабильность даже в наилучшем выражении, а температурное разнообразие. Оптимальные температурные условия создаются самими рыбами в результате их активного самопроизвольного перемещения (термопреференчного, или терморегуляционного поведения) в термоградиентной среде, что сопровождается улучшением метаболизма, энергетики и оптимизацией энергобюджета рыб.



СТРУКТУРА СИМБИОТИЧЕСКИХ АССОЦИАЦИЙ И ВЫБОР КОЛОНИИ-ХОЗЯИНА У РЫБ-КОРАЛЛОБИОНТОВ *DASCYLLUS RETICULATUS* (СЕМ. POMACENTRIDAE)

А.В. Зыкова¹, В.Н. Михеев¹

¹ Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия,

Zykova.a@gmail.com

Введение. Рыбы из сем. помацентровых – одни из основных обитателей коралловых рифов. Мелкие виды, такие как представители рода *Dascyllus*, часто образуют симбиотические ассоциации с колониями склерактиниевых кораллов *Acropora* и *Pocillopora*. При переходе от стадии планктонной личинки, когда происходит расселение у большинства рыб-кораллобионтов (Robertson, 1991), к оседлой жизни на кораллах, а также при необходимости сменить колонию хозяина симбиотические рыбы должны отыскать и, затем, выбрать подходящую колонию. В работах по выбору микробиотопов рыбами основное внимание уделялось конкуренции за локальные ресурсы и прессу хищников (Tregenza, 1995). Доступность убежищ (Steele, 1999) и структурированность местообитаний (Sale, 1991; Михеев, 2006) сравнительно недавно стали рассматривать как факторы, влияющие на формирование распределения и пополнение популяций рыб. Эти факторы особенно важны для рыб-кораллобионтов, обитающих в сильно гетерогенной среде.

В работе исследованы отдельные факторы, влияющие на характеристики симбиотических группировок *D. reticulatus*, а также представлены предварительные данные экспериментов по выбору колоний кораллов с разной морфологией.

Материалы и методы. На основе полевых сборов в зал. Нячанг (Вьетнам, 2009 и 2010 гг.), а также опубликованных данных (Stevenson, 1963) мы исследовали структуру симбиотических группировок рыб, связь численности группировок с размером колонии коралла-хозяина, а также связь заселенности колонии рыбами-симбионтами с количеством planktona, проносимого окружающей водой.

В лабораторных экспериментах в условиях бинарного выбора исследовалось предпочтение рыбами фрагментов колоний кораллов с разными характеристиками (разная морфологическая сложность, предварительное знакомство с колонией, наличие особей своего вида, живые – мертвые кораллы). Перед экспериментами пойманных на колониях кораллов *Acropora* spp. и *Pocillopora* spp. рыб акклиматизировали к условиям экспериментов в течение суток при фотопериоде 16 часов – свет, 8 часов – темнота; между опытами рыб кормили каждые 4 часа в сетлое время. В



ходе экспериментов отключали систему фильтрации и проток, температуру поддерживали на уровне 27–28 °C.

В аквариуме размером 120×66×26 см в противоположных концах помещали пару кораллов. Группу рыб из 5 особей помещали в стартовую камеру на равном удалении от кораллов. Поведение и распределение рыб между кораллами регистрировали визуально в течение 10–20 мин. В разных опытах сделано 8–28 повторности.

Результаты и обсуждение. Размер колонии хозяина – численность рыб-симбионтов. Существование такой связи и ее характер дает информацию, позволяющую судить о процессах при заселении колонии и ее использовании рыбами. Если колония заселяется случайно (переносимые течениями рыбки оседают на случайно встреченную колонию) и используется лишь как ориентир при питании планктоном, то такой связи может и не быть. Более крупные колонии могут быть обнаружены рыбками с большего расстояния и, если колония хозяина служит убежищем от хищников, то более крупная колония может вместить больше рыб-симбионтов. В таком случае, можно ожидать линейное возрастание числа рыб с увеличением размера хозяина. И, наконец, если уже поселившиеся рыбки способствуют привлечению все большего числа особей своего вида, то зависимость может иметь вид экспоненты. Для проверки этих гипотез мы использовали данные Стивенсона (Stevenson, 1963) по численности группировок *Dascyllus albisella*, обитающих на колониях *Acropora* spp. Автор рассматривал полученные данные отдельно для двух заливов и в обоих случаях не обнаружил связи между числом рыб – симбионтов и размером колонии. Объединив обе выборки в одну (Рис. 1), мы получили высоко достоверную зависимость ($R_s=0.64$; $p<0.0001$).

Полученная зависимость свидетельствует о важности размеров колонии хозяина при ее выборе и использовании рыбами-симбионтами. Для выявления более точного характера связи и механизмов привлечения рыб необходимы дополнительные эксперименты.

Размерная структура группировок рыб-симбионтов. Нами были измерены размерные характеристики нескольких группировок рыб и было показано, что существует два основных типа размерной структуры. В левой части рисунка 2 показана размерная структура группы рыб, в которой преобладает самый маленький размерный класс (длина тела 5–10 мм), вероятно, колония с таким распределением по размерам была заселена рыбами недавно. На правой части рисунка 2 показана размерная структура группы рыб, в которой преобладают более крупные особи (длина тела 15–20 мм).

Колония с таким соотношением размерных классов, вероятно, была заселена раньше и подросшие рыбы не давали вселяться новой молоди.

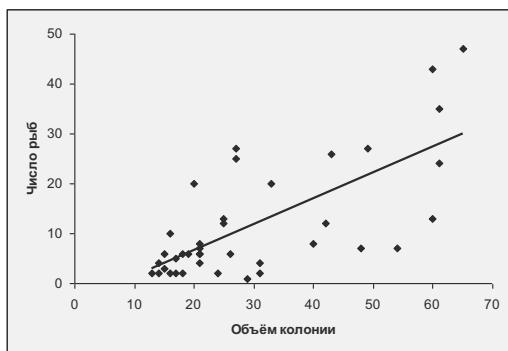


Рис. 1. Зависимость числа рыб от размера колонии коралла в симбиотической ассоциации *Dascyllus albisella* – *Acropora* spp. ($R_s=0.64$, $p<0.0001$, по данным Stevenson, 1963).

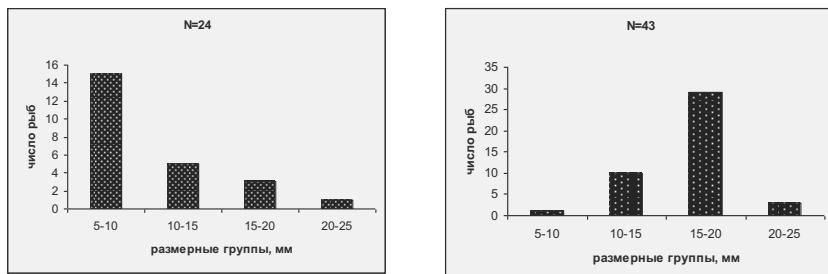


Рис. 2. Основные типы размерной структуры для группировок рыб-кораллобионтов *Dascyllus reticulatus*

Выбор колонии коралла-хозяина рыбами во взрослом состоянии. Нами было установлено, что одним из важных факторов является наличие пищевых ресурсов рядом с колонией коралла-хозяина. Анализ данных по концентрации зоопланктона рядом с колониями, над которыми держатся *D. reticulatus* и колониями без рыб – симбионтов (всего 17 колоний) показал, что рыбы держатся над колониями, где планктона проносится приблизительно в 4 раза больше (Рис. 3).

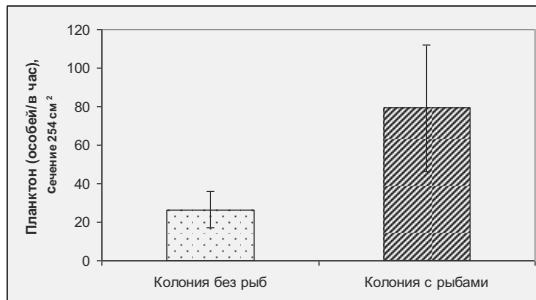


Рис. 3. Количество проносимого планктона (особей/в час) над кораллами с рыбами и без.

В лаборатории нами была проведена экспериментальная работа по изучению роли ряда характеристик колонии (морфология, предварительное знакомство с колонией, живой – мертвый коралл) при выборе колонии коралла-хозяина взрослыми рыбами.

Перед началом проведения экспериментов предлагаемые рыбам кораллы были условно разделены на 2 категории: кораллы, обладающие по нашим представлениям хорошими убежищами, то есть ветвистые колонии с множеством укрытий, более морфологически сложные (ширина убежищ между ветвями в среднем 1.8 см, глубина 2.6 см), и кораллы с плохими убежищами – маловетвистые колонии, имеющие много открытой глазу поверхности (ширина убежищ между ветвями в среднем 3.6 см, глубина 5.5 см).

Было проведено несколько серий экспериментов в каждом из которых исследовались различные факторы, влияющие на выбор колонии рыбами. Во всех экспериментах кораллы перед каждым повторением менялись местами, чтобы исключить влияние положения в аквариуме на выбор.

Морфология коралла. В первой серии (28 повторностей) рыбам представлялся выбор между колониями кораллов с хорошими и плохими убежищами. В 57.1% случаев рыбы выбирали коралл с хорошими убежищами, и в 42.9% – с плохими (критерий хи-квадрат: $p=0.59$).

В аквариум к рыбам, приученным к колонии коралла с плохими убежищами, помещалась новая колония – с хорошими. В этом случае рыбы предпочитали в 75% случаев оставаться на своей колонии и не рисковали перемещаться.

Предварительное знакомство с колонией. В другой серии экспериментов (12 повторностей) был предложен выбор между родным для рыб кораллом, на котором они были пойманы, и другим, морфологически более сложным кораллом. В 83.3% случаев ($p=0.08$) рыбы выбирали чужой для



них коралл, который мог служить более надежным убежищем. Также рыбам предоставлялся выбор (20 повторностей) между кораллом с плохими убежищами, на котором устойчиво держатся рыбы, и кораллом с хорошими убежищами, но без рыб. Рыбы выбирали в равной степени (50%) как первый вариант, так и второй ($p=0.75$). При заселении колонии хозяина на стадии личинки помацентровые рыбы обычно предпочитают колонии, уже населенные взрослыми рыбами того же вида (Pratchett et al, 2008). В нашем опыте, наличие особей своего вида на коралле с более простой морфологией и морфологически более сложный коралл «уравновешивали» друг друга. В такой ситуации выбор был близким к случайному.

Выбор между живыми и мертвыми колониями. В эксперименте по выбору между живой и мертвой колонией коралла одинаковой морфологии, рыбы выбирали в 62.5% случаев живую колонию ($p=0.59$). Случайный характер выбора в наших экспериментах противоречит сведениям о специализации видов рода *Dascyllus* на живых кораллах (Danilovicz, 1997; Bonin et al, 2009).

В большинстве наших экспериментов рыбы выбирали колонии коралла-хозяина случайным образом. Лишь в одной из серий рыбы достоверно чаще отдавали предпочтение кораллам с более сложной морфологией (более надежными убежищами от хищников). Необходимо подчеркнуть, что во всех наших опытах от момента выпуска рыб из стартовой камеры до выбора колонии проходило не более 5 сек. Обычно, рыбы тратят на обследование новой обстановки гораздо большее время (от десятков минут до суток) (Михеев, 2006). В работе Лечини (Lecchini et al, 2005) для молоди коралловых рыб *Chromis viridis* это время составляло около 2 мин. Столь быстрый выбор убежища, практически без обследования новой обстановки, наблюдавшийся в наших экспериментах с *D. reticulatus*, может быть связан с постоянно высоким прессом хищником в биотопах, откуда были пойманы рыбы для опытов. Предварительные данные многочасовой видеорегистрации симбиотической ассоциации *D. reticulatus* с колонией коралла *Pocillopora* sp. подтверждают это предположение.

Благодарности: Гранты РФФИ 08-04-00893а и 09-05-00736а; Федерального агентства по науке и инновациям в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 годы, госконтракт 02.740.11.0280.

Литература

Михеев В.Н. (2006) Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М: Наука, 191 с.



Bonin M.C., Srinivasan M., Almany G.R., Jones G.P. (2009) Interactive effects of interspecific competition and microhabitat on early post-settlement survival in a coral reef fish. *Coral Reefs*. V. 28, pp. 265–274.

Danilowicz B.S. (1997) The effects of age and size on habitat selection during settlement of a damselfish. *Environmental Biology of Fishes*. V 50, pp. 257–265.

Lecchini D., Shima O., Banaigs B., Galzin R. (2005) Larval sensory abilities and mechanisms of habitat selection of a coral reef fish during settlement. *Oecologia*. V. 143, P. 326–334.

Pratchett M.S., Berumen M.L., Marnane M.J., Eagle J.V., Pratchett D.J. (2008) Habitat associations of juvenile versus adult butterflyfishes. *Coral Reefs* V. 27, pp. 541–551.

Robertson D.R. (1991) The role of adult biology in the timing of spawning of tropical reef fishes in *The Ecology of Fishes on Coral Reefs* Peter F. Sale (ed) Academic Press, San Diego.

Sale P.F. (1991) Habitat structure and recruitment in coral reef fishes. In: Bell S.S., McCoy E.D., Mushinsky H.R. (eds.). *Habitat structure, the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, London, pp. 197–210.

Steele M.A. (1999) Effects of shelter and predators on reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V.233: 65–79.

Stevenson R.A. (1963) Life history and behavior of *Dascyllus albisella* Gill, a Pomacentrid reef fish. University of Hawaii, Ph.D.

Tregenz T. (1995) Building on the Ideal Free Distribution. *Advances in ecological research*. V. 26: 253–307.



СВЯЗЬ МЕЖДУ АСИММЕТРИЕЙ РАЗНЫХ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ У ПЛОТВЫ

Е.И. Извеков¹, В.А. Непомнящих¹, Е.А. Кутерницкая²

¹ Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Патанина РАН, Борок, Россия,
eizvezkov@gmail.com

¹ Санкт-Петербургский Государственный Университет, Россия,
elenakuter@mail.ru

Для многих животных и человека характерна функциональная асимметрия ЦНС, причем у высших позвоночных асимметрия разных функций слабо связана между собой (Andresen, Marsolek, 2005). В настоящее время неясно, следует ли рассматривать такую слабую связь как вторичное явление, или же она прослеживается уже на ранних этапах эволюции. Для проверки существования связи между асимметрией разных поведенческих реакций проведены эксперименты на одних и тех же особях плотвы *Rutilus rutilus*. С этой целью у каждой особи изучали асимметрию нескольких типов реакций: 1) обхода сплошного препятствия или полупрозрачного барьера, за которым рыба могла видеть пустое пространство, либо незнакомый объект, 2) реакции на свое отражение в зеркале и 3) С-образного изгиба тела при звуковом раздражении.

Материал и методика. Все рыбы получены путем искусственного оплодотворения в мае 2009 г. от одной и той же родительской пары, пойманной в Рыбинском водохранилище. Молодь выращивали в пруду, а в сентябре пересадили в аквариум объемом 300 л, где ее кормили личинками хирономид. Эксперименты проведены в ноябре 2009 г. на 30 особях. К этому времени молодь достигла возраста 6 мес.

Эксперименты по обходу препятствий. Экспериментальная установка была изготовлена из белого пластика и представляла собой два симметричных отсека, соединенных коридором. Длина установки составляла 102 см, ширина – 60 см, длина коридора – 48 см, ширина коридора – 10 см, уровень воды – 10 см. На расстоянии 10 см от выхода из коридора помещали барьер шириной 15 см. Барьер состоял из желтых пластиковых прутьев толщиной 2 мм, расположенных вертикально с шагом 2.5 мм. Установка освещалась двумя люминесцентными лампами, расположенными вдоль коридора.

Рыбу помещали в один из отсеков установки и давали ей 3 мин для адаптации. Затем в противоположный отсек помещали барьер, осторожно подталкивали рыбку в коридор с помощью двух одинаковых сачков и регистрировали направление обхода барьера. Асимметрия заключалась в том, что рыбы предпочитали обходить препятствие, поворачиваясь к не-



знакомому объекту определенным (правым или левым) глазом. После этого барьер убирали и устанавливали в противоположном отсеке, после чего процедура повторялась 10 раз. Проведено три варианта опытов по обходу препятствия. В первом варианте за полупрозрачным барьером находилась модель более крупной рыбы длиной 14 см. Во втором варианте модель отсутствовала, а в третьем использовали сплошной барьер из белого пластика. Через 10 суток проводили повторный эксперимент с теми же особями.

Опыты в зеркальном коридоре. Для изучения асимметрии реакции рыбы на свое отражение в зеркале, каждую особь по отдельности помещали в цилиндрический аквариум диаметром 30 см, по периметру которого были расположены восемь зеркал. Аквариум равномерно освещали сверху кольцевой люминесцентной лампой. В течение 10 мин проводилась видеосъемка. При анализе видеозаписей через каждые 2 с регистрировали, каким глазом рыба рассматривает свое отражение в зеркале – правым или левым. Повторное испытание с теми же особями проводили через 10 сут.

Реакция на акустический стимул. Реакцию избегания в ответ на звуковой раздражитель исследовали в цилиндрическом аквариуме диаметром 30 см, под которым был расположен источник звука. Звуковой сигнал (чистый тон частотой 50 Гц и продолжительностью 0.5 с) генерировали с помощью компьютерной программы. Число предъявлений раздражителя каждой особи было равно 16 с интервалом не менее 2 мин. Движения рыб регистрировали с помощью цифровой видеокамеры с частотой 25 кадров в секунду, а затем при покадровом анализе определяли направление (вправо или влево) С-изгиба тела рыбы в ответ на звуковой сигнал.

Обработка результатов. Во всех опытах для каждой особи вычисляли индивидуальный коэффициент асимметрии, равный $(R - L) / (R + L) * 100$, где R – число реакций, направленных вправо, а L – влево. Для оценки связи между показателями асимметрии особей, полученными в разных экспериментах, использовали параметрический коэффициент корреляции (r), а также непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

Результаты. Рыбы проявили достоверную ($p < 0.05$) групповую тенденцию обходить барьеры всех типов (барьер из прутьев, такой же барьер с моделью крупной рыбы позади него, а также непрозрачный барьер) с левой стороны, т.е. поворачиваясь к барьеру правым глазом, причем эта тенденция значительно усиливалась в повторном эксперименте ($p < 0.05$). Асимметрия была выражена значительно сильнее для барьера с моделью (средний коэффициент асимметрии = -37, достоверность отличий от нулевого значения и от асимметрии обхода других барьеров $p < 0.05$).



Вместе с тем, у исследованных особей не обнаружено групповой асимметрии реакции на свое отражение в зеркале: одни рыбы проявляли сильную тенденцию рассматривать отражение правым глазом, а другие – левым. При внезапном действии звука у этих же особей выявлена групповая асимметрия С-образного изгиба: рыбы чаще изгибалась влево (средний коэффициент асимметрии = -13, $p < 0.05$).

Сравнение индивидуальных коэффициентов асимметрии разных реакций у одних и тех же особей показало, что существует достоверная корреляция коэффициентов при обходе разных барьеров (во всех случаях коэффициент корреляции не менее 0.40, $p < 0.05$). Обнаружена также значимая связь между направлением обхода барьера с моделью крупной рыбы и асимметрией реакции рыб на отражение в зеркале (коэффициент корреляции = -0.46, $p < 0.05$, т.е. значительная часть особей предпочитает поворачиваться к барьеру и своему отражению одной и той же стороной). В то же время, не обнаружено заметной корреляции между асимметрией обхода барьеров и реакции на отражение в зеркале, с одной стороны, и С-изгиба, с другой. Значительная правосторонняя асимметрия одной реакции особи может сопровождаться левосторонней асимметрией или отсутствием асимметрии других реакций этой же особи.

Обсуждение. Согласно некоторым теориям происхождения функциональной асимметрии ЦНС человека, асимметрия разных функций, по крайней мере, связанных общей модальностью, вызывается у каждого индивидуума общими причинными факторами, и поэтому должна быть связана между собой положительной или отрицательной корреляцией на уровне особей (Bradshaw, Nettleton, 1981; Jacobs, Kosslyn, 1994). По мнению других авторов, причинные факторы, определяющие асимметрию использования полушарий при решении разных задач, не обязательно зависят друг от друга (Bryden, 1994). Действительно, было показано, что у человека асимметрия использования правого и левого полушарий при выполнении различных задач, контролируемых зрением, на индивидуальном уровне коррелирует слабо и зачастую недостоверно. (Andresen, Marsolek, 2005).

Однако об этих факторах известно мало, особенно у низших позвоночных. Было показано, что генетические линии *Girardinus falcatus* (Poeciliidae), отобранные на противоположное направление поворота (вправо или влево) при предъявлении модели хищника, различаются также и по направлению асимметрии ряда других реакций (Bisazza et al., 2005). Однако ни у рыб, ни у других низших позвоночных до сих пор не было изучено, в какой степени совпадают величина и знак асимметрии разных реакций у одной и той же особи. Единственное известное нам исключение – исследование двух поведенческих реакций у шпорцевой



лягушки *Xenopus laevis* (Pipidae). Связи между асимметрией этих реакций обнаружить не удалось (Костылев, Малашичев, 2007).

Проведенные нами исследования показали, что достаточно тесная корреляция между асимметрией различных поведенческих реакций у плотвы прослеживается только при выполнении однотипных задач, связанных с обходом различного вида препятствий или рассматриванием своего отражения. При этом усиление асимметрии в присутствии модели крупной рыбы означает, что в данном случае имеет место асимметрия зрительного анализатора. Асимметрию использования глаз принято объяснять асимметрией функций зрительного анализатора в правом и левом полушариях головного мозга (Andrew, 2009). Согласно этому объяснению, разные полушария отвечают за восприятие объектов, имеющих разный биологический смысл для рыб. В ряде случаев такая асимметрия зрительного анализатора была убедительно продемонстрирована с использованием разнообразных экспериментальных методик, в том числе при обходе барьера (Facchin et al., 1999).

В то же время, значимой корреляции между асимметрией обхода барьера (а также асимметрией реакции рыб на отражение в зеркале) с асимметрией С-изгиба в наших опытах не наблюдалось. Известно, что С-образный изгиб при испуге запускается парой маутнеровских нейронов, симметрично расположенных в продолговатом мозге рыб (Korn, Faber, 2005). У золотых рыбок *Carassius auratus* (Cyprinidae) установлена корреляция направления поворотов с различием размеров правого и левого маутнеровских нейронов (Михайлова и др., 2005), а также с различием массы белых мышц на левой и правой сторонах тела (Heuts, 1999). Соответственно, предпочтительное направление изгиба тела при избегании может определяться существованием моторной асимметрии такого рода, слабо связанной с асимметрией зрительного анализатора.

Результаты проведенного исследования согласуются с данными, полученными нами ранее на плотве из природной популяции (Извеков, Непомнящих, 2010). У плотвы на индивидуальном уровне не обнаружено существенной связи между асимметрией двух поведенческих реакций: движения в кольцевом коридоре и С-образного изгиба при электрической стимуляции. Показатели асимметрии этих реакций также не коррелировали между собой, а характер распределения показателей существенно различался. Отсутствие связи свидетельствует о различии механизмов, определяющих эти разные виды поведенческой асимметрии, у плотвы. Таким образом, полученные результаты указывают на то, что разные виды функциональной асимметрии слабо связаны между собой уже на ранних этапах эволюции позвоночных.



Литература

Извеков Е. И., Непомнящий В. А. Сравнение двух видов функциональной асимметрии у плотвы *Rutilus rutilus* (Teleostei: Cyprinidae) // Ж. эволюционной биохим. физиол. 2010. Т. 46. № 1. С. 59–65.

Костылев М. А., Малашинцев Е. Б. Корреляция асимметрии плечевого пояса у *Xenopus laevis* с асимметрией скелета конечностей // Докл. РАН. 2007. Т. 416. № 5. С. 709–712.

Михайлова Г. З., Павлик В. Д., Тирас Н. Р., Мошков Д. А. Корреляция размеров маутнеровских нейронов с предпочтением золотых рыбок поворачиваться вправо или влево // Морфология. 2005. Т. 127. С. 16–19.

Andresen D. R., Marsolek C. J. Does a causal relation exist between the functional hemispheric asymmetries of visual processing subsystems? // Brain and Cognition. 2005. V. 59. P. 135–144.

Andrew R. J. Origins of asymmetry in the CNS // Seminars in Cell and Developmental Biology. 2009. V. 20. P. 485–490.

Bisazza A., Dadda M., Cantalupo C. Further evidence for mirror-reversed laterality in lines of fish selected for leftward or rightward turning when facing a predator model // Behav. Brain Res. 2005. V. 156. P. 165–171.

Bradshaw J. L., Nettleton N. C. The nature of hemispheric specialization in man // Behav. Brain Sci. 1981. V. 4. P. 51–91.

Bryden M. P. L laterality: Functional asymmetry in the intact brain / New York : Academic Press, 1982. 319 pp.

Facchin L., Bisazza A., Vallortigara G. What causes lateralization of detour behaviour in fish? Evidence for asymmetries in eye use // Behav. Brain Res. 1999. V. 103. P. 229–234.

Heuts B. A. Lateralization of trunk muscle volume, and lateralization of swimming turns of fish responding to external stimuli // Behav. Processes. 1999. V. 47. P. 113–124.

Jacobs R. A. Kosslyn S. M. Encoding shape and spatial relations: The role of receptive field size in coordinating complementary representations // Cognitive Science. 1994. V. 18. P. 361–386.

Korn H., Faber D. S. The Mauthner cell half a century later: A neurobiological model for decision-making? // Neuron. 2005. V. 47. № 1. P. 13–28.



ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ САЙДЫ В ЗОНЕ ДЕЙСТВИЯ СОРТИРУЮЩЕЙ СИСТЕМЫ НА ПРОМЫСЛЕ ПУТАССУ В РЫБОЛОВНОЙ ЗОНЕ ФАРЕРСКИХ ОСТРОВОВ

И.Г. Истомин, В.А. Татарников, О.М. Лапшин,

ФГУП «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГУП «ВНИРО»),
Москва, Россия, fishing@vniro.ru

Введение. Правила рыболовства, предусматривающие обязательное применение сортирующих систем на траловом промысле путассу в рыболовной зоне Фарерских островов, были введены в 2007 г. Использование сортирующих систем вызвано стремлением фарерской стороны по возможности исключить или, по крайней мере, значительно снизить, при специализированном траловом промысле путассу, нежелательный прилов более ценных видов, в первую очередь сайды, а также скумбрии, окуня и др. По мнению российских рыбаков, ведущих промысел путассу в рыболовной зоне Фарерских островов, сортирующие системы, устанавливаемые в настоящее время на тралах, имеют низкую эффективность по отношению к видам прилова, в то же время значительно снижают уловы целевого вида за счет повышенного выхода из трала путассу через окна выхода сортирующей системы.

В 2008 году, в соответствии с решениями Смешанной российско-фарерской комиссии по рыболовству, была образована российско-фарерская рабочая группа специалистов по орудиям лова для оценки эффективности использования сортирующих систем российскими рыбопромысловыми судами на промысле путассу в рыболовной зоне Фарерских островов (ФРЗ).

Специалистами российско-фарерской рабочей группы, по результатам экспериментальных работ, был отмечен повышенный выход путассу в секции перед сортирующей решеткой в связи с повышенной турбулентностью в этой части траловой системы. Также российские специалисты отметили, что сайда с массой тела менее 2 кг может проходить через сортирующую решетку (Лапшин, Татарников, 2009; Lapshin et al., 2009).

Информация об использовании сортирующей решетки, полученная от российских рыбаков, свидетельствует о том, что вылов снижается, когда решетка применяется при облове больших концентраций путассу при их высокой плотности и может достигать 20–30%.

Для оценки эффективности работы конструктивных элементов сортирующей системы и наблюдением за поведением путассу и сайды, перед решеткой сортирующей системы был выполнен комплекс подводных видеонаблюдений.



Материал и методика. Промысловые эксперименты выполнялись на траулере М-0002 «Адмирал Шабалин», судовладелец ОАО «Мурманский траловый флот». Общие характеристики судна: длина наибольшая – 120.47 м; ширина наибольшая – 19.0 м; валовая вместимость – 7765 т; главный двигатель – 2Х2648 kW.

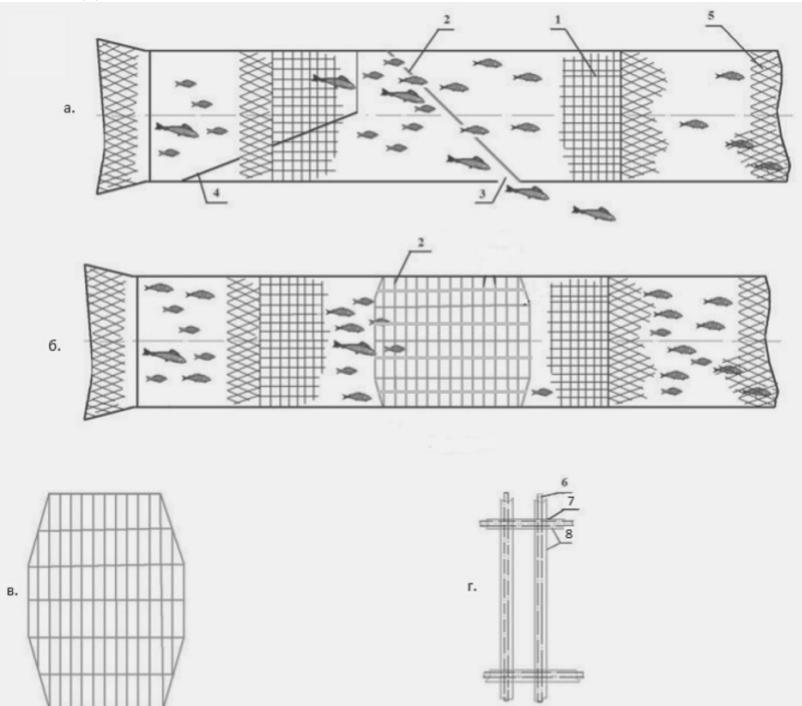


Рис. 1. Сортирующая система, используемая на тралах при промысле путассу в ФРЗ, изготовленная ООО «Севрыбпроект». а – вид сбоку, б – вид сверху, в – общий вид решетки, г – конструктивный элемент решетки. 1 – сетная часть сортирующей системы; 2 – решетка, 3 – окно выхода, 4 – подъемная панель, 5 – траловый мешок, 6 – вертикальная гибкая связь ячии решетки, 7 – горизонтальная гибкая связь ячии решетки, 8 – жесткие виниловые трубы.

Траулер был вооружен по промысловой схеме «Дубль», двумя разноглубинными тралами. Трал РК-274.8/2112 м пр. 2731-00 «Сириус Норд S» с траловым мешком 60.2 м и трал 240/1340 м «Матрица» с траловым мешком 60.5 м. Прибор контроля трала – Simrad FS 903.

На трал «Сириус Норд S» была установлена сортирующая система, изготовленная ООО «Севрыбпроект» (рис. 1).



Для проведения подводных видеонаблюдений использовался автономный подводный видеокомплекс, разработанный отделом рыболовства Фарерского морского исследовательского института и фирмой JT Electric (Фарерские острова). Комплекс состоит из двух герметичных боксов, в которых размещались источник электропитания, компактная видеокамера, фонарь подсветки и цифровое устройство для записи видеоизображения.

Установка видеокомплекса на сортирующую систему показана на рис. 2, общая схема расположения видеокомплекса на трале – на рис. 3.



Рис. 2. Установка автономного подводного видеокомплекса в секцию трала с сортирующей системой.



Рис. 3. Схема расположения подводного видеокомплекса на сортирующей системе.

Результаты и обсуждение. Анализ реакции сайды на элементы селективной решетки и сетную часть сортирующей системы, показал, что поведение сайды в зоне действия решетки в большей степени обуславливается стенкам сетного полотна (рис. 4). Попадая в зону установки селективной



решетки шириной 2–3 метра, сайда начинает реагировать не только на поток, но и на сетную часть сортирующей системы, так как последняя является зрительным ориентиром для нее. Сайда подходит к сетному полотну, может перемещаться вдоль него, и двигаться со скоростью буксировки трала продолжительное время. Как показали видеозаписи, время движения вблизи сетного полотна трала, на расстоянии 0,2–0,5 м от него при ориентации на поток по ходу движения трала может достигать 2–3 и более часов.



а

б

Рис. 4. Пространственное положение рыб, и их ориентация в зоне сортирующей системы: а – сайда, плывущая по ходу траления вблизи прутьев решетки; б – путассу, хаотично ориентированная перед селективной решеткой и окном выхода.

При наблюдении за поведением путассу, оказавшейся внутри трала, отмечено, что рыбы не проявляют реакции испуга почти до самой селективной решетки, также не отмечено заметной реакции рыб на светильник видеокамеры. Плотность скоплений путассу в зоне установки селективной решетки составляла, по визуальной оценке, до 40 экз./м³ (расстояние между рыбами от 0,2 до 0,3 м). Дистанция реагирования отдельных рыб на элементы селективной решетки равнялась 20–30 см. При ориентации рыбы головой в сторону раздражителя – дистанция реагирования уменьшалась.

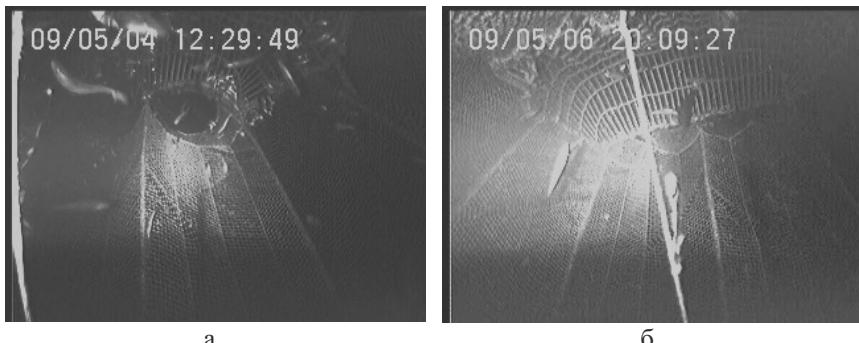
Проход путассу через прутья решетки происходил на всех участках поверхности решетки, но характер прохода был разным: одни рыбы совершили бросок в сторону приближающейся решетки и «проскачивали» через прутья, другие, лишь соприкоснувшись с прутьями, проходили сквозь них, резко развернувшись головой вперед. Эти рыбы быстро уходили в траловый мешок, а прошедшие через прутья хвостом вперед несколько секунд держались вблизи решетки (10–40 см) по ходу трала. Не отмечено случая ударов путассу о прутья решетки в момент прохождения сквозь нее.

Интенсивность прохода путассу сквозь решетку определяется плотностью скопления. Наблюдения за ориентацией путассу у сортирующей



решетки показали, что у нее нет четкой ориентации, как, например, у скомбрии и сайды. В основном экземпляры путассу были ориентированы хаотично. Путассу не обладает высокой скоростью плавания и не в состоянии двигаться со скоростью буксировки трала или быстрее, и, оказавшись вблизи прутьев решетки, рыбы активно стремятся пройти сквозь них дальше в траловый мешок. Случаев удара или прижатие путассу к прутьям решетки нами не наблюдалось. Это позволяет предположить практически отсутствие получения травм путассу при прохождении сквозь прутья решетки.

Анализ поведения сайды вблизи селективной решетки показал следующее. Чаще всего, сайда, попадая в зону действия решетки, разворачивается и ориентируется по ходу траления. Совершает несколько проходов вдоль решетки и, выбрав позицию в 1–1.5 м от окон выхода и в 0.5–1.0 м от нижней пласти трала, движется со скоростью траления до начала выборки трала (2–3 часа). Отмечались случаи обессиливания сайды, когда рыба, по истечению 1.5–2 часов движения по ходу трала, прижималась потоком к прутьям решетки на 10–20 секунд, затем с усилием отрывалась от них и обездвиженная выпадала в окно выхода сортирующей системы. Также отмечались случаи прохождения особей сайды сквозь селективную решетку в траловый мешок. При проведении серии тралений с селективной решеткой, когда перед решеткой была установлена вторая подъемная панель, сайда занимала позицию под подъемной панелью в 1–1.2 м от окон выхода и двигалась по ходу трала до окончания траления с явно выраженной оптомоторной реакцией. Вновь обловленные особи сайды, по мере подхода в зону действия селективной решетки, ориентировались головой по ходу движения трала и присоединялись к плывущим рыбам. По нашему мнению, необходимо окна выхода для сайды изготавливать на жесткой раме и располагать их в боковых пластиах на расстоянии 1.5–2.0 м перед селективной решеткой. Тогда сайда, ориентированная и плывущая по ходу трала, постоянно будет видеть окна выхода в боковых пластиах трала. Размеры окон выхода должны быть аналогичны существующим окнам выхода в нижней пласти сетной части сортирующей системы. Проведенные работы показали, что путассу выходит через окна выхода под воздействием гидродинамического потока, а не в результате целенаправленного движения рыб. При плотных концентрациях, путассу занимает все пространство перед селективной решеткой. Установка подъемной панели не исключает потери части улова путассу, обловленной тралом, через окна выхода (рис. 5).



а

б

Рис. 5. Форма окон выхода сортирующей системы: а – большое раскрытие окон выхода; б – малое раскрытие окон выхода после установки дополнительных оттяжек.

По результатам подводных видеонаблюдений было установлено, что работа применяемых сортирующих систем не является оптимальной по следующим причинам:

- закрепленные на трале селективные решетки могут деформировать сетную оболочку трала, что приводит к возникновению сетных «карманов», вследствие чего возникает сильная объячейка рыбы перед решеткой;
- свободное положение сетной кромки нижней пласти сортирующей системы перед нижней кромкой решетки приводит к образованию слишком большого отверстия для выхода прилова, в результате чего значительная часть улова целевого вида (путассу) выходит из трала;
- конструкция подъемной панели, которая может устанавливаться перед решеткой и ее оснастка влияют на эффективность использования сортирующей системы;
- конструкция и местоположение окон выхода определяют величину потерь улова путассу и эффективность выхода сайды из трала.

На основании выполненного анализа подводных видеоматериалов и результатов тралений выработаны рекомендации по оптимизации работы сортирующей решетки и ее применению:

- перед решеткой необходимо установить одну или две сетные подъемные панели «полужесткого типа» длиной около 300 см и шириной по горизонтальному раскрытию трала в месте крепления, передняя кромка панели должна плотно крепится к нижней пласти трала;
- расстояние от задней кромки подъемной панели до решетки должно составлять порядка 40 см,
- свободная (задняя) кромка подъемной панели должна соединяться с решеткой пятью оттяжками такой же длины (40 см); на решетке расстоя-



ние точек крепления оттяжек должна отстоять от нижней сетной пласти сортирующей системы на 60 см;

– свободную кромку сетной пласти сортирующей системы перед решеткой, также рекомендуется соединять с нижней кромкой решетки: по центру – оттяжкой длиной 10 см, и 2-мя боковыми оттяжками длиной 20 см;

– два окна выхода необходимо размещать в нижней части боковых панелей, ниже кромки подъемной панели.

Таким образом, подводные наблюдения за поведением рыб в зоне действия сортирующих систем показали, что существуют возможности улучшения конструкции сортирующей системы, как в части уменьшения потерь улова путассу за счет установки (двойной) подъемной панели, так и в части повышения эффективности выхода сайды за счет оптимизации конструкции окна выхода и его местоположения.

Литература

Oleg M. Lapshin, Kristian Zachariassen, Viacheslav A. Tatarnikov, and Jan Arge Jacobsen. Avoidance of unwanted bycatch in the blue whiting fishery in Faroese Fishing Zone by use of a sorting grid system // ICES Document CM 2009/M:20, 15 p.

Лапшин О.М., Татарников В.А. Результаты использования сортирующих решеток на промысле путассу в Фарерской рыболовной зоне в 2008 г. // Промышленное рыболовство: сборник научных трудов, посвященный 95-летию кафедры промышленного рыболовства ФГОУ ВПО КГТУ. Калининград: Изд-во ФГОУ ВПО «Калининградский государственный технический университет», 2009. С. 117–129.



МИГРАЦИИ И АДАПТАЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ НИЖНЕВОЛЖСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ СТЕРЛЯДИ

В.А. Калмыков, Р.П. Ходоревская

*Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
ФГУП «КаспНИРХ», Астрахань, Россия
chodor@mail.ru*

Стерлядь является единственным представителем среди осетровых Волжско-Каспийского рыбохозяйственного района, совершающим потамодромные миграции в нижнем течении реки Волги. Нарушение гидрологического режима Волги в меньшей мере отразилось на условиях существования нижневолжской популяции стерляди, населяющей ареал от плотины Волгоградского гидроузла до Каспийского моря. На этом участке реки стерлядь встречается повсеместно, образуя ряд устойчивых, пространственно обособленных группировок, приуроченных к зоне Волгоградского гидроузла, Каменномаярского, Черноярского, Цаган-Аманского нерестилищ, вершине дельты Волги, рукаву Бузан и Волго-Каспийскому каналу. На фоне резкого уменьшения промысловых запасов осетровых видов—белуги, осетра и севрюги, достигших критических величин, промысловый запас популяции нижневолжской стерляди находится в удовлетворительном состоянии и полностью формируется за счёт естественного воспроизводства. Стерлядь, по сравнению с другими видами осетровых, оказалась наиболее приспособленной к новым условиям жизни, что в значительной мере положительно отразилось на масштабах её воспроизводства и стабилизации численности.

Цель работы – на основе анализа структуры популяции, миграций и поведения рыб установить адаптационные особенности нижневолжской стерляди в условиях зарегулированного стока Волги.

После зарегулирования Волги каскадом ГЭС нижневолжская популяция стерляди оказалась репродуктивно изолированной от верхне- и средневолжской и стала занимать ареал нижнего течения Волги от плотины Волгоградского гидроузла до опреснённых вод Северного Каспия. В новых условиях существования устойчивые, пространственно обособленные концентрации стерляди в русле реки образовались на расстоянии 2, 102–112, 217, 295–304, 408–450, 462–490, 605–620 км ниже плотины Волгоградского гидроузла. Места концентраций рыб располагались на глубоких с хорошей проточностью участках реки. Крайне редко отмечена поимка стерляди в мелководных с быстрым течением протоках и её отсутствие в стоячих водоёмах с обильным развитием водной растительности. В этих скоплениях представлены рыбы всех возрастных классов – от сеголетков до половозрелых особей, с



половыми продуктами на различных стадиях зрелости. В каждом из районов установлены места зимовки, нагула и нереста.

Результатами проведённого ранее исследования было установлено, что видимое многообразие группировок стерляди в нижнем течении реки Волги, сводится к трём выраженным непрерывным рядам популяций (популяционный континуум) более низкого ранга. Волгоградская популяция населяет русло Волги от плотины Волгоградского гидроузла до Каменномаярского нерестилища, восточная дельтовая – вершину дельты Волги и ее рукав Бузан, западная дельтовая – Волго-Каспийский канал. Выделенные популяции имеют разные места обитания, отличаются значениями ряда морфологических и экологических параметров. Эти популяции, в значительной степени репродуктивно изолированы и нарушение воспроизводства одной из них не компенсируются за счёт мигрантов из других популяций. Так, рекомендуемый ежегодный отлов стерляди в объёме 10 т в 1986–1988 гг. у плотины Волгоградского гидроузла привел к значительному сокращению численности и масштабов естественного воспроизводства волгоградской популяции (в 6–100 раз), но не повлиял на численность и воспроизводство вида в вершине дельты Волги и Волго-Каспийском канале. В настоящее время для восстановления численности волгоградской популяции стерляди предложено ее искусственное воспроизводство.

Изучение поведенческих реакций, регулирующих механизмы покатной миграции молоди и взрослых рыб, нерестовой миграции производителей позволило выявить ряд причин, направленных на образование стерлядью стройной системы популяционного континуума. Исследования показали, что уже на ранних этапах развития у личинок стерляди происходит регуляция пассивной покатной миграции за счёт различного рода адаптаций, замедляющих скорость их передвижения. Миграция личинок начинается с конца мая и продолжается до середины августа, но для основного количества рыб (75–90%) характерен кратковременный, массовый скат в течение 20–30 суток. Основное количество личинок (86.5%) мигрирует в придонном слое воды, используя стрежневую часть русла, где они находят укрытие под неровностями нерестового субстрата. По нашему мнению, придонный образ жизни стерляди взаимосвязан и со спецификой её питания. Для основных кормовых организмов осетра и севрюги – гаммарид и мизид характерны вертикальные миграции, что обуславливает частые подъёмы этих видов в толщу воды. Спектр питания стерляди до 95% составляют личинки и куколки хирономид, ведущих донный образ жизни, что исключает высокую и частую амплитуду вертикальных миграций стерляди.



Таким образом, у молоди стерляди на ранних стадиях онтогенеза преобладают такие поведенческие реакции, которые направлены на давление активных элементов миграции – это миграция у дна реки, низкая амплитуда вертикальных всплыvаний, более продолжительная задержка личинок под нерестовым субстратом. Вследствие этого покатная миграция личинок стерляди имеет меньшую протяженность (от 45 до 160 км), по сравнению с анадромными видами. С переходом на активное питание (через 3–8 суток после вылупления) мальки стерляди полностью переходят к донному образу жизни и покатная миграция практически прекращается. Причиной ее относительно короткой покатной миграции, не достигающей моря, служит отсутствие механизма «нейтрализации» реореакции.

Результаты траловых съемок показали, что в отличие от осетра, севрюги и белуги молодь стерляди рассредоточивается по всему продольному профилю реки и образуют непрерывную цепь скоплений от плотины Волгоградского гидроузла до Каспийского моря. Значительные концентрации мальков зарегистрированы в зонах Каменоярского, Черноярского нерестилищ 0.78–3.0 экз./1000 м³, Волго-Каспийском канале 1.8–4.2 экз./1000 м³, а более мощные в вершине дельте Волги 3.6–6.9 и рукаве Бузан 2.4–42.6 экз./1000 м³. В каждом из районов обнаружены обособленные зимовальные концентрации сеголетков стерляди. Как правило, сеголетки образуют массовые скопления на глубинах 18–20 метров в естественном ложе русла реки, используя для зимовки различной величины углубления 1–1.5 метров неровной поверхности рельефа дна. Мечением установлено, что молодь от каждой популяции занимает определенный ареал и в период нагула придерживается относительно локальных районов, где совершают местные кормовые перемещения. Такое расселение молоди стерляди способствует максимальному использованию кормовой базы в нижнем течении реки Волги и обеспечивает благоприятные условия для достижения половой зрелости.

Образование локальных нагульных скоплений стерляди в зоне нерестилищ, вершине дельты Волги, Волго-Каспийском канале, где формируются преднерестовые концентрации производителей, во многом предопределяет дальнейший механизм реализации нерестовой миграции.

Миграция половозрелой стерляди происходит в течение всего биологического года и распадается на два явно выраженных периода: летне-осенний и весенний – с максимальными уловами в августе-сентябре и конце апреля – мае.

Нерестовая миграция стерляди летне-осеннего хода является двухшаговой и протекает в два этапа. На первом этапе стерлядь мигрирует с июля по сентябрь, с недоразвитыми половыми продуктами (III стадия



зрелости гонад) и высокой степенью депонирующейся жировой ткани в гонадах, мышцах. Эта стерлядь будет нереститься лишь весной следующего года, так как на завершение созревания половых желёз с III стадии до IV требуется один вегетационный период. По данным мечения гидростатическими метками производители стерляди во время летне – осенней миграции перемещаются на расстояние не более 100 км. Поздней осенью они прекращает миграцию, залегая на зимовальные ямы, а весной, поднявшись с мест зимовки, продолжают миграцию на нерестилища.

Второй этап нерестовой миграции протекает весной. Производители стерляди мигрируют в сжатые сроки (III-декада апреля, I, II декады мая) и характеризуются биологическим состоянием близким к нересту – повышенной степенью активности нейрогипофиза (Алтуфьев, Поленов, 1979), истощением запасов энергетических веществ в гонадах, мускулатуре, IV стадией половых продуктов. Среднесуточная скорость миграции относительно берега по данным телеметрических наблюдений составила 6.2 км/сут. С учётом продолжительности нерестовой миграции весной, стерлядь способна за этот период преодолевать около 150 км.

После зарегулирования стока Волги плотиной Волгоградского гидроузла нерест осетровых, в том числе и нижневолжской популяции стерляди, стал возможен лишь на нерестилищах, расположенных ниже плотины Волгоградской ГЭС, включая Сероглазовское нерестилище. На ниже расположенных участках реки нерест осетровых практически не происходит. Принимая во внимание миграционную способность производителей и места расположения нерестилищ, можно сказать, что короткие по протяжённости нерестовые миграции производителей, с различных нагульных площадей – Волго-Каспийского канала, дельты Волги и верхних плёсов реки, позволяют производителям максимально использовать все зоны действующих нерестилищ. При этом для мигрантов из Волго-Каспийского канала, дельты Волги, рукава Бузан, Цаган-Аманского нерестилища протяжённость нерестовой миграции остаётся не нарушенной и сохраняется в полном объёме. У стерляди, обитающей в средней и верхней зонах нерестовых гряд, традиционно сложившиеся нерестовые миграции прерываются плотиной. Данное препятствие приводит к накоплению и задержке половозрелых рыб на верхних плёсах реки (32.2% от улова) поскольку стерлядь, поднимаясь вверх по течению из средней зоны нерестилищ, пополняет численность производителей, обитающих у плотины Волгоградского гидроузла. Анализ гаметогенеза стерляди показал, что у производителей в верхней зоне нерестилищ отмечен высокий процент самок – 40% с нарушением развития ооцитов (от числа исследуемых особей), против 13% – из вершины дельты Волги. Задержка половозрелых рыб плотиной в период миграции, свидетельствует о вероятно-



сти существования до зарегулирования стока р. Волги большего континуума, остаток которого мы наблюдаем в нижнем течении реки Волги после сооружения Волгоградского гидроузла.

Взрослая стерлядь после нереста скатывается на места нагула. Для отнерестившихся рыб характерна растянутая по времени вплоть до сентября посленерестовая (покатная) миграция. Мечение отнерестившейся стерляди в верхней и нижней зонах нерестилищ, вершине дельты Волги и Волго-Каспийском канале показало, что площадь мест нагула производителей и личинок стерляди после ската с нерестилищ, для каждой группировки в отдельности невелика. Большинство особей (66.4–92.7%) придерживалось локальных районов нагула и только на границах ареала в зоне нерестилищ отмечено перекрывание мест нагула соседних группировок.

Поздней осенью, с понижением температуры воды до 5–7 °С, стерлядь прекращает миграции и образует предзимовальные концентрации. Места зимовки стерляди рассредоточены по всему руслу реки – от плотины Волгоградского гидроузла до Волго-Каспийского канала и их расположение совпадает с местами нагула отдельных группировок рыб.

Таким образом, на современном этапе популяционная структура стерляди нижней Волги представлена в виде популяционного континуума, состоящего из трех популяций более низкого ранга. В пределах ареала каждой популяции стерлядь в течение жизненного цикла совершает короткие кольцевые миграции, включающие: нагульные, нерестовые, зимовальные миграции и покатные миграции молоди и взрослых рыб. Устойчивость популяционной структуры обеспечивается малой протяженностью миграций, а также особенностями расположения кормовых биотопов и нерестилищ.



ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ: ОЦЕНКА РЫБАМИ ОБЪЕКТОВ ПИТАНИЯ ВНУТРИРОТОВОЙ РЕЦЕПЦИЕЙ

А.О. Касумян

Московский государственный университет им.М.В.Ломоносова, Москва,
Россия, alex_kasumyan@mail.ru

Несмотря на то, что пищевое поведение у рыб крайне разнообразно по своему проявлению, оно подчиняется ряду основных закономерностей (Павлов, Касумян, 1998). Пищевое поведение начинается с момента перехода рыб в рецептивную фазу, когда они, достигнув определенного уровня пищевой мотивации, готовы проявить адекватную реакцию на пищевые сигналы любой модальности. Рецепция сигнала приводит рыб в состояние пищевого возбуждения, быстро сменяющееся пищевым поиском – наиболее яркой, эффектной и разнообразной по проявлению фазой пищевого поведения. Последняя фаза, консуматорная, начинается с момента обнаружения объекта и включает предварительную и окончательную оценку пищевой пригодности добычи, а в некоторых случаях – подготовку объекта к заглатыванию. Заканчивается фаза потреблением или отверганием схваченной добычи. Если насыщения не происходит, то рыбы вновь переходят в рецептивную фазу, если же оно достигнуто, то наступает фаза покоя. Поведение тестирования рыбами схваченной добычи и формирование решения о заглатывании или об отказе от потребления основано на информации, поступающей от внутриротовых рецепторов, прежде всего вкусовых и тактильных. Поведение рыб, связанное с завершающей сенсорной оценкой пищевого объекта, ранее не являлось предметом специальных исследований, поэтому в работах по пищевому поведению эпизодически отмечались лишь некоторые его особенности.

Наши наблюдения за питанием многих видов рыб показали, что заглатывание добычи или окончательный отказ от ее потребления редко происходит после однократного внутриротового тестирования. Чаще всего пищевой объект подвергается многократным отверганиям и повторным схватываниям. Таким образом, структура поведения внутриротового тестирования довольно простая и состоит из последовательности элементарных циклов «схватывание-удержание-отвергание», разделяемых интервалами времени от последнего отвергания объекта до его очередного схватывания.

В литературе также встречаются упоминания, что рыбы во время питания могут схватывать жертву по нескольку раз. Например, это отмечается для пищевого поведения зоопланктофагов, захватывающих своих жертв поштучно, для хищных рыб-ихтиофагов, в частности, для щуки *Esox lucius*, которая, перехватывая объект, добивается определенной его



ориентации перед заглатыванием. Время, затрачиваемое рыбами на такие манипуляции с пищевым объектом некоторыми авторами обозначается как *handling time* (иногда под этим термином понимают время, которое рыбы тратят не только на манипуляции с объектом питания, но и на его обнаружение и преследование). Отмечается, что трехглые колюшки *Gasterosteus aculeatus* при питании планктонными объектами гораздо чаще отвергают и повторно схватывают крупную добычу, а с мелкой они поступают более решительно. Такое поведение – отвергание схваченной пищи, назвали *spitting behaviour*. Оказалось, что у трехглой колюшки оно зависит не только от размера жертвы, но и от присутствия рядом с питающейся рыбой другого партнера по группе питающихся особей. Более удачливая в охоте рыба в такой ситуации реже отвергает добычу и пытается заглотить ее с первого раза, даже если она для нее крупновата. Ротан *Percottus glehnii* чаще демонстрирует *spitting behaviour*, когда хватает головастиков серой жабы *Bufo bufo* и гораздо реже, если хватает головастиков лягушек *Rana* (Мантейфель, Решетников, 2001).

Несмотря на то, что *spitting behaviour* характерно для многих рыб, особенности этого поведения не исследованы. Не ясно как оно организовано, чем и насколько сильно различается у разных рыб, от чего зависит, как формируется и т.п. Некоторые из этих вопросов решались нами попутно при проведении работ по изучению вкусовых предпочтений рыб, для выяснения других потребовалось проведение специальных экспериментов.

Обнаружено, что число элементарных циклов поведения внутриторового тестирования пищевого объекта («схватывание-удержание-отвергание»), совершаемых рыбами при питании, широко варьирует и может быть довольно большим (например, 15–16 и более у леща – Исаева, 2007). Разные виды рыб в разной мере склонны проявлять повторные схватывания. Речные и другие рыбы, живущие на потоке, и рыбы с плохим зрением, совершают повторные схватывания относительно редко. Биологический, адаптивный смысл такого стереотипа вкусового поведения вполне понятен: отвергание уже схваченного объекта может закончиться его потерей из-за сноса потоком, а у рыб с низким развитием зрения – потерей из-за трудностей повторного обнаружения объекта. Рыбы лимнофильного комплекса совершают повторные схватывания пищевого объекта чаще.

Число повторных тестирований объекта зависит от вкусовой привлекательности объекта. Эта связь разнообразна по своему проявлению и может быть положительной и отрицательной, линейной или более сложной. Наиболее распространенный случай – это куполообразная кривая, когда рыбы наиболее часто повторно тестируют объекты с невыраженными или со слабо выраженными вкусовыми свойствами, а объекты с высоко привлекательным или резко неприятным вкусом заглатываются



или окончательно отвергаются после 1–2 тестирований. Влияние на повторные схватывания объекта его тактильных (механосенсорных) свойств остается невыясненным.

Исследование динамики тестирования пищевых объектов выявило ряд важных особенностей. Было обнаружено, что удержания объекта не равнозначны по длительности: первое удержание всегда наиболее продолжительное, а все последующие значительно короче и их длительность закономерно снижается. По-видимому, первое знакомство с объектом и оценка его сенсорных свойств наиболее важная для принятия рыбами решения о соответствии или несоответствии пищевым потребностям особи. Длительность интервалов между схватываниями более или менее одинакова. Это то время, по-видимому, требуется на восстановление чувствительности внутриторовых рецепторов. Известно, что вкусовые рецепторы относятся к быстро адаптирующимся и эффективность вкусовых раздражителей для них сохраняется относительно короткое время. Такими же свойствами обладают и некоторые механорецепторы.

Длительность вкусового тестирования объекта не является некой одинаковой для всех видов рыб величиной. Этот параметр вкусового ответа варьирует в широких пределах. Первое удержание и суммарное время пребывания объекта в ротовой полости рыб в течение всей процедуры тестирования обычно менее продолжительно у речных рыб и у рыб с хорошим развитием зрения и гораздо длительнее у питающихся бентосом донных и придонных рыб. Хотя, в этом правиле много исключений. Длительного первого и суммарного удержания объекта – это два хорошо коррелирующих параметра, которые тесно связаны и с вкусовыми свойствами объекта. У некоторых видов эта связь положительная, когда объекты с привлекательным вкусом удерживаются рыбами дольше, чем менее с менее привлекательным. Такая связь проявляется не на всем диапазоне возможных значений вкусовой привлекательности. Например, первое и суммарное удержание объектов с максимальным уровнем вкусовой привлекательности у многих рыб очень короткое.

Суммарная длительность удержания объектов зависит и от числа повторных схватываний объекта. С увеличением числа повторных схватываний наблюдается быстрый рост суммарной длительности удержания объекта, но затем рост замедляется, что указывает на существование некоторого отрезка времени, за пределы которого рыбы редко выходят при распознавании вкусовых качеств объекта и реализации вкусового ответа. У рыб это время составляет несколько секунд или десятков секунд и редко больше. Минимальное время, требуемое рыбами на тестирование свойств пищевых объектов и реализацию негативного поведенческого ответа (отказ от потребления), как показали опыты на гольяне *Phoxinus*



phoxinus, варьирует от 250 до 400 мс и не зависит от вкусовых качеств объекта. Это время суммирует длительность многих процессов от собственно рецепции сигнала рецепторами ротовой полости и проведения информации в мозговые центры, до ее анализа, формирования решения и реализации поведенческого акта.

Внутриротовое тестирование любого схваченного рыбами пищевого заканчивается его потреблением или отказом от заглатывания. Соотношение долей потребленных и отвергнутых пищевых объектов одного и того же качества является основным показателем их привлекательности для рыб. Сравнение опытов, завершившихся потреблением рыбами искусственного пищевого объекта (гранулы корма) и опытов, в которых такие же объекты были отвергнуты, показало, что их тестирование происходит по-разному. Так, усатый голец *Barbatula barbatula* в опытах, закончившихся потреблением объекта, в 3–4 и более раз дольше удерживал гранулу после первого схватывания и суммарно за всё время опыта. Причем эта особенность проявлялась для всех типов гранул независимо от вкусовой привлекательности содержащегося в ней вещества. Повторные схватывания происходили примерно в 1.5 раза чаще в опытах, в которых гранулы рыбами поедались, но эти отличия проявлялись не для всех типов гранул. Такой же характер отличий опытов с потреблением и с отверганием корма выявлен у линя *Tinca tinca*, у карпа *Cyprinus carpio* и у других исследованных рыб.

Эти результаты дают основание предположить существование у рыб двух разных поведенческих стереотипов тестирования свойств пищевых объектов. Длительное первое удержание схваченного объекта с большой вероятностью указывает на то, что объект будет потреблен рыбой, даже после возможных, но немногочисленных повторных схватываний. Короткое первое удержание пищевого объекта и большое число промежуточных отказов и повторных схватываний служит признаком, указывающим на то, что в итоге рыба откажется от потребления. Еще одним отличием между опытами с потреблением или с отказом от гранулы, является время, затраченное рыбами на определение свойств гранулы и реализацию принятого решения. В первом случае общее время тестирования (сумма длительности всех фаз реакции от момента внесения гранулы и до завершения опыта) значительно больше (у карпа в 2 и более раз), несмотря на меньшее число повторяющихся элементарных циклов тестирования «схватывание–удержание–отвергание». Предполагается, что решение о заглатывании или отвергании пищевого объекта формируется у рыб рано, еще во время первого схватывания, т.е. при первой оценке свойств объекта, которое обычно бывает наиболее длительным.



Оценка пригодности пищи и принятие животным решения о ее потреблении представляет собой результирующую сенсорной интеграции разномодальных информационных потоков. У рыб формирование такого решения происходит не только на основе информации, поступающей от внутриротовых вкусовых рецепторов, но и от расположенных здесь рецепторов соматосенсорной системы, прежде всего тактильных. Известно, что текстурные характеристики пищевых объектов могут влиять на их потребление и приводить к селективному выбору рыбами тех, которые обладают оптимальными текстурными качествами. Получены первые данные, ясно указывающие, что завершающий этап пищевого поведения рыб может протекать по одному из двух приведенных выше стереотипов независимо от того, какая из внутриротовых сенсорных систем, вкусовая или тактильная, является ведущей в решении рыб о потреблении или отказе от схваченного пищевого объекта.

Работа осуществлена при поддержке РФФИ (проект 10-04-00349), Программы «Университеты России» (проект № 2.1.1.3267), Программы «Ведущие научные школы» (заявка НШ-3231.2010.4) и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (Госконтракт № 02.740.11.0280).

Литература

Исаева О.М. 2007. Вкусовые предпочтения и вкусовое поведение карповых рыб: Автореф. дис. канд. наук. М.: Московский государственный университет, 25 с.

Мантелейфель Ю.Б., Решетников А.Н. 2001. Избирательность потребления хищниками головастиков трех видов бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. Т. 62. №2. С. 150–156.

Павлов Д.С., Касумян А.О. 1998. Структура пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 123–136



ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ УСАТОГО ГОЛЬЦА *BARBATULA BARBATULA*

А.О. Касумян, С.С. Сидоров

Московский государственный университет, им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, alex_kasumyan@mail.ru

Усатый голец *Barbatula barbatula* относится к представителям большой группы рыб разной систематики, у которых вкусовые почки располагаются не только в ротовой полости, но и на внешней поверхности тела, на усах и плавниках. Эта особенность делает усатого гольца удобным объектом для изучения различных аспектов вкусовой рецепции. Целью настоящей работы было выяснение соотношения спектров чувствительности, обеспечиваемых наружными и ротовыми вкусовыми рецепторами, а также изучение поведения, связанного с вкусовым тестированием качеств кормовых объектов. Такое поведение, опосредуемое наружными вкусовыми рецепторами, у рыб остается полностью неисследованным. В задачи работы входило также исследование роли сенсорных образований, располагающихся на усах, в определении усатым гольцом экстраоральной и интраоральной вкусовой привлекательности пищевых объектов.

Опыты выполнены на половозрелых одиночных особях усатого гольца длиной 65–90 мм. Для экспериментов были использованы интактные особи, а также рыбы через 6 мес после ампутации усов (2-х пар усов на конце рыла и 1 пары усов в углах рта). В ходе опыта визуально регистрировали число схватываний поданной гранулы, продолжительность её удержания при первом схватывании и суммарно за всё время опыта, а также потребление. Проводили также визуальную оценку частоты касаний гранулы и длительности тактильного контакта. Точное число касаний гранулы подсчитывали только в тех опытах, в которых рыбы после одного или нескольких касаний гранулу не схватывали. Опыты, в которых касание рыбой гранулы не наблюдали, не засчитывали. Всего использовали 27 типов гранул: контрольные гранулы, гранулы с экстрактом личинок хирономид, гранулы со свободными аминокислотами (21 аминокислота, L-стереоизомеры) и с 4 классическими вкусовыми веществами. Размер гранул: длина 4.0 мм, диаметр 1.35 мм. Количественным критерием вкусовой привлекательности гранул, опосредуемой экстраоральной вкусовой рецепцией была доля (%) опытов, в которых происходили схватывания гранул, от числа опытов с касаниями гранулы; для интраоральной вкусовой рецепции – доля (%) опытов, в которых гранула была потреблена, от числа опытов, в которых происходило схватывание гранулы. Статистический анализ результатов осуществлён с использованием критерия χ^2 и *t*-критерия Стьюдента.



Связь между отдельными признаками оценивали с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена (r_s).

ИНТАКТНЫЕ РЫБЫ. Внесение в аквариум агар-агаровой гранулы не вызывает у рыб усиления пищевой поисковой активности. Часто рыбы не замечали внесённую гранулу и не реагировали на неё (такие предъявления не засчитывались). Рыбы реагировали на гранулу лишь в том случае, если она опускалась на дно аквариума в нескольких сантиметрах от их головы. После небольшого периода выжидания (несколько секунд) рыба энергично бросалась с направленными вперёд усами так, что гранула часто оказывалась между ними вблизи рта. Приблизившись вплотную к грануле, коснувшись её усами, а иногда верхней или нижней поверхностью головы, рыба могла помещать усы на гранулу или охватывать её ими и оставаться в таком положении в течение нескольких секунд или проплывать с гранулой небольшое расстояние, после чего теряла её. Касание гранулы было элементом, всегда предваряющим схватывание, после которого гранула оказывалась в ротовой полости рыбы. Однако касание не всегда приводило к схватыванию, и после достаточно продолжительного контакта или удержания гранулы усами или после неоднократных касаний рыбы могли отказываться от схватывания гранулы и уходить. Наблюдались быстрые отказы от схватывания, когда короткое по времени лёгкое касание усами приводило к резкому уходу рыбы в сторону и к потере ею всяческого интереса к грануле. Изредка наблюдались случаи, когда рыбы схватывали гранулу не со дна, а в толще воды во время медленного опускания гранулы вниз вблизи от рыбы. Но и в таких случаях рыбы не схватывали гранулу без предварительного касания усами. Схваченную гранулу рыбы либо заглатывали, либо отвергали, после чего могли сразу же схватывать ее повторно до нескольких раз в течение опыта. При окончательном отказе от гранулы рыба теряла интерес к ней, уходила в другую часть аквариума и к грануле не возвращалась. Продолжительность опыта в среднем не превышала 2–3 мин.

Классические вкусовые вещества, за исключением сахарозы, подавляли схватывание рыбами гранул. Наиболее сильным негативным действием обладала лимонная кислота. Однократное касание гранулы с лимонной кислотой вызывало резкий уход в сторону, возвращение рыб и повторные схватывания таких гранул наблюдалось крайне редко. Ни одна из схваченных гранул с лимонной кислотой рыбами не была потреблена. Почти в 2 раза меньше, чем контрольные гранулы, рыбы потребляли гранулы с хлоридом кальция, тогда как хлорид натрия и сахароза такое действие не оказывали. Гранулы с лимонной кислотой и с хлоридом кальция не только реже повторно схватывались рыбами в опыте, но и короче по



времени удерживались ими в ротовой полости. Это было особенно характерно для гранул с лимонной кислотой.

Большинство свободных аминокислот (19 из 21) достоверно снижали схватывание рыбами гранул. Наиболее сильным такое действие было у цистеина, глутаминовой и аспарагиновой кислот, гранулы с которыми рыбы после касания схватывали крайне редко. Краткое (доли секунды) касание усами гранулы с цистеином вызывало у рыб мгновенный ответ, напоминающий реакцию на ожог – резкое движение в сторону, часто переходящее в бурное плавание по аквариуму. Ответы рыб на касание гранул с глутаминовой и аспарагиновой кислотами были похожими, но менее интенсивными. Негативная реакция на гранулы с фенилаланином, тирозином, изолейцином, валином, аспарагином, треонином, триптофаном, норвалином была слабой, но наблюдалась при большинстве касаний. Наиболее длительные контакты с гранулой (до десятков секунд, иногда свыше 1 мин) наблюдали в опытах с глутамином, метионином, лизином, тирозином, аспарагином, серином и гистидином. При этом схватывание гранулы в опытах с этими аминокислотами могло и не происходить. Касания усами гранул, содержащими лейцин, были короткими, тогда как гранулы с аланином рыбы могли усами охватывать и относительно долго удерживать. Похожие по длительности контакты с гранулой были в опытах с пролином, аргинином и глицином.

В отличие от большинства аминокислот, аланин и пролин значимо не отличались от контроля по доле опытов, завершившихся схватыванием гранулы. Охотнее, чем в контрольных опытах, рыбы после касаний схватывали только гранулы с экстрактом личинок хирономид (около 100%). Экстракт личинок хирономид был также единственным вкусовым раздражителем, который достоверно повышал потребление гранул. Аминокислоты, обладавшие таким же действием, не выявлены. Большинство из аминокислот (14) не оказывали значимого влияния на потребление рыбами гранул, остальные аминокислоты (7) приводили к достоверному снижению потребления гранул.

Многие из аминокислот, снижавших потребление гранул, вызывали уменьшение числа повторных схватываний и сокращали длительность удержания гранулы в ротовой полости. Наиболее сильным такое действие было у цистеина в единственном опыте, когда гранула была схвачена: отвергнув гранулу после рекордно короткого по времени удержания во рту, рыба от повторного её схватывания отказалась. Несколько слабее, чем у цистеина, но значительно сильнее, чем у остальных аминокислот, такое действие было и у глутаминовой кислоты. Дольше, чем контрольные, удерживались рыбами после первого схватывания и сум-



марно в течение всего опыта гранулы с экстрактом личинок хирономид и с аланином (суммарное удержание).

Сравнение опытов, завершившихся потреблением гранулы и опытов, закончившихся отказом от потребления обнаружило значительное их отличие. Наиболее сильно они различались по длительность удержания рыбами гранул после первого схватывания и суммарно за всё время опыта. Эти показатели в опытах с потреблением у всех типов гранул были выше, как правило, в 3–4 раза и более. Отличия по числу повторных схватываний гранулы в опытах, которые завершились потреблением гранулы, и в опытах, закончившихся отказом рыб от потребления, менее выражены и проявляются не для всех типов гранул. В целом, повторные схватывания происходили примерно в 1.5 раза чаще в опытах, в которых гранулы рыбами поедались.

РЫБЫ ПОСЛЕ ЧАСТИЧНОЙ ЭКСТРАОРАЛЬНОЙ ВКУСОВОЙ И ТАКТИЛЬНОЙ ДЕПРИВАЦИИ. Удаление усов не оказывало заметного влияния на фоновое поведение рыб. Лишенные усов рыбы, подплывая к грануле, касались ее головой одним или несколькими легкими толчками (В опытах на оперированных рыбах использовали 5 типов гранул – с аланином, лизином, цистеином, экстрактом хирономид и контрольные). Потеряв гранулу, рыбы могли повторно ее отыскивать, поворачиваясь головой в стороны. Длительный контакт с гранулой у интактных рыб наблюдали редко. Гранулу схватывали после одного или нескольких предварительных касаний, результативность схватываний была ниже, чем у интактных рыб (количественные оценки результативности бросков не проводили). После касаний интактные и оперированные рыбы могли уйти от гранулы и повторно к ней не возвращаться.

Процент опытов, в которых за касанием гранулы следовало схватывание, а также процент потребления гранул у интактных и депривированных рыб практически совпадает для всех 5 типов гранул. Для большинства типов гранул статистически не отличаются величины и других параметров. Достоверные различия выявлены только при сравнении длительности удержания гранул с экстрактом хирономид и доли опытов, в которых происходило схватывание контрольных гранул. Кроме того, у депривированных рыб не обнаружено значимых различий между числом опытов со схватываниями гранул с аланином и контрольных гранул, тогда как у интактных рыб это различие были высоко достоверными ($p < 0.001$).

При сравнении ответов рыб в опытах, завершившихся потреблением гранулы, и в опытах, закончившихся отказом рыб от ее потребления, были выявлены различия в продолжительности удержания рыбами гранул после первого схватывания и суммарно за все время опыта. Они были



выше в 2–3 и более раз в опытах с потреблением. Значимые отличия по числу повторных схватываний гранулы не обнаружены.

Таким образом установлено, что большинство аминокислот (19) и некоторые из классических вкусовых веществ являются для усатого гольца супрессантами, то есть достоверно снижают схватывание искусственных гранул. Такое действие наиболее характерно для цистеина, глутаминовой, аспарагиновой и лимонной кислот. Число детеррентных стимулов среди использованных веществ меньше, чем супрессантов. Позитивными вкусовыми свойствами обладает только водный экстракт хирономид. Остальные вещества не имеют выраженных вкусовых свойств. Касание гранулы усами является обязательным элементом поведения тестирования рыбами свойств гранул, всегда предваряющим схватывание. Выяснено, что дальнейшее развитие пищевого поведения рыб происходит по одному из двух возможных стереотипов тестирования рыбами вкусовых свойств пищевых объектов. Выявленные поведенческие стереотипы реагирования отличаются по числу совершаемых рыбой манипуляций с пищевым объектом (отверганий и повторных схватываний) и по длительности его удержания. Выбор стереотипа определяется экстраоральной вкусовой привлекательностью пищевого объекта для рыб. Выяснено также, что частичная потеря наружных вкусовых рецепторов и вызванный этим сенсорный дефицит не приводят к каким-либо заметным нарушениям способности рыб оценивать вкусовые свойства пищевых объектов и принимать адекватное решение об их схватывании или игнорировании, захватывании или отказе от потребления. Экстирпация усов не влияет на пищевое поведение, связанное с определением рыбами вкусовых качеств гранул и полностью сохраняет в его ритуале обязательное предварительное обследование пищевого объекта с помощью наружной вкусовой рецепции. Предполагается, что наружные вкусовые почки, имеющие разную локализацию, в равной мере способны обеспечивать предварительную оценку рыбами вкусовых свойств объекта. После экстирпации усов у рыб снижается результативность в схватывании гранул, что указывает на важную роль тактильной рецепции в определении места положения пищевого объекта и в обеспечении точности охотничьего броска у рыб со слабым развитием зрения.

Работа осуществлена при поддержке РФФИ (проект 10–04-00349).



ТРОФИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ РАННЕЙ МОЛОДИ КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KISUTCH* И МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS*

Е.А. Кириллова, П.И. Кириллов, Д.С. Павлов

Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, ekirillova@sevin.ru

Покатная миграция молоди рыб проявляется в массовом перемещении особей вниз по течению. Принято считать, что эта миграция является одной из форм нагульных миграций. Основной причиной возникновения покатных миграций молоди рыб, в том числе лососёвых, в эволюционном аспекте выступает недостаток пищи в районах нереста производителей (Шмидт, 1947; Павлов, 1979 и др.). Однако, непосредственные экологические причины и механизмы покатных миграций, связанные с питанием, у лососёвых рыб до сих пор слабо изучены.

Закономерно предположить, что механизмы реализации покатных миграций во многом определяются так называемым трофическим фактором, включающим в себя условия и особенности питания рыб (состав пищи, обилие и доступность корма, внутри- и межвидовую конкуренцию, накормленность, пищедобывательное и оборонительное поведение). В данной работе мы остановимся на трофических механизмах покатной миграции только молоди первого года жизни (сеголетков) кижуча *Oncorhynchus kisutch* и микижи *Parasalmo mykiss*. Эти виды имеют длительный пресноводный период жизни, в течение которого совершают неоднократные покатные миграции. Сеголетки были выбраны потому, что именно в это время, на ранних этапах онтогенеза определяется жизненная стратегия рыб и, соответственно, масштаб миграций в последующие периоды жизни.

Сбор материала проводился в рамках многолетней экспедиции МГУ–ИПЭЭ РАН по исследованию биологии и жизненной стратегии лососёвых в реках Камчатки. Материал для данной работы собран в реках Ут-холок (северо-западная Камчатка) и Коль (западная Камчатка). Цель работы – выявление трофических механизмов покатной миграции кижуча и микижи в первый год жизни.

Молодь многих видов рыб уже на ранних этапах онтогенеза совершает первичное расселение, которое осуществляется в форме покатной миграции. Таким образом, рыбы осваивают трофическую часть своего ареала. Однако далеко не вся молодь совершает миграции. Среди сеголетков кижуча и микижи в период первичного расселения происходит разделение на две фенотипические группировки: покатников и непокатных особей (Кириллов и др., 2007; Кириллова, 2008; Павлов и др., 2010). К группировке покатников относятся рыбы, которые в тёмное время суток выходят из



прибрежья в поток, и совершают покатную миграцию. К непокатной группировке относятся рыбы, остающиеся в прибрежье круглосуточно. В дневное время, когда покатная миграция не происходит, в прибрежье представители обеих группировок находятся совместно (далее совокупность покатных и непокатных рыб будем называть «прибрежными»). Это разделение носит временный характер и отмечается только в период покатной миграции, который у сеголетков кижучка длится с III декады июня по II декаду июля; у микижи – с III декады июля по I декаду августа.

Прибрежные сеголетки кижучка и микижи в период первичного расселения характеризовались высокой вариабельностью длины тела. Длина покатников, напротив, находились в более узком диапазоне значений, и их вариабельность была невысока. Покатники были в среднем мельче прибрежных особей (табл. 1) и их средняя масса была меньше.

Табл. 1. Длина (AC , мм) сеголетков кижучка и микижи в период первичного расселения

Вид и дата сбора материала	Покатники	Прибрежные
Кижуч 09–12.07.2006	32.7 ± 1.4 [49] 28.0–34.0 (4.3)	35.1 ± 3.6 [47] 29.0–47.0 (10.1)
Кижуч 16–17.07.2008	29.1 ± 2.1 [64] 24.5–36.0 (7.2)	33.3 ± 4.4 [69] 27.0–45.5 (13.4)
Микижа 25–26.07.2006	30.0 ± 1.1 [50] 28.0–33.0 (3.5)	30.6 ± 1.6 [50] 27.0–33.5 (5.1)

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, в квадратных скобках – число рыб, экз.; под чертой – пределы варьирования показателя, в круглых скобках – коэффициент вариации показателя, %

Индексы наполнения желудка (ИН) прибрежных особей кижучка и микижи в среднем были значительно более высокими, чем у покатных особей (рис. 1). До 35% покатников имели пустые желудки, у остальных остатки пищи были в пилорическом отделе желудка. У всех покатников в большом количестве пища присутствовала в кишечнике. В отличие от покатников у всех прибрежных особей желудки в кардиальном и пилорическом отделах были заполнены пищей. Из всего вышесказанного можно сделать вывод, что покатные сеголетки кижучка и микижи во время миграции ночью не питаются.

Спектры питания (%), по массе) покатных и прибрежных сеголетков также различаются, причем у прибрежных сеголетков спектры питания были значительно шире (рис. 2). В питании покатных сеголетков кижучка преобладали экзувии личинок и куколок хирономид (47%), а также имаго воздушных и амфибиотических насекомых (40%).

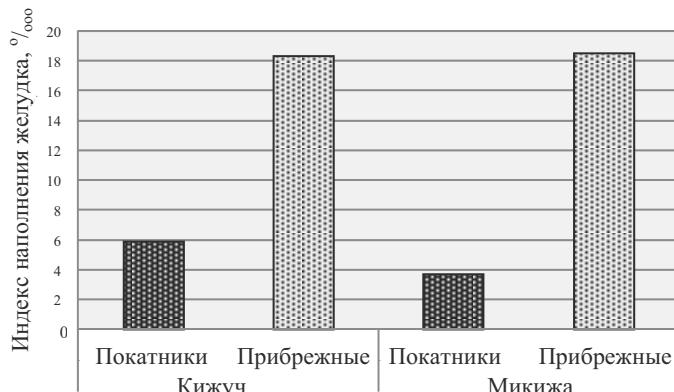
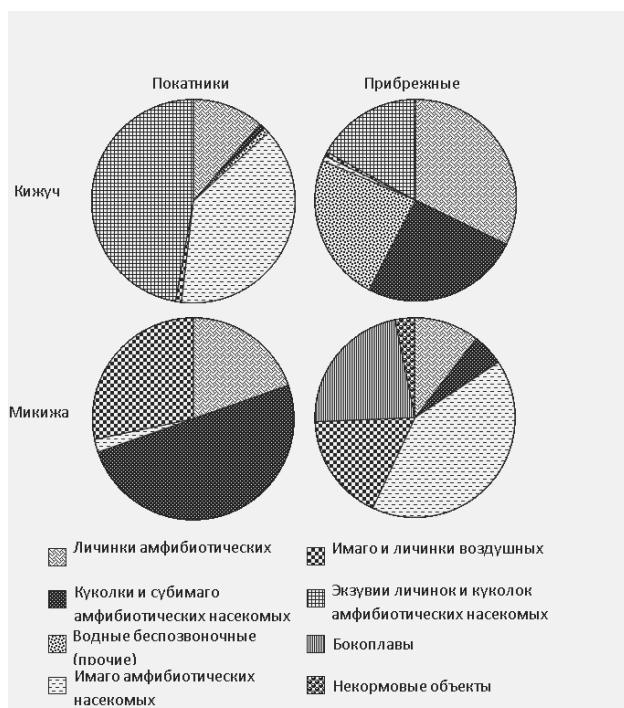


Рис. 1. Средние значения индексов наполнения желудка у покатных и прибрежных сеголетков кижучка и микижи



Спектры питания (%) по массе) покатных и прибрежных сеголетков кижучка и микижи



Прибрежные особи потребляли целых личинок, куколок и субимаго амфибиотических насекомых (58%), а также прочих водных беспозвоночных (24%). В составе пищевого комка скатывающихся сеголетков микижи доминировали личинки и куколки амфибиотических насекомых (70%), преимущественно хирономид, а прибрежные особи потребляли в основном имаго наземных и амфибиотических насекомых (52%) и мелких бокоплавов (22%).

Анализ питания прибрежных сеголетков кижуча в дневное время показал, что, несмотря на совместное пребывание в одном биотопе, группа рыб, с размерными характеристиками соответствующими покатникам, отличается накормленностью и спектрами питания от рыб, которые с большой вероятностью останутся ночью в прибрежье – «резидентов». У первых ИН и спектры питания соответствуют таковым уочных покатников (Кириллова, Кириллов, 2010).

Выявленные различия в накормленности и в спектрах потребляемых кормовых объектов, очевидно, являются следствием иерархических взаимоотношений среди прибрежных рыб и обусловлены доминирующим положением особей, уже занявших индивидуальную территорию – «резидентов». «Резиденты» питаются в пределах занятых ими типичных для своего вида индивидуальных нагульных территорий: сеголетки кижуча – внутри своего участка в прибрежных заливах, как в толще воды, так и на дне; сеголетки микижи – в прибрежном мелководье со слабым течением на поверхности и в толще воды. Благодаря доминирующему положению они имеют возможность избирательного питания полноценным кормом и быстро растут. Менее крупные особи, соответствующие по своим размерам покатникам, являясь субдоминантами, подвергаются вытеснению с уже занятых «резидентами» типичных для этих видов нагульных участков. Соответственно они вынуждены питаться вне их пределов: сеголетки кижуча – на границе с транзитным течением в толще и на поверхности воды, сеголетки микижи – преимущественно на дне и реже в толще воды и на её поверхности. Очевидно, это способствует достижению ими т.н. «миграционного состояния», что подтверждается различием липидных статусов покатных и прибрежных сеголетков кижуча и микижи (Павлов и др., 2010). В частности, покатники обоих видов рыб, по сравнению с прибрежными сеголетками, имели более низкий уровень холестерина. Мы предполагаем, что это связано с тем, что в скате, как это уже указывалось выше, участвуют рыбы, вытесняемые конкурентами из прибрежья. Соответственно, они находятся в стрессовом состоянии: известно, что при стрессе холестерин интенсивно расходуется (Юдаев и др., 1976).

Полученные материалы по первичному расселению сеголетков кижуча и микижи убеждают, что покатники являются отдельной фенотипиче-



ской группировкой, характеризующейся определенным размерным составом, липидным статусом, особенностями питания и поведения.

Трофические механизмы реализации покатной миграции сеголетков кижуча и микижи можно представить следующим образом. Первичное расселение сеголетков после выхода из нерестовых бугров осуществляется в пределах речной системы с целью освоения нагульных территорий и занятия индивидуальных участков. В данном случае механизмом, запускающим процесс покатной миграции, может являться не столько недостаток корма на нерестилищах, сколько невозможность его добыть из-за того, что подходящие кормовые участки уже заняты ранее вышедшими из гнёзд особями. Сеголетки, которым в дальнейшем не удастся занять подходящую территорию, по-видимому, обречены на гибель. В том числе они выедаются хищниками, роль которых отметим отдельно.

Сеголетки кижуча и микижи являются не только потребителями определённых кормовых организмов, но и потенциальными жертвами крупной молоди лососёвых рыб – т.е. средним компонентом «триотрофа» (Мантефель, 1960). Проявления пищедобывающего, оборонительного и миграционного поведения у них тесно связаны – питание происходит в светлое время суток, миграция в тёмное время. Приуроченность покатной миграции сеголетков к периоду минимальной освещённости является адаптацией, направленной на снижение пресса хищников (крупной молоди лососёвых). При питании днём сеголетки имеют возможность в случае опасности спрятаться под камнями или под отвесным берегом, ночью в потоке они малодоступны для хищников (т.к. хищниками, главным образом, является крупная молодь лососёвых, у которой основной механизм ориентации и поиска пищи – зрительный).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов: РФФИ (08-04-00927-а) и Федерального агентства по науке и инновациям в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 годы (госконтракт 02.740.11.0280); Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофонда»; Программы Президента РФ: «Ведущие научные школы» (3231.2010.4) и «Господдержка молодых российских учёных» (МК-1392.2009.4); Центра Дикого Лосося (договор WSC-142-10-1).

Литература

Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С. 2007. Некоторые особенности биологии ранней молоди микижи *Parasalmo mykiss* в р. Утхолок (северо-западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат-лы VIII междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 51–55.



Кириллова Е.А. 2008. Некоторые особенности биологии молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* первого года жизни в реках Утхолок и Калкавеем (северо-западная Камчатка) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 292–301.

Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2010. Морфоэкологические показатели и питание ранней молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в период покатной миграции // Тезисы докладов VIII Международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных. Калининград: Изд. АтлантНИРО. С. 49–50.

Мантеифель Б.П. 1960. Вертикальные миграции морских организмов. I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона // Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 39. С. 81–103.

Павлов Д.С. 1970. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука, 148 с.

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

Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука. 213 с.

Павлов Д.С., Немова Н.Н., Нефёдова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. 2010. Липидный статус сеголеток микижи *Parasalmo mykiss* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопросы ихтиологии. Т. 50. № 1. С. 120–129.

Шмидт П.Ю. 1947. Миграции рыб. Изд-во АН СССР. 361 с.

Юдаев Н.А., Афиногенова С.А., Булатов А.А. 1976. Биохимия гормонов и гормональной регуляции. М.: Наука, 380 с.



СОВРЕМЕННАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ

В.И. Козлов, А.В. Козлов

*Московский государственный университет технологий и управления,
Москва, Россия, ribovodstvo@mail.ru*

Период размножения является наиболее ответственным моментом в жизни вида, существование которого зависит от устойчивости среды обитания и возможности производить потомство. Поведение рыб в период размножения обусловлено эволюционно врожденными и приобретенными инстинктами, передающимися по наследству в конкретных экологических условиях существования. Незнание нами этих приспособительных инстинктов или неумение (нежелание) их понимать и поддерживать приводит при вмешательстве человека в среду обитания рыб к уменьшению численности, а чаще к их исчезновению.

Сведения по поведению рыб в период размножения накапливались веками. Достаточно вспомнить Аристотеля (384–322 до н.э.), который в «Истории животных» описывал процессы поведения в период нереста более десяти видов местных рыб. Он наблюдал построение гнезда колюшкой и охрану отложенной туда икры. Еще он разделил рыб на яйце-кладущих и живородящих, знал о метаморфозе угря и сроках нерестовой миграции тунцов.

Анализируя приобретенные реакции в период нереста отечественных пресноводных рыб С.Г. Крыжановский выделил 5 основных экологических групп по отношению к субстрату. Последующие исследователи Г.В. Никольский, М.В. Гулидов, С.Г. Соин, А.П. Макеева и др. значительно расширили наши знания о способах размножения различных видов рыб. С учетом сведений о поведении тропических (аквариумных) рыб (Золотницкий, 1993; Аскельрод, Вордерункер, 1993) рыб коралловых рифов (Сорокин, 1990), а также энциклопедии по рыбам (Расс и др., 1998) и других источников нами составлен курс лекций для студентов университета по предмету «Биология размножения и развития». В настоящем сообщении тезисно выделены 3 наиболее характерные этапа поведения рыб в период размножения – в момент созревания половых продуктов, проявления полового диморфизма при созревании и особенности отношений родителей к сохранению потомства. Классификация поведения рыб по этим показателям позволяет представить громадное разнообразие врожденных инстинктов и приспособительных признаков, присущих и другим группам животного мира.

Этап 1. Поведение рыб в момент созревания гонад

1.1. Создание стихийных скоплений в период нереста (сельди)



- 1.2. Создание брачных пар:
 - 1.2.1. Временных (жерех)
 - 1.2.2. Относительно постоянных (лампрологус)
 - 1.2.3. Постоянных (пятнистый дасциллус)
- 1.3. Избирательное оплодотворение икры одной самки 2–3 самцами (осетровые)
- 1.4. Полигамия – создание гарема из одного самца и нескольких самок (солнечный окунь)
- 1.5. Многогамные пары – групповой нерест в созданном гнезде (ринихт)
- 1.6. Создание нерестовых групп из одних самок с образованием «вторичных» самцов (рыбы- чистильщики)
- 1.7. Проявление суточного гермофродитизма – трансексуализм (прандрия и протогония) – многие коралловые рыбы
- 1.8. Нерест самки в отсутствие самцов своего вида (при гиногенезе у серебряного карася)
- 1.9. Супружеский (сексуальный) паразитизм (удильщики)

Этап 2. Изменения во внешности, образование дополнительных органов у рыб-производителей (половой диморфизм)

- 2.1. Изменение окраски тела у самцов (лосось)
- 2.2. Изменение в строении тела, головы и челюстей (тихоокеанские лососи)
- 2.3. Появление выростов на жаберной крышки (рыбка-дракон)
- 2.4. Появление «жемчужной» сыпи (вобла)
- 2.5. Появление детородных органов:
 - 2.5.1. Птеригоподий (акулы, скаты, химера)
 - 2.5.2. Гоноподий (ягуаровые сомы, гораихтис)
 - 2.5.3. Андроподиума – псевдофаллоса (ксенотока)
 - 2.5.4. Приапия (неостеттус)
- 2.5.5. Папиллы или урогенетального сосочка (тасманский ловетти)
- 2.5.6. Яйцеклада у самок (ротан-головешка, горчак)
- 2.3.7. Выдвигаемой вагины (латимерия)

Этап 3. Отношение родителей к сохранению потомства (при наружном оплодотворении)

- 3.1. Индифферентное у пелагофилов – выметывание икры в толщу воды без субстрата и дальнейшей охраны зародышей (луна-рыба, нейстонофили – кефали)
- 3.2. Использование для прикрепления оплодотворенной икры существующие в водоемах субстраты
 - 3.2.1. Водоросли и другие макрофиты (фитофил-красноперка)
 - 3.2.2. Плавающие обрывки растений, сетей и другие предметы (сельдь атлантическая)
 - 3.2.3. Корневища растений и коряги (судак, речной сом)



- 3.2.4. Залитую в паводок наземную растительность (сазан)
- 3.2.5. Свисающие листья над поверхностью воды (плескающаяся тетра)
- 3.2.6. Камни и гальку (литофилы акара и осетр)
- 3.2.7. Песчаные участки (псаммофилы пескари)
- 3.2.8. Приплесовые зоны на берегу (гипомезус)
- 3.2.9. Пересыхающие водоемы (аридофилы цинолебиас, нотобранхиус- с периодом анабиоза зародышей)
- 3.3. Сооружение простых и сложных гнезд:
 - 3.3.1. Закапывание икры в гальку (лососи)
 - 3.3.2. Закапывание икры в песок в период приливов (тениус)
 - 3.3.3. Строительство плавучих гнезд из растений (гимнарих)
 - 3.3.4. Строительство прикрепленных гнезд из растений (колоношки)
 - 3.3.5. Сооружение гнезд из пены- пузырьков с помощью слизи (гурами, рисовый угорь)
 - 3.3.6. Выкапывание в обрывах земляных нор (кольчужный сом, касатки)
 - 3.3.7. Выкапывание ямок в илистом дне болот (слитножаберник)
- 3.4. Комменсализм – использование «услуг» для откладывания икры рыб и прочих водных животных
 - 3.4.1. Укрытие оплодотворенной икры во рту у цихлид (сомик-кукушка синодонтис)
 - 3.4.2. Укрытие оплодотворенной икры в мантии моллюсков (остракофил горчак)
 - 3.4.3. Укрытие оплодотворенной икры под карапаксом крабов (карепрокт)
- 3.5. При внутреннем оплодотворении: откладывание оплодотворенной икры в капсулы (скаты и кошачьи акулы)
- 3.6. Вынашивание зародышей при внутреннем оплодотворении
 - 3.6.1. Фолликулярная беременность – в фолликулах (гамбузия, анаблепс)
 - 3.6.2. Овариальная беременность – в полости яичника (бельдюги, гудеи)
 - 3.6.3. Маточная беременность с образованием плаценты и пуповины для питания зародышей (селяхии)
- 3.7. Вынашивание зародышей при наружном оплодотворении с поступлением питательных веществ от родителей
 - 3.7.1. В углублениях на коже (самки сома аспредо)
 - 3.7.2. Ротовая «беременность» – вынашивание эмбрионов во рту у родителей, где формируется своеобразная плацента (самки и самцы апогона)
 - 3.7.3. На брюшке у самцов – личинки питаются кожными выделениями (индийский мист)
 - 3.7.4. В кожистой выводковой сумке на брюшке самцов (игла-рыба, морской конек)
- 3.8. Вынашивание зародышей после наружного оплодотворения на различных частях тела:



- 3.8.1. В складках брюшных плавников (трубкорыл)
- 3.8.2. На голове самцов (гулливеров куртис)
- 3.8.3. В жаберной полости (слепоглазка)
- 3.8.4. Во рту самок (геофагус, меленохромис)
- 3.8.5. Во рту самцов (петушок Бредера, американский морской сом)
- 3.8.6. В специальном мешочке в горле самок (хаплохромис буктони)
- 3.8.7. В горле самцов (кольчужный сомик)
- 3.8.8. В желудке (барбус)

Несомненно, имеется еще ряд приспособлений в поведении рыб в период размножения, который прямо не вписывается в предложенную систему. Так, кубинская кили и медака при откладывании икры подвешивают ее в начале на свое тело, а затем, через некоторое время «развешивают» гроздья зародышей на водные растения. Самка бычка после откладки икры в выкопанную норку «запечатывает» ее вместе с самцом, который в течение всего периода инкубации (2–3 суток) аэрирует там воду и еще некоторое время присматривает за личинками и т.д.

Литература

Аксельрод Г.Р., Вордеруинкер У. Энциклопедия аквариумиста. М., Колос, 1993. 625 с.

Жизнь животных. Т. 4, ч. 1. Рыбы. Под ред. Т.С. Расса. Просвещение, 1998., М., 645 с.

Золотницкий Н.Ф. Аквариум любителя. М., «Терра», 1993. 784 с.

Сорокин И.Ю. Экосистемы коралловых рифов. Наука. М., 1990. 499 с.



ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ ПО АКВАТОРИИ БЕЛОГО ОЗЕРА

А.Ф. Коновалов, И.В. Филоненко, М.Я. Борисов, Н.Ю. Тропин

*Вологодская лаборатория – филиал ФГНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства»,
Вологда, Россия, Alexander-Konovalov@yandex.ru*

Белое озеро является крупным рыбопромысловым водоемом Вологодской области, на котором ежегодно добывается от 200 до 700 т рыбы, или 20–50% от общего объема рыбодобычи в регионе. Для грамотной организации рыболовства, а также осуществления контроля над выловом водных биоресурсов необходима информация о специфике пространственного распределения рыб по акватории водоема. В то же время опубликованных работ, в которых описываются общие закономерности распределения рыб в Белом озере и особенности пространственной структуры отдельных популяций сравнительно немного. Поэтому целью настоящей работы является анализ сведений последних лет о специфике распределения рыб по акватории водоема с применением современных средств визуализации данных.

В работе использованы материалы, полученные в 2007–2009 годах в ходе осенних траловых съемок с началом фиксации тралений по GPS-навигатору. Эти исследования проводились в открытой части Белого озера в конце сентября – начале октября по традиционной методике, применяемой с 1976 года. На съемках использовалась одиночная схема тралений, при которой орудие лова буксируется теплоходом «Ихтиолог» типа СРБ-150. Для исследовательского лова применялся 18-ти метровый донный трал конструкции ГосНИОРХ со следующими параметрами ячей: крылья 60 мм, сквер 40 мм, куток 14 мм. Скорость хода судна в течение 45 минут траления составляла около 4.5–5.0 км/час. Ежегодно за съемку в разных частях акватории осуществлялось порядка 30 учетных тралений. Координаты точек пуска и подъема каждого траления фиксировались по системе GPS и заносились в базу геоданных. Для изучения особенностей распределения рыб по акватории озера ежегодно определялось среднее количество особей каждого вида и их общая масса, приходящиеся на одно стандартное траление.

Следует отметить, что в работе не учитывались особенности распределения рыб в прибрежных районах озера, а также рыб с небольшими размерами и молоди на всей акватории водоема. Это связано с технической невозможностью осуществления тралового лова в прибрежье, а также низкой уловистостью трала в отношении рыб с длиной тела менее 10 см.



Результаты осенних траловых съемок были положены в основу построения тематических карт распределения рыб по акватории водоема. Карты распределения отдельных видов или экологических групп рыб строились по данным каждого года интерполяцией методом обратно-взвешенных расстояний (ОВР). Итогом являлись тематические карты, полученные по среднемноголетним показателям от сложения интерполированных ежегодных учетов. На картах увеличение интенсивности окрашивания отдельных участков акватории соответствует повышению показателей относительной численности и биомассы рыб в исследовательских траловых уловах. Работы по обработке и визуализации данных проводились с использованием программного обеспечения ArcGIS 9 (ESRI) и QGIS/GRASS.

За период проведения исследований в траловых уловах зарегистрированы 13 видов рыб, имеющих наибольшие показатели численности и биомассы в водоеме. Это судак, берш, щука, налим, лещ, ряпушка, чехонь, плотва, окунь, ерш, густера, синец, белоглазка. Изучение особенностей пространственного распределения данных видов рыб по общей относительной численности в траловых уловах показало, что наибольшие скопления отмечаются в северной и северо-восточной, а также в западной и юго-западной частях водоема (рис. 1).

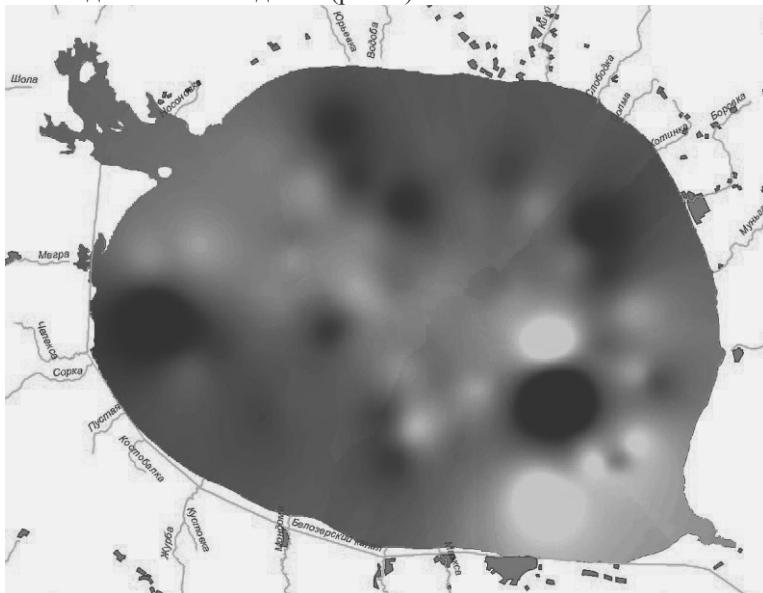


Рис. 1. Распределение рыб по акватории Белого озера по относительной численности в траловых уловах 2007–2009 гг. (экз./усилие).



Аналогичная картина наблюдается и при изучении распределения отмеченных видов рыб по акватории водоема по относительной биомассе в исследовательских уловах (рис. 2). При этом наибольшие скопления рыб по биомассе зарегистрированы в северной части водоема в районах д. Троицкое и устьев рек Юрьевка и Водоба.

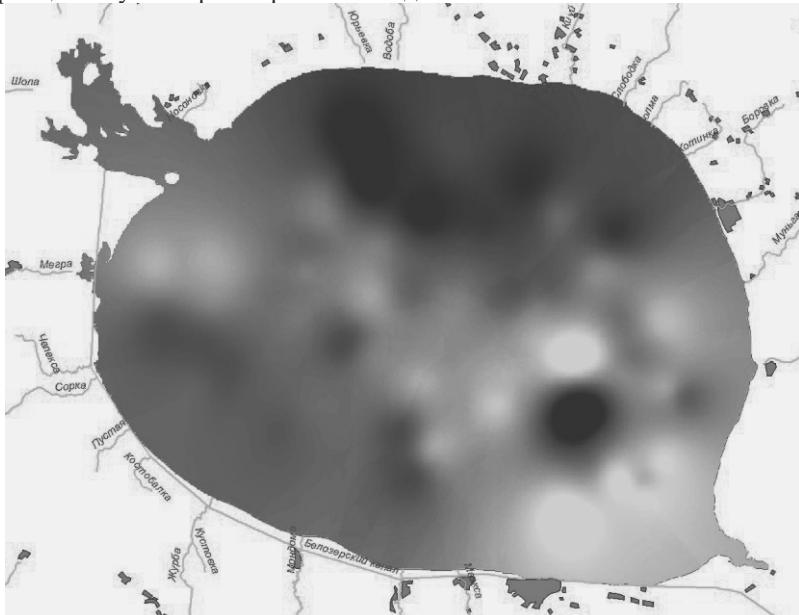


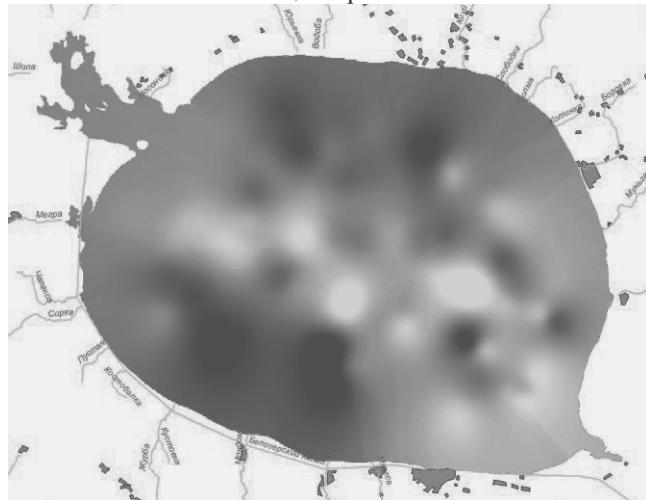
Рис. 2. Распределение рыб по акватории Белого озера по относительной биомассе в траловых уловах 2007–2009 гг. (кг/усилие).

Таким образом, наименьшая концентрация рыб наблюдается в районах с максимальным антропогенным воздействием. Это участки акватории к северу от города Белозерска, а также по трассе Волго-Балтийского канала: Ковжинский разлив → центральная часть озера с северо-запада на юго-восток исток → реки Шексны.

Для изучения особенностей распределения рыб по акватории Белого озера с учетом специфики кормовых отношений были простроены карты, объединяющие виды в две экологические группы по способу питания – хищных и мирных рыб (рис. 3). Наибольшие по площади скопления хищников приурочены к юго-западной, а мирных рыб – к северной части Белого озера. Обращает на себя внимание, что для хищных рыб характерно более равномерное распределение по акватории озера и большее количество некрупных рассеянных по водоему скоплений, чем для мирных рыб.



хищные рыбы



мирные рыбы

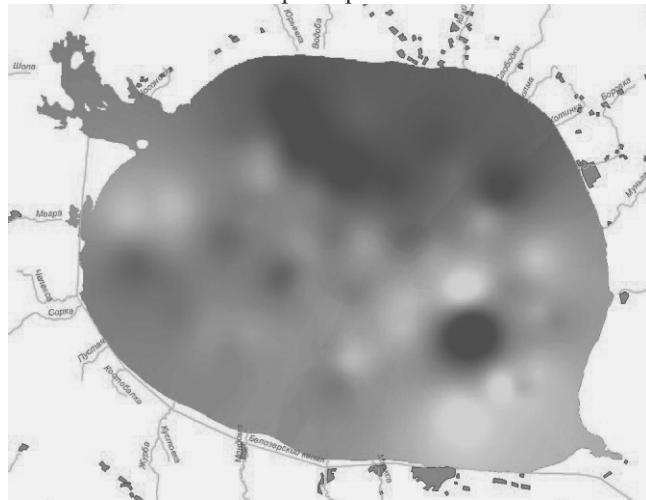


Рис. 3. Распределение хищных и мирных рыб по акватории Белого озера по относительной биомассе в траловых уловах 2007–2009 гг. (кг/усилие).

Характер распределения хищных и мирных рыб Белого озера определяется главным образом спецификой пространственной структуры популяций наиболее многочисленных видов ихтиоценоза – судака и леща. Общая картина пространственного распределения леща с конца 1990-х годов



практически не изменилась. Так, лещ концентрируется преимущественно в северной и северо-восточной частях озера, что совпадает с современной картиной распространения мирных рыб (рис. 3). В то же время особенности пространственного распределения судака за десятилетний период изменились довольно существенно. Так, если в 1998–1999 годах наибольшая встречаемость судака отмечалась в северных и северо-западных районах водоема (Болотова, Коновалов, 2002), то в последние годы этот вид концентрируется преимущественно в юго-западной части озера. Причиной изменений пространственной структуры популяции судака, возможно, является многолетняя депрессия его популяции, связанная со значительным сокращением численности крупноразмерных особей.

В целом первый опыт по использованию математического аппарата современных гео-информационных программных пакетов для изучения особенностей пространственного распределения рыб на примере Белого озера представляется весьма перспективным. Особенно актуальным может быть их применение в целях оперативного наблюдения за динамикой промысловых запасов и контроля над использованием водных биоресурсов.

Литература

Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф. Рыбное население Шекснинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища: Коллективная монография. ИБВВ РАН. Ярославль, 2002 С. 211–279.



СЕЗОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РУССКОГО ОСЕТРА В СЕВЕРНОЙ И СРЕДНЕЙ ЧАСТЯХ КАСПИЙСКОГО МОРЯ В 2007–2009 гг.

И.В. Коноплева

*Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
Астрахань, Россия, irikonopleva@rambler.ru*

Одна из наиболее древних среди ныне живущих групп рыб – осетровые. В ходе эволюции появилась необходимость в регулярных миграциях, которые в соответствии с их биологическим значением различаются как нерестовые, нагульные и зимовальные (Ходоревская и др., 2007). Миграции представляют собой важнейшую адаптацию, способствующую повышению численности и расширению ареала вида (Баранникова, 1975). На условия среды животные, в том числе и рыбы, реагируют, прежде всего, изменением своего поведения (Сбикин, 1984).

Распределение осетровых в Каспийском море формируется в результате их миграций и зависит от сезона года и факторов среды (Легеза, 1973).

Данные сезонного распределения русского осетра в северной и средней частях Каспийского моря в 2007–2009 гг. представлены по материалам весеннего сельдяного лова и учетных траловых съемок (лето, осень, зима). За период наблюдений выполнено 889 тралений 9– и 24.7-метровыми донными тралами и 225 сетных постановок. Учтено 2179 экз. русского осетра, из них проанализировано 283 экз.

С началом весеннего прогрева водных масс русский осетр начинает нагульные миграции в северную, более мелководную и богатую кормом часть моря. Неполовозрелые особи приходят на отмели и банки для откорма, производители – для захода в реки и пресноводные каналы на нерест.

Подход осетра вдоль западного побережья на мелководье начинается в апреле и продолжается в течение всего весеннего периода. Его растянутость зависит от климатических особенностей весны и температуры воды. Первые особи осетра весной 2007–2009 гг. в северной части моря появились при температуре воды 8.5–11.1 °С. В первой половине апреля при температуре воды до 18.5 °С ареал нагула охватывал акваторию от острова Тюлений до свала Сухобелинского банка. Уловы осетра на глубине 2.8–6.0 м варьировали от 1 до 16 экз./сетепостановку. Наибольшие концентрации осетра наблюдались на банках Средняя Жемчужная, Ракушечная Горбачек и на свалах Чистой банки и Сетного осередка.

С повышением температуры воды до 24.8–25.2 °С ареал обитания расширился до о. Укатный. Наибольшие скопления (5–22 экз./сетепостановку) находились вблизи входов в пресноводные каналы (рис. 1).

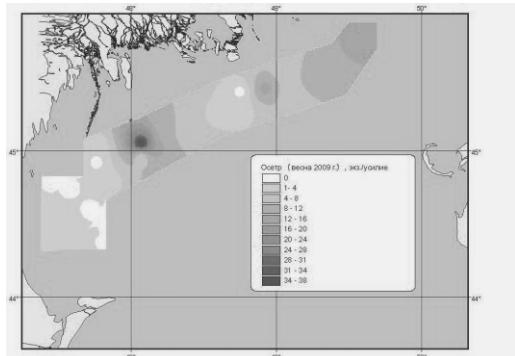


Рис. 1. Распределение русского осетра в Северном Каспии весной 2009 г., экз./сетепостановку

По данным тралений, скопления рыб наблюдались в районе банки Средняя Жемчужная, на свале Чистая банка и на Каменской яме на глубине 3.2–6.0 м при температуре воды 9.5–17.3 °С и солености 2.36–6.2‰. Средний улов на обследованной акватории колебался в пределах 0.247 (2008 г.) – 0.329 (2007 г.)–0.575 экз./10000 м³ (2009 г.).

В приглубой части Северного Каспия на глубинах от 6.0 до 23.0 м плотность русского осетра составила 0.129 экз./10000 м³.

Период с июля по август характеризуется активными перемещениями осетра по акватории. Местом преимущественного обитания вида является материковая отмель (рис. 2а). Основные места нагула осетра в северо-западной части моря сосредоточены на отмелях и банках (о. Малый Жемчужный, банки Сигнал и Тбилиси, свал Чистой банки, Белинского банка). Встречаемость рыб в западной мелководной части невысокая – 7.5–14.9%. Плотность распределения осетра в пределах 0.781 экз./10000 м³ (2007 г.) – 0.288 (2008 г.) – 0.781 экз./10000 м³ (2009 г.). Наибольшие уловы (8.22; 20.55 экз./10000 м³) отмечены за свалом глубин о. Укатный, на банке Средняя Жемчужная и на отмели о. Малый Жемчужный.

Нагуливался осетр на глубине 3.0–8.2 м при температуре воды 23.1–28.5 °С. Прозрачность воды в местах концентраций рыб была в пределах 0.8–3.5 м.

Взрослые и молодые особи осетра обитали на одних и тех же кормовых биотопах, о чем свидетельствуют сетные уловы. Места нагула, по данным сетных ловов состоящие на 20.0–30.0% из половозрелых рыб, сосредоточены на отмели о. М. Жемчужный и на банке Средняя Жемчужная на глубине 3.3–4.5 м при температуре воды 23.0–26.2 °С. Средний улов в традиционных сетях в 2007 г. составил 1.6 экз./сетепостановку, в 2008 г. – 3.7, в 2009 г. – 1.18 экз./сетепостановку.

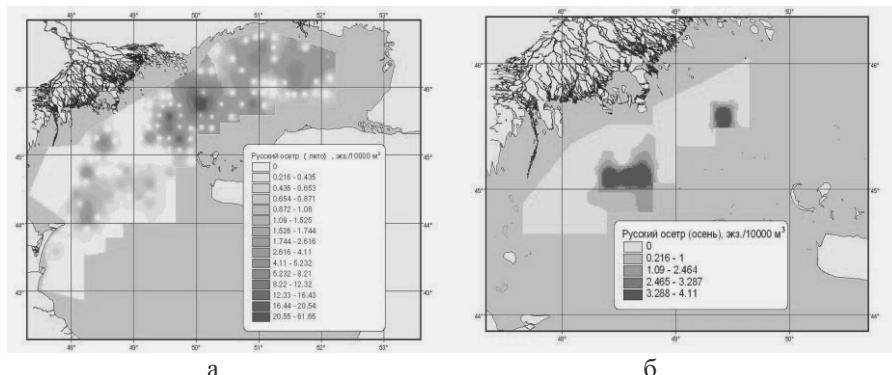


Рис. 2. Распределение русского осетра на обследованной акватории Каспийского моря, а) летом 2007 г., экз./10000 м³; б) осенью 2009 г., экз./10000 м³

Благоприятные условия нагула летом 2007 г. способствовали увеличению численности рыб в северо-восточной части моря. На большей части станций уловы русского осетра варьировали в пределах 4.11–16.44 экз./10000 м³, в среднем составляя 3.165 экз./10000 м³. Наибольшие траловые и сетные уловы (61.65 экз./10000 м³) зарегистрированы юго-восточнее о. Укатный.

В целом по всей мелководной акватории северной части моря этот показатель в 2007 г. был равен 1.932 экз./10000 м³, в основном, за счет увеличения количества рыб в восточной части.

Распределение осетра в северной приглубой части моря характеризуется локальными скоплениями разной плотности. Наибольшие уловы осетра (1.744–5.232 экз./10000 м³) находились в южной части этого района на банке Большая Жемчужная. В 2009 г. максимальные уловы отмечены на банке Кулалинская и составили 3.488; 5.45 экз./10000 м³. Встречаемость осетра в траловых уловах в пределах 66.7% (2008 г.), 80.6% в 2007 г. и 97.0% в 2009 г.

Нагул рыб проходил при температуре воды 11.4–28.6 °С на глубине 7.5–27.5 м в пределах 0.5–9.5 – метровой прозрачности. Особи осетра обитали как в опресненной, так и в типично морской воде – соленость в районе наблюдений варьировала в широком диапазоне от 2.7 до 12.6‰. Наибольшие уловы осетра отмечены на глубине 9.0–18.0 м при температуре 22.5–28.6 °С и прозрачности воды 1.5–2.0 м.

Средняя плотность русского осетра летом составила 0.756 экз./10000 м³ (2007 г.), 1.314 экз./10000 м³ (2008 г.), 1.142 экз./10000 м³ (2009 г.).

На западном шельфе средней части моря осетр распределялся неравномерно. Основные скопления осетра (более 62.5%) наблюдались на сва-



ле глубин у п-ова Аграханский и на границе северной и средней частей Каспия. Средняя плотность скоплений в 2007–2009 гг. составила 0.094–0.218–0.299 экз./10000 м³. Особи осетра осваивали глубины от 8.8 до 42.0 м. Температура воды и прозрачность колебались в пределах 8.4–26.4 °С и 1.5–7.0 м.

Теплая осень, установившаяся в 2007–2009 гг., способствовала задержке осетра на мелководных пастбищах. Уловы в этот период составили 0.206–0.288–0.616 экз./10000 м³. Небольшие скопления были сосредоточены восточнее акватории о-ва Малый Жемчужный, а также на свале Хохлатского банка (рис. 2б) на глубине 3.5–7.0 м при температуре и прозрачности воды 16.8–17.6 °С и 1.0–1.8 м. По данным сетных ловов, 75.0–80.0% осетра нагуливалось на свале Сухобелинского банка и о. Укатный.

С дальнейшим понижением температуры воды осетр мигрирует с мелководных зон на юг акватории в район глубин 7–12 м, постепенно переходя от одной кормовой площадки к другой. Встречался осетр в районе между банками Средняя Жемчужная и Ракушечная-Горбачек на глубине 7.0–12.0 м при температуре воды 17.0–18.1 °С, где уловы его варьировали от 0.218 до 1.09 экз./10000 м³.

В смежных водах северной и средней частей моря осетр предпочитал глубины 19–29 м, температуру воды 13.0–19.0 °С. Средняя величина улова в 2009 г. составила 1.046 экз./10000 м³, в западной шельфовой зоне Среднего Каспия – 0.384 экз./10000 м³.

Зимовальные скопления русского осетра по обследованной акватории в 2007–2008 гг. наблюдались мозаично в приглубой северной и средней частях моря, в районе п-ова Аграханский и Мангышлакского порога. Зимой встречаемость рыб в этом районе моря колебалась от 41.2 до 63.6%. Средняя плотность скопления осетра на приглубой акватории Северного Каспия была равна 0.259 экз./10000 м³.

В средней части Каспийского моря концентрация составила 0.201 экз./10000 м. Скопления осетра наблюдались на глубинах 9.0–35.0 м при температуре воды 10.1–13.7 °С, уловы варьировали от 0.218 до 1.09 экз./10000 м³.

Таким образом, распределение русского осетра по сезонам года постоянно изменяется. В весенний период основное количество вида мигрирует вдоль западного побережья в северную часть Каспийского моря, где наибольшие скопления образует на отмелях и банках. Летом ареал обитания осетра расширяется, он встречается по всей северной мелководной части. Последние несколько лет повышенные концентрации отмечены и в приглубой зоне Северного Каспия. Наиболее плотные и устойчивые скопления осетра в западной части Северного Каспия наблюдались на глубинах 9.0–18.0 м. По мере охлаждения северо-



каспийских вод русский осетр мигрирует с мелководных пастбищ в более глубоководные районы моря, преимущественно в район сопредельных вод северной и средней части Каспийского моря. В зимний период скопления зимующего осетра наблюдаются в основном на западном шельфе средней части моря, на отмели Аграханского п-ова и в районе мористеев Мангышлакского порога.

Литература

Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2007. 242 с.

Баранникова И.А. Анадромная миграция проходных рыб и ее функциональные основы //Функциональные основы миграций рыб. Изд-во Наука. Ленинград. 1975. С. 50–75.

Сбикин Ю.Н. Проблемы изучения поведения осетровых //Экологические аспекты поведения рыб. – М.: Наука, 1984. С. 46–54.

Легеза М.И. Распределение осетровых рыб в Каспии //Вопросы ихтиологии. – 1973. – Т. 13. – Вып. 6 (83). – С. 1008–1015.



ВЛИЯНИЕ УРОВНЯ ВОДЫ Р. ОБИ НА ПРОСТРАНСТВЕННОЕ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАННЕЙ МОЛОДИ ПОЛУПРОХОДНОГО НАЛИМА (*LOTA LOTA* L.) В ПОЙМЕННОЙ СИСТЕМЕ

А.Р. Копориков, В.Д. Богданов

Учреждение Российской академии наук Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия, Koporikov@ipae.uran.ru,
Bogdanov@ipae.uran.ru

Личинки налима, вылупившиеся из икры, в результате пассивной миграции попадают на мелководные участки поймы (Европейцева, 1947; Мешков, 1967; Володин, Иванова, 1968; Сорокин, 1976; Павлов и др., 1981; Богданов, 1989 и др.). Отмечено, что нагульные личинки, после завершения первичного распределения по пойме, не встречаются в открытой части водоемов и на участках с сильным течением (Копориков, 2004, 2008). Молодь держится около поверхности воды, наблюдается положительная фотопрекция (Гирса, 1972; Павлов и др., 1981). Личинки налима чаще встречаются в местах с хорошим прогревом воды (Kjellman, Eloranta, 2002).

В нашем исследовании была поставлена задача – выяснить закономерности распределения ранних личинок полупроходного налима в пойме нижней Оби. Места взятия проб нагульной молоди налима унифицировали: по степени удаленности от нерестовых притоков (рис. 1) и по типу биотопа (Копориков, 2004). Такой способ группировки помог вычленить влияние этих двух факторов на величину экологической плотности молоди.

По критерию «тип биотопа» было выделено три основных вида нагульных акваторий, характеризующихся определенной глубиной, растительностью, температурой воды и грунтом. Условно они были обозначены как: «заливной луг» (ЗЛ), «песчано-галечный пляж» и «обрывистый подмывной берег» (ОБ). В свою очередь, «песчано-галечный пляж» был разделен на два подтипа, отличающихся наличием или отсутствием течения – «проточный» (ПП) и «непроточный» (НП).

Места нагула по критерию “удаленность от нерестового притока” разделены на четыре зоны:

1. соровая система нерестового притока (S0);
2. близкие участки поймы Оби расположенные непосредственно ниже по течению от устья нерестового притока (S1) (протяженность участка, как правило, менее 30 км);



3. средне-удаленные зоны нагула (S2) (участок протяженностью 20–30 км, расположен ниже по течению участка S1);

4. сильно-удаленные зоны нагула (S3) (участки, расположенные ниже зоны S2 до устья следующего нерестового притока).

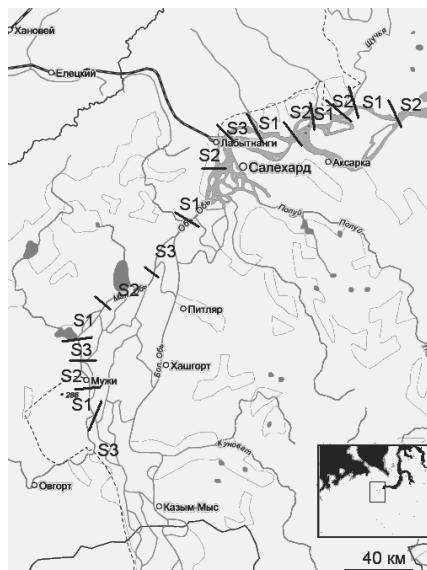


Рис. 1. Карта-схема нижней Оби с основными участками взятия проб личинок налима на местах нагула (характеристика зон нагула в тексте).

Изучение распределения ранней молоди проведено в 2000–2006, 2008 гг., на участке от Азовской протоки до устья р. Щучья (общая протяженность исследованного участка – 385 км).

Изучение распределения ранней молоди проведено в 2000–2006, 2008 гг., на участке от Азовской протоки до устья р. Щучья (общая протяженность исследованного участка – 385 км). Оценку экологической плотности (Одум, 1986) молоди налима на местах нагула проводили после окончания покатной миграции личинок из нерестовых притоков. Сбор проб осуществляли в прибрежной зоне (глубина до 0.6 м) с помощью ловушки из мельничного газа № 21 с прямоугольным входом (размер сторон: 0.6 и 0.4 м).

Для определения уровня статистической значимости различий в распределении молоди налима по разным типам биотопов и по степени удаленности от устья нерестовых притоков проведено сравнение мест нагула, с использованием непараметрического критерия Манна – Уитни.



Личинки в первый месяц нагула достоверно (уровень статистической значимости $p \leq 0.01$) чаще встречаются на прибрежных участках с пониженной скоростью течения (биотопы «Заливной луг» и «Непроточный песчано-галечный пляж»), при этом наибольшая экологическая плотность наблюдалась на биотопах «Заливной луг» (табл.). Такая избирательность объясняется, прежде всего, наиболее благоприятными условиями обитания. Малая глубина и отсутствие ярко выраженного течения обеспечивают хороший прогрев воды и быстрое развитие достаточного количества кормовых организмов. В таких условиях рост и выживание ранней молоди наивысшие. На других типах биотопов («Обрывистый подмывной берег», «Проточный песчано-галечный пляж»), вследствие высоких скоростей течения, температура воды приближается к температуре на русле, наблюдается относительно низкое количество объектов питания. Личинки, собранные на таких биотопах, имеют низкий темп роста.

Установлено, что в годы с высоким или средним уровнем (уровень воды выше 820 см по данным Мужевского гидрометеопоста) затопления поймы личинки выходят из потока и оседают (табл. 1) в непосредственной близости от устья нерестового притока (зона S1). В годы с низким уровнем паводка – молодь распределяется по нижележащим участкам поймы более или менее равномерно.

Личинки, с переходом ко второму этапу личиночного развития (с началом экзогенного питания), совпадающего с их выносом в пойменную систему, стремятся выйти из потока и распределиться на нагул по прибрежным участкам. Однако в годы с низким уровнем водности их сносит вдоль побережья на нижерасположенные участки поймы. Протяженность пассивной миграции зависит от наличия доступных для нагула биотопов.

Выяснено, что оптимальные условия для ранней молоди наблюдаются при среднем уровне затопления поймы, когда становятся доступны наиболее типичные нагульные биотопы. При низком уровне затопления (ниже 820 см) поймы – количество благоприятных для нагула биотопов резко сокращается. Молодь концентрируется на небольших участках акватории. Экологическая плотность на таких участках высокая, в целом по генерации наблюдается повышенная смертность личинок. При высоком уровне затопления – большая часть типичных нагульных участков оказывается под водой, на сенокосных гравах присутствует сильное течение. Молодь распределяется по нетипичным для нагула участкам поймы (затопленные участки леса и кустарника). При высоком затоплении поймы снижается успешность нагула, увеличивается смертность и понижается темп роста личинок. Наивысшие приrostы отмечены у молоди обитающей на мелководных хорошо прогреваемых участках поймы (в сорах).



Установленное влияние температуры воды на рост ранней молоди совпадает с исследованиями других авторов (Kjellman, Eloranta, 2002, Harzevili et al., 2003), посвященных выявлению зависимости скорости роста от температуры.

Табл. 1. Экологическая плотность личинок полуупроходного налима в пойме нижней Оби, 2000–2008 гг.

Год	Уровень затопления поймы р. Оби, см	Средняя экологическая плотность личинок, экз./м ²							Значимость участка поймы для нагула личинок**	
		участки поймы			тип биотопа					
		в р. Сыня	в р. Войкар	S1	S2	S3	ЗЛ	НП	ОБ+ПП	
2000	802	67	874	2.6	1.9	0.3	2	-*	0.1	S1=S2=S3
2001	833	289	2911	19.3	2.3	0.1	8.4	5.4	0	S1>S2, S3
2002	848	2.3	15.5	1.5	0.4	0	0.9	-*	-*	S1>S2, S3
2003	815	297	530	0.8		0	0.8	0	0	S1=S2=S3
2004	824	1282	143	3.5	1.6	0	2.9	1.6	0	S1>S2, S3
2005	800	168.4	6.8	0.8	2.8	7.5	2.1	0.05	0	S1=S2=S3
2006	796	205	1589	1.3	1.4	-*	0.7	3.5	0	S1=S2=S3
2008	790	336	3506	14.8	3.9		9.1	1.1	0	S1=S2=S3

Примечание: * – данные отсутствуют;

** – уровень статистической значимости различий – $p \leq 0.01$.

Таким образом, в зависимости от весеннего паводкового уровня воды наблюдается закономерное распределение ранней молоди полуупроходного налима по нагульным акваториям. При любом уровне затопления поймы молодь налима, находящаяся на втором этапе личиночного развития, предпочитает биотопы с низкими скоростями течения, наибольшая плотность наблюдается на биотопах типа «Заливной луг». При низком уровне весеннего паводка, когда сенокосные грави не затапливаются водой, мо-



лодь распределяется на благоприятных биотопах нижерасположенной поймы более или менее равномерно. При среднем и высоком уровне паводка личинки нагуливаются в непосредственной близости от устьев нерестовых притоков. При высоких температурах воды на местах нагула молодь растет быстрее.

Работа выполнена по целевой программе поддержки междисциплинарных проектов, выполняемых в содружестве Учреждения РАН ИЭРИЖ УрО и Учреждения РАН ИБПС ДВО РАН.

Литература

Богданов В.Д. Сезонное изменение структуры населения молоди рыб в р. Соби (нижняя Обь) // Экологическая обусловленность фенотипа рыб и структура их популяций. Свердловск: УрО АН СССР, 1989. С. 3–8.

Володин В.М., Иванова М.Н. Образ жизни, рост и питание молоди налима в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1968. Вып. 17 (20). С. 230–240.

Гирса И.И. Влияние фотопериода и температуры воды на фотопререкцию некоторых рыб // Вопр. ихтиологии. 1972 г. Т. 12, вып. 3. С. 554–560.

Европейцева Н.В. Личночный период налима *Lota lota* L. // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1946. Т. 69, вып. 4. С. 70–87.

Копориков А.Р. Полупроходной налим бассейна р. Обь: миграции и места нагула молоди до момента полового созревания // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2008. № 6. С. 43–46.

Копориков А.Р. Пространственно-биотопическое распределение молоди налима (*Lota lota* L.) в пойме нижней Оби в течение первого месяца жизни // Научный вестник. Вып. 3. М-лы по флоре и фауне Ямало-Ненецкого автономного округа. Салехард, 2004. С. 40–59.

Мешков М.М. Этапы развития налима // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 181–194.

Одум Ю. Экология. В 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.

Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.

Сорокин В.Н. Налим озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1976. 144 с.

Harzevili A., Charleroy D., Auwerx J. et al. Larval rearing of burbot (*Lota lota* L.) using *Brachionus calyciflorus* rotifer as starter food // J. of Applied Ichthyology. 2003. Vol. 19. P. 84–87.

Kjellman J., Eloranta A. Field estimations of temperature-dependent processes: Case growth of young burbot // Hydrobiologia. 2002. Vol. 481. P. 187–192.



ВНУТРИСЕЗОННОЕ БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАКРОФИТНЫХ РЫБ – МАЛОЙ ЮЖНОЙ КОЛЮШКИ, РОТАНА-ГОЛОВЕШКИ, ЕВРОПЕЙСКОЙ ЩИПОВКИ

К.А. Корляков

Челябинский государственный университет, Челябинск, Россия,
e-mail: Korfish@mail.ru

Известно, что водоемы южных широт отличаются высоким разнообразием видов рыб приуроченных к сложным подводным субстратам – водорослям, макрофитам, коралловым рифам. Одни виды рыб используют водоросли и макрофиты в качестве нерестилищ, вторые – как, места нагула, третьи – как, места укрытия. Сложность структуры и распределения водных растений в пресноводных водоемах южных широт обеспечивают экологическое разнообразие форм рыб обитающих в этих зарослях. Соответственно в водоемах умеренных и северных широт в связи лишь с сезонным развитием водных растений число видов рыб трофически и топически связанных с водорослями и макрофитами значительно ниже. Тем не менее, в водоемах умеренных широт обитает ряд видов, которые практически в течение всего вегетационного и репродуктивного периода обитают в зарослях водных растений. В связи с этим перед нами стояла следующая цель – исследовать распределение различных видов макрофитных рыб в течение летнего периода по различным зарослям водных растений в некоторых водоемах Южного Зауралья.

Материал и методы. Были выбраны различные в морфофункциональном плане виды рыб, обитающие в зарослях водных растений. По экоморфологии рыб Ю.А. Алеева (1963) малая южная колюшка (*Pungitis platigaster*) – пелагическая форма, ротан – головешка (*Percottus glenii*) – придонная, европейская щиповка (*Cobitis taenia*) – донная. Первые два вида нагуливаются и размножаются в зарослях макрофитов. Европейская щиповка в течение вегетационного периода приурочена как, к песчаным субстратам, так и к зарослям нитчатых водорослей. Исследования проводились с июня по сентябрь в 2008–2009 годах на различных водоемах Южного Зауралья: озере Плодушка, заливе реки Миасс, заливе реки Урал и реке Урал (ниже г. Магнитогорска). Численность рыб в зарослях различных растений определялась с помощью ранее разработанного метода (Корляков, 2010). С использованием биоценометра собственной модификации и сачка с перетяжкой пробы водных растений вырезались на различных участках зарослей: у берега, в центре зарослей и у кромки зарослей перед открытой акваторией. Далее из зарослей мак-



рофитов выбирались рыбы, подсчитывалась их численность и определялась возрастная структура. В исследованных водоемах с макрофитными рыбами доминировали преимущественно плотные заросли водных растений, таких как элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.), уруть мутовчатая (*Myriophyllum verticillatum* L.), рдест курчавый (*Potamogeton crispus* L.), а также нитчатые водоросли рода *Spirogira*. Для определения коэффициента уловистости крупных особей ротана-головешки, перед взятием проб заросли элодеи канадской по краям перегораживали сетями с диаметром ячей 18–22 мм. Доля рыб, пойманных биоценометром, составляла проценты по соответствующим возрастным группам от общего количества рыб, пойманных и биоценометром и сетями, и являлась коэффициентом уловистости.

Результаты и обсуждение. Высота зарослей макрофитов в различных водоемах составляла от 0.2 до 1.3 м. Средняя высота зарослей элодеи канадской в двух водоемах составила 58 см, урути мутовчатой – 46 см и рдеста курчавого – 68 см. В уловах разных видов рыб присутствовали 5 возрастных групп включая сеголеток. Максимальный возраст ротана-головешки составил 4+ года, малой южной колюшке и европейской щиповке – 3+ года. В уловах всех трех видов рыб по численности доминировали младшие возрастные группы с характерным снижением численности более старших возрастов. Пропусков отдельных возрастов отмечено не было.

Все изученные рыбы – мелкие короткоцикловые виды характеризовались высокой численностью в зарослях водных растений. Каждый вид рыбы при наличии в водоемах различных зарослей водных растений придерживался определенного вида растительности. Причем это явление наблюдалось в течение всего летнего сезона в различных водоемах с разными доминантами среди макрофитов. Так, малая южная колюшка, как наиболее пелагическая форма в функциональном плане, предпочитала держаться в более разреженных зарослях рдеста курчавого (табл.). Ротан-головешка в свою очередь на протяжении всего летнего сезона имел наибольшую численность в более плотных зарослях элодеи канадской. Европейская щиповка обитала исключительно в плотных зарослях нитчатых водорослей рода *Spirogira*. Этот вид более специализирован для освоения плотных субстратов. Нами в мелких речках небольшие скопления щиповки были также обнаружены на песчаниках и среди галечника, которые зачастую закапывались в песок и прятались под камнями, что было отмечено и другими исследователями (Пушкин, Мурыгин, 1988; Атлас..., 2002). Важно отметить, что приуроченность у каждого вида рыбы к определенному виду растительности была характерна для всех возрастных групп отдельного вида. В зарослях водных растений присутствовали как сеголетки, так и



взрослые половозрелые рыбы. Учитывая, что все изученные рыбы отличаются коротким жизненным циклом и на протяжении всего летнего сезона обитали в зарослях макрофитов, то водные растения можно считать их основным «нагульным» и репродуктивным биотопом.

Для крупных особей ротана – головешки массой более 20 г и возрастом более трех лет коэффициент уловистости в заливе реки Миасс в июле 2009 года составил 75%, в сентябре – 93%. Важно отметить, что после проверки сетей и повторного взятия проб в этих же зарослях количество рыб в уловах биоценометром уменьшилось незначительно. Это в свою очередь требует дополнительных исследований и проработки подходов к оценке коэффициента уловистости. В отношении колюшки и щиповки коэффициент уловистости не исследовался, но можно предположить, что для выюновых рыб, как донных форм более чувствительных к вибрациям и приспособленных к освоению плотных сред он может быть гораздо ниже. Высокая степень уловистости макрофитных рыб, вероятно объясняется блокированием оптомоторных реакций рыб находящихся в плотных зарослях водных растений, даже при механическом использовании активных орудий лова.

Таблица. Биотопическое распределение рыб ($M \pm m$, экз./м²) по различным зарослям водных растений.

Водоем	Вид рыбы	Вид растения			
		<i>Potamogeton crispus</i> L.	<i>Elodea canadensis</i> Michx.	<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	<i>Spirogyra</i>
Оз. Плодушка	Ротан-головешка	*	135±17	*	13±2
Залив на р. Миасс	Ротан-головешка	*	34±3	21±2	–
Залив на реке Урал	Малая южная колюшка	26±11	1±1	*	–
Р. Урал	Европейская щиповка	–	–	*	6±2

Примечание * – данный вид растительности отсутствовал в водоеме.



Литература

Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. 1963. М.: Наука, 247 с.

Атлас пресноводных рыб России. 2002. М.: Наука, Т. 1–2.

Корляков К.А. Определение численности и ихтиомассы макрофитных рыб на примере ротана-головешки // Рыбное хозяйство. 2010. № 1. С. 82–84.

Пушкин Ю.А., Мурыгин А.Н. Материалы по морфологии и биологии щиповок из водоемов Урала // Экология гидробионтов водоемов Западного Урала: Межвуз. сб. науч. тр. Перм. ун-т. 1988. Пермь. С. 71–81.



ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ПЕРУАНСКОЙ СТАВРИДЫ ПО ОТНОШЕНИЮ К СИСТЕМЕ «СУДНО-ТРАЛ» В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

В.К. Коротков

Калининградский Государственный Технический Университет,
г. Калининград, Россия, squid@atlant.baltnet.ru

В прибрежных и открытых водах Юго-Восточной части Тихого океана (ЮВТО) широко распространена перуанская ставрида (*Trachurus symmetricus murphyi*), на запасе которой базируется масштабный международный траловый промысел. В 1980-е годы ставриду здесь активно промышляла флотилия крупнотоннажных траулеров СССР с ежегодным выловом до 1.5 млн. т. В 1990–2000е годы ее отечественный промысел не велся, но Комитет РФ по рыболовству пытается его реанимировать. В этой связи представляется актуальным описание и анализ ретроспективных данных по особенностям поведения и распределения ставриды ЮВТО в зоне облова траловых систем. Этому вопросу и посвящено данное сообщение.

Материал и методы. Сбор первичных данных проводился на НИС «Зунд» и НИС «Азимут» НПО промрыболовства (крупнотоннажные суда с мощностью двигателя 2320 и 3880 лс соответственно) в 1988–1990 гг. Для получения объективной информации о поведении и распределении ставриды в зоне действия трала и вблизи нее были использованы следующие приборы и методики. Использовались пелагические тралы с вертикальным раскрытием 70–90 м и горизонтальным 80–90 м. Применялся гидроакустический комплекс кругового сканирования CSH-20 фирмы Фуруно для оценки характера распределения стай рыб в радиусе до 1000 м, направлений и скорости их перемещения. Кроме того, параллельно судовой эхолот ХАГ-231 позволял оценивать двух- и трехмерное распределение стай, находящихся по курсу траления судна. Траловым зондом NP-170 фирмы Фуруно фиксировались параметры устьевой части трала, и процесс облова стай, захватываемых тралом. Из подводного буксируемого аппарата ПА «Тетис» автором в течение 120 часов велись визуальные наблюдения за поведением рыб в трале, локализации «критических зон» предпочтаемого выхода рыб из трала через ячей его сетной части. Для оценки количества и размеров рыб, выходящих из трала через ячей сетной части, использовался метод установки на трал мелкоячейных покрытий (рыбоуловителей). Оценка захвата стай ставриды (N) фиксируемых судовым эхолотом в устьевой части трала, рассчитывалось согласно следующему выражению:

$$N = n_1 \times 100 / n_0$$

где: n_1 – количество стай, зафиксированных траловым зондом в устьевой части трала; n_0 – количество стай, фиксированных ранее судовым эхолотом.



Результаты. По особенностям экологии и промысла ставриды выделяются два основных района – Перуанский и Чилийский с промежуточным Центральным. В первом из них промысловые скопления ставриды формируются обычно в осенний период, а во втором – в зимне-весенний. В Перуанском и Чилийском районах размерный состав облавливаемой тралами ставриды существенно различался. В Перуанском районе длина ставриды в уловах колебалась в пределах 18–47 см, а в Чилийском – 31–61 см. В этих подрайонах отличны и направления миграций ставриды. В Перуанском подрайоне основная часть ставриды, обычно мигрирует в северо-восточном направлении. В Чилийском подрайоне мелкие рыбы длиной до 36 см мигрируют также в северо-восточном направлении, а более крупные особи – в западном. Скорость движения мигрирующей ставриды обычно составляет около 0.05–0.08 м/сек., и наибольшая до 0.3 м/сек. Следовательно, за сутки ставрида может переместиться на 10–15 миль. Скопления ставриды приурочены, главным образом, к зонам подъема вод. В дневное время суток плотные скопления ставриды находятся до глубин 200–250 м. В пасмурные облачные дни они обитают, главным образом на глубинах 40–80 м, а в ясные дни – 140–180 м. В ночное время ставрида концентрируется в верхнем 0–60 м слое. При этом основная часть рыб находится на горизонте 20–50 м. В январе-марте в дневное время ставрида формировалася скопления, в основном, из стай с вертикальным развитием от 2 до 18 м (мода 2–8 м, 83%) и горизонтальной протяженностью от 5 до 200 м (10–60 м, 75%). В ночное время ставрида эти параметры стай были 3–10 м (4–7 м, 84%) и 10–200 м (18–60 м, 77%) соответственно.

Для перуанской ставриды характерны вертикальные суточные миграции (Коротков, 1998). Перед восходом солнца стаи ставриды начинают опускаться на глубины до 100–250 м со скоростью около 0.04–0.09 м/сек. С заходом солнца стаи начинают подниматься за кормовыми организмами в верхние горизонты 20–70 м. Но в безлунные ночи, пасмурную погоду и при густом тумане рыбы поднимаются непосредственно к поверхности воды. В процессе вертикальных миграций стаи обычно дробятся на мелкие группы.

Изучение траекторий передвижений стай с использованием гидролокатора кругового сканирования показало, что при приближении к стаям ставриды судна с тралом они реагируют на траловую систему не однообразно. В ночное время, когда ставрида образует скопления, состоящие из сравнительно небольших стай с вертикальным развитием 2–6 м, стаи, в основном, уходят от судна в стороны – вправо или влево. При приближении системы судно-трал стаи ставриды удаляются от судна на 40–200 м, наиболее часто на 100–110 м.



В дневное время ставрида более активна, чем ночью. Ее реакция на приближение судна с тралом во многом зависит от глубины ее нахождения. При приближении судна на расстояние примерно 200–250 м двигательная активность стай увеличивается и они уходят от судна в сторону, но основная их часть заглубляется. Например, при приближении крупнотоннажного судна типа «Азимут» к стаям ставриды на 200–250 м находящимся на глубине 60–70 м, они начинают заглубляться. При нахождении стай на глубине 180–200 м рыбы уходят глубже на 30–40 м. Скорость заглубления стай в ночное время в среднем составляет не более 0.1 м/сек., а в дневное время – 0.14 м/сек. В связи с повышенной двигательной активностью ставриды, не все стаи фиксируемые под судном судовым эхолотом, захватываются устьевой частью трала. В осенне-зимний период из всех стай, фиксируемых судовым эхолотом (n=370 стай) ранее под судном, только 185 стай (50%) зашли в устьевую часть трала. В весенний период ставрида была более активна, при облове в дневное время захват стай устьевой частью трала составлял всего лишь $23.7 \pm 3.2\%$ (P=90).

Визуальные наблюдения из ПА «Тетис» за процессом облова ставриды показали, что стаи, как правило, оказавшись в устьевой части трала, ведут себя сравнительно спокойно до тех пор, пока не оказываются в мелкоячейной части трала, где диаметр нормального сечения сетного конуса становится около 8–9 м. Здесь двигательная активность рыб повышается и нарушается их спокойное прохождение в сторону тралового мешка. Периферийные особи стаи начинают контактировать с сетной частью трала, делая хаотические броски в стороны. Все это, как правило, заканчивается разворотом всей стаи на 180° , т.е. движением рыб по ходу траления. Это место, где начинается разворот стай в трале, было названо «критической зоной» (Коротков, 1998). В момент переориентации стай на движение по ходу траления происходит частичный выход рыб из трала через ячей сетной оболочки (если позволяют это сделать размер ячей). Разворот стай в трале на 180° происходит очень быстро (не более 2–3 сек.), после чего рыбы начинают организованно плыть по ходу движения трала, не совершая попыток выхода из него через ячей дели. При этом часто наблюдались ситуации, когда плывущие в трале рыбы имели размеры в несколько раз меньше размера ячей. Место возникновения «критической зоны» не постоянно. В процессе одного траления локализация «критической зоны» в трале может перемещаться вдоль сетного конуса в зависимости от размеров облавливаемых стай, частоты их попадания в трал, продолжительности и скорости траления. Например, при облове небольших стай «критическая зона» наблюдается вблизи начала тралового



мешка. При облове крупных стай повышается концентрация рыб в трале и эта зона может возникнуть ближе к устьевой части трала.

При заходе в трал очередной стаи, ранее пойманные рыбы уже плывущие по ходу траления, обычно смещаются ближе к сетной оболочке, тем самым «пропуская» вглубь трала только что пойманных рыб. Процесс переориентации движения новой стаи рыб происходит в связи с присутствием «старых» рыб ближе к устьевой части трала, чем это было при заходе первых стай. Величины скорости движения рыб в трале зависят от скорости траления. При этом скорость движения стаи рыб обычно стабильно несколько выше скорости траления. Здесь важно еще раз подчеркнуть, что скорость движения рыб в трале по ходу траления (V_p) не постоянна, она обусловлена изменениями в скорости буксировки трала (V_{tr}) и превышает ее в среднем на 0.1–0.2 м/сек. Превышение скорости V_p над V_{tr} наблюдается до достижения V_p уровня «критической скорости». Для ставриды длиной 35–37 см она составляет – 2.7 м/сек. В случае если скорость движения стаи рыб достигает критической величины, рыбы плывут в трале с этой критической скоростью около минуты и делают при этом частые броски вперед и в стороны. Сохраняя форму стаи, ее члены уже не выполняют коллективных маневров, и броски рыб носят хаотичный, не согласованный характер. У рыб при этом уменьшается дистанция реагирования на сетное полотно, выражаясь в резком уходе от него. Затем рыбы отстают от скорости траления и смещение в сторону тралового мешка. При достижении рыбами критической скорости они уже не способны далее увеличивать скорость передвижения.

Заключение. Данное исследование поведения перуанской ставриды позволило получить следующие основные результаты. 1. В дневное время плотные скопления ставриды обитают до глубин 200–250 м, в основном, 40–80 м в пасмурные дни и 140–180 м в ясные дни. В ночное время ставрида населяет слой воды 0–60 м, главным образом, 20–50 м. 2. Локальные скопления ставриды состоят из отдельных небольших стай, в основном, с вертикальным развитием до 10 м. 3. Ставрида воспринимает акустическое поле, генерируемое судном с буксируемым тралом с расстояния 200–250 м, проявляя оборонительную реакцию заглубляясь на 80–100 м от исходной позиции, или же отходя от судна в сторону на дистанцию до 100 м. 4. Скорость стай при уходе от судна может достигать до 1.0–1.3 м/сек. 5. Вертикальная составляющая скорости заглубления стай при избегании системы судно-трапл в ночное время в среднем составляет 0.1 м/сек., в дневное время – 0.14 м/сек. 6. При уходе от судна в ночное время стаи обычно отходят от него на расстояние 100–200 м. 7. В осенний период в трал попадало не более 50% стай ставриды, фиксируемых ранее судовым эхолотом под судном, а в весенний – не более 24%. В



последнем случае стаи рыб более подвижны, чем осенью. 8. При попадании рыб в трап и прохождении их к траловому мешку в «критической зоне» происходит разворот стаи на 180° и далее стая движется по ходу траления. 9. Величины скорости движения рыб в трале зависят от скорости траления и обычно несколько выше скорости траления. 10. При достижении рыбами критической скорости они уже не способны далее увеличивать скорость передвижения, через минуту начинают отставать от скорости траления и смещаются в сторону тралового мешка.

В заключение следует отметить, что на сегодняшний день нет четкого ответа на вопрос, какие факторы определяют ориентацию рыб в трале и их переориентации на движение по ходу траления. Возможно, что это поведение связано с реотаксисом, поскольку в трале в процессе траления возникает имитация движения воды, которое направлено против движения трала. И соответственно, стаи рыб переориентируются на движение по ходу траления. При этом визуальным ориентиром является сетное полотно. И именно контакт с ним служит стимулом для смены направления движения.

Литература

Коротков В.К. 1998. Реакция рыб на трал, технология их лова. Калининград: Изд-во «Страж Балтики». – 398 с.



РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ РЫБОЗАЩИТНОГО УСТРОЙСТВА СМОЛЕНСКОЙ ГРЭС

А.И. Коротовских¹, В.А Смирнов¹, В.А Аксенов¹,

М.А. Скоробогатов², А.Е. Ващинников³, К.В. Илюшин⁴

¹ Тверской государственный технический университет. Тверь, Россия,
hydroecol@rambler.ru

² Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия,
Skorobogatov1@rambler.ru

³ ООО НПЦ «ЭКВОС»— Энгельс, Россия; *ekvos@yandex.ru*

⁴ ФГУ ЦУРЭН Москва, Россия, *zurenexpert@mtu-net.ru*

Техническое водоснабжение Смоленской ГРЭС осуществляется из Сошниковского водохранилища, которое расположено на территории Духовщинского района Смоленской области. Сошниковское водохранилище относится к водоемам высшей категории рыбохозяйственного использования. В нем обитают: плотва, пескарь, окунь, щиповка, лещ, густера, ерш, судак, щука, уклейка, золотой и серебряный карась, красноперка, карп, толстолобик, радужная форель и др. [4].

Береговая насосная станция (БНС) Смоленской ГРЭС находится в водоподводящем канале шириной 97.6 м и длиной около 150 м. Глубина в некоторых местах канала достигает 10 м. Заложение откосов канала 1:3; крепление откосов выполнено гравийно-песчаной смесью. В канале располагается донная галерея водозабора, которая выдвинута от забральной стенки БНС в водоподводящий канал на 94.5 м, ширина галереи 18 м, высота – 3 м. В конце галереи расположен водоприемный раструб длиной 16.5 м и шириной окна 50 м. Глубина воды над верхней крышкой у входа галереи при НПУ около 7 м. Непосредственно на БНС перед насосами установлены врачающиеся водоочистные сетки (BBC) с ячейей 6–8 мм.

На БНС установлено шесть вертикальных осевых насосов типа ОП2–110КЭ. Проектная производительность одного насоса составляет 3.87 м³/с при напоре 14.8 м.вод.ст. Максимальная производительность насосной станции равна 23.22 м³/с (84 тыс.м³/час).

Проект рыбозащитного устройства выполнен ООО «НПП Гидроэкология» в 2001 году.

Основными конструктивными элементами рыбозащитного устройства являются наплавная запань и воздушно-пузырьковая завеса. Наплавная запань устанавливается в голове подводящего канала между устоями берегового сопряжения. Для создания воздушно-пузырьковой завесы предполагается использовать перфорированный трубопровод, уложенный на специальные опоры на дне перед наплавной запанью. Такая конструкция рыбо-



защитного устройства позволяет создать благоприятную структуру течений и отвести молодь рыб из зоны влияния водозабора. Следует отметить, что при максимальной производительности водозабора ($Q_{общ}=23.22 \text{ м}^3/\text{с}$), проектной длине наплавной запаньи (100 м) и среднем просвете под запанью – 3.00 м средняя скорость течения воды под запанью составляет 7.7 см/с. Такие значения скорости течения соответствуют крейсерским скоростям плавания рыб с длиной тела от 12 мм и выше [2].

Было предложено выполнить строительство рыбозащитного устройства в две очереди. В первую очередь построить наплавную запань и определить ее функциональную эффективность. В случае ее недостаточной эффективности осуществить укладку перед запанью перфорированного трубопровода для создания воздушно-пузырьковой завесы.

Запань состоит из несущих понтонов и жесткого экрана. Понтоны оборудованы настилом и ограждением. Вся запань состоит из шести понтонов.

В 2008–2009 г.г. сотрудниками Тверского государственного технического университета, ООО НПЦ «Эквос» (г. Энгельс), института Проблем Экологии и Эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва), при контроле и непосредственном участии ФГУ ЦУРЭН были проведены биологические и гидравлические исследования, позволившие определить функциональную эффективность наплавной запаньи.

Для отлова молоди рыб использовались стандартные мелкоячеистовые ловушки. Параллельно с традиционными орудиями лова использовались эхолоты Wide 3D Paramount и Lowrance LMS527DF. Сбор молоди рыб осуществлялся также с вращающихся водоочистных сеток, установленных на насосной станции. Для отлова молоди рыб с длиной тела до 20 мм на работающих ВВС устанавливались рамки, обтянутые газовым полотном.

Для измерения скоростей течения использовались гидрометрические вертушки типа ГР-55, микровертушки, а также поплавки.

Во время исследований расход водозабора изменялся в пределах от 8.61 $\text{м}^3/\text{с}$ до 17.22 $\text{м}^3/\text{с}$. Установлено, что при максимальном наблюдаемом расходе водозабора 17.22 $\text{м}^3/\text{с}$ скорость течения под запанью изменялась в пределах от 0.04 до 0.09 м/с. Данные гидравлических исследований показывают, что скорости течения перед и за рыбозащитным устройством (перед насосной станцией) составляют 0.015–0.04 м/с. Это значительно меньше крейсерских скоростей плавания рыб с длиной тела более 12 мм. Следует отметить, что молодь рыб с длиной тела 12–25 мм наблюдалась только в поверхностном слое как перед, так и за рыбозащитным устройством. Наблюдения за поведением рыб в поверхностном слое потока перед рыбозащитным сооружением и за ним показали, что молодь спокойно перемещается как по течению, так и против течения.



Более крупные особи перемещаются под запанью, как в сторону насосной станции, так и в сторону водохранилища.

Всего проведено 14 циклов, включающих круглосуточный отлов рыб (фиксирование эхолотами) перед и за рыбозащитным сооружением, а также сбор молоди рыб с вертикально вращающихся водоочистных сеток. Годовые исследования были разбиты на два периода: осенне-зимний и весенне-летний.

За осенне-зимний период (4 цикла, по двое суток каждый) было отловлено всего 19 экземпляров рыб, размер которых варьировался от 35 до 219 мм. В весенне – летний период отловлен 371 экземпляр рыб (от 6 до 75 мм).

Величина эффективности защиты рыб (\mathcal{E}) определялась по формуле [2]

$$\mathcal{E} = (C_2 - C_1) / C_2 * 100, \quad \%$$

где: C_1 и C_2 – соответственно концентрации молоди рыб за РЗУ и перед РЗУ.

В связи с малым количеством пойманных рыб расчет эффективности за осенне-зимний период не приводился.

Эффективность защиты молоди рыб на водозаборе в весенне-летний период оценивали двумя показателями. При вычислении первого показателя (\mathcal{E}_1) – в формулу подставлялась величина концентрации рыб, полученная по данным обловов непосредственно за наплавной запанью, при вычислении второго (\mathcal{E}_2) – в формулу подставлялась величина концентрации, полученная после сбора молоди рыб на ВВС.

Величина \mathcal{E}_1 характеризовала рыбозащитную работоспособность одной запани. Вторая величина (\mathcal{E}_2) характеризовала эффективность защиты рыб всего комплекса сооружений и гидравлики ковша.

В период исследований в ловушках наблюдалась в основном молодь плотвы, красноперки, подкаменщика, уклей, густеры и ерша.

По данным исследований траловых уловов (основному методу сбора исходных данных по молоди до 25 мм) и эхолотных съемок (для молоди свыше 25 мм), эффективность задержания рыб наплавной запанью составила: $\mathcal{E}_1 = 71.9\%$ для рыб с длиной тела до 15 мм; $\mathcal{E}_1 = 55.3\%$ для рыб с длиной тела 16–25 мм; $\mathcal{E}_1 = 33.3\%$ для рыб с длиной тела 26–50 мм; $\mathcal{E}_1 = 38.5\%$ для рыб с длиной тела 51–100 мм. Таким образом, эффективность защиты только одной запани зависит от длины тела рыб и уменьшается с увеличением длины тела рыб. Наибольшая эффективность достигнута для молоди с длиной тела до 15 мм. Как показали наблюдения, данная размерная группа рыб обитала в прибрежной зоне, а также наблюдалась в поверхностном слое водозаборного потока.



Данные о концентрации молоди рыб перед рыбозащитным сооружением, попавших в водозабор (концентрации, рассчитанные по данным сбора молоди рыб на ВВС насосной станции), эффективность защиты молоди рыб на водозаборе Смоленской ГРЭС по пяти результативным циклам весенне-летнего периода приведены в таблице.

Таблица. Данные по концентрациям молоди рыб перед рыбозащитным сооружением и за ним (на ВВС) и эффективности РЗУ в весенне – летний период 2009 года

№ п/п	Период	Концентрация молоди рыб, экз./м ³		Эффективность РЗС (Э ₂), %
		перед РЗС	собранные на ВВС	
1	27–28.05.09г.	0.141	0.0111	92
2	30.06–1.07.09г	0.0530	0.000092	99
3	22–23.07.09г	0.0738	0.00031	99
4	12–13.08.09г	0.102	0.00087	99
5	25–26.08.09г.	0.0152	0.000021	99

Выявить достоверное отличие в эффективности рыбозащиты в зависимости от длины тела рыб не удалось.

Результаты наблюдений за попаданием рыб на водоочистные сетки насосной станции показывают, что эффективность защиты на водозаборе Смоленской ГРЭС в весенне-летний период исследований превышает 90%. Объяснение такой высокой степени защиты рыб при относительно низких значениях эффективности их задержания установленной запанью (\mathcal{E}_1) может быть следующим. За счет большого заглубления водоприемного оголовка и малой скорости течения на входе в этот оголовок попавшая в буферную зону молодь рыб имеет низкую вероятность попадания в донный водовод насосной станции. В то же время, благодаря низким скоростям течений, как в указанной зоне, так и в створе размещения запани, молодь рыб имеет возможность обратного выхода в водохранилище.

Наличие локальных биотопов (с практически нулевыми скоростями течения воды) в прибрежной зоне подводящего канала позволяет молоди рыб, в том числе и самой ранней, находиться длительное время в буферной зоне, нагуливаться и расти. По мере роста возрастает и возможность естественного выхода этих рыб обратно в водохранилище.

Таким образом, проведенные исследования показали, что эффективность защиты молоди рыб на водозаборе Смоленской ГРЭС превышает 90%. Высокий уровень защиты молоди рыб создает комплексное воздействие рыбозащитного устройства типа «наплавная запань» и созданных условий реализации экологического способа защиты [4].



Полученные высокие значения эффективности выполненных рыбозащитных мероприятий определяют целесообразность отказа от строительства второй очереди рыбозащитного устройства – прокладки перфорированного трубопровода для создания воздушно-пузырьковой завесы.

Литература

Инструкция о порядке осуществления контроля за эффективностью рыбозащитных устройств и проведению наблюдений за гибеллю рыбы на водозаборных сооружениях № 846 от 27.04.95 г. – М.: Комитет по рыболовству; ЦУРЭН Главрыбвода, 1995. 20 с.

Павлов Д.С., Пахоруков А.М. Биологические основы защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения. М.: Легк. и пищ. пром-ть, 1983. 264 с.

Пособие по проектированию рыбопропускных и рыбозащитных сооружений к СНиП 2.06.07-87 (под ред. Малеванчика Б.С.) М., 1988. С. 79–94.

Рыбоводно-биологическое обоснование к проекту рыбозащитных сооружений на водозаборе Смоленской ГРЭС: Отчет о НИР / Руководитель Л.Г. Перминов. Псков, 1991. 54 с.

СНиП 2.06.07-87. Подпорные стены, судоходные шлюзы, рыбопропускные и рыбозащитные сооружения. М.: ЦИТП Госстроя СССР, 1987. 40 с.



МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ МОТИВАЦИОННОЙ СОСТАВЛЯЮЩЕЙ РЕОРЕАКЦИИ

В.В. Костин

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия, kostin@sevin.ru

Реореакция – основная поведенческая реакция рыб, связанная с обитанием в потоке воды. Она носит врожденный характер и любое поведение в потоке (миграционное, трофическое, родительское и др.) проявляется на фоне этой реакции. В последней трети XX века под реореакцией стали понимать в целом отношение рыб к течению – характер их перемещений в потоке. Были выделены две компоненты (составляющие) данной реакции – локомоторная и ориентационная. Они определяют диапазон условий (освещенность, мутность воды, скорость течения и др.), в котором рыбы могут проявлять реореакцию (Павлов, 1979).

В последнее время выделяют три компоненты реореакции: ориентационную, локомоторную и мотивационную. Мотивация реореакции формируется ЦНС на основе наследственных программ поведения, текущих потребностей, информации о внешней среде и определяет, будет ли проявляться эта реакция, в каком направлении и с какой силой.

Мотивацию рыб к движению в потоке характеризуют такие показатели реореакции как: реопреферендум рыб, избираемые скорости течения, тип реореакции. **Тип реореакции** – это предпочтаемое направление движения рыб относительно потока. Он может быть положительным (ПТР) – рыба движется против течения; статическим или нейтральным (СТР) – особь сопротивляется сносу потоком и, в целом, сохраняет своё положение относительно неподвижных ориентиров; отрицательным (ОТР) – рыба перемещается вниз по течению. Типу реореакции посвящено очень мало работ (Павлов и др., 2010 б; Pavlov et al., 2010). Но уже эти работы показали его важную роль в жизни рыб. Так, тип реореакции является одним из поведенческих механизмов первичного расселения атлантического лосося (*Salmo salar*), поведенческим признаком выбора жизненной стратегии молодью кумжи (*Salmo trutta labrax*).

Тип реореакции – новый показатель, и данная работа посвящена некоторым методическим аспектам его экспериментального определения.

Установки для определения типа реореакции. Для определения типа реореакции использовались установки типа «рыбоход», представляющие собой систему однотипных отсеков (рис. 1). В ходе эксперимента условия в установке «рыбоход» имитируют природные – наличие участков с различными скоростными характеристиками потока (стремнины – в проходах между отсеками, затишные зоны – в углах отсеков). Разнообра-



зие течений в отсеке по скорости и направлению предотвращает проявление простого реотаксиса и предоставляет особи выбор любого из трех вариантов поведения: 1) выйти из отсека против течения; 2) скатиться из него вниз по течению; 3) остаться в отсеке либо, работая против потока, либо, переместившись в затишные зоны. То есть у рыб есть возможность проявлять все формы движения в потоке, наблюдаемые в реках.

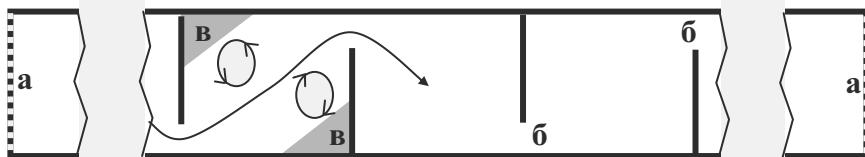


Рис. 1. Принципиальная схема установок «рыбоход»; а – рыбоудерживающая сетка, б – проходы между отсеками, в – затишные зоны. Стрелками обозначены типичные направления течений.

Размеры отсека зависят от длины подопытных рыб. Для личинок плотвы размеры отсека были 32×10 см при глубине 5 см, для рыб до 100 мм – $30-35 \times 50$ см при глубине от 12 см. Для выравнивания глубины в отсеках по длине установки «рыбоход» устанавливается под наклоном. Угол наклона зависит от скорости течения в проходах и подбирается эмпирически. Следует заметить, что режим течений в установке при малых изменениях расхода воды стабилизируется только через 7–9 мин.

Количество отсеков в наших работах варьировало от 11 до 21. Чем больше отсеков, тем меньшие различия в типе реореакции будут достоверны при прочих равных условиях.

Скорость в проходах между отсеками для корректности сравнения следует устанавливать в долях от критической скорости течения (V_k) для подопытных рыб (обычно около 0.5 V_k). Она может изменяться в широких пределах (0.2–0.7 V_k) без существенного изменения параметров движения рыб по «рыбоходу» (скорости перемещения и числа переместившихся рыб; рис 2). Зависимости времени достижения рыбами верхнего отсека «рыбохода» и доли рыб, поднявшихся в него, от скорости течения в рыбоходе в указанных пределах не обнаружено – уровень значимости влияния этого фактора существенно больше 0.05.

С увеличением скорости течения в проходах установки до 0.8 от критической движение рыб против течения существенно замедлялось (головаль) вплоть до полного прекращения проявления ПТР у обитателей спокойных вод (окунь, карась). У черноморской кумжи при увеличении скорости в проходах от 0.5 до 0.9 V_k почти в 3 раза снижалась доля рыб с



положительным типом реореакции и увеличивалось число рыб со статическим и отрицательным типами.

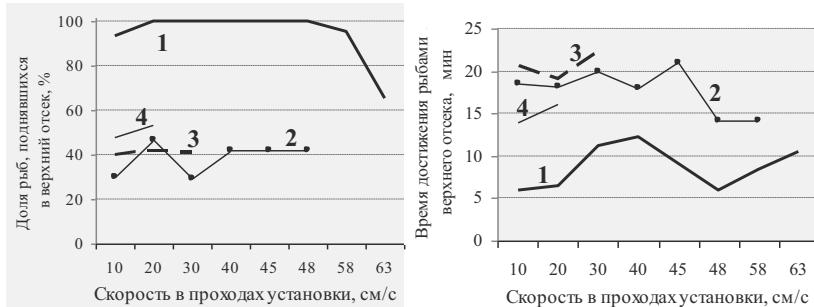


Рис. 2. Интенсивность движения рыб по установке в зависимости от скорости течения в проходах; 1 – голавль (*Leuciscus cephalus*), 2 – пескарь (*Gobio gobio*), 3 – окунь (*Perca fluviatilis*), 4 – карась (*Carassius carassius*)

Рыбоход может размещаться в естественных или искусственных водотоках. Кроме того возможна его модификация с подачей воды сверху в первый отсек. При этом поток надо распределять равномерно по всей длине переднего края этого отсека.

Проведение опыта. Рыб следует помещать в средний отсек (стартовый), чтобы у рыб были равные возможности двигаться вверх и вниз по течению. Опыты проводились с группами рыб.

Время акклиматации к условиям опыта составляло 20–30 мин., из них с течением – не менее 10 мин.

Время опыта обычно было 20 мин. Оно определяется подвижностью рыб и характером их мотивации. Необходимо минимизировать возврат рыб из крайних отсеков, поскольку в них выбор рыб искусственно ограничен. Эффективность усынков в крайних проходах для предотвращения указанного возврата рыб пока не исследована, но, судя по результатам экспериментов со щелевыми камерами (Павлов и др., 2007), она, скорее всего, будет мала.

По окончании опыта фиксируется число рыб в каждом отсеке «рыбохода». Рыб в отсеках, расположенных выше по течению от стартового считают проявившими ПТР, находящихся в стартовом отсеке – СТР, а рыб из отсеков ниже стартового по течению – ОТР. Конечное положение особи определяется суммой ее выборов (с учетом знака) за время опыта.

Оценка достоверности различий между исследуемыми группами рыб можно проводить по критерию Стьюдента для долей или по критерию χ^2 . Последний критерий мощнее, для его применения и учитывается число рыб в каждом отсеке «рыбохода».



Воспроизводимость. Повторяемость результатов проверяли двумя методами.

В первом варианте после проведения первого опыта личинок пересаживали снова в стартовый отсек и начинали второй эксперимент. Всего было проведено 5 пар опытов на 100 особях плотвы. Мерой повторяемости в этом случае служил коэффициент корреляции числа рыб в отсеках рыболова. Величина этих коэффициентов колебалась в пределах 0.93–0.98 при среднем – 0.96. Такие значения указывают на высокую воспроизводимость результатов, полученных с минимальным промежутком во времени.

Во втором варианте повторно (через 4–24 часа) проводили эксперименты с рыбами одного типа реореакции. Воспроизводимость результатов колебалась от 22 до 86% и была пропорциональна доле рыб с рассматриваемым типом реореакции (табл. 1).

Таблица 1. Воспроизводимость результатов определения типа реореакции.

Первичные опыты			Повторные опыты, % рыб с типом реореакции:		
Тип реореакции	экз.	%	ПТР	СТР	OTP
Черноморская кумжа, возраст 5 мес. 250 экз.					
ПТР	45	18.0	22.2	26.7	51.1
СТР	70	28.0	5.7	64.3	30.0
OTP	135	54.0	3.8	10.5	85.7
Плотва (<i>Rutilus rutilus</i>), поздние личинки, 274 экз.					
ПТР	67	24.5	38.8	52.2	9.0
СТР	175	63.9	12.6	80.5	6.9
OTP	32	11.7	18.8	18.8	62.5

Эти данные указывают на то, что тип реореакции – стохастический показатель – особь практически всегда может проявить все три типа реореакции, но с разной вероятностью. Эту вероятность можно оценить по соотношению числа особей с разными типами реореакции в однородной группе рыб. Вариабельность этого показателя определяется не только индивидуальной разнокачественностью, но и лабильностью мотивации живых организмов.

Диапазон применения. Тип реореакции определяется мотивом вызванным врожденной или приобретенной потребностью сменить (найти) место обитания, а возможно, и биотоп. Это верно при условии, что течение является ориентирующим стимулом при перемещении рыб, направленном на удовлетворение указанной потребности. Тип реореакции пока-



зывают только характер такого мотива, но не причину его возникновения, и не его силу.

При использовании указанной методики, получены новые данные по генетике (Hensleigh, Hendry, 1998) и экологии (Звездин, 2010, Павлов и др., 2010 а, б; Pavlov et al., 2010) поведения рыб. В исследованиях использованы рыбы 3-х семейств: лососевые (3 вида), карповые (4 вида), окуневые (1 вид); принадлежащие к разным экологическим группам; на разных этапах онтогенеза в возрасте 0+; обитающие в лотических и лимнических водоемах, в пелагиали и у дна; стайные и территориальные. Это указывает на пригодность данной методики для решения разнообразных задач исследования поведения многих видов рыб.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ 08-04-00927-а, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение», Федерального агентства по науке и инновациям (госконтракт 02.740.11.0280) и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-3231.2010.4.

Литература

Звездин А.О. 2010. Сравнительный анализ реореакции молоди плотвы из лимнических и лотических местообитаний. Дипломная работа. Место хранения Тверь, ТвГУ. 70 с.

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

Павлов Д.С., Костин В.В., Звездин А.О. 2010 а. Тип реореакции у личинок и мальков плотвы из лимнических и лотических местообитаний. // Материалы данной конференции (в печати).

Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010 б. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 1–11.

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

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

Pavlov D.S., Ponomareva V.Ju., Veselov A.E., Kostin V.V. 2010. Rheoreaction as one of formation mechanisms of phenotypic groups of underyearling Atlantic salmon *Salmo salar* // J. of Ichthyology, in press.



ВЛИЯНИЕ УРОВЕННОГО РЕЖИМА ВОДОХРАНИЛИЩ НА ДИНАМИКУ РЫБНЫХ СООБЩЕСТВ И ЕГО ОПТИМИЗАЦИЯ В ЦЕЛЯХ СОБЛЮДЕНИЯ ИНТЕРЕСОВ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА (НА ПРИМЕРЕ КАМСКИХ)

В.Г. Костицын

Пермское отделение ФГНУ «ГосНИОРХ», kostitsyn@perm.ru

Гидродинамический фактор оказывает наиболее существенное влияние на распределение рыб и формирование рыбопродукционного потенциала водохранилищ (Конобеева, Изюмов, 1993; Кудерский, 1992; Павлов и др., 1999; Тюрин, 1963; и др.).

Для интересов рыбного хозяйства наибольшее значение имеют уровни начала интенсивной зимней сработки и наибольшей зимней сработки, которые практически полностью зависят от регламента работы ГЭС и особенностей каскадного регулирования. В ходе ранних исследований установлено, что первая депрессия запасов рыб в камских водохранилищах (на рубеже 70–80-х гг. прошлого века) во многом совпадала с наиболее глубокой зимней сработкой водных масс, когда отметки уровня снижались на 6–9 м в Камском и на 3–5 м в Воткинском водохранилищах (Костицын, 1995).

Потребление воды из камских водохранилищ и сезонные попуски воды осуществляются без учета интересов рыбного хозяйства, что приводит к большим потерям рыбной продукции. В условиях камских водохранилищ измененный уровневый режим, влияющий на различные группы гидробионтов (Зиновьев, Бакланов, 2005; Алексеевнина, Истомина, 2007 и др.), по нашим наблюдениям может оказывать влияние на динамику рыбных сообществ в нескольких аспектах.

1. При наиболее глубокой сработке уровня воды в зимний и ранневесенний период происходит увеличение улова в течение текущего промыслового сезона. Интенсивная сработка уровня приводит, как правило, к заметному росту уловов в течение 2–4 недель. В результате этого промысел на водохранилищах имеет ярко выраженный сезонный характер. В многолетнем аспекте выявляется обратная закономерность – после лет с наиболее глубокой зимней сработкой уровня наблюдается снижение биомассы запасов рыб и получаемых уловов. Наиболее тесная зависимость биомассы леща от минимальных отметок уровня наблюдается при ретроспективном сдвиге в 1 год.

2. В ходе гидрологических наблюдений (Калинин, 2008; 2009 и др.) при анализе амплитуды, продолжительности и интенсивности фаз в пе-



риод навигационной и зимней сработки Камского и Воткинского водохранилищ в 60–90-е гг. выделены следующие основные типы развития летне-осенний и зимней фаз уровенного режима:

- стабильное состояние уровня, близкого к НПГ в летне-осенний период с фиксированным началом зимнего понижения уровня воды;
- значительная сработка в летне-осенний период с последующим выраженным началом зимней сработки;
- равномерное понижение уровня от НПГ до ГС без выделения фаз навигационной и зимней сработки.

В дополнение к этому нами проанализированы многолетние ряды хода уровня воды за весь период существования Камского (с 1956 г.) и Воткинского (с 1964 г.) водохранилищ. Анализ многолетних тенденций в динамике весенне-летнего хода уровня показал, что в течение водохранилищного периода происходили изменения в сроках максимального наполнения водоемов, не являющиеся благоприятными для нереста весенне-нерестующих видов. За период нескольких десятилетий происходило смещение фаз максимального наполнения – если на начальном этапе существования обоих водохранилищ (50–60 – е гг.) они приходились в среднем на 6-ю пятидневку июня, то в 80–90 – е гг. сместились в среднем на 6-ю пятидневку мая, причем в последние годы наблюдались довольно существенные отклонения максимума наполнения в ту или иную сторону (в 2000-е годы от 22 мая до 1 июля на Камском; 108.40–108.56 м БСВ).

Многолетние наблюдения за воспроизводством промысловых популяций свидетельствуют, что наибольшая эффективность нереста фитофильных рыб достигалась при их икрометании при достаточно высоких отметках уровня воды и последующем поддержании уровня на данных отметках в течение одного-полутора месяцев.

Анализ динамики биомассы рыб в 2000-е годы свидетельствует, что выход из второй депрессии численности популяций, пришедшейся на середину 90-х гг., происходил при некоторых изменениях уровенного режима для рыб в лучшую сторону (в наибольшей степени проявилось для Воткинского водохранилища), которые заключались в уменьшении глубины зимней сработки. Для определенного периода на Воткинском наблюдалась обратная зависимость величины суммарного промыслового запаса и уловов от величины сработки уровня воды (рис.), промысловые уловы на водоеме в эти годы возрастили от 102 до 176 т (официальная статистика).

Оптимизация сезонной сработки уровня Камского и Воткинского водохранилищ в целях соблюдения интересов рыбного хозяйства должна заключаться в следующем:



1. Постепенное наполнение водохранилищ в течение апреля – мая, поддержание уровня на заданных отметках в течение 1.5–2 месяцев.
2. Предотвращение сработки уровня ниже отметок, являющихся критическими для выживания рыб: в Камском – ниже 101.9 м БСВ (более чем на 6.6 м от НПГ); в Воткинском – ниже 85.6 м БСВ (более чем на 3.4 м от НПГ).
3. Предотвращение суточных колебаний уровня более чем на 0.2–0.3 м в любое время года.

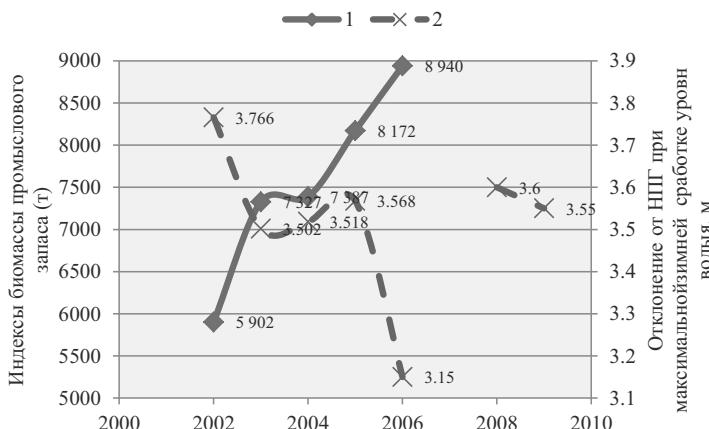


Рис. 1. Динамика промыслового запаса основных видов рыб и величины максимальной сработки уровня воды в Воткинском водохранилище в 2002–2006 гг.
1 – суммарный промысловый запас (лещ, судак, щука, плотва, чехонь); 2 – отклонения отметок максимальной сработки уровня от НПГ

Литература

Алексеевнина М.С., Истомина А.М. 2007. Влияние уровенного режима на формирование бентофауны Камского водохранилища // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Тр. Межд. научн.-пр. конф. Пермь: ПГУ. Т. 2. С. 184–188.

Зиновьев Е.А., Бакланов М.А. 2005. Об ихтиологических проблемах камских водохранилищ // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Тр. Межд. научн.-пр. конф. Пермь: ПГУ. Т. 2. С. 200–203.

Калинин В.Г. 2008. Ледовый режим рек и водохранилища бассейна Верхней и Средней Камы // Перм. гос. ун-т. Пермь. 252 с.

Калинин В.Г. 2009. Особенности уровенного режима долинных водохранилищ в зимний период (на примере камских) // <http://coruna.coastdyn.ru/iccal/pub/kalinin.pdf>.



Конобеева В. К., Изюмов Ю. Г. Эколого-функциональный подход к методике оценки влияния гидротехнических сооружений на численность популяции рыб в водохранилищах // Энергет. стр-во. 1993. № 4. С. 21–29.

Костицын В. Г. 1995. Влияние уровенного режима на рыбопродукционный потенциал Камского и Воткинского водохранилищ // Проблемы охраны окружающей среды на урбанизированных территориях: Тез. докл. междунар. конф. студ. и мол. ученых. Перм. гос. техн. ун-т. Пермь. С. 52–54.

Кудерский Л. А. 1992. Разработка стратегии оптимизации функционирования экосистем зарегулированных рек с целью сохранения и восстановления их биоресурсов: сводный отчет по проекту № 6.2.16 ГНТП «Экология России» // СПб. 142 с.

Павлов Д. С., Лупандин А. И., Костин В. В. 1999. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС // М.: Наука, 256 с.

Тюрин П. В. 1961. Влияние уровенного режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение // Изв. ГосНИОРХ. Л. Т. Л. С. 395–410.



РЕАКЦИИ РЫБ НА ВОЗДЕЙСТВИЕ ПРОМЫШЛЕННЫХ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ОРУДИЙ ЛОВА В ЗАМКНУТЫХ ВОДОЕМАХ ДНЕПРОПЕТРОВСКОЙ ОБЛАСТИ (УКРАИНА)

В.Н. Кочет, О.А. Христов

Днепропетровский национальный университет им Олеся Гончара, Украина, christoff@i.ua

Введение. Электротрал как промышленное орудие лова получил широкое распространение во второй половине XX столетия в связи с интенсификацией рыбохозяйственной отрасли, в том числе – и процесса изъятия водных живых ресурсов.

В процессе предварительной теоретической разработки параметров электролова было установлено, что комплекс физиологических проявлений, наблюдаемых у рыб при прохождении электрического тока по ее телу, носит характер безусловной оборонительной, по отношению к раздражителю, реакции. Это обстоятельство выгодно отличает электрический ток от физических средств воздействия (звука, химикатов, воздушных завес и др.) и предопределяет эффективность его применения для разработки новых сетевых, бессетевых, непрерывных и других методов лова (Стернин, 1972; Snyder, 1994 Извеков, 2000 и др.). Выявленная закономерность легла в основу разработки различных способов добычи рыбы при помощи воздействия на нее электрического тока. Однако, указанные разработки вызвали и, в настоящее время, вызывают неоднозначную реакцию в научных кругах, а также у специалистов рыбоохраных и природоохранных организаций. Это обусловило необходимость проведения детальных исследований эффективности промышленного электролова и его воздействия на компоненты окружающей среды. Дискуссия по данному вопросу продолжается и в настоящее время.

Основным, по отношению к промышленному электролову, остается вопрос о воздействии электрического тока на все элементы гидробиоты – от низших организмов до рыб. В 60-е, начале 70-х годов XX столетия было доказано, что, основной из трех фаз воздействия – стимуляция, депрессия, смерть, наиболее распространенной (превалирующей над остальными) при применении электролова является стадия депрессии. Именно последствия такого воздействия наиболее целесообразно и логично рассмотреть подробнее.

Материал и методы исследований. Исследования проводились в период 1996–2009 гг. На акватории искусственно созданных водоемов Днепропетровской области (Зеленодольский водоем – охладитель ТЭС и



Южное водохранилище), где в рыбодобыче используется промышленный электротрал ЭЛУ-4М. Осуществлен анализ 150 тралений, 2350 экземпляров рыб. Обработка полученного материала проводилась согласно общепринятых ихтиологических методик (Методика збору і обробки..., 1998; Інструкція про порядок..., 2005; Методи гідроекологічних досліджень..., 2006). Исследовались реакции рыб на воздействие электрического тока электротрала, стадии восстановления функций во времени, состояние внутренних органов, селективность и эффективность изъятия.

Результаты исследований и их обсуждение. Поскольку речь идет именно о воздействии, мы намеренно не акцентируем внимание на эффективности изъятия, хотя по многим, в том числе и нашим данным, эффективность вылова с помощью электротрала, в частности по растительноядным рыбам, увеличивается от 10 до 50 раз.

В пределах Днепропетровской области (Украина) в настоящее время в промышленных целях применяется электротрал (ЭЛУ-4М) на двух искусственно созданных водоемах питьевого и промышленного водоснабжения г. Кривой Рог (Южное водохранилище, Зеленодольский водоем-охладитель ТЭС). Лов, согласно специально разработанному режиму рыбохозяйственной эксплуатации, проводится только в осенне-зимний период (с октября до ледостава). Проведенный анализ полученных данных, а также доступных литературных источников относительно применения промышленного электротрала, позволяет констатировать следующее:

1. Прежде всего доказанным считается, что более подвижные рыбы (с более интенсивным уровнем обмена) имеют более низкие пороговые значения реакций. Таковыми в период преимущественного применения электротрала в водохранилищах (сентябрь – январь) являются растительноядные рыбы (толстолобик белый, пестрый, их гибридная форма). Это первый факт в пользу позитивной селективности изъятия этим орудием лова видов – интродуцентов.

2. Подтверждено установленное прежде положение, что повышение возрастной сопротивляемости крупных рыб подавляется ростом общего тока в их теле (из-за увеличения разницы потенциалов по длине тела). Следовательно, превалирующее воздействие приходится на старшие возрастные группы, что также обеспечивает селективность при электролове. Таким образом, происходит изъятие старших возрастных групп рыб (в данном случае – крупноразмерных особей толстолобика) без масштабного захватывания других видов в период работы электротрала. Данная концепция, экспериментально доказанная еще в конце 60-х годов XX века, подтверждается также нашими данными. В контрольных ловах электротралом доля толстолобика по количеству составляет до 80%, а по биомассе – до 99%.



3. Травмирование рыб при воздействии электротрала наиболее часто происходит не в результате воздействия самого поля, а при нахождении рыбы в зоне околоэлектродного пространства, а также при касании рыб к электродам. Однако, сама зона этого пространства и площадь электродов, составляют небольшой процент (до 10%) по сравнению с зоной опосредованного воздействия полем. Таким образом, основная масса рыбы реагирует на воздействие электротралом стадией депрессии и усыпления до попадания в зону возможного травмирования и скапливаются в кутке трала в неповрежденном состоянии. В этом заключается выгодное отличие электротрала от других орудий лова – после наступления стадии депрессии и усыпления травмирования рыб не происходит.

4. Наиболее чувствительны на стадии касания электродов и нахождения в околоэлектродном пространстве, хищные рыбы (судак, щука, окунь). В 30% случаев (по нашим данным) контакт с электродами заканчивается летальным исходом. Происходит это в результате нарушения дыхательной функции. Хищные оксифильные рыбы, особенно судак, «оживают» гораздо дольше (до 2–3 минут). Находясь в стадии шока, эти рыбы не успевают восстановить необходимые для возобновления дыхательных функций процессы.

5. Около 20% младшевозрастных и мелкоразмерных рыб, попавших в поле действия трала в дневное время, но прошедших через его ячейю, всплывают на поверхность и поедаются чайками, остальные успевают уйти в нижние слои воды. Процентное соотношение погибших экземпляров и особей, которые прошли процесс релаксации и восстановления жизненных функций в придонных слоях, по техническим причинам установить не представлялось возможным.

6. Среди летальных исходов, как в литературных источниках, так и по нашим данным, отмечаются отдельные функциональные нарушения: травмы, кровоподтеки, разрывы мышц и некоторые аномалии в составе крови. Другие отмеченные нарушения в виде снижения двигательной активности, изменения стадных поведенческих признаков, изменения пигментации и т.д., зачастую полностью восстанавливаются.

7. Время полного восстановления до нормы карповых рыб колеблется, в зависимости от вида, размера тела и температуры воды, от десятков секунд до 2 часов. Наши наблюдениями установлено, что рыбы младших возрастных групп при изъятии из трала, восстанавливают активность через 20–30 секунд. Хронометраж «оживания» также показал, что наиболее крупные особи растительноядных рыб (от 70 см и выше) выходят из шока в период от 30 с до 1 мин. и далее не проявляют признаков повторного усыпления или снуности, а при помещении в садки ведут себя абсолютно адекватно вплоть до изъятия (в проведенных наблюдениях – до 2 недель).



Факт полного восстановления указанных функций не вызывает сомнений и объясняется это механизмом воздействия тока на организм рыб: основной причиной проявления депрессивных функций в результате воздействия тока электротрала являются нарушения регуляционных механизмов организма, приводящих к временному нервному истощению, а не каким-либо необратимым изменениям.

8. При работе электротрала в пелагической части водоемов в осенне-зимний период, прилов в основном не регистрируется, либо не превышает 3–5% от количества выловленных рыб. Основную массу прилова составляют особи выращиваемых (растительноядных) видов рыб.

9. Таким образом, основным негативным воздействием электротрала является ущерб, наносимый рыбам косвенно, т. е. тем рыбам, которые подверглись воздействию электротрала, но по каким-либо причинам не попали в куль трала. Литературные источники отмечают их гибель от хищников, в результате изъятия птицами, погружения в ил. Однако, судить о величине ущерба от таких потерь трудно.

10. Проблема воздействия электролова на кормовые организмы изучена намного детальнее в силу простоты проведения экспериментов и доступности получения непосредственных данных во время работы электротрала. Большинство авторов сходится с тем, что с уменьшением размеров и уровня организации гидробиологических объектов опасность последствий уменьшается из-за упрощения либо отсутствия основного объекта воздействия – нервной системы. Численные значения гибели зоопланктона и бентоса в результате действия электролова не были выявлены.

11. Особи, отловленные при помощи траула, легче переносят период содержания в садках, чем изъятые обычным неводом и, тем более, сетями. Рыбы при попадании в электротрал под воздействием электротока впадают в состояние наркоза не доходя до стрессового состояния, в том числе гиперактивности и связанными с ней механическими повреждениями различной степени тяжести, что может повлечь ускоренную элиминацию.

12. Из проявлений, не встреченных у рыб других водоемов Приднепровья, у нескольких особей леща (за период 1996–2009 гг. установлено – 6 экз.) отмечена резорбция одной гонады. Однако, у основной массы рыб обе гонады развиты нормально, а для доказательства резорбции как реакции на воздействие электротрала необходимо гораздо большее количество зафиксированных особей с данным отклонением.

13. Траление с применением электрического тока безусловно воздействует на другие объекты гидробиоты, однако, поскольку проводится оно в позднеосенний и зимний период, после того, как многие гидробионты либо прекратили существование, либо перешли в фазу зимовки, установить его воздействие на этих животных не удалось. В Южном и



Зеленодольском водохранилища траал эксплуатируется исключительно в пелагической глубоководной зоне, в толще воды. Таким образом, воздействие на мелководную и придонную глубоководную зоны и обитающие там организмы либо минимально, либо отсутствует. Следует отметить, что, поскольку, степень воздействия на гидробионты не установлена, применение траала в мелководной зоне было запрещено.

14. Особо следует подчеркнуть, что речь идет именно о промышленных траалах с четко выверенными экспериментально и заложенными технологически параметрами тока. Любительские электроловные устройства наносят несомненный огромный ущерб водным живым ресурсам, особенно – рыбным, поскольку параметры тока, заложенные в них, рассчитаны на эффективность поражения, т.е. на летальный исход. Кроме того, самодельные электроловные устройства так называемые «электроудочки», в основном, применяются в прибрежной зоне. По нашим наблюдениям, до 70% пораженных этим орудием рыб составляют мелкоразмерные, младшевозрастные особи. Исходя из доказанной еще в 1960–70-е годы большей устойчивости малоразмерных рыб к воздействию тока, можно предположить, что значительная часть крупноразмерных рыб не изымаются, а гибнет и остается на дне водоема.

Резюмируя приведенные данные, следует отметить, что исследования в этом направлении необходимо продолжать. По имеющимся данным, можно констатировать, что, поскольку, кратковременное шоковое состояние рыб является главным образом, результатом общего угнетения периферической и центральной нервной систем, а не результатом каких-либо органических изменений других функциональных систем или тканей и крови, опасность непосредственных и, тем более, отдаленных последствий на данном этапе изученности вопроса можно считать недоказанной.

Промышленный электролов рекомендуется ограничить водоемами, которые не обладают полными характеристиками естественных и ориентированы на узконаправленное специфическое интенсивное рыболовство, с акцентом на растительноядные или другие виды-интродуценты.

Таким образом, эксплуатация промышленного электротраала, при всем его неоднозначном воздействии на биоту, в искусственно созданных, а также изолированных водоемах, в ограниченных временных рамках и границах применения (местах лова), не является катастрофически влияющей на гидроэкосистему. Полученные результаты свидетельствуют о возможности применения электротраала на акватории искусственно созданных водоемов в рекомендованном режиме, под регулярным контролем научных и природоохранных организаций.

Выводы. 1. Кратковременное шоковое состояние рыб является, главным образом, результатом общего угнетения периферической и цен-



тральной нервной систем, а не результатом каких-либо органических изменений других функциональных систем или тканей. Опасность непосредственных и, тем более, отдаленных следствий на данном этапе изученности вопроса можно считать недоказанной.

2. Количество неясным остается ущерб от гибели не попавших в трап шокированных рыб в результате поедания птицами, хищниками или от погружения в ил.

3. Накопленный объем данных позволяет считать, что влияние промышленного электротрала не может быть идентифицировано как абсолютно отрицательное и катастрофическое.

4. Влияние промышленного электротрала нельзя считать досконально изученным, что обуславливает необходимость постоянного контроля за его деятельностью.

5. Эксплуатация промышленного электротрала, при всем его неоднозначном влиянии на биоту, в искусственно созданных, а также изолированных водоемах, в ограниченных временных рамках и границах применения (местах лова), катастрофически не влияет на их гидроэкосистему.

6. Полученные результаты свидетельствуют о возможности применения электротрала на акватории искусственно созданных водоемов согласно регламентациям, изложенным в режимах эксплуатации, под регулярным контролем научных и природоохранных организаций.

7. Промышленный электролов рекомендуется ограничить искусственными водоемами, которые не имеют полные характеристики естественных и ориентированные на узко направленное специфическое интенсивное рыболовство, с акцентом на растительноядные и другие виды-интродуценты. Безопасное с экологической точки зрения применение электротрала может быть обеспечено его функционированием исключительно в пелагической части этих водоемов в осенне-зимний период: с октября текущего года до ледостава. В случае отсутствия ледостава—до I декады февраля. Целесообразно также применение трала с ячейй не меньше 70 мм не только в крыльях, но и в куле.

Литература

Інструкція про порядок спеціального використання риби та інших водних живих ресурсів/ М-во аграрної політики України, Наказ від 11. 11. 2005 р., № 623/404 – К., 2005. – 18 с.

Извеков И. П. Экологическая безопасность электролова рыбы и эффективность промысла во внутренних водоемах. / И.П. Извеков, Г.А. Асланов // ВНИЭРХ, ОИ – 2000. – № 2. – 68 с.



Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод: (Монографія) /
О.М. Арсан, О.А. Давидов, Т.М. Дьяченко та ін.– К.: Ін-т гідробіол.
НАНУ, 2006. – 406 с.

Методика збору і обробки іхтіологічних і гідробіологічних матеріалів з
метою визначення лімітів промислового вилучення риб із великих
водосховищ і лиманів України. – К.: ІРГ УААН, 1998. – 47 с.

Стернин В. Г. Электролов. Основы теории и практика /В.Г.Стернин, И.В.
Никоноров, Ю.К. Бумейстер. – М.: Пищевая пром-ть, 1972. – 223 с.

Snyder D. E. Effects of electrofishing on fish embryos, larvae, and early juveniles American Fisheries Society Early Life History Section Newsletter –
1994. – Vol/15, № 1. – P. 10–13



МЕЖВИДОВЫЕ РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОТНОШЕНИЯ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ В РЕЧНОЙ СИСТЕМЕ КАК ПРИМЕР КОММЕНСАЛЬНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

К.В. Кузищин, М.А. Груздева, А.М. Малютина,

Д.С. Павлов, К.А. Савваитова

Государственное учебно-научное учреждение Биологический факультет
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, KK_office@mail.ru

В многовидовых сообществах особи разных видов вступают в разнообразные межвидовые отношения, особенно в период размножения. Приспособления рыб к условиям размножения и развития отражают, в том числе и ряд моментов остальных периодов жизни, могут определять биологию взрослых рыб (Смирнов, 1975). Избирательное отношение разных видов лососёвых рыб к нерестовым участкам известно давно и является предметом исследований (Смирнов, 1975; Groot, Margolis, 1991; Quinn, 2005; Павлов и др., 2009 и мн. др.), однако до настоящего времени вопрос о сходстве и различиях нерестилищ разных видов, характере межвидовых взаимоотношений остается открытым. В связи с этим представляет интерес изучение особенностей биологии размножения разных видов при их симпатричном обитании.

Лососевые рыбы закапывают икру в галечно-песчаный грунт водоемов, где она может развиваться лишь при условии постоянного водообмена, поэтому производители для икрометания отыскивают участки, на которых складываются условия хорошей проточности (Смирнов, 1975). Нерестилища лососевых рыб разделяются на два основных типа – 1) нерестилища в местах инфильтрации руслового потока в грунт водоема – «на даунвэллинге» и 2) нерестилища в местах выходов грунтовых вод (Леман, 2003). Биология размножения и межвидовые репродуктивные отношения изучены на примере лососей рода *Oncorhynchus*, микижи *Parasalmo mykiss* и гольцов рода *Salvelinus*, обитающих в бассейне реки Коль (западная Камчатка).

Межвидовые репродуктивные отношения лососей в основном русле реки. В основном русле р. Коль расположены нерестилища чавычи *Oncorhynchus tshawytscha*, летней ранней кеты *O. keta* и горбуши *O. gorbuscha*. Эти виды размножаются в местах даунвэллинга. Там, где эти три вида размножаются в непосредственной близости друг от друга, их нерестилища разобщены и существенно различаются по топографии и гидрологии (табл. 1). Чавыча нерестится на сильном течении, бугор сооружает из крупных валунов, горбуша – наоборот, в зоне прибрежного мелководья, на слабом течении, бугор строит из гравия, кета характеризуется



промежуточными показателями скорости течения и размера субстрата, нерестится на значительной глубине. Наблюдения, проведенные за нерестящимися лососями, не выявили какого-либо агонистического поведения со стороны одного вида по отношению к другому.

Таблица 1. Характеристика нерестилищ тихоокеанских лососей на контрольных участках основного русла.

Параметр	Чавыча	Летняя ранняя кета	Горбуша
Место расположения бугров	на гребне переката	на глубоком плёссе	прибрежная полоса
Глубина бугра, м	0.5 (0.3–0.7)	1.21 (0.9–1.5)	0.48 (0.3–0.6)
Скорость течения, м/с	2.7 (2.2–2.9)	1.7 (1.2–2.1)	0.6 (0.4–0.9)
VHG, мм*	41.1 (34–50)	30.1 (29–31)	16.3 (11–20)
D50, см**	12.7 (8–16)	6.5 (6–7)	3.6 (3–4.5)
Площадь бугра, м ²	2.9 (2.7–3.5)	2.1 (1.7–2.4)	1.4 (1.0–1.6)

Примечание: * – показатель гидростатического напора, характеризует интенсивность внедрения русловых вод в грунт; ** – средне-взвешенный размер частиц грунта в нерестовом бугре.

Топография и гидрологический режим нерестилищ чавычи и летней ранней кеты сходны и в других участках р. Коль. В то же время, расположение нерестилищ горбушки может варьировать в зависимости от присутствия других видов и численности самой горбушки. В урожайные годы в участках, где чавыча и кета не размножаются, горбуша нерестится не только на прибрежной полосе вдоль низкого берега, но и в конце плеса перед перекатом, на гребне переката и вдоль высокого берега, в местах, где скорость течения может достигать до 1.3–1.5 м/с, а нерестовый субстрат содержит большую долю крупных фракций ($D50 \approx 4.1–5.8$). Три вида тихоокеанских лососей, которые приспособились размножаться в русле реки в местах даунвellingа, в случае нереста вблизи друг к другу, в условиях визуального контакта, расходятся в пространстве, их нерестовые площадки не соприкасаются. Напряженность межвидовых отношений понижена, виды не конкурируют друг с другом за места нереста.

Межвидовые репродуктивные отношения лососей в пойменных родниках. В пойменных родниках р. Коль размножаются летняя поздняя кета *Oncorhynchus keta*, нерка *O. nerka* и кижуч *O. kisutch* – виды, откладывающие икру на выходах грунтовых вод. В условиях ограниченного пространства также наблюдается разобщение нерестилищ и разновременность нереста (табл. 2): кета выбирает участки с более тёплыми грунтовыми водами аллювиального потока, нерка – холодные, с примесью глубинных грунтовых вод. Самки кеты и нерки откладывают икру в разное



время суток: кета – рано утром, нерка – днем и вечером. Кижуч начинает свой нерест после того, как закончился нерест кеты и нерки, он становится единственным нерестящимся видом в роднике, но выбирает для нереста очень мощные выходы грунтовых вод (табл. 2), поэтому практически никогда не перекапывает бугров кеты и нерки.

Таблица 2. Характеристика нерестилищ тихоокеанских лососей в пойменном роднике.

Параметр	Кета	Нерка	Кижуч
Место расположения бугров	нижний участок	средний участок	в истоке
Сроки нереста	сентябрь	сентябрь	октябрь
Глубина бугров, м	0.44 (0.2–0.6)	0.54 (0.5–0.7)	0.39 (0.3–0.5)
Скорость течения, м/с	0.11 (0.1–0.2)	0.16 (0.1–0.2)	0.19 (0.1–0.2)
Температура воды, °С	8.1 (7.6–8.4)	6.7 (6.2–7.8)	7.4 (6.9–8.1)
VHG, мм	31.3 (27–36)	48.2 (43–51)	58.6 (42–62)
D50, см	4.54 (4.3–4.7)	2.81 (2.2–3.2)	3.9 (3.6–3.9)
Площадь бугра, м ²	1.64 (1.4–1.8)	0.72 (0.6–1.0)	1.48 (1.2–1.6)

В разные годы в одном и том же роднике численность видов меняется (400–1200 производителей всех видов), но пространственная разобщенность нерестилищ разных видов поддерживается при любой численности. В пойменных родниках ведущую роль в снижении межвидовой конкуренции играет способность видов к поиску выходов грунтовых вод со специфическими свойствами, а также разновременность нерестового периода и иной характер суточной активности в случае совпадения сроков размножения.

Репродуктивные межвидовые отношения лососей и гольцов в небольшом притоке. Река Коль имеет множество притоков разного типа, размера и водности, все они используются лососями и гольцами для размножения (Павлов и др., 2009). В модельном притоке горного типа (длина 8.2 км, ширина в устье 4.5 м, расход воды в устье 0.42 м³/с) нерестятся сима *Oncorhynchus masou*, кунджа *Salvelinus leucomtaenia*, мальма *S. malma*. Как и в других участках реки, наблюдается пространственное и темпоральное разобщение видов во время нереста, причем в маленьком притоке оно выражено более отчетливо, чем в основном русле или пойменных родниках (табл. 3). Сима и кунджа нерестятся вдали друг от друга и в разное время года, используя разный нерестовый субстрат. Мальма размножается на выходах грунтовых вод, вдали от нерестилищ симы и кунджи.



Таблица 3. Характеристика нерестилищ лососевых рыб в небольшом притоке

Параметр	Сима	Кунджа	Мальма
Расположение нерестилищ	2–5 км от устья	6–8 км от устья	5–7 км от устья
Тип нерестилища	на даунвэллинге,	на даунвэллинге,	на выходах грунтовых вод
Сроки нереста	начало августа	начало сентября	конец сентября
Глубина бугров, м	0.28 (0.2–0.3)	0.24 (0.2–0.3)	0.38 (0.3–0.4)
Скорость течения, м/с	0.49 (0.3–0.6)	0.42 (0.3–0.6)	0.43 (0.3–0.6)
t воды, $^{\circ}\text{C}$	8.8 (8.2–9.3)	7.8 (6.5–8.4)	6.9 (6.1–7.5)
VHG, мм	-32.5 (24–38)	-31.1 (20–32)	+32.2 (25–41)
D50, см	5.75 (4.9–6.2)	1.92 (1.8–2.9)	3.42 (2.8–4.0)
Площадь бугра, м^2	0.24 (0.19–0.30)	0.22 (0.16–0.75)	0.20 (0.16–0.51)

Репродуктивные межвидовые отношения микижи и тихоокеанских лососей: пример адаптивной темпоральной изоляции. В бассейне р. Коль нерестилища микижи расположены в тундровых притоках, на даунвэллинге. На тех же участках, но в другое время размножается и горбуша. Отличий в топографии нерестовых бугров, гидрологическом режиме и фракционном составе грунта у этих двух видов нет (табл. 4). Однако они практически не взаимодействуют друг с другом: нерест горбушки начинается через 3–3.5 недели после того, как сеголетки микижи выходят из нерестовых бугров и через 1.5–2 недели после того, как они покидают нерестилища и расселяются по нерестовому притоку. При этом нерест горбушки в тундровых притоках – частный случай репродуктивной биологии горбушки, которая способна нереститься в любом участке речной системы безотносительно к температурному режиму данного участка. Однако микижа более требовательна к выбору нерестилищ, которые жёстко ограничены температурным фактором.

Таким образом, в тундровых притоках наблюдается практически полное совпадение топографии и гидрологии нерестилищ микижи и горбушки, что является случаем прямой межвидовой конкуренции. Поэтому появление весеннего нереста у микижи и близких к ней видов рода *Parasalmo*, по-видимому, есть способ выхода из конкурентных взаимоотношений с тихоокеанскими лососями (Савваитова и др., 1975). Разновременность нереста означает, что в одном сезоне одни и те же нерестилища используются дважды, что повышает общий уровень видового разнообразия рыб в экосистеме.



Таблица 4. Характеристика экологии размножения микижи и горбуши в тундро-вом притоке р. Коль

Параметр	Микижа	Горбуша
Топография нерестилищ	конец плёса, даунвеллинг	конец плёса, даунвеллинг
Сроки нереста	15–30 мая	10–20 августа
Сроки выхода сеголетков из бугров	28 июня – 4 июля	начало мая
Глубина бугров, см	36 (26–42)	32 (25–40)
Скорость течения, м/с	0.44 (0.26–0.67)	0.43 (0.22–0.61)
VHG, мм	15.1 (12.1–21.3)	14.9 (12.1–20.5)
D50, см	3.59 (2.9–4.4)	3.58 (2.9–4.4)

В условиях совместного обитания в геоморфологически сложной речной системе лососевые рыбы вырабатывают ряд адаптаций для снижения межвидовой конкуренции, куда входит, в первую очередь, способность осваивать нерестилища разного типа, локализации, с разным размером нерестового субстрата. Можно предположить, что поведенческие реакции, обеспечивающие снижение межвидовой конкуренции, играют подчиненное значение.

Литература

Леман В.Н. 2003. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* на Камчатке // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Выпуск 2. Владивосток. Изд-во Дальннаука. С. 12–33.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке. М.: КМК, 163 с.

Савваитова К.А., Мина М.В., Максимов В.А. 1975. Эволюционные аспекты экологии размножения лососей рода *Salmo* в некоторых водоемах Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т. 15. Вып. 1 (90). С. 21–31.

Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развития тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 335 с.

Groot C., Margolis L. 1991. Pacific salmon life histories. Canada, Vancouver, University of British Columbia press, 564 p.

Quinn T.R. 2005. The behavior and ecology of Pacific salmon and trout. USA, Seattle: University of Washington press, 378 p.



О РАЗНООБРАЗИИ НЕРЕСТОВОГО ПОВЕДЕНИЯ У КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM)

К.В. Кузищин, М.А. Груздева, А.М. Малютина,
Д.С. Павлов, К.А. Савваитова

Государственное учебно-научное учреждение Биологический факультет
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, KK_office@mail.ru

Тихоокеанские лососи – типичные литофилы, закапывающие икру в грунт водоемов. Разные виды и внутривидовые формы приспособились использовать для размножения особые участки речных систем. У кеты, нерки и др. существуют сезонные расы, которые используют нерестилища разной локализации и разного типа водоснабжения (Смирнов, 1975 и мн. др.). В связи с этим представляется актуальным изучение нерестового поведения рыб одного и того же вида в разных условиях внешней среды. Важными элементами поведения лососей являются поиск и подготовка места откладки икры, а также способы защиты от крупного наземного хищника. Единственным хищником, воздействующим на лососей в р. Коль, является бурый медведь *Ursus arctos*, который в летнее время держится в районе нерестилищ лососей и переходит на питание исключительно рыбной пищей. На отдельных участках его плотность может достигать 6–8 взрослых зверей и до 8 медвежат на 1 га.

Исследования нерестового поведения тихоокеанских лососей проводились на р. Коль (западное побережье Камчатки), ее длина 133 км, ширина в устье 70 м, глубина 0.5–2 м. У реки хорошо выражена придаточная система основного русла – боковые протоки, пойменные родники и старицы (Павлов и др., 2009). Для р. Коль характерны процессы интенсивной эрозии берегов, в результате которой происходит их разрушение и поступление в русло большого количества древесного материала. В бассейне р. Коль совместно существуют три сезонные расы кеты, каждая из которых приспособилась нереститься в специфических участках речной системы (Кузищин и др., 2010). Исследования нерестового поведения проводились в 2003–2008 гг., с берега и методом визуальных подводных наблюдений.

Наиболее существенные различия в локализации и типе нерестилищ наблюдаются между двумя формами кеты – летней ранней и летней поздней (далее, соответственно, «ранней» и «поздней»). Ранняя кета нерестится в основном русле, на плесах шириной 30–40 м, глубиной 1–1.5 м, на сильном течении, 1.3–2.1 (в среднем 1.7 м/с), в составе донного субстрата преобладает крупная галька (размер частиц 7–10 см); отложенная икра ранней кеты омывается инфильтрующимися в грунт грунт русловыми водами («на даунвэллинг»). Поздняя кета для размножения вы-



бирает крупные родники в пойме длиной 500–3000 м, шириной 9–12 м, глубиной 0.2–0.7 м, скорость течения 0.2 м/с; поздняя кета откладывает икру в месте выхода грунтовых вод и ее икра во время развития омывается этими водами (Кузицин и др., 2010). Таким образом, характер нерестового участка разных форм кеты существенно различается, рыбы находятся в условиях, прежде всего разной глубины и скорости течения: ранняя кета нерестится на широких, глубоких участках с сильным течением, поздняя кета – в узких, мелководных родниках.

Особенности нерестового поведения разных форм кеты. 1) *Ранняя кета.* Особи этой формы заходят в реку из моря примерно за 1 месяц до нереста. Ее нерестилища удалены на 50–70 км от устья. При движении вверх по течению она двигается группами по 5–10 особей, только в светлое время суток, средняя скорость движения рыб в реке 2–3 км в сутки, к району нерестилищ ранняя кета подходит примерно за 20 дней. На нерестилищах ранняя кета появляется не менее чем за 7–10 дней до нереста. Достигнув нерестилищ, производители создают скопления до 350–380 рыб на плесе длиной 100 м и шириной 35 м. Примерно за 2–3 дня до нереста самки начинают совершать попытки раскапывания грунта: поворачиваясь на бок, самка в течение 4–6 секунд движениями хвостового отдела тела разбрасывает грунт по сторонам, после чего отдыхает в течение 10–15 минут. Глубина раскопки составляет 15–20 см. Самка повторяет свои действия еще 1–2 раза. После такой серии раскопок самка перемещается на другой участок, удаленный на расстояние от 5 до 30 м от первого, после чего процесс повторяется на новом месте. В литературе, посвященной биологии размножения лососей, такого рода действия самок иногда называются «пробным копанием» (Groot, Margolis, 1991; Quinn, 2005). Пробные копания самки совершают в течение светового дня, независимо от погоды. Одна самка может делать от 4 до 10 пробных копаний. Пробные копания совершают все или почти все самки, направление и траектория их перемещений почти не поддаются систематизации – они могут двигаться вверх и вниз по течению, в сторону низкого или высокого берега, каждая самка может перемещаться в разном направлении и на разное расстояние. Самцы числом 2–5, но находятся вблизи, на удалении не менее 1 м от копающих самок, но не совершают явной работы по копке грунта.

После периода пробного копания грунта, который продолжается от 2 до 5 дней, происходит мелиорация грунта нерестилища – постоянная перекопка грунта самками приводит к тому, что ил, песок и мелкие фракции гравия уносятся течением, тем самым, проточность грунта повышается: до массовой перекопки величина даунвеллинга, выраженная как «вертикальный гидравлический градиент» (VHG) составляла 18...22 мм, то перед нерестом, после серии пробных покопов она возросла до 30...40



мм. Таким образом, пробные копания грунта приводят к возрастанию его проницаемости для потока воды. Непосредственно перед нерестом, в том месте, куда будет отложена икра, самка начинает копать грунт. Длительность актов раскапывания составляет около 5 секунд, период отдыха—около 5 минут. В течение 6–8 актов раскапывания, самка раскапывает яму длиной 0.7–1 м, шириной 0.5–0.8 м и глубиной 30–40 см. Работа по раскопке нерестовой ямы происходит утром или вечером, днем—только при низкой облачности или во время дождя, ночью самки отдыхают у dna. Процесс копки занимает 1–2 суток.

Сбоку или снизу по течению от самки, на расстоянии около 1 м постоянно держатся 2–3 самца, которые не проявляют признаков агрессии друг по отношению к другу, а самка не проявляет к ним никакого интереса. Как правило, первым к самке подходит наиболее крупный самец. Нерест происходит преимущественно в утренние и вечерние часы. В подавляющем большинстве случаев утренний период нереста более интенсивный и более продолжительный (примерно 1 час после восхода Солнца, в течение которого самка выметывает 2–3 порции икры), чем вечерний (около 20 мин. во время заката, обычно выметывается одна порция икры). В пасмурную погоду или в дождь процесс нереста может идти весь световой день. После вымета очередной порции самец, принимавший участие в осеменении икры, скатывается вниз по течению, его место тут же занимает другой самец. *Поэтому разные порции икры оплодотворяются разными самцами.* Процесс нереста одной самки происходит 1–2 дня, по мере откладки икры самка засыпает порцию и в конце нереста сооружает бугор длиной 130 см, шириной 100 см, высотой около 50 см. После нереста самка стоит над бугром еще 3–4 дня, после чего, обессилев, сносится течением. Самцы остаются на нерестилище после нереста с первой самкой в течение 5–8 дней, могут нереститься еще с 1–4 самками, после чего погибают.

Реакция ранней кеты на опасность сдержанная. При приближении опасности (медведя или человека) со стороны мелкого берега рыбы остаются на местах и почти не реагируют на вторженца до дистанции до 4–5 м. Если движение хищника в сторону кеты продолжается, рыбы достаточно медленно отходят на 2–3 м в сторону глубины от опасности. При уходе медведя группа производителей возвращается на свое исходное место. Как правило, медведь не в состоянии поймать раннюю кету из-за большой глубины и сильного течения. Иногда неопытные медведи бросаются на нерестящихся рыб и с высокого берега, ныряют под воду с открытой пастью, пытаясь схватить рыбу зубами. Однако и в этом случае кета быстро уходит от опасности, бросаясь врасыпную резким рывком.

2) *Поздняя кета.* Нерестовый ход поздней кеты происходит за 2–2.5 месяца до нереста, по реке идут косяки по 50–200 особей, ее нерестилища



расположены на расстоянии 20–100 км от устья. Движение по реке происходит только днем.

Производители поздней кеты долгое время отстаиваются в глубоких ямах основного русла и боковых проток, а в нерестовый родник они заходят непосредственно перед нерестом. Самки поздней кеты пробных покопов почти никогда не делают, очень точно отыскивают в грунте место выхода грунтовых вод и копают яму именно в месте его выхода уже через несколько часов после захода в родник. Самка раскапывает яму за 2–3 дня. Процесс раскопки ямы происходит только на рассвете, вне зависимости от погодных условий. Самцы совершают обходы плеса, кружатся вокруг самки, часто совершают вялые турнирные поединки. Нерест поздней кеты происходит ранним утром, до того, как Солнце взойдет над береговым «кувалом». Обычно самка откладывает икру 3–4 порциями, закапывая каждую. Весь процесс нереста одной самки в подавляющем большинстве случаев происходит за одну утреннюю зарю. Вокруг одной самки постоянно держатся от 2 до 6 самцов, как только самка приступает к нересту, между самцами происходят ожесточенные турнирные схватки, часто один самец нападает на другого с открытой пастью, стараясь ухватить соперника за голову и оттеснить его подальше от самки. Некоторые самцы совершают резкий бросок, стараясьрылом ударить соперника в область жаберной крышки. Чаще всего победителем становится самый активный и ярко окрашенный самец. С одной самкой могут нереститься 2–3 самца, сменяя друг друга. После нереста самка поздней кеты сооружает бугор длиной 1.2 м, шириной 0.8 м, высотой 0.4 м. После откладки икры самка остается над бугром, но уже в течение суток обесцеливает. Самцы сохраняют активность после первого нереста до 10 дней и могут принимать участие в нересте с другими самками.

В родниках медведь постоянно пытается поймать рыбу, поэтому во время нереста производители поздней кеты крайне пугливы. Они чутко реагируют на любое движение по берегу: появление человека или медведя на берегу улавливается кетой с расстояния более 25 м, все рыбы мгновенно уходят броском от опасности на 20–25 м, после чего начинают совершать круговые движения по плесу. Если медведь пытается схватить кету, то стая бросается врасыпную, причем одна часть рыб уходит прочь от опасности, а другая часть, наоборот, на большой скорости двигается в сторону хищника и обходит его стороной. В родниках поздняя кета приспособилась использовать в качестве защиты укрытия двух типов, которые мы условно назвали «статический» и «динамический». Статический тип – это упавшие в воду деревья, стволы и ветви которых создают переплетения под водой, образуют «крыши» под которыми имеется 40–50 см водного столба. Производители кеты при атаке медведя стремятся уйти в такие укрытия, где они становятся либо незаметными, либо недосягаемыми для хищника. Динамический тип



укрытий – это облако муты до 15 м в длину и 8–9 м в ширину, поднятое движением медведя в роднике. Производители кеты быстро находят такое облако и прячутся в нем. Несмотря на то, что родники, в которых нерестится поздняя кета, довольно узкие, мелкие и медленно текущие, эффективность охоты медведя на преднерестовую и нерестящуюся рыбу низкая, его добычей становятся отнерестившиеся, умирающие особи.

Нерестовое поведение кеты характеризуется значительной вариабельностью. В разных участках вид демонстрирует разные поведенческие стереотипы, в наибольшей степени адекватные окружающим условиям. При нересте в родниках особое значение приобретают оборонительные формы поведения, так как именно в этих местах рыбы в наибольшей степени подвержены риску физического уничтожения хищником. В то же время, в родниках, благодаря тому, что отложенная развивающаяся икра омывается потоком грунтовых вод, производители тратят небольшие усилия по поиску места откладки икры. Наоборот, при нересте в русле, кета хорошо защищена от хищника глубиной и быстрым потоком, но демонстрирует сложное поведение, направленное на подготовку нерестовой площадки и поиск места нереста. Интересен факт преднерестовой мелиорации нерестилищ ранней кетой, когда в результате усилий производителей достигается существенное улучшение проточности грунта. Этот феномен, направленный, на повышение эффективности воспроизводства, требует более тщательного изучения, так как его механизм и причинно-следственные связи особенностей поведения и параметров внешней среды остаются неясными. Полученные результаты указывают на наличие широкого набора поведенческих адаптаций к разнообразным и динамичным факторам внешней среды.

Литература

Кузицин К.В., Груздева М.А., Савваитова К.А. и др. 2010. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) и их взаимоотношения в реках Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т. 40. № 2.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника «Река Коль»). М.: КМК, 163 с.

Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развития тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 335 с.

Groot C., Margolis L. 1991. Pacific salmon life histories. Canada, Vancouver, University of British Columbia press, 564 p.

Quinn T.R. 2005. The behavior and ecology of Pacific salmon and trout. USA, Seattle: University of Washington press, 378 p.



СЕРОТОНИН. РОЛЬ В РЕГУЛЯЦИИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ РЫБ

В.В. Кузьмина

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН. Борок, Россия, vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru

Регуляция пищевого поведения рыб – сложный процесс, находящийся под нейро-гуморальным контролем. Важнейшую роль в центральной регуляции пищевого поведения рыб играют нейропептиды, оказывающие ингибиторное (кортикотропин – релизинг – фактор, или CRF, бомбезин, холецистокинин) или стимулирующее (β -эндорфин, галанин, нейропептид Y) влияние. Кроме того, в регуляторных процессах участвуют моноамины (de Pedro, Björnsson, 2001). Однако роль серотонина (5-HT) в регуляции пищевого поведения рыб изучена недостаточно. При изучении влияния 5-HT на потребление пищи карасем *Carassius auratus* выявлен аноректический эффект только в случае его центрального (интравентрикулярного) введения (de Pedro et al., 1998). Вместе с тем серотонин может влиять на пищевое поведение не только как нейротрансмиттер, но и как гормон. Это предположение базируется на том, что значительная часть серотонина синтезируется в кишечнике (Holmgren, Nilsson, 1983). Также было показано, что введение 5-HT per os снижает потребление пищи у морского окуня *Dicentrarchus labrax*. При этом его уровень в плазме крови увеличивается почти в 2 раза (Rubio, 2006). Последнее дает основание предполагать возможность его гормональных эффектов на пищевое поведение рыб.

Цель работы – изучение влияния периферически введенного серотонина на двигательные реакции и рацион карпа.

Материал и методы исследования. Объект исследования – годовики карпа обыкновенного *Cyprinus carpio* L. Масса тела 13 ± 0.08 г. Условия эксперимента подробно описаны ранее (Кузьмина, 2009). Регистрировали три параметра – время нахождения рыб в стартовом отсеке после подъема передней стенки камеры (t_1), время, необходимое для достижения рыбами корма – латентное время питания, величина которого обратно пропорциональна скорости пищевой реакции (t_2) и рацион (R). В последнем случае учитывали количество съеденных личинок хирономид за 3 мин наблюдения (исходное количество – 30 экз). За два дня до опыта рыб переставали кормить. Перед началом опытов рыбам экспериментальной группы при помощи инсулинового шприца внутрибрюшно или внутримышечно вводили 0.1 мл серотонина в дозе 10 мкг/г массы тела. Рыbam контрольной группы вводили равный объем раствора Рингера для пойкилотермных животных. Через определенные промежутки времени у всех рыб индивидуально регистрировали значения t_1 , t_2 и R . Данные обработаны статистически с использованием програм-



мы Statistica 6.0. Достоверность различий оценивали при помощи непараметрического критерия Вилкоксона при уровне значимости $p<0.05$.

Результаты и обсуждение. Время пребывания в стартовом отсеке (t_1) рыб контрольных групп в течение опыта постепенно снижалось от 1.9 ± 0.2 до 1.2 ± 0.2 и от 2.2 ± 0.2 до 1.5 ± 0.1 сек при внутрибрюшинном и внутримышечном введении раствора Рингера соответственно. У рыб опытных групп после введения 5 НТ наблюдалось увеличение значений t_1 , более значительное в случае внутрибрюшинного введения (Таблица).

Таблица. Влияние серотонина на пищевое поведение карпа, % от контроля, принятого за 100.

Показатель	Время после инъекции, ч							
	1	5	24	29	48	53	72	77
t_1	<u>+ 37</u> + 200	<u>+ 38</u> + 132	<u>+ 16</u> + 95	<u>+ 40</u> + 128	<u>- 22</u> + 95	<u>+ 47</u> + 117	<u>+ 38</u> + 106	<u>+ 8</u> + 113
t_2	<u>+ 267</u> + 499	<u>+ 43</u> + 81	<u>+ 66</u> + 29	<u>+ 97</u> + 46	<u>+ 91</u> + 29	<u>+ 65</u> + 13	<u>+ 45</u> + 58	<u>+ 44</u> + 7
R	<u>- 32</u> - 47	<u>- 14</u> - 25	<u>- 9</u> - 11	<u>- 7</u> - 12	<u>- 4</u> + 2	<u>- 7</u> - 15	<u>+ 2</u> - 9	<u>+ 4</u> - 12

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные изменения.

Время достижения кормового пятна (t_2) у рыб контрольных групп, как правило, варьировало в пределах 3.5 ± 0.3 – 3.2 ± 0.2 сек, а также 6.3 ± 0.2 – 5.8 ± 0.3 сек при внутрибрюшинном и внутримышечном введении раствора Рингера соответственно. У рыб опытных групп наблюдался резкий подъем показателя через 1 ч после введения 5 НТ. В последующие сроки отмечено колебательное изменение значений t_2 , причем при внутримышечном введении препарата достоверное увеличение показателя выявлено во все сроки наблюдения. Рацион (R), у рыб контрольных групп варьировал в еще меньшей степени (от 26.4 ± 0.6 до 27.5 ± 0.8 и от 24.2 ± 0.9 до 27.8 ± 0.6 личинок хирономид) при внутрибрюшинном и внутримышечном соответственно. У рыб опытных групп наблюдалось значительное и достоверное снижение величины показателя в течение первых 5 ч после введения 5 НТ, а также повторно (через 53 ч) во втором случае.

При обсуждении полученного материала следует отметить, что в данной работе впервые получены данные, свидетельствующие не только о возможности достоверного снижения под влиянием периферически введенного серотонина количества потребляемой пищи, но и о его влиянии на двигательные реакции. Если учесть, что 5-НТ может преодолевать стенку пищеварительного тракта (Rubio, 2006) и с током крови попадать в другие органы, а гематоэнцефалический барьер у рыб частично проницаем для серотонина (), то полученные результаты могут свидетельствовать о его уча-



стии как в центральной, так и в периферической регуляции потребления пищи. Помимо прямых механизмов могут участвовать непрямые механизмы, в частности воздействие 5-НТ на моторику желудочно-кишечного тракта, а также его взаимодействие с такими гормонами, как инсулин и катехоламины. Действительно, ранее было показано, что гипоталамо-гипофизарно-интеррернальная ось участвует в регуляции питания костистых рыб (Bernier, Peter, 2001), а при изучении эндо- и паракринной роли серотонина в регуляции пищеварительной системы у млекопитающих было показано, что 5-НТ действует как периферический посредник сытости (Simansky, 1996). На вовлечение гормонов указывает и тот факт, что в наших опытах наблюдалось колебательное пролонгированное влияние серотонина как на рацион рыб, так и на их двигательную активность. При этом механизмы, ответственные за поиск пищи и ее потребление, могут быть различными. Это предположение базируется на временных различиях действия 5-НТ на различные аспекты пищевого поведения рыб.

Таким образом, на примере карпа показано, что периферически введенный серотонин пролонгированно влияет на различные аспекты пищевого поведения рыб: снижает уровень адаптивного любопытства, замедляет скорость пищевой реакции, а также уменьшает рацион.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 09-04-00075).

Литература

Bernier N.J., Peter R.E. The hypothalamic – pituitary – interregnal axis and the control of food intake in teleost fish / Bernier N.J. // *Compar. Biochem. Physiol.* 2001. V. 129B. P. 639–644.

de Pedro N., Bjornsson B.T. Regulation of food intake by neiro-peptides and hormones // *Food intake in fish*. Ch. 12. Eds. Houlihan D., Boujard T., Jobling M. Blackwell Sci. 2001. P. 269–296.

de Pedro N., Pinillos M.L., Valenciano A.I., Alonso-Bedate M., Delgado M.J. Inhibitory effect of serotonin on feeding behavior in goldfish: Involvement of CRF // *Peptides*. 1998. V. 19. № 3. P. 505–511.

Holmgren S., Nilsson S. Bbombesin-, gastrin/CCK- 5-hydroxytryptamine-, neurotensin-, somatostatin-, and VIP-like immunoreactivity and catecholamine fluorescence in the gut of elasmobranch, *Squalus acanthias* // *Cell Tissue Res.* 1983. V. 234. P. 595–618.

RubioV.C., Sanchez-Vazquez F.J., Madrid J.A. Oral serotonin administration affects the quantity and the quality of macronutrients selection in European sea bass *Dicentrarchus labrax* L. // *Physiol. Behavior*. 2006. V.87. P. 7–15.

Simansky K.J. Serotonergic control of the organization of feeding and satiety // *Behav. Brain Res.* 1996. V.73. P. 37–42.



ВЛИЯНИЕ ТАУРИНА НА ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ КАРПА *CYPRINUS CARPIO L.*

В.В. Кузьмина, П.В. Русанова, Л.К. Гавровская

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН. Борок, Россия, vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru

Таурин, являющийся конечным продуктом обмена серусодержащих аминокислот, выполняет в организме животных, в том числе рыб, многообразные функции. Таурин играет важную роль в поддержании энергетического, углеводного, липидного и белкового обмена, оказывая гиполипидемическое, гипогликемическое и гипотензивное действие. Кроме того, таурин влияет на эндокринные функции, модулирует иммунный ответ и регулирует работу ионных каналов, а также реализует сигнальную трансдукцию, клеточную пролиферацию и репарацию ДНК (обзор: Кузьмина и др., 2010).

Многообразие функций таурина дает основание предполагать, что его избыток или недостаток должен отражаться на функционировании различных систем организма рыб, в том числе обуславливающих их пищевое поведение. Действительно, таурин в концентрации 10^{-12} М является аттрактантом для европейского угря *Anguilla anguilla* (Sola, Tosi, 1993). Воздействуя на обонятельные органы рыб, таурин увеличивает привлекательность корма (Doving et al., 1980). Наличие таурина в пище влияет на пищевое поведение молоди японской камбалы *Paralichthys ovaceus*. Сразу после приема пищи рыбы погружаются на дно, если таурин в пище отсутствовал, рыбы плавают в толще воды (Kim et al., 2005).

Цель данной работы – изучение влияния таурина на разные аспекты пищевого поведения, в том числе двигательные реакции и рацион, у рыб, находящихся длительное время на разных диетах.

Материал и методы исследования. Объект исследования – годовики карпа *Cyprinus carpio L.* Масса тела 15 ± 0.07 г. Условия эксперимента описаны ранее (Кузьмина, 2009). Регистрировали четыре параметра – время нахождения рыб в стартовом отсеке после подъема передней стенки камеры (t_1), время, необходимое для достижения рыбами корма – латентное время питания, величина которого обратно пропорциональна скорости пищевой реакции (t_2), время питания (t_3), а также рацион (R). В последнем случае учитывали количество съеденных личинок хирономид за 3 мин наблюдения (исходное количество – 20 экз). За два дня до опыта рыб переставали кормить. Перед началом опытов у интактных рыб всех экспериментальных групп регистрировали указанные выше показатели, которые рассматривали как контрольные. Затем рыбам всех экспериментальных групп внутрибрюшинно при помощи инсулинового шприца вводили 0.1 мл таурина в дозе 50 мг/кг массы тела. Через определенные промежутки вре-



мени (максимум 16 сут) у всех рыб индивидуально регистрировали значения t_1 , t_2 , t_3 и R . Данные обрабатывали статистически с использованием программы Statistica 6.0. Достоверность различий оценивали при помощи непараметрического критерия Вилкоксона при уровне значимости $p < 0.05$.

Результаты и обсуждение. Данные, касающиеся влияния различных диет и голодания на двигательную и пищевую активность рыб, свидетельствуют о достаточной близости исследованных показателей у интактных рыб всех экспериментальных групп (Таблица). После введения таурина время нахождения рыб всех групп в камере, как правило, увеличивается. Достоверное увеличение значений t_1 у рыб, получавших углеводный корм, наблюдалось на 4-е сут (на 68.8%), у рыб, получавших белковый корм – на 8-е сут (на 100%), у голодавших рыб – на 10-е сут (на 68.8%). Время, требующееся для нахождения рыбами корма, из-за значительной вариабельности значений достоверно увеличивается только у голодавших рыб – на 3, 4, 11 и 13 сут (на 75, 55, 125 и 115% соответственно). Вместе с тем время питания рыб (t_3) достоверно уменьшается только у рыб, получавших пищу, богатую углеводами, и только в течение 2-х первых дней эксперимента (на 44.1 и 42.2%). Количество съеденного корма рыбами, получавшими преимущественно белковую пищу, достоверно снижается на 3-и, 7-е и 10-е сут (на 24.9, 21.8 и 38.9% соответственно). У голодавших рыб достоверное снижение показателя отмечено лишь на 8-е сут (на 19.5%). У рыб, получавших преимущественно углеводную пищу, достоверные изменения величины рациона не выявлены.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что внутрибрюшинное введение таурина приводит к изменению, в ряде случаев достоверному, исследованных характеристик питания рыб. При этом время наступления достоверных изменений разных показателей в значительной мере зависит от трофического статуса рыб. Поскольку «белковый» корм содержал в 6.7 раза больше белка и в 172 раза меньше углеводов по сравнению с «углеводным» кормом, эти различия позволяют предположить таурин-зависимое изменение обмена веществ.

Также возможно влияние таурина на регуляторные и транспортные системы. При этом важны как сигналы из внешней, так и из внутренней среды организма. В частности, регуляция двигательных реакций может быть в большей степени связана с отделами мозга, интегрирующими информацию от сенсорных систем (конечный мозг). Изменение рациона может также зависеть от нейро-гуморальных сигналов, поступающих в гипоталамус из внутренней среды. При этом значительную роль играет концентрация в крови таких сигнальных молекул, как глюкоза и аминокислоты. Отсутствие эффекта таурина на рацион рыб, получавших углеводную диету, может быть обусловлено вызванной гипогликемией.



Таблица. Влияние таурина на пищевое поведение карпа.

Время, сут	Характеристики питания карпа			
	t ₁	t ₂	t ₃	R
Белковая диета				
0	1.6 ± 0.3	2.5 ± 0.3	123.6 ± 21.8	19.3 ± 0.5
1	1.7 ± 0.2	4.5 ± 2.1	130.0 ± 16.5	18.9 ± 0.5
2	2.1 ± 0.3	2.8 ± 0.6	148.1 ± 16.7	19.0 ± 0.3
3	2.2 ± 0.3	5.1 ± 1.6	155.1 ± 12.8	14.5 ± 1.4
4	2.6 ± 0.4	5.9 ± 1.8	163.9 ± 10.3	16.4 ± 1.2
7	2.1 ± 0.2	4.1 ± 0.8	162.1 ± 9.7	15.1 ± 1.4
8	3.2 ± 0.4	7.9 ± 4.7	162.6 ± 11.6	14.5 ± 1.7
10	2.1 ± 0.3	5.7 ± 2.7	166.3 ± 10.5	11.8 ± 2.0
11	2.2 ± 0.1	7.6 ± 2.2	164.7 ± 9.7	14.4 ± 1.5
13	2.3 ± 0.3	4.5 ± 1.6	168.9 ± 8.1	14.4 ± 1.4
14	1.6 ± 0.2	2.2 ± 0.2	163.0 ± 10.4	14.0 ± 2.9
15	2.4 ± 0.3	7.3 ± 3.7	143.7 ± 15.7	16.2 ± 1.7
16	2.5 ± 0.2	4.4 ± 1.2	154.2 ± 13.9	15.8 ± 1.2
Углеводная диета				
0	1.6 ± 0.2	2.4 ± 0.2	134.2 ± 17.1	19.2 ± 0.4
1	1.4 ± 0.2	2.7 ± 0.4	75.0 ± 10.9	20.0 ± 0.0
2	1.3 ± 0.2	2.0 ± 0.0	77.6 ± 7.6	20.0 ± 0.0
3	1.2 ± 0.1	2.0 ± 0.0	95.1 ± 11.9	20.0 ± 0.0
4	2.7 ± 0.3	3.6 ± 0.7	137.3 ± 16.7	19.0 ± 0.5
7	1.4 ± 0.2	2.0 ± 0.0	150.1 ± 7.3	19.3 ± 0.4
8	2.1 ± 0.2	2.4 ± 0.3	133.5 ± 11.0	20.0 ± 0.0
10	2.1 ± 0.3	2.2 ± 0.1	143.0 ± 11.6	18.9 ± 0.5
11	2.1 ± 0.1	2.2 ± 0.2	112.6 ± 12.9	18.8 ± 0.8
13	2.2 ± 0.2	2.4 ± 0.3	156.6 ± 10.2	17.6 ± 0.8
14	1.4 ± 0.2	2.2 ± 0.2	130.2 ± 23.7	19.6 ± 0.2
15	1.9 ± 0.3	2.7 ± 0.5	126.2 ± 16.7	18.7 ± 0.7
16	1.6 ± 0.2	2.1 ± 0.1	110.1 ± 15.0	18.9 ± 0.7
Голодание				
0	1.6 ± 0.3	2.0 ± 0.0	149.4 ± 15.6	17.4 ± 0.9
1	1.7 ± 0.2	2.4 ± 0.2	129.3 ± 18.3	18.0 ± 1.1
2	2.3 ± 0.3	2.0 ± 0.0	145.5 ± 17.6	17.3 ± 0.7
3	2.4 ± 0.3	3.5 ± 1.1	168.7 ± 11.3	15.7 ± 0.7
4	2.1 ± 0.3	3.1 ± 0.5	169.2 ± 8.8	14.8 ± 1.3
7	1.9 ± 0.2	2.6 ± 0.4	171.6 ± 6.0	16.1 ± 0.9
8	2.3 ± 0.3	2.0 ± 0.0	170.0 ± 10.0	14.0 ± 1.2
10	2.7 ± 0.2	2.7 ± 0.3	172.9 ± 4.7	14.2 ± 1.5
11	2.4 ± 0.3	4.5 ± 1.3	161.6 ± 8.9	17.3 ± 0.9
13	2.2 ± 0.2	4.3 ± 0.6	164.4 ± 7.9	16.6 ± 1.2
14	2.2 ± 0.4	3.2 ± 1.2	164.4 ± 15.6	16.6 ± 1.7
15	2.2 ± 0.2	2.0 ± 0.0	180.0 ± 0.0	16.2 ± 1.0
16	2.4 ± 0.2	3.6 ± 1.1	174.4 ± 3.7	16.0 ± 1.1

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные изменения.

Было показано, что введение таурина рыбам, получавшим пищу, богатую углеводами, снимает гипергликемию, вызванную инъекциями глю-



козы и адреналина (Кузьмина и др., 2010). Следовательно, в представленных опытах таурин мог снижать поступление глюкозы в кровяное русло, что являлось сигналом «голода», стимулирующего активное питание, особенно у рыб этой группы.

Таким образом, таурин оказывает пролонгированное влияние на различные характеристики пищевого поведения карпа. Величины, отражающие двигательную активность, независимо от диеты и режима питания рыб, как правило, увеличиваются. Рацион, напротив, снижается наиболее значительно у рыб, получавших белковую пищу, в меньшей степени – у голодающих рыб. Введение таурина рыбам, получавшим углеводную диету, не оказывают существенное влияние на рацион рыб.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 09–04-00075).

Литература

Кузьмина В.В. Влияние режима питания и состава пищи на пищевое поведение карпа *Cyprinus carpio* L. // Вопр. ихтиол. 2009. Т. 49. № 1. С. 105–110.

Кузьмина В.В., Гавровская Л.К., Рыжова О.В. Таурин. Влияние на экзотрофию и обмен веществ у млекопитающих и рыб // Журн. эволюц. биохим. физиол. 2010. Т. 46. № 1. С. 18–23.

Doving K.B., Selset R. Thommsen G. Olfactory sensitivity to bile salts in salmonid fish // Acta Physiol. Scand. 1980. V. 108. P. 123–131.

Kim Sh.-K., Takeuchi T., Yokoyama M., Murata Yu., Kaneniwa M., Sakakura Y. Effect of dietary taurine levels on growth and feeding behavior of juvenile Japanese flounder *Paralichthys ovaceus* // Aquaculture. 2005. V. 250. P. 765–774.

Sola C., Tosi L. Bile salts and taurine as chemical stimuli for glass eels, *Anguilla anguilla*: a behavioural study // Environ. Biol. Fish. 1993. V. 37. P. 197–204.



ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КАТРАНА И ТИХООКЕАНСКОЙ ПОЛЯРНОЙ АКУЛЫ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕНА

Е.Ф. Кулиш¹, В.Ф. Савиных², А.М. Орлов¹, Н.Р. Попова¹

¹ ФГУП «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ВНИРО), Москва, Россия, orlov@vniro.ru

² ФГУП «Тихоокеанский научно-исследовательский рыболово-промысловый центр» (ТИНРО-Центр), Владивосток, Россия

Катран *Squalus acanthias* и тихоокеанская полярная акула *Somniosus pacificus* являются наиболее широко распространенными и многочисленными бенто-пелагическими видами акул Северной Пацифики, играя важную роль в экосистемах в качестве потребителей разнообразных водных биологических ресурсов, а также представляя определенный интерес для рыболовства (Melnikov, Orlov, 2003). Несмотря на высокую численность этих акул и частое попадание в различные орудия лова (донные и пелагические тралы, дрифтерные лососевые сети, яруса и др.), сведения о их распределении остаются ограниченными и фрагментарными (Фадеев, 1960; Orlov, Moiseev, 1999; Глубоков, 2004). Цель данной работы – охарактеризовать особенности пространственного и вертикального распределения катрана и тихоокеанской полярной акулы в северной части Тихого океана на базе многолетних данных.

Материалами для настоящей статьи послужили данные траловых съемок и промысловых операций донными и пелагическими тралами и дрифтерными лососевыми сетями, выполненных в различных районах северной части Тихого океана в 1974–2008 гг. сотрудниками ТИНРО – Центра, Аляскинского Рыболово-промыслового Научного Центра (AFSC, Seattle, USA, http://www.afsc.noaa.gov/RACE/groundfish/survey_data), ВНИРО, КамчатНИРО (Петропавловск-Камчатский) и СахНИРО (Южно-Сахалинск), а также американскими наблюдателями на борту промысловых судов тралового, ярусного и ловушечного лова (http://www.afsc.noaa.gov/FMA/fma_database.htm). Материалы, использованные в статье, представляют выборки из упомянутых баз данных только для тех лотов, в которых были отмечены рассматриваемые виды акул.

Всего проанализировано 6728 уловов катрана и 7984 полярной акулы различными видами орудий лова, в том числе 2407 и 1031 с указанием глубины лова, соответственно.

По нашим данным в пелагиали катран наиболее часто встречается в северной части Японского моря, у северо-восточного Хоккайдо, у Курильских островов и юго-восточной Камчатки, в восточной части Бристольско-



го залива, в северной части зал. Аляска и у западного побережья США и Канады к югу от о. Ванкувер (Рис. 1а). В Охотском море катран наиболее обычен у южных Курильских островов и южного Сахалина. В Беринговом море его поимки отмечались вплоть до м. Наварин. По американскому побережью наиболее северное нахождение катрана известно из Чукотского моря (Mecklenburg et al. 2002). Подавляющее большинство поимок катрана отмечено в прибрежных водах, однако его находки вдали от побережий нередки, что подтверждает опубликованные ранее сведения (Мельников, 1997). Наиболее часто в открытых водах океана катран отмечался к востоку от о. Хоккайдо, Курильских островов и восточной Камчатки, что, вероятно, связано, с обитанием в этих районах тихоокеанских лососей, которыми он откармливается в период нагула (Мельников, 1997). Изредка в пелагиали катран отмечается и в более удаленных районах, которые расположены преимущественно над подводными горами, например, над Императорским хребтом или возвышенностями к югу от зал. Аляска.

У дна катран наиболее обычен у побережья Приморья и юго-западного Сахалина, южных Курильских островов, Алеутских островов, в восточной части Берингова моря, заливе Аляска и водах западного побережья США к югу от о. Ванкувер (Рис. 1б). Обычен он в донных уловах также на подводных возвышенностях Императорского хребта и гор к югу от зал. Аляска. Обращает на себя внимание низкая встречаемость рассматриваемого вида у дна в водах центральных и северных Курильских островов, восточного побережья Камчатки и западной части Берингова моря. Данный факт, вероятно, связан с нахождением катрана в этих районах только в период нагула, когда основной его пищей являются тихоокеанские лососи (Мельников, 1997).

Говоря о распределении катрана в северной Пацифике, следует заметить, что наши данные в целом согласуются с ранее опубликованными данными. По данным Осипова (1986) рассматриваемый вид наиболее многочислен в северо-восточной части Тихого океана, особенно в водах Канады и штатов Орегон и Вашингтон. Мы не располагаем данными по канадским водам, где катран наиболее многочислен у южной части о. Ванкувер, в проливах Хекаты и королевы Шарлотты (Brodeur et al. 2009), но наши данные подтверждают приведенные выше сведения о высокой численности рассматриваемого вида у западного побережья США. Согласуются полученные нами данные и с информацией о высокой численности катрана в водах Хоккайдо, Сахалина, Приморья и Курильских островов (Осипов, 1986; Мельников, 1997).

Максимальная частота встречаемости катрана в пелагиали (около 80%) характерна для верхнего 25-метрового слоя (Рис. 2а). Высокие величины уловов (свыше 12 экз. за час траления) помимо указанного ди-



пазона отмечены также на глубинах 125–175 м, однако встречаемость рассматриваемого вида в этом интервале не превышала 3%. Указанные различия могут быть связаны с наличием у катрана сезонных изменений глубин обитания – в осенне-зимний период он в целом обитает на больших в сравнении с летом глубинах (Осипов, 1986). В графике вертикального распределения катрана у дна также наблюдается двухвершинность (Рис. 2б). Максимальная встречаемость (46.5%) характерна для глубин менее 50 м, средние уловы на которых составляли около 19 особей за часовое траление. Максимальные уловы (56–77 экз./час трал.) отмечены в диапазоне глубин 101–200 м, где встречаемость рассматриваемого вида суммарно составила около 49%. Наличие двух пиков встречаемости и величины уловов также может быть объяснено сезонными различиями глубин обитания.

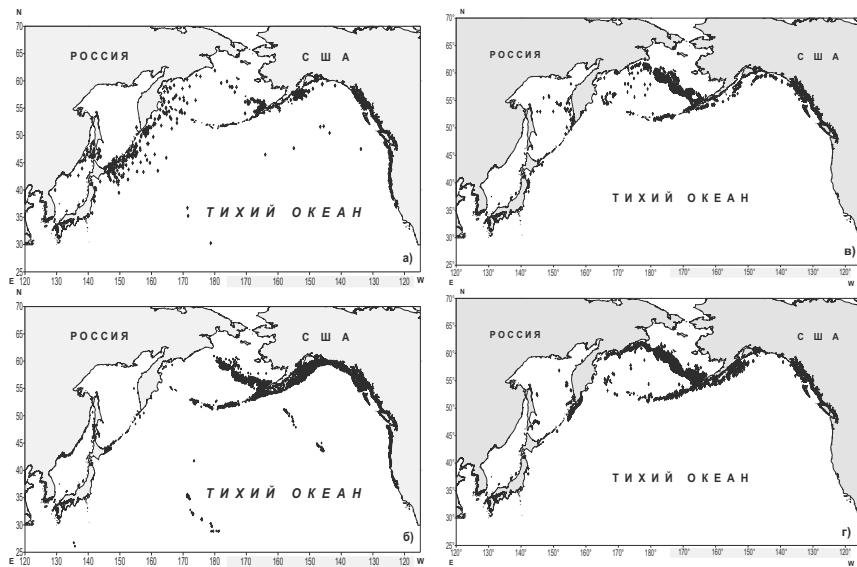


Рис. 1. Места поимок в северной части Тихого океана в 1974–2008 гг. катрана а) в пелагиали, б) у дна и полярной акулы в) в пелагиали, г) у дна.

Судя по характеру распределения (Рис. 1, в, г), полярная акула больше привязана ко дну, поскольку основные районы ее концентраций как в пелагиали, так и у дна отмечаются в районе материкового склона Берингова моря. Вместе с тем, у дна она встречается чаще в Олюторско-Наваринском районе Берингова моря, западной части залива Аляска, вдоль восточной части Алеутской гряды, с тихоокеанской стороны северных



Курильских островов и у юго-восточного побережья Камчатки (Рис. 1 г), что, вероятно, обусловлено повышенной численностью ее основных жертв (командорский кальмар *Berryteuthis magister*, малоглазый *Albatrossia pectoralis* и пепельный *Coryphaenoides cinereus* макрурусы, мантай *Theragra chalcogramma* и др.) в этих районах (Orlov, Moiseev, 1999). Если особенности пространственного распределения рассматриваемого вида в западной части Берингова моря и у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки ранее были частично исследованы (Orlov, Moiseev, 1999; Глубоков, 2004), то по остальным районам Северной Пацифики сведения по пространственному распределению полярной акулы приводятся впервые.

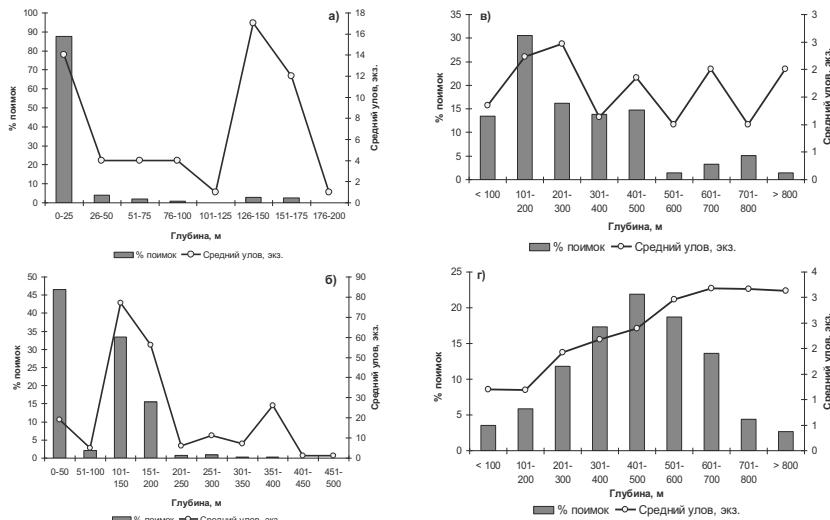


Рис. 2. Вертикальное распределение катрана а) в пелагии, б) у дна и полярной акулы в) в пелагии, г) у дна.

По нашим данным в пелагии тихоокеанская полярная акула встречалась на глубинах от 5 до 1000 м. При этом подавляющее число ее особей (88.9%) вылавливалось на глубинах до 500 м, а максимальные уловы (2.2–2.5 экз. за траление) зафиксированы на глубинах 100–300 м (Рис. 2в). У дна рассматриваемый вид был отмечен на изобатах 14–1200 м. Максимальное число поимок (83.5%) отмечено в диапазоне глубин 200–700 м (Рис. 2г). При этом наблюдался рост величины уловов с глубиной – от 1.2 экз. за траление на глубине 100–200 м до 3 и более особей за траление на глубине выше 700 м. Ранее особенности вертикаль-



ногого распределения тихоокеанской полярной акулы исследовались лишь в западной части Берингова моря и тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки на основании результатов донных тралений (Orlov, Moiseev, 1999). Согласно этим данным, в западной части Берингова моря полярная акула встречалась в диапазоне от 178 до 675 м (средняя глубина 457 м), в прикурильских водах—от 85 до 717 м (в среднем 451 м). Несмотря на сходную среднюю глубину обитания, диапазоны максимальной относительной численности рыб в обоих районах существенно различались. Так, в западной части Берингова моря наибольшее количество особей было отмечено в диапазонах 400–450 м и 600–700 м (28.3% и 51.7%, соответственно), а в прикурильских водах—на глубинах 250–300 м (17.8%) и 450–500 м (38.6%), что в целом соответствует полученным нами данным.

Литература

Глубоков А.И. 2004. Новые данные о тихоокеанской полярной акуле *Somniosus pacificus* (Squalidae) из северо-западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 44, №3. С. 357–364.

Мельников И.В. 1997. Пелагические хищные рыбы – потребители тихоокеанских лососей: распределение в экономической зоне России и прилегающих водах, численность и некоторые черты биологии // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 213–228.

Осипов В.Г. 1986. Акулы // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 94–118.

Фадеев Н.С. 1960. Некоторые данные о колючей акуле восточного побережья южного Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 46. С. 247–249.

Brodeur R.D., Fleming I.A., Bennett J.M., Campbell M.A. 2009. Summer distribution and feeding of spiny dogfish off the Washington and Oregon coasts. In: Biology and management of dogfish sharks (Gallucci V.F. et al., eds.) American Fisheries Society: Bethesda, Maryland. P. 39–51.

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. American Fisheries Society: Bethesda, Maryland, 1037 p.

Melnikov I.V., Orlov A.M. 2003. Sharks of the Russian EEZ in the northwestern Pacific: an overview // Abstracts of the 12th North Pacific Marine Science Organization (PICES) Meeting. Seoul, Republic of Korea, October 10–18, 2003. P. 138–139.

Orlov A.M., Moiseev S.I. 1999. Some biological features of Pacific sleeper shark, *Somniosus pacificus* (Bigelow et Schroeder 1944) (Squalidae) in the northwestern Pacific Ocean // Oceanol. Stud. Vol. 28, № 1–2. P. 3–16.



НЕРЕСТОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ У ТИХООКЕАНСКОЙ МИНОГИ. ГЕТЕРОГАМИЯ КАК ФАКТОР СОХРАНЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО СТАЗИСА

А.В. Кучерявый¹, Д.С. Павлов^{1,2}, К.А. Савваитова²

¹ Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и
эволюции им А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, scolopendra@bk.ru,
pavlov@sevin.ru

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, savvaaitova@mail.ru

В основе систематики миног, базирующейся на теории сателлитных видов (парных паразитических и непаразитических) (Docker, 2009), по мнению ряда авторов, лежат, два главных видоспецифичных критерия: тип питания постметаморфных особей и их размеры. Большая разница в длине тела производителей должна приводить к репродуктивной изоляции, закрепляющейся генетически из-за гомогамии, т.е. передачи одинаковых комбинаций генов. Поэтому Хардисти и Поттер (Hardisty, Potter, 1971) считают, что этого достаточно для присвоения видового статуса близкородственным группировкам особей с разной длиной тела, занимающим один ареал.

С другой стороны, одной из главных характеристик, отражающих благополучие как популяции, так и вида является выживаемость потомства (число копий генов родительских особей) и достижение им собственного репродуктивного возраста, достаточного для поддержания существования вида – репродуктивный успех и фитнесс, в основе которых лежит успешное спаривание. Наличие двух или большего числа дискретных или плавно переходящих друг в друга морф («линнеонов») обеспечивает популяциям возможность относительно стабильного существования в динамичных условиях среды и (или) в условиях пространственной дисперсии микрородствий (Северцов, 2008). Однако полиморфизм обеспечивает не только экологическую, но и эволюционную устойчивость видов.

В данной публикации обсуждаются механизмы, обеспечивающие панмиксию и эволюционный стазис одной из экологических популяций тихоокеанской миноги – *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811).

Описанное в литературе нерестовое поведение миног сводится к тому, что для успешного оплодотворения икры самец, схожий по длине тела с самкой, должен сдавливать ее тело, стимулируя откладку яиц; и производители должны максимально сблизить уrogenитальные области (Hardisty, Potter, 1971). Считается, что спаривание заканчивается оплодотворением, если размеры тела производителей различаются не более чем на 20–30% (Beamish, Nevill, 1992). Исходя из этого, было выдвинуто предположение,



что разница в размерах тела приводит к скорой репродуктивной изоляции и формированию карликовых резидентных видов (Hardisty, 2006; Salewski, 2003). Однако механизм, обеспечивающий эволюционный стазис тихоокеанской миноги – полиморфного вида, на наш взгляд, значительно сложнее.

Результаты наблюдений. Ранее было показано, что тихоокеанская минога представлена в дальневосточных лососевых реках резидентной и анадромной формами, созревающими в возрасте 5, 6 и 7 лет (Кучерявый и др., 2007). Во время нереста на одном из нерестилищ (р. Калкавеем, приток р. Утхолок) нами было проведено наблюдение за нерестовым поведением миног. На исследованном нерестилище средние размеры тел резидентных самцов и самок совпадают – около 13 см, анадромных 27–28 см, помимо них встречается так называемая анадромная форма *praecox* (17 см), представленная в значительной степени самцами.

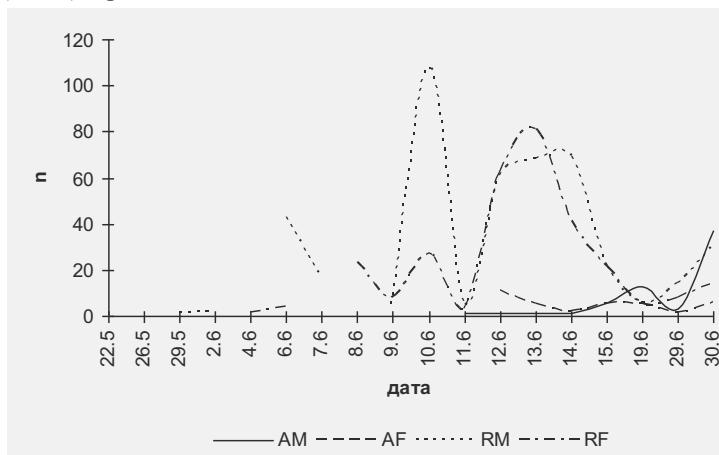


Рис. 1. Соотношение производителей тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* на нерестилище в период размножения: *AM* – анадромные самцы, *AF* – анадромные самки, *RM* – резидентные самцы, *RF* – резидентные самки.

По суммарной численности самцы незначительно преобладают над самками, но соотношение самцов и самок на нерестилище изменяется в период размножения (рис. 1). Сначала к местам нереста подходят резидентные самцы, за ними – самки. Через несколько дней, практически одновременно подходят производители анадромной формы. Резидентные самки на нерестилище преобладают по численности над анадромными, из чего можно заключить, что самцы в большей степени ориентированы на оплодотворение их икры. Уровень ассортативности скрещивания изменяется во вре-



мя нереста за счет производителей разной длины, приходящих на нерестилище или уходящих с него. В начале нереста размерная ассортативность составляет 68%, в середине – 42–58%, а к концу возрастает до 82%. Во второй половине нерестового периода на нерестилище появляются самые крупные особи – анадромные самки ($ab > 300$ мм), которые принимают участие в групповом нересте с более мелкими производителями.

На перекатах до начала нереста производители собираются в преднерестовые группы, состоящие из самцов и самок разных форм. Группы постоянно распадаются и образуются вновь. Первое спаривание могло произойти примерно через 7–10 дней, после появления производителей на нерестилище. Нерест происходит только в речном потоке на чистом гальчиково-песчанном грунте. Ему предшествует постройка на дне гнезда – небольшого углубления чаще округлой или овальной формы размером от 9×15 до 25×30 см, на глубине от 0.2 до 1.3 м. В строительстве принимают участие и самцы, и самки всех форм. Одна и та же особь может принимать участие в строительстве нескольких гнезд. Дно гнезда производители стремятся расчистить до песка или мелкой гальки. Они обкладывают гнезда галькой, перекладывая ее из центра к краям. На верхнюю (переднюю), относительно течения, сторону гнезда производители стараются положить более крупные камни (рис. 2). Подобная структура, вероятно, обеспечивает замедление течения в гнезде. В зависимости от скорости потока наблюдаются две формы нерестового поведения – групповое (0.5–0.9 м/с) и парное (менее 0.5 м/с).

При групповом поведении (рис. 3А), непосредственно перед нерестом, часть особей (от 6 до 44) из преднерестовой группы сплетается в клубок, ядром которого обычно является нерестующая самка. Однако такой вариант поведения не обязательен. Например, ядром одного клубка был анадромный самец, вокруг которого было сосредоточено 8 резидентных самок, 1 самка ряесох и 15 резидентных самцов. В нерестовых клубках могут одновременно встречаться: 1) типично анадромные, резидентные и анадромные миноги формы ряесох; 2) типично анадромные и резидентные; 3) только типично анадромные; 4) анадромные формы ряесох совместно с резидентной или 5) только резидентные производители. Нерестовые клубки, также как и преднерестовые группы непостоянны. В отличие от преднерестовых групп, в клубках всегда преобладают самцы. Часть особей из преднерестовой группы (обычно самцы), не сумевшие присоединиться к клубку, находятся рядом с ним и выполняют «резервную» функцию.

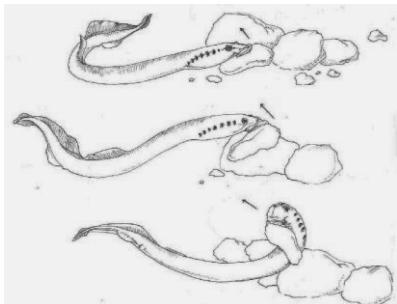


Рис. 2. Перекладывание гальки при строительстве гнезда

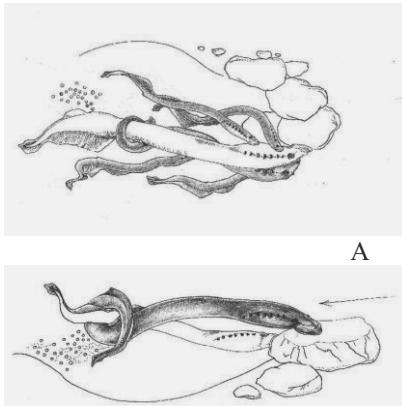


Рис. 3. Групповой (сверху) и парный нерест (снизу)

В нересте парами (рис. 3Б) участвуют только 1) анадромный самец и самка, 2) резидентные самцы и самки, или реже 3) смешанные пары разных форм. Он обычно встречается в прибрежной части речного потока, где скорость течения слабее. Последовательность действий производителей при парном нересте сходна с групповым нерестом, однако, при этом типе самцы демонстрируют агонистическое поведение, отгоняя других самцов.

Прикрепление самца к голове самки, сжатие ее брюшка (замок) и выдавливание икры – распространенная, но не обязательная форма поведения. Существует еще несколько паттернов, обеспечивающих выметывание половых продуктов:

1. непосредственно перед нерестом и самец, и самка могут тереться брюшком о крупные камни на границе гнезда, стимулируя вымет половых продуктов (рис. 4);
2. самец может многократно проплыть под самкой, стимулируя ее к откладке икры (рис. 5);
3. поднимание и перекладывание камней на границе гнезда может приводить к выметыванию половых продуктов у обоих производителей (рис. 6);
4. самка может прятать переднюю часть тела в гальку, позволяя мелкому самцу максимально приблизить папиллу к ее уrogenитальной области (рис. 7);

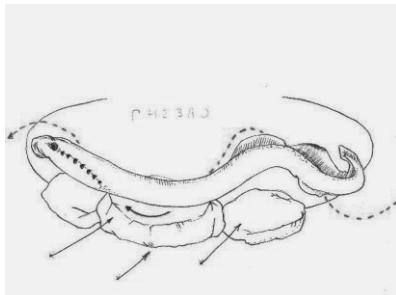


Рис. 4. Паттерн 1

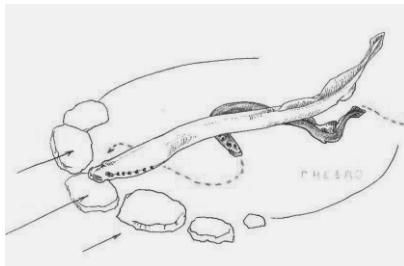


Рис. 5. Паттерн 2

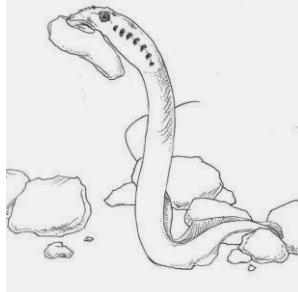


Рис. 6. Паттерн 3

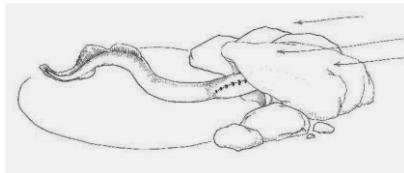


Рис. 7. Паттерн 4

Мы не можем дать однозначного заключения о роли «резервных» самок, но, учитывая паттерны 1–3, нельзя исключать возможность «подкладывания» икры «резервными» самками в гнездо.

Самка откладывает икру 1–4 небольшими порциями. Икру одной самки могут оплодотворять как один, так и разные самцы. После выметывания одной или нескольких порций икры, самка может уйти из гнезда и присоединиться к другой преднерестовой группе.

У самцов всех форм хорошо развита конусовидная папилла, у самок выраженным половым признаком является киль (кожистая складка за урогенитальной областью). Вымет половых продуктов представлен двумя поведенческими реакциями: одновременный выброс икры и спермы и задержка (3–5 секунд) выброса спермы. Реализация первого типа происходит при оплодотворении с формированием замка, в других случаях возможны оба варианта поведения. В случае выметывания спермы без образования замка, самец либо занимает то место в гнезде, где нерестились самка, либо на 3–5 см ниже по течению, и не выходит за нижнюю границу гнезда. В момент выметывания половых продуктов производители перемешивают их, совершая конвульсивные движения задней частью туловищного отдела и хвостом. Половой акт в общей сложности



длится 5–15 секунд. При помощи папиллы самцы производят направленный выброс спермы. Киль самок принимает участие в разделении икринок, а также их перемешивании со спермой и песком на дне гнезда.

Обсуждение. Принято считать, что крупные и мелкие миноги в реках Камчатки представляют собой сформировавшиеся, симпатрично обитающие виды *L. camtschaticum*, *L. kessleri*, *L. reissneri*, изолированные друг от друга, в том числе, репродуктивно. Симпатричное существование видов при таком соотношении форм производителей и их половой структуре, возможно при наличии ассортативного скрещивания. Мелкие непаразитические и крупные паразитические миноги являются двумя формами биологической адаптации, направленной на получение наибольшего числа потомков, способных, в свою очередь, оставить жизнеспособное потомство (Hardisty, 1986). Смертность особей резидентной формы, вероятно, значительно снижена по отношению к особям паразитической формы за счет уменьшения продолжительности онтогенеза, а также уменьшения рисков, связанных со смолификацией и жизнью в море. Продолжительность жизни у резидентной формы после метаморфоза составляет около 6 месяцев, у анадромной – 12–24. Различная продолжительность онтогенеза особей, реализующих тот или иной тип жизненной стратегии, блокирует у миноги разделение на линии четных и нечетных лет, как это наблюдается, например, у горбушки. Это не позволяет компонентам популяции расходиться во времени, так как на нерестилище встречаются производители – потомки разных поколений.

Абсолютная плодовитость анадромной формы значительно превышает плодовитость резидентной формы, но мелкие самки являются доминирующим компонентом половозрелой части популяции, и большую часть периода размножения самцы ориентированы на их оплодотворение. Это можно интерпретировать как проявление одного из векторов отбора, характерного практически для всех групп сателлитных видов миног – смещение от анадромии к резидентности и от паразитизма к непаразитизму.

Наиболее приспособленными к гетерогамии являются особи, длина тел которых составляет 140–160 мм, так как они могут скрещиваться с производителями и резидентной, и анадромной форм. На исследованном нерестилище к этой группе относились около 75% самок и 48% самцов. Полной изоляции между формами не происходит, и всегда присутствуют особи, которые могут осуществлять обмен генетической информацией между формами. Проблема присутствия в популяции очень крупных анадромных самок, которые, согласно гипотезе ассортативного скрещивания, не могли бы быть оплодотворены, разрешается через целый комплекс адаптаций, связанных с особенностями нерестового поведения.



Жесткие условия для нереста определяют мозаичное распределение нерестовых площадей и обеспечивают территориальную общность форм внутри речной системы. Выраженные границы гнезд, сложенные из крупной гальки, уменьшают скорость течения и улучшают условия для нереста мелких особей.

Сложное групповое нерестовое поведение, состоящее из повторяющихся актов обеспечивает оплодотворение одной самки разными самцами. Паттерны поведения, отличные от общеизвестного «замка», основаны на общих механизмах: напряжении мышечной системы брюшной стенки и сокращении физического расстояния между урогенитальными областями производителей. Особую роль при групповом нересте, играют «резервные» особи. Находясь в состоянии полового возбуждения, они могут быстро сформировать новый нерестовый клубок и, применив тактику подкрадывания, могут использовать часть своих половых продуктов, не формируя клубка. Различий в поведении производителей разных форм при парном нересте также не было выявлено, а способность особи переключаться с группового на парный нерест и обратно подтверждает то, что они являются возможными вариантами поведения. Таким образом, производители разных форм имеют общие механизмы нерестового поведения, которые определяют успех оплодотворения в речном потоке, а популяция имеет сложную, но целостную этологическую структуру.

Наличие у самцов длинной конусообразной папиллы – важное приспособление, приводящее к оплодотворению икры при разных вариантах нерестового поведения, и том или ином типе вымета спермы. При ее направленном вымете и постоянном перемешивании, очевидно, достаточно времени для того, чтобы оплодотворить икру даже без поведенческого акта «замок». Наличие специальных половых структур демонстрирует приспособительные механизмы у миног разных форм к совместному нересту.

Наши данные прямо и косвенно показывают, что совокупность анадромных и резидентных миног в системе р. Ухтолок является элементарной территориально, экологически и этологически целостной панмиктической популяцией, стабильной во времени.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых МК-1392.2009.4. Рисунки к работе выполнены с фотографий и видеозаписей аспирантом кафедры зоологии позвоночных МГУ Громовой Евгенией.

Литература

КучерявыЙ А.В., Савваитова К.А., Павлов Д.С., и др., 2007. Вариации жизненной стратегии тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum*



сум из реки Утхолок (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 1. С. 42–57.

Северцов А.С., 2008. Причины эволюционного стазиса и микроэволюция. М.: Т-во науч. изд. КМК. – 176 с.

Beamish R.J., Neville C.M., 1992. The importance of size as an isolation mechanism in lampreys // Copeia (1), P.191 – 196.

Docker M.F., 2009. A review of the evolution of nonparasitism in lampreys and an update of the paired species concept. Am. Fish. Soc. Symposium, 72: 71–114.

Hardisty, M.W., 1986. A general introduction to lampreys. P. 19–84. // J. Holčík (ed.) The Freshwater fishes of Europe. Vol. 1, Part 1. Petromyzontiformes. AULA-Verlag GmbH, Wiesbaden. 313 p.

Hardisty, M.W. 2006. Lampreys: life without jaws. Forrest Text, Ceredigion, UK. 272 p.

Hardisty M.W., Potter I.C., 1971. The general biology of adult lampreys. // The Biology of lampreys. London. New-York: Academic Press Vol. 1. P. 127–206.

Salewski V., 2003. Satellite species in lampreys: a worldwide trend for ecological speciation in sympatry? // J. Fish. Biol. No 63. P. 267–279.



ОПРЕДЕЛЕНИЕ КОЭФФИЦИЕНТА УЛОВИСТОСТИ УЧЕТНОГО ТРАЛА НА ОСНОВЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ПРОЦЕССА УЛОВИСТОСТИ

О.М. Лапшин¹, Ю.В. Герасимов², М.И. Малин², М.И. Базаров²,
Д.Д. Павлов², В.А. Татарников¹, Рой И.В.¹

¹ ФГУП «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГУП «ВНИРО»), Москва, Россия,
lapshin@vniro.ru

² Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, *gu@ibiw.yaroslavl.ru*

Введение. Ранее в работах О.М. Лапшина (2005, 2009) было показано, что научно обоснованным подходом для формирования алгоритма по определению коэффициента уловистости учетных траолов можно считать подход, основанный на максимально полном учете естественного поведения объекта лова.

Ф.И. Баранов, (1960) понимал зону действия орудия лова как зону, где будет происходить процесс лова, а не зону, где уже происходит это взаимодействие. Мы придерживаемся этих же позиций и считаем, что нельзя использовать для определения коэффициента уловистости плотность рыб в рабочей зоне орудия лова (в зоне непосредственного лова). В этом случае улов будет соотноситься с уже измененной (отличной от естественной) величиной количества рыбы и мы получим некорректный коэффициент уловистости и значительно искаженную величину запаса объекта учета.

Для пресных водоемов, глубина которых относительно мала, определенное влияние на естественное распределение рыб в зоне облова оказывают и физические поля научно-исследовательского или промыслового судна. Следовательно, для получения достоверного коэффициента уловистости трала необходимо учитывать действие на естественные скопления рыб не только самого орудия лова, но и всего рыболовного комплекса, включая и рыболовное судно.

Цель работы состояла в определении коэффициента уловистости пелагического трала. Отличительной особенностью данной работы было выполнение гидроакустической съемки по определению фактической плотности рыб до начала траения.

Материал и методика. Натурный эксперимент по определению коэффициентов уловистости пелагического трала осуществлялся на двух полигонах, выбранных на Рыбинском водохранилище, которые были защищены от ветров доминирующего направления островами и берегом, что позволяло проводить работы независимо от погодных условий. Пелагические траения выполнялись пелагическим тралом с горизонтальным



раскрытием 12 м, вертикальным 1.5 м, минимальный шаг ячей в кутке 6 мм. Длина ваеров – 75 м, продолжительность трапления – 10 минут, скорость трапления – 1.25 м/с.

Продолжительность трапления устанавливалась с момента взятия ваеров на стопор после постановки трала до момента подхода траевых досок к борту судна выборке трала. Во время выборки трал продолжает ловить рыбу на горизонтах, расположенных выше исследуемого, однако в условиях большинства внутренних водоемов вносимая ошибка незначительна. Время выборки трала на Рыбинском водохранилище составляет около 90 секунд, что в 7 раз меньше средней продолжительности экспериментального трапления по горизонту.

Гидроакустическая съемка проводилась с моторной лодки галсами (общая длина 4 км), покрывая всю предполагаемую площадь трапления. Основное преимущество моторной лодки перед судном при проведении работ такого плана – гораздо менее мощные физические поля (звуковые, электромагнитные и т.д.). Площадь обследованной зоны действия позволяла выполнить от одного до трех последовательных 10-минутных траплений.

После окончания гидроакустической съемки с моторной лодки выполнялось последовательно 1–3 трапления. В экспериментах для оценки плотности и распределения объектов лова использовался эхолот Simrad EY 500 с антенной 120 Гц.

Расстояние между траевыми досками определялось с помощью специальных плавучестей, прикрепленных к доскам оттяжками длиной соответствующей горизонту хода траевой доски при траплении, на каждую плавучесть был установлено накопительное GPS устройство, которое записывало свое местоположение каждые 10 с. После каждого трапления данные с накопителей переносились на компьютер. Горизонт прохождения трала и вертикальное раскрытие определялось по эхограмме, полученной в результате съемки эхолотом, установленном на моторной лодке непосредственно во время трапления.

Коэффициент уловистости определялся согласно классическому выражению Ф.И. Баранова (Коротков, 1998)

$$\varphi = \frac{Q}{N} = \frac{Q}{\bar{\rho} W_p} = \frac{Q}{\bar{\rho} B H V_{tp} T}, \quad (1)$$

где, Q – улов, кг; $\bar{\rho}$ – плотность рыб, в зоне действия (облова) трала, $\text{кг}/\text{м}^3$; B – горизонтальное раскрытие трала (между досками), м; H – вертикальное раскрытие, м; V_{tp} – скорость трапления, м/с; T – продолжительность трапления, с.

Дифференциации по видам при расчетах коэффициента уловистости не проводилось, определялся интегральный коэффициент уловистости всех облавливаемых рыб в зоне действия трала.



Результаты и обсуждение. При проведении исследований во время каждого трапления определялись вертикальное и горизонтальное раскрытие трала (табл. 1). Верификация всех этих параметров для различных скоростей трапления дает нам основание назвать этот трал «учетным», т.е. пригодным для учета численности рыб.

Таблица 1. Параметры пелагического трала, измеренные во время трапления со скоростью 1.25 м/с

Горизонт, м			Раскрытие, м	
траления	верхней подборы	нижней подборы	вертикальное	горизонтальное
3	3.2	5.1	1.9	17.5
5	5.1	6.8	1.7	16.9
7	6.8	8.6	1.8	17.5
10	9.2	11.0	1.7	17.4

Таблица 2. Характеристика экспериментальных уловов. Общее количество, масса и размеры рыб в улове.

№ трала	Общее кол-во, шт.	Общая масса, г	Средняя длина, мм
1	231	15070,5	108
2	274	14285	93
3	1071	9421,5	75
4	599	2186,2	40
5	166	5897,5	79
6	206	2735,8	78
7	413	1054,5	55
8	203	1973,6	76
9	426	3784,8	85
10	1614	11132,7	45
11	556	2523,8	42
12	847	2678,4	53
13	2369	4781,6	70
14	1562	2976,2	39
15	104	279,7	49

Примечание: здесь и далее – TS — сила цели.

Количество пойманных рыб определяется по анализу уловов, плотность рыб определяется на основе известных параметров трала (табл. 2, 3 4), которые определяют обловленный объем.

Обловленный объем определяли как объем параллелепипеда, либо эллипсоида, – в зависимости от выбранного описания сечения трала по гужу



(прямоугольник или эллипс). В нашем случае, в соответствии с принятymi в пресноводных водоемах методическими подходами, небольшими глубинами и соотношением вертикального и горизонтального раскрытия пелагического трала как 1:8, биомасса по результатам гидроакустической съемки и уловы, соотносились с площадью, а не с объемом. Для определения величины коэффициента уловистости это несущественно.

Часто определение количества рыб, находившихся в обловленном объеме, кажется исследователям непреодолимой задачей и вызывает у многих стремление перейти к другим, относительным показателям. Однако, существуют методы, позволяющие произвести прямое определение плотности рыб. Для этого можно использовать, во-первых, современные гидроакустические технические средства, дающие высокую точность оценки ихтиомассы с приемлемыми ошибками, во-вторых, видеосредства, дающие количественные и качественные характеристики скоплений рыб в зоне облова в случае воды с достаточной прозрачностью, в-третьих, специальные учетные орудия лова тотального облова (кольцевые и дрифтерные сети, кошельковые невода, различного типа ловушки, мелкоячейные тралы с электроподборой) с известным коэффициентом уловистости. В наших исследованиях мы использовали гидроакустический метод (табл. 3).

Среднее значение коэффициента уловистости (КУ) 0.40 ± 0.19 без учета значений КУ тралов № 13 и 14 (табл. 4). Полученное значение коэффициента уловистости трала имеет значительный разброс значений от 0.07 до 0.73, что, очевидно, связано с особенностями летнего периода 2010 года, который характеризовался исключительно высокой температурой воздуха и, соответственно, воды в Рыбинском водохранилище. Температура у поверхности достигала $30\text{--}32$ °С, у дна до $24\text{--}26$ °С. Все это привело к нехарактерному для этого сезона распределению рыб. В придонном слое рыба практически отсутствовала. Измерение кислорода в придонном слое на глубине 14 м показало величину его содержания 0.7 мг/дм³. Это вызвало подъем в верхние слои крупных придонных рыб, попадание которых в пелагический трал приводило к значительному варьированию массы улова.

Значения КУ тралов № 13 и 14 относятся к разряду артефактов. Причина также в нехарактерном распределении рыбы в летний сезон 2010 года, когда крупная рыба вскрылась в верхние горизонты из-за дефицита кислорода у дна. Превышающее 1 значение КУ тралов № 13 и 14 связано с тем, что в него попали крупные рыбы, которые поднялись в слой траления уже после окончания гидроакустической съемки.

Таблица 3. Плотность рыб в обловленном объеме по данным гидроакустики.

№ трала	TS*	Облавливаемая	Плотность
---------	-----	---------------	-----------



		площадь, м ²	экз./м ²	г/ м ²
1	-44.15	12400	0.019	1.211
2	-45.34	11700	0.023	1.216
3	-47.18	10800	0.099	0.872
4	-52.39	12500	0.048	0.175
5	-46.68	13100	0.013	0.449
6	-46.85	14300	0.014	0.191
7	-49.78	12000	0.035	0.088
8	-46.99	16700	0.012	0.118
9	-46.15	17200	0.025	0.220
10	-51.45	12500	0.129	0.892
11	-52.03	13500	0.041	0.187
12	-50.00	14500	0.059	0.185
13	-47.67	12800	0.186	0.374
14	-52.56	13400	0.117	0.223
15	-50.67	13200	0.008	0.021

Таблица 4. Характеристика экспериментальных уловов. Общее количество и масса и размеры рыб в улове, а также их средняя длина по тралениям.

№ трала	Плотность по данным трало- вых уловов, экз./га	Плотность по данным гидро- акустики, экз./га	Коэффициент уловистости
4	481	6469	0.07
5	126	183	0.69
7	345	1155	0.30
8	121	437	0.28
9	248	821	0.30
10	1293	1997	0.65
11	411	811	0.51
12	585	6147	0.10
13	1855	661	2.81
14	1169	1135	1.03
15	79	108	0.73



Выводы.

1 Проведенные исследования позволили впервые в практике водохранилищ определить фактические значения коэффициента уловистости пелагического трала.

2 Использование предложенной методики определения коэффициентов уловистости учетных пелагических траолов для водохранилищ европейской части России позволит определить величину запасов водных биоресурсов на основе верифицированных процедур.

3 Зона действия трала находится перед тралом на расстоянии и времени начала реагирования рыб на приближающийся трал (доски, подборы) – только тогда мы получаем реальную плотность объекта лова, – т.е. необходимо «оторвать» зону действия орудия от самого орудия лова.

4 Плотность объекта лова необходимо определять (гидроакустическим, видеотелевизионным методом, применением другого типа орудия лова с известным коэффициентом уловистости) на выбранных полигонах перед началом проведения учетных тралей. Для повышения прецизии определения коэффициента уловистости временной интервал между окончанием гидроакустической съемки и начало тралейния должен быть минимальным.

Литература

Баранов Ф.И. Техника промышленного рыболовства. М.: Пищевая промышленность, 1960. 596 с.

Лапшин О.М. Влияет ли поведение объекта лова на процедуру определения коэффициента уловистости орудия лова? // Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции. 1–4 ноября 2005 г., Борок, Россия. М.: АКВАРОС, 2005. 275–290.

Лапшин О.М. Подходы к определению коэффициента уловистости учетных траолов // Известия ТИНРО. 2009. Т. 157. С. 247–260.



ПОВЕДЕНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ГОЛЬЯНА *PHOXINUS PHOXINUS* L. В УСЛОВИЯХ ГРАДИЕНТА ТЕМПЕРАТУР

А.С. Маврин, В.К. Голованов, Д.С. Капшай

Учреждение Российской академии наук

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославской обл., golovan@ibiw.yaroslavl.ru

Одно из наиболее исследованных семейств рыб в области изучения терморегуляционного поведения и распределения рыб в градиентных полях температуры – карловые Cyprinidae (Голованов, 1996; Cherry, Cairns, 1982; Golovanov, 2006). У представителей данного семейства к настоящему времени исследовано значительное количество как североамериканских, так и европейских видов. Большинство видов показывают уровень конечных избираемых температур в области от 24 до 32 °C и демонстрируют достаточно медленный, от 4–6 до 8–9 суток выбор зоны конечного термопреферендума. Вместе с тем, число отечественных карловых видов рыб, у которых особенности терморегуляционного поведения и распределения в градиенте температур изучены, сравнительно невелико (Голованов, 1996; Капшай, Голованов, 2009). Очевидно, у неисследованных видов могут быть какие-либо, отличные от уже известных, стереотипы поведения, характер выбора оптимальных зон и распределения в градиенте температур, и, в конце концов, совершенно иные зоны конечных избираемых температур.

Среди других видов карловых, вполне доступных для исследования термопреферендума, существенный интерес представляет обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* L., широко распространенный в водоемах как Европейской, так и Азиатской части России (Атлас..., 2002). Сравнительно небольшой по размерам (до 12.5 см), и массе (не более 10 г), этот вид является представителем короткоциклических рыб (возраст до 5 лет). Предпочитает чистую, прохладную воду, каменисто-галечное и песчаное дно. Держится небольшими стайками на мелководных участках с относительно быстрым течением, прекрасный пловец. Половозрелым гольян становится уже в возрасте 1–2 лет при длине тела 4–6 см. Нерест возможен в диапазоне температур от 7–10 до 18 °C.

Цель настоящей работы – определение особенностей терморегуляционного поведения и распределения в градиенте температур у половозрелых особей гольяна.

В опыте использовано 6 особей гольяна со средней длиной тела 7.4 ± 0.5 см и средней массой 5.6 ± 1.2 г. 5 особей оказались самками, 1 –



самцом, у всех гонады находились на IV стадии зрелости. Возраст рыб – 4–5 лет. Рыбы были отловлены в ноябре 2009 г. обводненном карьере, соединенном протокой с р. Уча, п. Пречистое, Ярославской области, Первомайского района, после чего были доставлены в аквариальную лабораторию, где и акклиматизировались в аквариумах с температурой 13°C. Эксперимент проведен в конце ноября – начале декабря 2009 г. Методика определения избираемых и конечных избираемых температур описана ранее (Голованов, Валтонен, 2000; Лапин и др., 1979; Свирский, 1996).

С целью определения возможных верхних границ жизнедеятельности (критический термический максимум) и поведения рыб при нагреве был проведен дополнительный опыт с 6 особями гольяна. Средняя длина тела этих рыб составила 7.9 ± 0.3 см, средняя масса 5.9 ± 0.8 г. 4 особи оказались самками, 2 – самцами, у всех гонады находились на IV стадии зрелости. Возраст рыб – 4–5 лет. Эксперимент проведен в начале декабря 2009 г. Методы исследования описаны ранее (Голованов, Смирнов, 2007; Смирнов, Голованов, 2004). При нагреве со скоростью 8–10 °C/ч регистрировались реакции рыб (броски, всплытия к поверхности и др.) от начальных температур акклиматации до уровня критического термического максимума. Полученные данные приведены на рис. 1–4.

В установку с градиентом температур особи гольяна помещались в отсек с температурой воды 13 °C. Общая картина динамики выбора текущих избираемых температур гольяна в первый день представляла собой «ломаную кривую». Она состояла из двух верхних пиков повышения избираемых температур (15 и 17 °C) и двух нижних (12 и 13 °C соответственно) с последующим выходом на плато в отсеке с температурой ~16 °C (рис. 1).

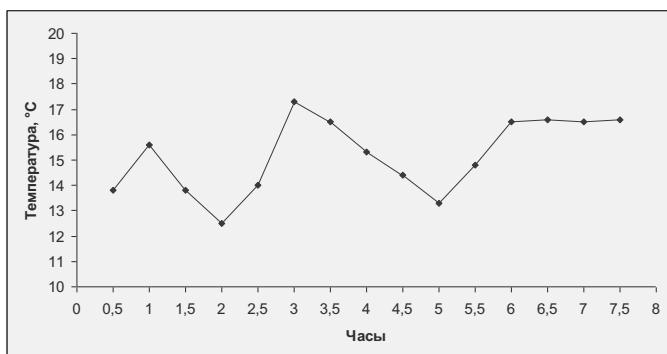


Рис. 1. Избираемые температуры гольяна в первый день опыта.



Несмотря на слабую тенденцию продвижения по градиенту температур вверх, от 13 до 16 °C, сам процесс выбора температур несколько отличался от «привычного» для других карповых видов – леща, плотвы, карася и карпа, которые практически сразу начинают продвижение в более теплые отсеки.

Начиная с 3-х и по 9-е сутки опыта, избираемые температуры особей гольяна держались на примерно постоянном уровне 16–17 °C. За уровень конечных избираемых температур может быть принята средняя избираемая температура за 3–9 дни опыта – 16.8 ± 0.5 °C. После 9-го дня количество вносимого корма (хирономиды) было несколько ограничено, что привело к снижению уровня избираемых температур на 10–12 сутки опыта.

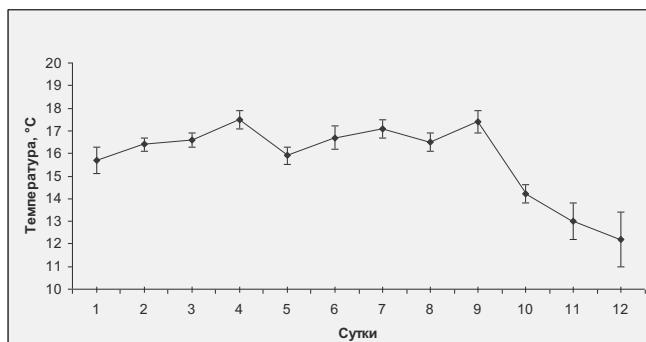


Рис. 2. Средние избираемые температуры гольяна в опыте

Шесть особей гольяна «предпочитали» находиться, как правило, в одном-двух отсеках и держались группой. Каких-либо социальных взаимоотношений или угнетения отдельной особью остальных не замечалось. Корм вносился в те отсеки, в которых находились рыбы, трижды в сутки, его поедание начиналось практически сразу же. Периодически отдельные экземпляры совершали кратковременные миграции в более теплые, до 25–28 °C, температуры. Однако чаще наблюдалось «отставание» отдельных особей от группы и достаточно длительная задержка в более прохладных участках градиента, в 1–3-их отсеках с температурой 11–13 °C.

В сравнении с другими видами карповых – карпом (сазаном), золотым и серебряным карасями, синцом, лещом, густерой, язём, плотвой и уклейкой, у которых молодь избирает зоны КИТ с температурами от 26 до 31 °C (Капшай, Голованов, 2009), а взрослые особи, как правило, несколько меньшие температуры (Голованов, 1996), половозрелые особи гольяна (КИТ = 16.8 ± 0.5 °C) избирают сравнительно низкие температуры. Их диапазон выбора температур может быть сравним только с конечными изби-



раемыми температурами у двухлетков-трехлетков пескаря – 20.4 °С (Вербицкий и др., 2005). У молоди гольяна, сеголетков и годовиков, очевидно, уровень КИТ должен быть несколько выше. Тем не менее, даже если он ориентировочно будет на уровне 20–23 °С, это все равно одни из самых низких КИТ среди карповых видов, обитающих на территории России.

Уровень критического термического максимума при скорости нагрева 8–10 °С/ч составил 30.0 °С. В сравнении с другими видами теплолюбивых карповых, например, карпом и обыкновенным карасём, акклиматизированными к такой же температуре воды – 13 °С, он несколько, на 2–3 °С, ниже. В начале нагрева (до 17 °С) особи гольяна активно передвигались без остановок по всему аквариуму. Было отмечено много миграций, рывков, всплытий к поверхности. В следующий продолжительный интервал 18–25 °С практически полностью прекращались количественные реакции, активность снижалась, небольшие передвижения сменялись длительными «замираниями». Реакции появлялись вновь, но уже в меньшем количестве, в летальном поддиапазоне температур (26–30 °С). Характерно, что они сопровождались прежде всего появлением у большинства особей кровоподтеков в области рта и туловища. Таким образом, во временном градиенте температур характер двигательной активности у взрослых особей гольяна на температурной шкале жизнедеятельности можно разделить на 2 участка – до 22–25 °С и выше. Если активность до этой зоны отражает температуры обитания рыб, то в последующем, от 25 °С до уровня КТМ в 30 °С, она отражает уже состояние особей на отрезке «сопротивления» критическим условиям среды.

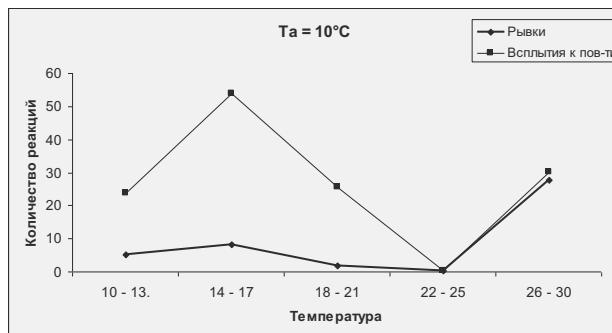


Рис. 3. Поведенческие реакции гольяна при нагреве.

Расширение числа видов, для которых известны количественные показатели температурных адаптаций (поведенческой терморегуляции и



границ жизнедеятельности) представляется достаточно актуальной задачей на ближайшее время. Что касается гольяна, как удачного карпового «модельного» вида с относительно низким уровнем КИТ, очевидно, целесообразно продолжить исследования. В первую очередь, необходимо изучение избираемых, конечных избираемых и летальных температур у молоди гольяна, а также определение возрастных и половых особенностей термоизбиения у гольяна.

Работа выполнена в рамках Программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

Литература

Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. Том 1. М.: Наука, 2002. 379 с.

Вербицкий В.Б., Гибенко И.В., Свирский А.М. Окончательно избираемые температуры каспийских рыб-вселенцев (бычков головача и цуцика) в сравнении с двумя аборигенными видами (пескарем и гольцом) // Поведение рыб. Материалы докладов Международной конф. 1-4 ноября 2005 г. Борок, Россия. 2005, М: АКВАРОС. С. 58–62.

Голованов В.К., Валтонен Т. Изменчивость термоадаптационных свойств радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum в онтогенезе // Биол. внутр. вод. 2000. № 2. С. 106–115.

Голованов В.К., Смирнов А.К. Влияние скорости нагрева воды на термоустойчивость карпа *Cyprinus carpio* в разные сезоны года // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 4. С. 555–561.

Капицай Д.С., Голованов В.К. Термопреферендум молоди карповых и окуневых видов рыб Верхней Волги // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы XXVIII Международной конференции, 5–8 октября 2009 г., г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 262–266.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Соловьев Ю.Н. Избираемая температура и температура акклиматации рыб // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 11. С. 1659–1670.

Свирский А.М. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всероссийск. совещ. «Поведение рыб». Борок. 1996. С. 140–152.

Смирнов А.К., Голованов В.К. Влияние различных факторов на термоустойчивость серебряного карася *Carassius auratus* L. // Биол. внутр. вод. 2004. № 3. С. 103–109.

Cherry D.S., Cairns J.Jr. Biological monitoring. Part V. Preference and avoidance studies // Water Res. 1982. V. 16. № 3. P. 263–301.



РЕАКЦИЯ САМЦОВ ОСЕТРОВЫХ РЫБ НА ПОЛОВЫЕ ФЕРОМОНЫ САМОК

Ч.А. Мамедов¹, А.О. Касумян²

¹Азербайджанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства, Баку, Азербайджан, m_chingiz@yahoo.com

²Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Москва, Россия, alex_kasumyan@mail.ru

Регуляция репродуктивного поведения с помощью химических сигналов выявлена преимущественно у рыб, принадлежащих к Teleostei. Данные об участии половых феромонов в регуляции нерестового поведения у представителей более древних рыб, таких как Chondrichtyes, Chondrostei, Holosteи и Diploи, немногочисленны или полностью отсутствуют. Среди этих групп большой интерес представляют осетровые рыбы, являющиеся важными компонентами экосистем крупных водоемов Северного полушария и имеющие большое хозяйственное значение. Осетровые рыбы обладают хорошо развитым обонянием, обеспечивающим дистантную ориентацию. Существующие знания о роли обонятельной системы в поведении этих рыб ограничено данными о чувствительности к пищевым химическим сигналам и способности различных видов осетровых рыб проявлять поисковое поведение. Целью настоящей работы служило исследование поведенческой реакции осетровых рыб на половые запахи.

Работа выполнена на базе Днепровского производственно-экспериментального осетрового рыбоводного завода (г. Херсон, Украина, 1989 год) и Хыллинского осетрового рыбоводного завода (г. Нефтечала, Азербайджан, 2008 год). Для поведенческих экспериментов были использованы зрелые самцы русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* (длина 120–150 см, масса 18–25 кг), персидского осетра *A. persicus* (длина 149–163 см, масса 14–25 кг) и севрюги *A. stellatus* (длина 95–122 см, масса 5–8 кг). Рыбы были выловлены весной в начале анадромной миграции в Днепро-Бугском лимане Черного моря (русский осетр, севрюга) и в Каспийском море в приустьевом пространстве р. Куры (персидский осетр, севрюга). После отлова рыб доставляли на завод либо в прорезях (1989 г), либо на автотранспорте в специальных чанах (2008 г) и помещались в проточные бетонные бассейны, в которых проводили поведенческие эксперименты.

Бассейны, в которых выполнены эксперименты в 1989 году имели овальную форму 6.5×4.5 м и высоту воды 0.5 м. Речная вода (19°C), прошедшая через гравийный фильтр, поступала со скоростью 200 л/мин и создавала в бассейнах круговое течение. В одном из 2-х бассейнов находилось 8 самцов русского осетра, в другом – 6 самцов русского осетра и 3



самца севрюги. Эксперименты проводили через 5–8 дней после помещения рыб в бассейны.

Бассейн, использовавшийся для опытов в 2008 году, был прямоугольный (18×4 м) с высотой воды 0.45 м. Речная вода (19.2°C), после предварительного осаждения в отстойнике через механический фильтр поступала в бассейн со скоростью 80 л/мин. В бассейне находилось 16 самцов персидского осетра и 6 самцов севрюги, снабженных индивидуальными метками (гидростатические метки Леа). Эксперименты проводили через 15–20 дней после помещения рыб в бассейны. Предварительно у самцов стимулировали созревание половых продуктов однократной внутримышечной инъекцией водного экстракта ацетонированных гипофизов осетровых рыб (1.0–1.5 мг на 1 кг массы тела).

Химическим раздражителем служил раствор овариальной жидкости, взятой от самок русского осетра (130–170 см, 25–40 кг; 1989 г) или самок персидского осетра (184–203 см, 42–50 кг; 2008 г) во время получения у них зрелой икры для рыбоводных целей. Созревание самок русского осетра стимулировали однократной внутримышечной инъекцией препарата «Сурфагон» (1 мкг на 1 кг массы тела), созревание самок персидского осетра и севрюги стимулировали однократной внутримышечной инъекцией водного экстракта ацетонированных гипофизов осетровых рыб (2.0–2.5 мг на 1 кг массы тела). Отобранный овариальный раствор разводили речной водой из расчета 1:200 и использовали для экспериментов в течение 1 часа с момента приготовления. Стимульный раствор подавали в бассейн в противоположное от основной водоподачи место со скоростью 5 л/мин в течение 3–4 мин (1989 г) или со скоростью 0.63 л/мин в течение 10 мин (2008 г). В контрольных опытах использовали чистую речную воду.

Выполненные эксперименты показали, что самцы всех 3-х исследованных видов осетровых рыб восприимчивы к половому запаху самок. Введение в бассейн раствора овариальной жидкости резко нарушило фоновое поведение самцов, которое заключалось в их медленном и монотонном плавании у дна или прекращении движения на несколько минут. Такое поведение сохранялось без изменений в контрольных опытах, когда в бассейн из резервуара подавали чистую воду, но нарушалось, когда в бассейн начинали вносить раствор овариальной жидкости. В начале стимульного периода реакция наблюдалась лишь у тех особей, которые проплывали в непосредственной близости от места подачи раствора. Попав в зону распространения запахового стимула, рыбы резко увеличивали скорость плавания, что внешне напоминало бросок вперед по ходу движения. В некоторых опытах рыбы, пройдя через запаховую зону, совершали стремительный разворот и быстро возвращались по круговой тра-



ектории радиусом около 1 м к месту поступления овариальной жидкости. Однако явного скопления рыб в этой зоне не происходило, поскольку подошедшие особи здесь не задерживались и вновь восстанавливали свое прямолинейное движение. Скорость их движения (по визуальной оценке) возрастила в 3–5 раз. Подобная реакция рыб была характерна для русского осетра и персидского осетра и севрюги обеих популяций. Каких-либо отличий в проявлении реакции всех трех видов осетровых рыб не выявлено. В ответ на однократную запаховую стимуляцию реакция продолжалась не более 5–10 минут с момента прекращения подачи стимульного раствора, и к этому времени спокойное и ровное фоновое поведение полностью восстанавливалось.

Во время экспериментов с русским осетром (1989 г) было замечено, что во многих случаях у самцов во время попадания в запаховую зону и резкого усиления скорости плавания наблюдаются кратковременные (2–4 сек) судорожные, конвульсивные движения тела. Индивидуальное мечение рыб, произошедшее в опытах 2008 г, позволило установить, что при первом и повторных предъявлениях стимульного раствора ответную реакцию почти всегда проявляют одни и те же самцы персидского осетра и севрюги. Из 16 самцов персидского осетра примерно половина, а из 6 самцов севрюги – только 4 проявляли адекватную ответную реакцию на раствор овариальной жидкости. Эти особи впоследствии были использованы для прижизненного получения спермы. Наблюдения под микроскопом показали, что полученная от этих самцов сперма по двигательной активности спермии соответствовала 4–5 баллам шкалы Г.М.Персова. Было установлено также, что реакция на раствор овариальной жидкости сохраняется у самцов и через 2 суток после взятия половых продуктов, однако ответы таких рыб намного слабее, чем реакция самцов, которые еще не были использованы для рыбоводных целей.

Проведенные исследования позволили установить, что у осетровых рыб, также как и у многих представителей Teleostei, в регуляции нерестового поведения принимают участие химические сигналы. Учитывая важную роль обоняния в поведении осетровых рыб (Павлов и др., 1970; Kasumyan, 1999; Мамедов и др., 2009 и др.), можно полагать, что рецепция этих сигналов осуществляется обонятельной системой, а сами сигналы должны быть отнесены к половым феромонам. Половые феромоны осетровых рыб содержатся в овариальной жидкости и обладают релизерным действием, вызывая у зрелых самцов хорошо выраженную поведенческую реакцию. Эта реакция проявляется в основном в усилении двигательной активности самцов и ее репертуар не включает каких-либо видоспецифических элементов. Самцы могут неоднократно возвращаться к месту концентрации запаха, однако явного стремления надолго задержи-



ваться или сосредотачиваться в этой зоне, у подопытных рыб не обнаружено. Возможно, что для проявления такого ответа требуется не только запаховая стимуляция рыб, но и вовлечение в регуляцию нерестового поведения сигналов иной модальности, например, зрительных и/или воспринимаемых органами чувств системы боковой линии. Установлено также, что половые феромоны осетровых рыб, как и у других рыб, обладают хорошо выраженной межвидовой эффективностью действия, что может являться одной из причин межвидовых скрещиваний в природе, в частности, между русским осетром и севрюгой. Выявленная нами связь между проявлением реакции на половые феромоны и высокими рыбоводными характеристиками самцов, несомненно, отражает физиологическое состояние рыб, их гормональный статус и уровень зрелости половых желез. В современных условиях в силу ряда обстоятельств на рыбоводные осетровые заводы часто попадают неполноценные в рыбоводном отношении производители и часто уверенное определение степени их физиологического состояния и готовности к размножению на основании внешних признаков затруднено или невозможно. На наш взгляд, способность реагировать на половые феромоны самок можно использовать в качестве экспресс-метода для отбора физиологически зрелых половозрелых самцов осетровых рыб для целей рыбоводства.

Литература

Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н., Попова И.К. Роль органов чувств при питании молоди осетровых рыб // Зоологический Журнал. 1970. Т. 49. Вып. 6. С. 872–880.

Kasumyan A.O. 1999. Olfaction and taste senses in sturgeon behaviour // J. Appl. Ichthyol.V.15. P.228–232.

Мамедов Ч.А., Гаджиев Р.Ю., Ахундов М.М. Новые технологии осетроводства в Азербайджане // Баку. Элм. 2009. 260 с.



МОДИФИКАЦИЯ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ БОЛЬШЕГЛАЗОГО БЫЧКА *GYMNOGOBIUS* *HEPTACANTHUS* В ТЕЧЕНИЕ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

А.И. Маркевич

Дальневосточный морской биосферный заповедник ДВО РАН,
Владивосток, Россия, alexmarkfish@mail.ru

Долговременные наблюдения за социальным поведением рыб дают возможность как более полно описать непосредственно поведение вида, так и выяснить факторы, влияющие на его модификации (Мочек, 1987). Проведенные ранее наблюдения за несколькими видами рыб показали, что поведенческие стереотипы и социальная организация могут варьировать в довольно широких пределах, и основными факторами, влияющими на их изменения, являются условия среды и стадия жизненного цикла рыбы (Мочек, 1978; Мочек, 1987; Дарков, Мочек, 1979). Обитающий в прибрежной зоне залива Петра Великого Японского моря большеглазый бычок *Gymnogobius heptacanthus* (сем. Gobiidae), по нашим сведениям, демонстрирует широкий спектр поведенческих реакций и форм социальных отношений. Исходя из этих данных, цель настоящей работы состояла в изучении поведения и социальных отношений большеглазого бычка как определяющих место вида в составе сообщества рыб прибрежного мелководья.

Работы проводили в апреле-ноябре 2002 и 2006–2009 гг. на акватории Дальневосточного морского биосферного заповедника (острова Большой Пелис и Фуругельма), а также у о. Попова. Наблюдения за поведением и сбор рыб вели с применением водолазной техники, для регистрации поведения были использованы забоксированные фотоаппарат и видеокамера, всего проведено более 120 часов работ в дневное время. Для оценки поведения рыб использовали анализ видеозаписей и применяли визуально балльную систему оценки стереотипов поведения по 6 параметрам с максимальной оценкой 4 по каждому из них, в результате чего диапазон суммарной оценки может варьировать от 0 у стайных номадных рыб до 24 – у строго территориальных (Мочек, 1987).

Большеглазый бычок обычно встречается в прибрежном мелководье на глубине от 0.5 до 5.0 м, в бухтах с песчаным грунтом и зарослями зостеры *Zostera marina* и хорды *Chorda filum*. Средняя длина (TL) взрослых рыб составляла 58.2 мм (SL – 49.1 мм), масса – 0.770 г (n=38), самки незначительно превышают длину и массу самцов. Окраска рыб в нерепродуктивный период камуфляжная, серовато-бурая, что позволяет рыбам хорошо сливаться с песчаным грунтом. Самки хорошо отличаются от



самцов черным пятном с белой полосой, расположенными в конце первого спинного плавника (The fishes of the Japanese..., 1984), (рисунок).



Рис. 1. Самка большеглазого бычка *Gymnogobius heptacanthus*.

Взрослые бычки начинают встречаться открыто в прибрежье бухт во второй половине апреля при прогреве воды до 3–5 °C. Рыбы распределяются поодиночке и небольшими группами из 4–10 особей на песчаном грунте вблизи дна и в зарослях трав на глубине от 0.5 до 3.5 м. Здесь они активно питаются мизидами, изоподами и другими мелкими беспозвоночными в течение апреля и первой половины мая. В этот период небольшие группы рыб обоих полов иногда образуют рыхлые стаи, которые поднимаются на 0.2–0.3 м над зарослями зостеры, где выискивают корм. Расстояние между рыбами в таких стаях составляет 0.2–0.5 м, особи безразличны друг другу, движения их по поиску корма не согласованы, хаотичны, стая медленно передвигается по мелководью, проходя за 5 мин. наблюдения не более 2–3 м. При преследовании стая практически сразу рассыпается и рыбы уходят от опасности в разные стороны, опускаясь ко дну на 0.1–0.2 м, но убежища не используют. Суммарная балльная оценка поведения рыб в этот период составляет 9.6.

Во второй половине мая, при повышении температуры воды до 8–12 °C, бычки начинают постепенно смещаться на открытые песчаные участки вблизи зарослей зостеры, на глубины 1.3–3.2 м. Здесь они распределяются поодиночке и небольшими группами из 3–7 особей в 0.05–0.3 м от дна с расстояниями между рыбами 0.1–0.4 м. Отдельные особи, как правило, самки, и в составе групп подавляющее большинство (до 80%) также составляют самки. Рыбы практически постоянно придерживаются небольшого участка площадью 2–4 м², центром такого участка является нора в песке. Нора представляет собой один или несколько (до 5) расположенных близко друг к другу вертикальных ходов диаметром 1–



4 см и глубиной от 15 до 40 см. Пока не выяснено происхождение таких нор: то ли бычки сооружают их сами (но такая деятельность рыб ни разу не наблюдалась), то ли они используют готовые ходы двустворчатых моллюсков или ракообразных (но они также не были найдены). Остается неясной и точная топография нор. Основными хозяевами нор являются половозрелые самки, которые постепенно приобретают брачную окраску: спинные, брюшные и анальный плавники у них становятся темно-серыми с черной окантовкой по наружному краю, рыбы также становятся значительно более агрессивными по отношению к другим самкам. Если возле норы держится группа, то в ней обычно есть только одна самка с брачной окраской, при подходе другой самки с подобной окраской в большинстве случаев (70–80%) происходит нападение владелицы участка на вторженца. В драках наблюдали широкий диапазон приемов: от ударов в бока, заднюю часть тела и хвост до взаимных ударов в голову при параллельном стоянии, взаимозахват челюстей и удары головой при вертикальном расположении тела. Практически всегда вторженец изгонялся и преследование его шло на расстояние 0.5–1.5 м от норы. Значительно реже атаковывались самки без брачной окраски и очень редко – самцы, в этих случаях нападение ограничивалось одним броском и ударом, после чего вторженцы уходили в сторону. На рыб других видов самки не нападали, относясь к ним безразлично. При приближении опасности (наблюдатель) самки в брачной окраске в половине случаев скрывались в норе, ныряя в нее быстрым броском вниз, в остальных случаях – уходили на 0.5–1.5 м и возвращались назад при исчезновении угрозы. Другие рыбы группы уходили от опасности в 70% случаев, в остальных – прятались в нору. В норе рыбы находились от нескольких секунд до минуты, медленно выходя из нее головой вверх. Состав групп непостоянен – самки без брачной окраски и самцы перемещались из одной в другую группу, задерживаясь в каждой до получаса и более. Среднее расстояние между группами и отдельными рыбами составляло около 0.7 м (0.5–2.8 м). Самцы являлись менее активными, иногда распределялись поодиночке вблизи групп самок, реже – образовывали группы до 5–6 особей. Уровень агрессивности у них низкий, драка (удары в голову при параллельном плавании) зарегистрирована только один раз, при опасности они чаще уходили в сторону. Формирование и усиление территориальных отношений продолжаются в течение первой половины июня, при достижении температуры воды 14–17 °C начинается нерест. Самки откладывают от 320 до 450 относительно крупных сферических икринок (диаметром 0.6–1.0 мм) в норы, продолжая играть главную роль в охране территории и привлекая самцов. Как показали наблюдения, при привлечении самца самка демонстрирует ему выпуклую брюшную область, становясь головой вверх, после чего самец заходит



в нору, самка идет следом, после чего, вероятно, и происходит нерест. Самец не остается на территории, а уходит в сторону. Вероятно, нерест является порционным, так как самка привлекает другого самца, держась у «своей» норы. В этот период в поведении бычков превалируют территориальные тенденции, поэтому балльная оценка самок составляет 17.5, самцов – 14.1.

Вероятно, в течение июля происходит развитие икры, которую родители охраняют в норах, так как количество бычков на открытых местах резко сокращается. Роль родителей в охране потомства остается невыясненной. Молодь появляется в местах обитания взрослых в конце июля-августе. Мальки достигают длины TL 20–30 мм, массы 60–130 мг и формируют большие стаи из сотен особей, состоящие из отдельных групп по 30–60 рыб. Стai рыхлые, широко перемещаются над песчаным грунтом в придонном 0.5–1.0 м слое воды, где питаются планктоном и бентосом. Подражание у мальков в стаях наблюдается, но слабое, при преследовании через 5–8 м большие стаи распадаются на отдельные группы, через такое же расстояние – на отдельных рыб, которые прячутся в песок, зарываясь в него быстрым броском головой вниз (то же поведение демонстрировали взрослые особи в аквариуме без нор). Таким образом, молодь проявляет сильную тенденцию к стайному стереотипу поведения, что можно оценить в баллах как 6.3. В это время стаи мальков широко кочуют и массово появляются в биотопе песчаного грунта в бухтах у о. Большой Пелис и Фуругельма.

Взрослые рыбы в течение августа-сентября при температуре воды 17–23 °C продолжают придерживаться нерестовых участков, оставаясь в небольших группах. Хронометраж их поведения показал, что бычки в это время обычно находятся в придонном слое (28.3 см от дна) в неподвижности (71.6% времени) над норами или передвигаясь (24.8% времени) на 3.6 м суммарно вблизи них (Маркевич, 2007). Агрессивность самок резко падает, усиливаются тенденции к объединению в группы и к октябрю стереотип поведения оценивается на уровне дорепродуктивного периода – 12–13 баллов. В октябре взрослые особи часто образуют смешанные с молодью стаи в зарослях трав, и уровень их интеграции несколько повышается. Часть рыб по-прежнему концентрируется у нор, в течение же ноября, при понижении температуры до 5–7 °C, количество их здесь возрастает (в одном случае в норе были обнаружены 8 особей), в декабре при температуре воды ниже 3 °C бычки открыто не встречаются. Вероятно, в норах они и зимуют.

Проведенные исследования подтвердили описанный ранее эффект модификации социального поведения рыб в течение жизненного цикла (Мочек, 1987). Общая схема изменений поведения сходна с ранее описанными



ранее у других рыб – *Abudefduf saxatilis* (Мочек, 1978), *Spicara smaris* (Дарков, Мочек, 1979), колюшек (Мочек, 1987) и состоит в том, что закономерно изменяется стереотип поведения от стайного номадного у молоди к строго территориальному у взрослых в репродуктивный период с постепенным изменением отдельных элементов поведения в до- и послерепродуктивный период. Максимальное проявление территориализма поведения способствует наиболее эффективному размножению, оно же является помехой при нагуле, поэтому рыбы эффективно используют поведенческие стереотипы и их переходные формы в разные периоды жизни.

Следует отметить необычную форму брачных отношений у большеглазого бычка – ведущую роль самок, в отличие от описанных ранее у рыб семейства Gobiidae: *Cottus gobio*, *C. bairdi* (Keenleyside, 1979), *Amblyeleotris japonica* (Yanagisawa, 1982), *Lentipes concolor* (Nishimoto, Fitzsimons, 1986) – у всех этих видов самцы играют наиболее активную роль в размножении. Возможно, у большеглазого бычка проявляется полигинная полиандрия – редкая форма половых отношений, отмеченная у некоторых животных. Сложно сказать, с чем связано такое изменение, единственный фактор, который бросается в глаза – численность самцов в несколько раз меньше, чем самок.

Проявляемое большеглазым бычком поведение позволяет ему поддерживать свою численность в биотопе песчаных грунтов, бедном укрытиями от хищников. Так, в бух. Западной о. Фуругельма в 1996 г. отмечено резкое снижение численности *Opisthocentrus spp.* – основных резидентов на песках (Маркевич, 2002). Обследования 2007 г. показали, что его с успехом заменил большеглазый бычок, как и в прибрежье о. Большой Пелис, где он составляет 70% численности рыб на песках (Маркевич, 2007). Плотность рыб везде невысока – 0.3–0.4 экз./м², но она сравнима с таковой у о. Попова (0.42), где рыбы обитают в комфортных условиях вблизи плотных зарослей зостеры. Камуфляжная окраска, использование нор, способность быстро зарываться в песок, быстрая смена поведения дают возможность бычкам противостоять влиянию хищников – керчаков *Myoxocephalus spp.* и морских окуней *Sebastes spp.*, а эффективный способ размножения с укрытием икры – быстро восстанавливать свою численность в случае ее падения.

Литература

Дарков А.А., Мочек А.Д. Поведение черноморской смариды (*Spicara smaris*) во время размножения // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 7. С. 1011–1015.
Маркевич А.И. Распределение рыб в прибрежных биотопах бухты Западной острова Фуругельма: изменения с 1991 по 1996 гг. Экологическое



состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 137–148.

Маркевич А.И. Этологическая организация сообществ морских рыб прибрежного мелководья залива Петра Великого Японского моря. IV Всеросс. конф по повед. жив. Сб. тез. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. С. 293–294.

Мочек А.Д. Особенности размножения и «социальное» поведение *Abudefduf saxatilis* (Pisces, Pomacentridae) // Зоол. журн. 1978. Т. 57. № 8. С. 1189–1195.

Мочек А.Д. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука, 1987. 270 с.

Keenleyside M.H.A. Diversity and adaptation in fish behaviour. Berlin: Springer-Verlag, 1979. 208 p.

Nishimoto R.T., Fitzsimons J.M. Courtship, territoriality, and coloration in the endemic Hawaiian freshwater goby, *Lentipes concolor*. Indo-Pacific fish biology. Uyeno T. et al. (eds.). Ichthyol. Soc. Jap.: Tokyo, 1986. P. 811–817.

The fishes of the Japanese Archipelago. V. 1–2. Masuda H., Amaoka K., Araaga C. et al. (eds.). Tokyo: Tokai University Press. 1984. 437 p.

Yanagisawa Y. Social behaviour and mating system of the gobiid fish *Amblyeleotris japonica* // Jap. J. Ichth. 1982. V. 28. № 4. P. 401–422.



ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ РЫБ

В.И. Мартемьянов

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия,
martem@ibiw.yaroslavl.ru

Для пойкилтермных животных температура является одним из наиболее важных факторов среды, адаптация к которой включает комплекс процессов и механизмов поведенческого, физиологического, биохимического и генетического характера, обеспечивающих организмам устойчивое функционирование в определенных температурных интервалах. При изучении поведения рыб в условиях их свободного перемещения в градиенте температур, установлено (Лапкин и др., 1981; 1990; Свирский, Голованов, 1991; 1999), что встречаются виды, у которых избираемая температура меняется в зависимости от сезона. Молодь ряда видов пресноводных рыб летом в искусственном горизонтальном термоградиенте выбирала температуру около 24–27 °C, а осенью, зимой и ранней весной предпочитала «зимний» уровень в интервале от 5 до 8 °C.

Изменчивость терморегуляционного поведения рыб пытаются объяснить физиологическими причинами (Свирский, Голованов, 1991; 1999). Если рыб, выбравших «летний» уровень температур, переставали кормить, то они постепенно перемещались в низкие температуры. После того как кормление возобновляли, рыбы вновь возвращались к высокой прежней избираемой температуре. В отсутствие корма рыбы никогда не выбирали “летний” уровень температур.

Голодание (Сорвачев, 1957; Meyer et al., 1956; Borek, 1958; Creach, Cournede, 1965) и другие неблагоприятные факторы (Карзинкин, 1952; Кривобок, 1952; Burden, 1956; Idler, Bitners, 1958; Chan et al., 1968; Oduleye, 1975; Маляревская, 1979), сопровождаются увеличением количества воды в различных тканях организма рыб.

В настоящей работе определяли содержание воды в организме нормальных и истощенных карпов, акклимированных к разным температурам во всем диапазоне, который данный вид может переносить.

Эксперименты выполнены на сеголетках карпа *Cyprinus carpio* L. массой от 19 до 30 г. В первой серии опытов рыбы получали в избытке гранулированный комбикорм. Во второй группе карпы голодали. В обеих сериях по 6 рыб помещали в 300 литровые аквариумы, наполненные отстоянной артезианской водой и оснащенные устройствами для регулирования температуры. После акклимации карпов поочередно отлавливали, быстро взвешивали и в дальнейшем высушивали вначале в вытяжном

шкафу, а затем в сушильном при 105 °С до постоянного веса. Содержание воды в целом организме определяли по разности между сырым и сухим весом и выражали в процентах от общей массы. Значения на рис. представлены средними и их ошибками.

У упитанных сеголетков карпа, акклиматированных к различным температурам во всем диапазоне, который данный вид может переносить, выявлено два разных достоверно различающихся между собой уровня поддержания воды в организме (рис. 1). Рыбы, находящиеся при температуре 0–18 °С, имели повышенный уровень воды в теле, составляющий $78.4 \pm 0.26\%$ (рис., сплошная линия). У карпов, акклиматированных в интервале температур 19–34 °С, содержание воды в теле поддерживалось на более низком уровне со значением $72.3 \pm 0.27\%$ (рис., сплошная линия).

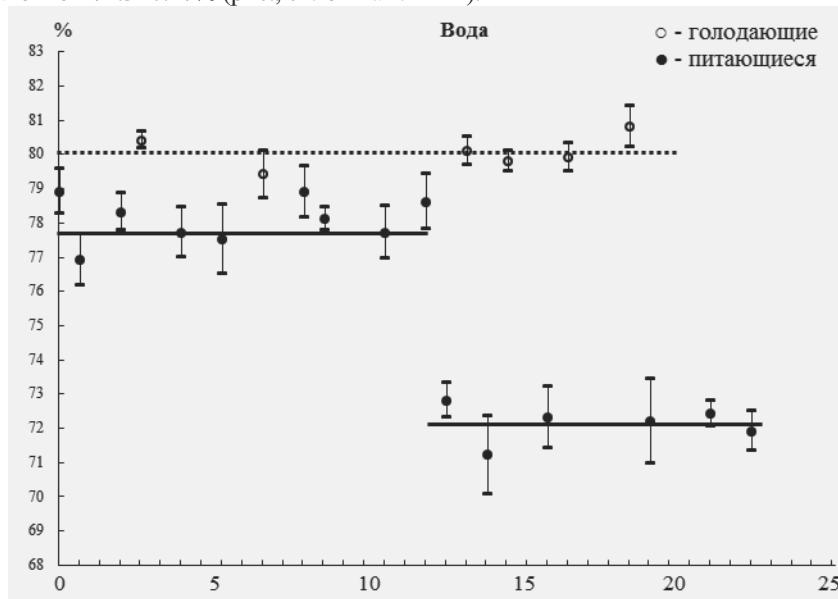


Рис. 1. Содержание воды в организме сытых и голодных сеголетков карпа в зависимости от температуры акклиматации. По оси абсцисс – температура акклиматации, °С; по оси ординат – содержание воды в организме карпа.

Истощенные карпы (рис.), акклиматированные в диапазоне температур 4–28 °С, регулировали концентрацию воды в организме на более высоком относительно стабильном уровне со значением $80.1 \pm 0.14\%$ (рис., пунктирная линия). У этих рыб, находящихся при температурах выше 18 °С, не происходило уменьшения количества воды в организме, аналогичного



тому, которое наблюдалось у упитанных сеголетков. Голодающие карпы имели несколько более высокий уровень воды в организме по сравнению с питающимися рыбами, акклиматизированными в зоне температур 0–18 °C. Это может быть связано с тем, что голодающие рыбы использовали внутренние ресурсы органических веществ на поддержание жизнедеятельности, в результате чего доля воды в организме увеличивалась.

Приведенные данные указывают на то, что у карпов акклиматизированных в толерантном диапазоне температур, проявляются два разных уровня физиологического состояния с разными механизмами контроля и поддержания количества воды в организме. Один из них в зоне температур 0–18 °C регулирует повышенный уровень воды в теле, а другой, при температурах воды выше 18 °C, связан с пониженным уровнем. Оба уровня содержания воды в организме карпа разграничены между 18 и 19 °C. Дискретность концентрации воды в теле (рис.) является критерием их разнокачественности.

Эти результаты согласуются с данными (Свирский, Голованов, 1991; 1999), полученными при изучении поведения рыб в условиях их свободного перемещения в градиенте температур. Как зимой, так и летом, молодь леща, акклиматизированная в интервале температур 2–13 °C, выбирала в термоградиенте 6–7 °C. Особи, акклиматизированные к температурам 15–30 °C, сосредотачивались при 27 °C. На основе полученных экспериментальных данных, авторы рассматривали состояние молоди леща в толерантном диапазоне температур в виде разных устойчивых дискретных неравновесных состояний. Видно, что зависимость поведения молоди леща от температуры акклиматизации и физиологических показателей у карпа (содержание воды в организме и скорость продуцирования мочи), проявлялась в виде разных дискретных уровней.

Что же могут представлять собой два разных уровня физиологического состояния рыб? Температуры в диапазоне 19–34 °C соответствуют в природных условиях температурам летнего периода нагула, когда карпы растут. Показано (Кирпичников, 1953), что сеголетки карпа быстро росли в летнее время, а осенью их рост останавливался. Обобщение многолетних данных (Корнеев, 1982) позволило выявить, что интенсивный рост карпа происходил при температурах 20–33 °C. Следовательно, регистрируемый в зоне температур 19–34 °C низкий стабильный уровень воды (72%) в теле упитанных карпов может быть связан с физиологическим состоянием, отражающим рост организма.

У истощенных карпов (рис., светлые маркеры) при температурах выше 18 °C, содержание воды в организме оставалось на высоком уровне. То есть, в данном случае, организм истощенных рыб (состояние при котором рост невозможен), несмотря на благоприятные температуры, не



переходил на другой уровень функционирования, связанный с низким содержанием воды в организме.

Эти результаты согласуются с поведением рыб. Показано (Свирский, Голованов, 1991; 1999), что при отсутствии корма в термоградиентной установке (неблагоприятные для роста условия), молодь леща оставалась при низких температурах. Переход рыб на летний уровень осуществлялся только при внесении в установку пищи. В другой серии опытов, рыб избравших высокие летние температуры, переставали кормить (условия для задержки роста). В этом случае рыбы скатывались в сторону низких температур, где осуществляется переход на другой уровень физиологического состояния и приостановка роста.

Заключение. Данные, полученные по поведению рыб в гетеротермальной среде и по содержанию воды в организме в зависимости от температуры акклиматации, показывают наличие у животных разных дискретных уровней физиологического состояния. Низкий уровень воды (72%), зарегистрированный в теле сеголетков карпов, акклиматированных в интервале нагульных температур 19–34 °C, связан с функциональным состоянием, обуславливающим рост организма. Более высокий уровень воды (78%), регистрируемый в теле упитанных рыб, акклиматированных в области температур 0–18 °C, и истощенный особей, содержащихся в толерантном интервале температур, имеет отношение к физиологическому состоянию, которое связано с переживанием условий среды неблагоприятных для роста организма. Следует ожидать, что при любых неблагоприятных воздействиях среды, приводящих к задержке роста, поведение рыб будет направлено на избирание только низкого уровня температур. Для избирания высокого уровня температур требуется чтобы животные имели хорошее физиологическое состояние, при котором осуществляется рост организма.

Литература

Карзинкин Г.С. Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат, 1952. 342 с.

Кирпичников В.С. Проблема зимовки карпа // Труды совещания по вопросам прудового рыбоводства. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 25–35.

Корнеев А.Н. Разведение карпа и других видов рыб на теплых водах. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. 152 с.

Кривобок М.Н. Использование пищи молодью некоторых рыб // Доклады по биологии, систематике и питанию рыб, по химии моря и сетеконсервированию. 1952. М.: Пищепромиздат. Вып. 1. С. 35–38.

Лапкин В.В., Свирский А.М, Голованов В.К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб // Зоол. журн. 1981. Т. 60. № 12. С. 1792–1801.



Лапкин В.В., Голованов В.К., Свирский А.М., Соколов В.А. Термоадаптационные характеристики леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск. 1990. С. 37–85.

Маляревская А.Я. Обмен веществ у рыб в условиях антропогенногоeutrofирования водоемов. 1979. Киев: Наукова Думка, 256 с.

Свирский А.М., Голованов В.К. Влияние температуры акклиматации на терморегуляционное поведение молоди леща *Abramis brama* в различные сезоны года // Воп. ихтиол. 1991. Т. 31. № 6. С. 974–980.

Свирский А.М., Голованов В.К. Изменчивость терморегуляционного поведения рыб и ее вероятные причины // Успехи соврем. биол. 1999. Т. 119. № 3. С. 259–264.

Сорвачев К.Ф. Изменение белков сыворотки крови карпа во время зимовки // Биохимия. 1957. Т. 22. № 5. С. 872–878.

Borek Z. The contents of lipids and other components in the cruciaris (*Carassius carassius* L.) body during hibernation and experimental starvation // Pol. Arch. Hydrobiol. 1958. V. 5. № 1. P. 65–91.

Burden C.E. The failure of hypophysectomized *Fundulus heteroclitus* to survive in fresh water // Biol. Bull. 1956. V. 110. P. 8–28.

Chan D.K.O., Chester Jones I., Mosley W. Pituitary and adrenocortical factors in the control of the water and electrolyte composition of the fresh water European eel (*Anguilla anguilla* L.) // J. Endocrinol. 1968. V. 42. P. 91–98.

Creach Y., Cournede C. Contribution to the study of enforced starvation in the carp, *Cyprinus carpio* L.; variations in the amount of water and nitrogen in the tissues // Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse. 1965. V. 100. P. 361–370.

Idler D.R., Bitners I. Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration. II. Cholesterol, fat, protein and water in the flesh of standard fish // Can. J. Biochem. Physiol. 1958. V. 36. № 7. P. 793–798.

Meyer D.K., Westfall B.A., Platner W.S. Water and electrolyte balance of goldfish under conditions of anoxia, cold and inanition // Am. J. Physiol. 1956. V. 184. P. 553–556.

Oduleye S.O. The effect of hypophysectomy and prolactin therapy on water balance of the brown trout, *Salmo trutta* // J. Exp. Biol. 1975. V. 63. P. 357–366.



ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ ОТВЕТ НА ПИЩЕВЫЕ ЗАПАХИ У ИНТАКТНОГО И ХРОНИЧЕСКИ АНОСМИРОВАННОГО ГОРЧАКА *RHODEUS SERICEUS AMARUS*

Е.А. Марусов, А.О. Касумян

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, alex-kasumyan@mail.ru

Изучению пищевого поведения рыб посвящено значительное количество научных исследований, заметная доля которых связана с выяснением роли обонятельной рецепции в обеспечении поиска и обнаружения кормовых объектов. Лишение рыб обонятельной чувствительности приводит к аносмии, т.е. к потере способности реагировать на ольфакторные стимулы. Однако у рыб с хорошо развитой наружной вкусовой рецепцией (гольян *Phoxinus phoxinus*, карп *Cyprinus carpio*, сем. карповые Cyprinidae) после длительной ольфакторной депривации наблюдается восстановление способности реагировать на пищевые химические сигналы и проявлять при этом стереотипное пищевое поисковое поведение. Морфологической основой феномена восстановления хронически аносмированными рыбами способности реагировать на пищевые запахи служит структурная гипертрофия наружных вкусовых рецепторов. Этот феномен проявляется у рыб разных систематических групп, обладающих наружными вкусовыми почками. На примере радужной форели *Oncorhynchus mykiss*, относящейся к семейству лососевых (Salmonidae), показано, что у рыб, не обладающих в норме наружными вкусовыми почками, хроническая аносмия не приводит к восстановлению дистантной хеморецепции пищевых химических сигналов. Структурное развитие наружной вкусовой системы у рыб значительно варьирует, в том числе и у близкородственных видов сем. карповых. У некоторых видов (горчак *Rhodeus sericeus amarus*) при наличии наружной вкусовой рецепции плотность вкусовых почек на поверхности головы в несколько раз ниже, чем у гольяна и карпа, а на остальных частях тела они отсутствуют. Задачей настоящего исследования было выяснить происходит ли у таких рыб компенсаторное восстановление способности реагировать на пищевые химические стимулы после длительной ольфакторной депривации и как глубоко заходит этот процесс.

Эксперименты выполнены на горчаках длиной тела (TL) 5–6 см. и массой 2.5–3.5 г. Выловленных в Подмосковье рыб помещали в общие аквариумы (80–100 л), в которых они содержались в течение нескольких месяцев. Затем часть рыб аносмировали путем прижигания металлическим каутером обеих обонятельных розеток в течение 2–3 с. Другую



группу рыб лишили предметного зрения путем удаления хрусталика. Энуклеацию проводили для снижения высокой двигательной активности и пугливости рыб, затруднявшей проведение поведенческих экспериментов. Рыб перед проведением операций по аносмированию и энуклеированию переносили в охлажденную до 0 °С воду на 1–1.5 мин до начала потери ими равновесия (холодовая анестезия). Рыбы легко переносили операции и через несколько часов или на следующий день начинали питаться. Всего в экспериментах использовано 6 энуклеированных и 6 аносмированных горчаков. Опыты на рыбах, лишенных предметного зрения, начинали через 3 месяца после операции, а на аносмированных особях через 6 с половиной месяцев. К этому времени у аносмированных рыб обонятельный мешок полностью застает. За 2 месяца до начала опытов у рыб, лишенных обоняния, проводили двухстороннюю энуклеацию. Постоперационный восстановительный период у аносмированных особей проходил легко, уже через 1–2 недели пищевая активность и скорость питания приходят в норму. Энуклеация переносится рыбами труднее, полное восстановление пищевой поисковой активности происходит по прошествии 4–6 недель.

Эксперименты на одиночных рыбах проводили в проточных аквариумах объемом 3.5 л (24×14×14 см) с локальной (точечной) подачей запахового стимула. Грунт в аквариумах отсутствовал. Чистая вода из биофильтра со скоростью 0.07 л/мин поступала в каждый из 6-ти аквариумов по трубке и, пройдя вдоль длинной оси аквариума, с помощью аэромагнита вновь направлялась в биофильтр. Стимульный раствор подавался в течение 3 мин со скоростью 0.017 л/мин в общий проток постоянно поступающей в аквариум чистой воды. Ежедневно часть воды заменяли свежей. Температура воды находилась в пределах 20–24 °С. Рыб рассаживали по аквариумам за 3–4 недели до начала опытов. Эксперименты со стимульными растворами проводили два раза в день с интервалом не менее двух часов. Сначала в каждый аквариум по очереди подавали контрольный стимул (чистую воду), затем процедуру повторяли с водным экстрактом мотыля (личинки комаров сем. Chironomidae) определенной концентрации. Одну и ту же концентрацию раздражителя применяли повторно 3–4 раза в разные экспериментальные дни и разное время опытного периода. Для приготовления стимульных растворов использовали воду из аквариумов, прошедшую через биофильтр. Кормили рыб мотылем ежедневно по окончании опытов.

Интенсивность поведенческой реакции оценивали вблизи источника химического стимула (1/3 площади дна аквариума) по суммарному времени проявления рыбой поискового плавания по дну аквариума с наклоном тела и касанием субстрата нижней поверхностью головы, поклевка-



ми подающей трубки, дна и стенок аквариума. Всего проведено 216 опытов. Материалы подвергались статистической обработке по критерию Вилкоксона для сопряженных пар (Т).

Посаженные по одиночке в экспериментальные аквариумы лишенные предметного зрения рыбы обеих опытных групп (с интактным обонянием и аносмированные) быстро привыкают к новым условиям содержания. При кормлении малыми порциями несколько раз в день активно потребляют мотыль, проявляя четкую поисковую реакцию и тестирующие поклевки. На несколько мотылей реагируют на дистанции около 2–3 см привлечением, прицельно схватывают одиночного мотыля после броска с расстояния до 1 см. Вне периода кормления рыбы, лишенные предметного зрения, но с интактным обонянием, почти постоянно находятся в движении, медленно, плавно, без резких поворотов и ускорений плавают в средних слоях воды, чаще находясь у передней стенки аквариума. Изредка отдельные рыбы на короткое время поднимаются к поверхности или опускаются в придонные слои, касаются дна, проявляют элементы пищевого поиска, совершают тестирующие поклевки. Такое же поведение рыбы демонстрируют и в период подачи контрольного стимула (чистой воды) в общий проток аквариума. Аносмированные и энуклеированные рыбы проявляют схожий стереотип поведения, но менее активны, а пищевой поиск у них значительно короче.

При подаче в аквариум экстракта мотыля концентрацией 0.01–0.001 г/л рыбы с интактным обонянием достоверно чаще, чем в контрольном опыте, подходят к выходному отверстию подающей раствор трубки, их поисковая активность усиливается, увеличивается число тестирующих поклевок. Более низкая концентрация (0.0001 г/л) приводит к менее продолжительному по времени проявлению пищевой реакции. Аносмированные и энуклеированные горчаки на раствор экстракта мотыля концентрацией 0.01 г/л проявляют типичную поисковую реакцию, однако ее интенсивность значительно ниже, чем у рыб с неповрежденными органами обоняния. Снижение концентрации стимульного раствора на порядок приводит к уменьшению суммарного времени пищевого ответа до уровня, достоверно не отличающегося от контроля (таблица).

При содержании в лабораторных условиях горчаки охотно потребляют личинок хирономид, схватывая их поштучно в основном со дна. Внесение в аквариум порции корма не вызывает у рыб пищевого поиска и тестирующих поклевок, характерных для многих бентофагов. Горчаки подходят к месту кормления и схватывают личинок хирономид точными, спокойными и короткими бросками. Это указывает на ведущую роль зрения в пищевом поведении горчака. Лишение предметного зрения приводит к изменению пищедобывательного поведенческого стереотипа – ры-



бы чаще опускаются ко дну, совершают пищевые поисковые проплывы с касанием субстрата нижней поверхностью головы и тестирующие поклевки. Эти изменения, вызванные частичной зрительной депривацией, делают горчака, также как и исследованных ранее кумжу *Salmo trutta*, радужную форель и гольяна, все более похожим по пищевому поисковому поведению на типичных рыб – бентофагов. Придонный поиск, проявляемый рыбами после энуклеации, как и у бентофагов, вероятно, основан главным образом на функции обоняния и наружного вкуса и, возможно, тактильной рецепции. После привлечения к месту нахождения корма рыбы, коснувшись, обнаруживают пищевой объект и схватывают после предварительной оценки его сенсорных качеств. Незначительная плотность вкусовых почек и их локализация только на голове, по-видимому, достаточна горчаку для успешного захвата корма. Запах пищи вызывает у горчака с интактным обонянием хорошо выраженную реакцию, а чувствительность к этому типу химических сигналов столь же высокая (0.0001 г/л, экстракт мотыля), что и у многих донных и сумеречных рыб, пищевое поведение которых в значительной мере основано на обонянии.

Таблица. Продолжительность пищевой реакции энуклеированных горчаков с интактным обонянием и после хронической аносмии на растворы экстракта мотыля и чистую воду (контроль) за 3 минуты стимуляции (средняя \pm ошибка средней); *, **, *** – достоверность отличий по отношению к контролю $p < 0.05, 0.01, 0.001$ соответственно

Рыбы	Раствор экстракта мотыля, г/л	Пищевая реакция, сек	Число опытов
С интактным обонянием	0.01	14.8 \pm 3.5***	18
	контроль	2.5 \pm 0.8	18
	0.001	9.1 \pm 1.6***	18
	контроль	2.2 \pm 0.3	18
	0.0001	4.5 \pm 0.6*	24
	контроль	3.4 \pm 0.6	24
Аносмированные, 6.5 мес	0.01	2.0 \pm 0.6**	24
	контроль	0.5 \pm 0.1	24
	0.001	0.5 \pm 0.1	24
	контроль	0.6 \pm 0.1	24

Подвергнутый хронической аносмии горчак способен проявлять стереотипное поисковое поведение на растворы экстракта корма, хотя двигательная активность рыб и интенсивность ответов значительно снижается. Этот эффект отмечался ранее и у других видов после длительной обонятельной депривации. Известно, что у карповых и осетровых рыб, у которых на внешней поверхности тела имеются вкусовые почки, способ-



ность адекватным образом реагировать на пищевые запахи частично восстанавливается уже через 3 месяца после наступления аносмии, что позволяет особям, лишенным обоняния, успешно отыскивать источник запаха. Сенсорной основой этого феномена является наружная вкусовая рецепция, претерпевающая компенсаторное развитие. Полученные нами результаты свидетельствуют, что подобный феномен в полной мере проявляется и у горчака: рыбы через более чем 6 мес после аносмии были способны реагировать на экстракт корма с сохранением основных элементов, присущих реакции интактных рыб. Пороговой для них была концентрация 0.01 г/л, которая по крайней мере на 2 порядка выше, чем для интактных особей. Такие же изменения хроническая аносмия вызывает и у рыб, у которых, в отличие от горчака, наружные вкусовые почки расположены значительно шире на теле, и их среднее количество на единицу поверхности намного больше (карп, гольян).

Таким образом, наличие вкусовых почек на теле является обязательным условием развития процессов, которые приводят к усилению функции вкусовой системы при потере обоняния. Отсутствие наружных вкусовых почек полностью блокирует эти процессы. Полученные нами данные служат также еще одним подтверждением основной роли именно наружной вкусовой рецепции в процессах восстановления восприимчивости хронически аносмированных рыб к пищевым химическим сигналам. Единый стереотип реагирования интактных рыб и рыб после хронической ольфакторной депривации позволяет прийти к заключению, что сложные и многообразные центральные связи разных хемосенсорных систем пересекаются или заканчиваются в одних и тех же моторных центрах. Нейроны таких центров, по-видимому, способны к полисенсорной конвергенции разных афферентных потоков и запуску на их основе вполне определенного поведенческого стереотипа реагирования.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 09-04-00729).



К ВОЗМОЖНОСТИ ЛЕЧЕНИЯ И ПРОФИЛАКТИКИ ЗАБОЛЕВАНИЙ РЫБ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ «ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ ЛИХОРАДКИ»

В.Р. Микряков, В.К. Голованов

Учреждение Российской академии наук

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,

пос. Борок, Ярославской обл., mvr@ibiw.yaroslavl.ru,

golovan@ibiw.yaroslavl.ru

В комплексе исследований терморегуляционного поведения молоди и взрослых рыб особо выделяется направление, связанное с изучением «поведенческой лихорадки» или «fever». Выбор более повышенных температур в условиях предоставленного температурного градиента позволяет инфицированным особям в той или иной степени тормозить процесс заболевания, а иногда и преодолевать инфекцию (Голованов, 1996; Голованов, Микряков, 2000; Avtalion, 1981; Kluger, 1978; Reynolds et al., 1976).

Получены четкие экспериментальные данные у некоторых североамериканских и европейских видов, оценивающие процесс и особенности поведенческой лихорадки. Выявлен ряд эволюционных, экологических и физиологических деталей, характеризующих это явление. Вместе с тем, многие вопросы, связанные с этим направлением изучения терморегуляционного поведения рыб, остаются открытыми.

В настоящем сообщении обсуждается вопрос соотношения оптимальных температур жизнедеятельности у рыб и возбудителей их инфекций с целью лечения, оздоровления и профилактики заболевания рыб. Приведены собственные и литературные экспериментальные данные по поведенческой лихорадке. Определены вопросы, требующие дальнейшего изучения.

Существует много способов оздоровления, профилактики и лечения рыб, позволяющих существенно уменьшить число заболевших особей как в условиях прудового рыбоводства, так и при выращивании рыб в садках, бассейнах или других устройствах. В то же время значимость температуры как одного из основных абиотических факторов, определяющих эффективность воспроизводства, роста и питания, при оценке возможности заболевания животных или их лечения, исследована недостаточно. Практически нет работ, в которых одновременно сравниваются температурные оптимумы рыб и возбудителей их болезней. Сравнительно слабо исследовано и само явление так называемой «поведенческой лихорадки». Практически не проводятся сопоставления различных поведенческих реакций и физиологического-биохимического статуса заболевших и выздоравливающих рыб различной экологии, обитающих в среде с неодинаковыми температурными условиями.



С целью оценки роли температурного фактора в выживаемости рыб после инфицирования нами предпринята попытка анализа ряда широко распространенных заболеваний – инфекционных (вирусных, бактериальных, микозов), инвазионных: протозойных (ихтиофириоза, хилодонеллеза, триходиноза), гельминтозов (гиродактилеза, дактилогироза, нитициоза, диплостомоза, сангвиниколез, лигулидоза), кrustацеозов (лернеоза) и некоторых других. Выявлено, что инфекции, вызываемые различными видами возбудителей, проявляются у рыб как в узком, так и в широком интервале температур среды обитания. Оптимальная зона действия и развития возбудителя у лососевых, осетровых, окуневых и карповых видов рыб широко варьирует – от 5–10 °C при хилодонеллезе, до 5–40 °C при сапролегниозе и 18–25 °C при аэромонозе и вибриозе. Приуроченность наиболее эффективного действия различных видов возбудителей к температурам от 10–15 до 30 °C приводит к ярко выраженному сезонному характеру заболевания, когда инфекции максимально выражены весной и летом, и слабо проявляются в осенне-зимний сезон.

Сопоставление имеющихся сведений по оптимальным и летальным температурам жизнедеятельности как рыб, так и основных групп возбудителей инфекций различного типа, а также создание компьютерного банка данных, позволят более эффективно использовать температуру в целях предотвращения и лечения многих заболеваний рыб. Так, ранее было показано, что оптимумы большинства лососевых, осетровых, окуневых и карповых видов рыб расположены в диапазонах: 13–18 °C, 20–24 °C, 22–28 °C и 24–30 °C соответственно, а верхние границы жизнедеятельности для тех же видов равны примерно 23–28 °C, 31–35 °C, 32–37 °C и 34–41 °C. В то же время для многих возбудителей болезней (весенняя виремия карпа, аэромоноз, ихтиофириоз, хилодонеллез, триходиноз, дактилогироз и др.) температуры воды на уровне 32–34 °C в течение нескольких часов или суток приводят к полному подавлению заболевания у рыб. Использование для этих же целей температур холодного диапазона ниже 4°C (вирусная геморрагическая септицемия и дактилогироз) в ряде случаев также успешно, но чаще просто приводит к задержке или временной остановке заболевания. Характерно, что оптимумы у рыб и возбудителей их инфекций часто не совпадают, что позволяет использовать это несовпадение для лечения, оздоровления и профилактики заболеваний рыб (табл. 1).

В качестве одного из способов лечения вполне возможно применение термоградиентных условий среды, в которых, как это показано на примере ряда карповых (карась и карп) и окуневых видов рыб (солнечник и ушастый окунь), выбор особями более высоких температур (в диапа-



зоне от 30 до 34°C) часто практически сдерживает развитие болезней и позволяет рыбам успешно выживать (Табл. 2).

Табл. 1. Соотношение температурных характеристик жизнедеятельности рыб и возможных температур прекращения развития инфекций разного типа

Виды рыб	Лососевые	Осетровые	Окуневые	Карповые
Температурный оптимум	13–18	20–24	22–28	24–30
Верхние температурные границы	23–28	31–35	32–37	34–41
Болезни	Весенняя виремия карпа, аэромоноз, ихтиофтириоз, хилоденлез, триходиноз, дактиллогироз и другие			
ТЕМПЕРАТУРА ПОДАВЛЕНИЯ ЗАБОЛЕВАНИЯ НА УРОВНЕ 30–34°C				

Табл. 2. Поведенческая лихорадка у различных видов рыб.

Вид	Возбудитель инфекции	Оптимум, °C	Реакция, °C
<i>Carassius auratus</i>	<i>Aeromonas hydrophila</i>	27.9	32.7
<i>Carassius auratus</i>	<i>Escherichia coli</i>	29.9	33.8
<i>Cyprinus carpio</i>	<i>Aeromonas punctata</i>	29.5	31.5–33.0
<i>Micropterus salmoides</i>	<i>Aeromonas hydrophila</i>	30.1	32.2
<i>Lepomis macrochirus</i>	<i>Aeromonas hydrophila</i>	30.5	33.7
<i>Lepomis macrochirus</i>	<i>Escherichia coli</i>	30.5	33.0
<i>Lepomis macrochirus</i>	<i>Staphylococcus</i>	30.5	33.1

Примечание. Данные по работам: Kluger, 1978; Reynolds, Casterlin, Covert, 1976; Reynolds, Cover, Casterlin, 1978; Голованов, Микряков, 1985)

Характерно, что для лососевых, у которых температурный диапазон обитания имеет верхнюю границу ниже 30 °C, выбор средств температурного воздействия, очевидно, будет несколько иным в сравнении с карповыми видами (например, карася и карпа), для которых сублетальная зона от 32 до 38 °C вполне может быть использована как профилактическая. Необходим учет экологической специфики и температурных норм жизнедеятельности как рыб, так и возбудителей их инфекций в каждом конкретном случае. Как пример видоспецифичности возбудителей тепло- и холодолюбивых рыб, отметим тот факт, что бактериальные болезни карповых более ярко проявляются при температурах выше 20 °C, а форели – при 12–20 °C, в то же время вирусные заболевания более остро протекают при низких температурах от 10 до 15 °C (Грищенко и др., 1999). Вместе с тем, особенности температурных реакций партнеров в большинстве случаев исследованы слабо и нуждаются в детальном изучении. Крайне важным представляются исследования неспецифических, клеточных и гумораль-



ных факторов защиты у рыб различных видов – эври- и стенотермных, тепло- и холодолюбивых – при воздействии небольшого числа «модельных» возбудителей (Грищенко и др., 1999; Микряков, 1991).

В отношении непосредственно самого явления поведенческой лихорадки необходимо отметить следующее. Большинство исследованных видов (карп, лещ, плотва, серебряный карась, большеротый окунь, обыкновенный и длинноперый солнечники), как правило, проявляют реакцию поведенческой лихорадки, избирая в термоградиентных условиях после инъекции возбудителя инфекции зоны температур, на 2–6 °C большие по сравнению с контролем. Данная реакция («fever») проявляется в широком диапазоне температур и не зависит от метода изучения конечного термопреферендума, а также вида возбудителя инфекции (*Aeromonas hydrophila*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, *Saprolegnia*). Показаны зависимые от дозы эффекты реакции поведенческой лихорадки, ослабление ее со временем после инокуляции возбудителя, а также более слабое проявление при повторном заражении. Установлено, что введение раствора ацетаминофена приводит к прекращению выбора более высоких температур.

Экспериментально выявлено, что отдельные представители карповых и ушастых окуней, искусственно задержанные в зоне оптимальных температур, после инъекции аналогичных доз возбудителей инфекции погибают. Поведенческая лихорадка или «fever» имеет защитный характер, усиливает сопротивляемость организма рыб и способствует их большей выживаемости в процессе протекания болезни. В более высоких избираемых температурах (по сравнению с конечным термо-преферендумом) механизмы иммунной защиты животных действуют более эффективно.

Несомненно, что исследование поведенческой лихорадки рыб и беспозвоночных способствует выявлению эколого-физиологических и эволюционных механизмов терморегуляции животных, в то же время выбор более высоких температур после инокуляции возбудителя бактериальной инфекции может быть использован для лечения рыб.

Таким образом, температура, а также использование «поведенческой лихорадки» могут стать в перспективе активным способом подавления развития возбудителей болезней, а также активизации защитно-приспособительных реакций организма рыб.

Работа выполнена в рамках Программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

Литература

Голованов В.К. Эколо-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всероссийск. совещ. «Поведение рыб». Борок. 1996. С. 16–40.



Голованов В.К., Микряков В.Р. Реакция карпа в градиенте температур после инокуляции возбудителей бактериальной инфекции // Экол. физиология и биохимия рыб. Вильнюс. 1985. С. 50–51.

Голованов В.К., Микряков В.Р. Эволюционные и эколого-физиологические аспекты поведенческой лихорадки рыб // Сб. тез. докл. научно-практ. конф. «Проблемы охраны здоровья рыб в аквакультуре», М., 2000. С. 47–48.

Грищенко Л.И., Акбаев М.Ш., Васильков Г.В. Болезни рыб и основы рыбоводства М.: Колос, 1999. 456 с.

Микряков В.Р. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск, 1991. 154 с.

Avtalion R.R. Environmental control of the immune response in fish // CRC Crit. Rev. Environm. Contr. 1981. Vol. 11, № 2. P. 163–188.

Kluger M.J. Fever in ectotherms: evolutionary implications // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978. / Amer. Zool. 1979. Vol. 19. № 1. 295–304.

Reynolds W.W., Casterlin M.E., Covert J.B. Behavioral fever in teleost fishes // Nature, 1976. Vol. 259. № 5538. P. 41–42.

Reynolds W.W., Covert J.B., Casterlin M. E. Febrile responses of goldfish *Carassius auratus* (L) to *Aeromonas hydrophila* and to *Escherichia coli* endotoxin // J. Fish. Diseases. 1978. V. ?. № 1. P. 271–273.



ОЦЕНКА ПОВЕДЕНИЯ РЫБ И МОНОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСАЛЬЩИКОВ ПРИ ГОРМОНИНДУЦИРУЕМОМ СТРЕССЕ НА ПРИМЕРЕ СИСТЕМЫ КАРП *CYPRINUS CARPIO – DACTYLOGYRUS VASTATOR*

В.Р. Микряков, Д.В. Микряков, М.А. Степанова

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, mvr@ibiw.yaroslavl.ru

Dactylogyrus vastator – моногенетический сосальщик, обитает на жаберных лепестках (Быховский, 1957), относится к условно-патогенным паразитам и представляет серьезную угрозу для молоди карпов (Бауэр и др., 1981; Наумова, Ройтман, 1989; Головина и др., 2003). Патогенное влияние паразитов проявляется в случае увеличения их численности за оптимальные уровни и достижения летальных плотностей на особь (Кеннеди, 1978). Гиперинвазирование дактилогиридами в основном происходит на ослабленных воздействием стресс факторов рыбах: при голодании, резких перепадах температур, транспортировке, загрязнение воды поллютантами, дефиците кислорода и т.д. (Бауэр и др., 1981; Наумова, Ройтман, 1989; Головина и др., 2003).

Известно, что рыбы на стрессовые факторы реагируют активацией синтеза гормонов стресса адреналина и кортизола (Wendelaar Bonga, 1997), изменением метаболических и иммунологических функций и устойчивостью рыб к паразитам, вызывающим инфекционные и инвазионные болезни (Микряков, Микряков, 2008; Д. Микряков и др., 2009; Wedermeyr et al., 1976; Smith, 1982; Wendelaar Bonga, 1997; Van Muiswinkel, Vervoorn-Van Der Wal, 2006). Кортизол считается одним из основных гормонов, вызывающих подавление функций защиты иммунной системы, активности поведения рыб, нарушение паразито-хозяинских отношений и снижение адаптивного потенциала (Микряков, Микряков, 2008; Д. Микряков и др., 2009; Wendelaar Bonga, 1997). Это заключение находится в соответствии с данными экспериментальных исследований по изучению влияния кортизола и его производных на заражение рыб условно-патогенными бактериями, грибами и дактилогирусами (В. Микряков, 1981; Микряков, Микряков, 2008; Д. Микряков и др., 2009).

На основе анализа результатов исследования влияния гормонов стресса, адреналина, синтетических аналогов кортизола (гидрокортизона и преднизолона) на инвазирование карпов *Dactylogyrus* sp. (Д. Микряков и др., 2009) выдвинуто положение, что используемые гормоны способствуют созданию благоприятных условий для активации агрессивного поведения дактилогирид на хозяевах, последствиями которых является



их интенсивных рост, развитие и увеличение численности на поверхности жаберного эпителия.

Целью настоящей работы было исследование влияния адреналина и гидрокортизона на агрессивное поведение дактилологид и плавательной активности пораженных моногенезиями карпов по данным анализа интенсивности индекса обилия зараженности рыб моногенетическими сосальщиками и характера изменения скорости избегания от внешних раздражителей.

Опыты проводились в аквариальных условиях на сеголетках карпа *Cyprinus carpio*. Рыб содержали в принудительно аэрируемых аквариумах при температуре воды 18–20 °С. В качестве гормональных препаратов использовали гидрокортизон венгерской фирмы «Рихтер» и адреналин Московского эндокринного завода. Обработку рыб гормонами проводили путем внутрибрюшинных инъекций по 0.2 мл на особь. Сбор материала осуществляли через 1, 3, 7 и 28 сут после инъекции гормонов. Эффективность влияния гормонов на зараженность опытных рыб дактилагиусами сравнивали с данными интактных карпов, полученными перед началом опыта и контрольных особей, которым сделали внутрибрюшинные инъекции физиологического раствора (в дозе 0.2 мл на особь).

Паразитологический анализ рыб проводили по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). Зараженность рыб оценивали по показателям экстенсивности и интенсивности (индексу обилия) дактилологид приходящиеся на 1 особь.

Результаты исследований подвергали статистической обработке при помощи стандартного пакета программ (приложение Statistica).

Проведенные исследования показали, что используемые гормоны по-разному влияют на инвазирование карпа *D. vastator* (см. табл., рис.). Опытные рыбы отличались от контрольных и интактных особей по показателям экстенсивности и интенсивности заражения, а также двигательной активности.

Таблица. Экстенсивность инвазии карпов дактилагиусами после инъекции гормональных препаратов, %.

Время, сут	контроль	адреналин	гидрокортизон
до опыта	80		
1	80	100	100
3	80	100	100
7	80	100	100
28	100	100	100

Экстенсивность инвазии у всех опытных карпов практически во все сроки наблюдения превышала показатели интактных и контрольных рыб (см. табл.).

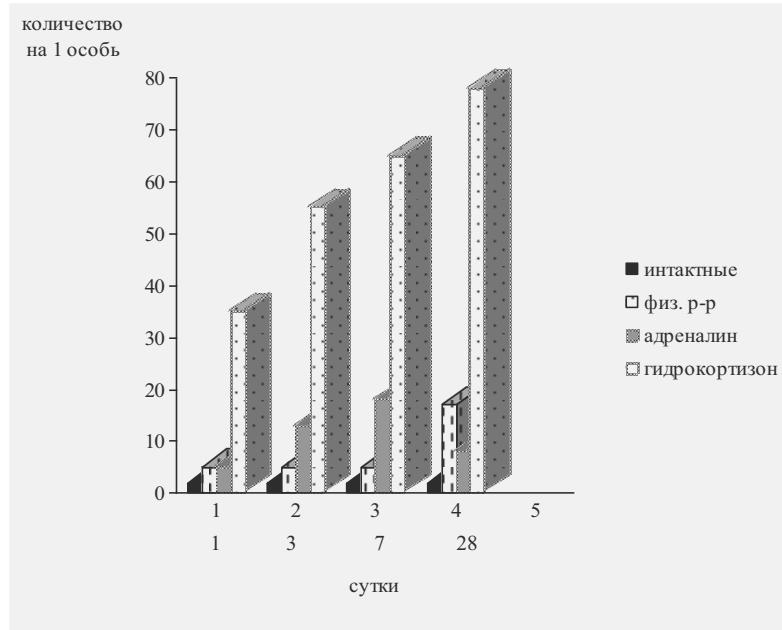


Рис. 1. Интенсивность инвазии карпов дактилологирусами после инъекции гормональных препаратов.

Рыбы на введение адреналина на первых этапах реагировали увеличением индекса обилия паразитов (см. рис.) более чем в 4.5–5 раза, а к концу срока наблюдения – снижением по сравнению с таковыми, получившими инъекцию физиологического раствора.

Количественные характеристики индекса обилия дактилологирусов у рыб, получивших инъекции аналога кортизола превышали таковые контрольных более чем в 5–10 раз, особей обработанных адреналином более чем в 3–5 раз (см. рис.). У всех обработанных аналогом кортизола рыб отмечено снижение плавательной активности, супрессия тактильной рецепции и реакции избегания на шумовое раздражение и хендлинг. Таким образом, анализ полученных данных свидетельствует о зависимости интенсивности заражения рыб моногенетическими сосальщиками от природы используемого гормона. У опытных рыб, по сравнению с контрольными, после введения адреналина и гидрокортизона зараженность дактилологиридами увеличивается. Однако, количество паразитов, приходящих-



ся на 1 особь после введения кортизола заметно превышало таковое, получивших инъекцию адреналина.

Выявленное различие в интенсивности инвазирования рыб моногенетическими сосальщиками на воздействие адреналина и аналога кортизола связано с характером влияния их на иммунологические и метаболические процессы (Д. Микряков, 2004; Микряков, Микряков, 2008).

Обнаруженное нами повышение показателей индекса обилия *D. vastator* у опытных рыб, отражающее характер агрессивного поведения паразитов. Оно обусловлено снижением функции иммунной защиты хозяина и повышением содержания доступных для паразитов питательных веществ. Выявленную патологию в поведении у получивших инъекцию кортизона рыб, следует рассматривать внешним симптомом дактилологизной инвазии (Наумова, Ройтман, 1989; Головина и др., 2003) и ухудшение физиологического состояния организма хозяина (Павлов, Касумян, 2002).

Полученные результаты подтверждают ранее выдвинутое положение (Д. Микряков и др., 2009) о том что, одной из основных причин мотивации, инициирующих активацию агрессивного поведения *D. vastator* на хозяевах, следует считать увеличение содержания доступных для интенсивного роста паразитов питательных веществ в составе слизи, поступающей из организма хозяина при воздействии на рыб неблагоприятных факторов.

Литература

Бауэр О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А. Болезни прудовых рыб. М., Легкая и пищевая промышленность, 1981. 320 с.

Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л., Наука, 1985. 122 с.

Быховский Б.Е. Моногенетические сосальщики их система и филогения. М.-Л., АН СССР, 1957. 509 с.

Головина Н.А., Стрелков Ю.А., Воронин В.Н. и др. Ихтиопатология. М., МИР, 2003. 448 с.

Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.

Микряков В.Р. Влияние гормональных препаратов коры надпочечников на устойчивость рыб к сапролегниозу. В сб.: Организация мероприятий по борьбе с инфекционными болезнями рыб. М., ВАСХНИЛ, 1981. 45–47.

Микряков В.Р., Микряков Д.В. Гормональная регуляция формирования адаптивного иммунитета рыб к бактериям. Ветеринарная медицина. 2008. № 90. С. 326–330.

Микряков Д.В. Влияние некоторых кортикостероидных гормонов на структуру и функцию иммунной системы рыб: Автореф. дис... кандидата биол. наук. Москва, 2004. 24 с.



Микряков Д.В., Микряков В.Р., Степанова М.А. Исследование влияния гормонов стресса (адреналина и глюкокортикоидов) на зараженность карпа *Cyprinus carpio* L. дактилагирусами *Dactylogyrus* sp. Паразитология, 2009. № 43 (1). С. 90–96.

Наумова А.М., Ройтман В.А. Паразитарные болезни разводимых рыб, их профилактика. Итоги науки и техники. серия. Зоопаразитология. М., ВИНИТИ, 1989. Т. 10. 212 с.

Павлов Д.С., Касумян А.О. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России. Основные формы поведения рыб. Часть 1. М.: МГУ. 2002. 35 с.

Smith L.S. Introduction to fish physiology. T.F.H., Publication, 1982. 166 p.

Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B. The immune system of fish. Fish Diseases and Disorders, 2006. № 1. P. 678–701.

Wedemeyer G.A., Meyer F.P., Smith L. Environmental stress and fish diseases. T.F.H., Publication, 1976. 128 p.

Wendelaar Bonga, Sjoerd E. The stress response in fish // Physiological Reviews. 1997. № 77 (3). P. 591–625.



ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ СОВМЕСТНО ОБИТАЮЩИХ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РЫБ

Е.С. Михайлова

Московский государственный университет, elena_mikhailova@mail.ru

Исследования последних лет все больше показывают, что вкусовые предпочтения рыб характеризуются высокой видовой специфичностью. При переходе на внутривидовой уровень сравнения выраженная популяционная специфичность в проявлении рыбами вкусовых предпочтений отсутствует. Четкие различия отмечаются в проявлении ответа рыб на вкусовые вещества разной природы. Предполагается наличие двух поведенческих стереотипов тестирования вкусовых свойств пищевых объектов (Касумян, Сидоров, 2010). Интересным представляется сравнение вкусовых предпочтений и параметров поведения тестирования у обитающих совместно близкородственных видов рыб, и проверка на их примере гипотезы о существовании поведенческих стереотипов тестирования пищевых объектов.

Исследование выполнено на трехиглой *Gasterosteus aculeatus* (10 рыб) и девятииглой колюшке *Pungitius pungitius* (8 рыб) Камчатки. После отлова в р. Большая, Западная Камчатка, молодь колюшек доставляли на каф. ихтиологии Московского государственного университета и подращивали в течение нескольких месяцев в аквариумных условиях на естественном корме (мотыль). Опыты были выполнены в пресной воде. Для проведения экспериментов рыб рассаживали поодиночке в небольшие отсадники и приучали схватывать подаваемые поштучно агар-агаровые (2%) гранулы, содержащие экстракт мотыля и краситель, окрашивающий гранулы в красный цвет. Во время опытов использовали гранулы, содержащие одно из классических вкусовых веществ (лимонная кислота, 5%; сахароза, 10%; NaCl, 10% и CaCl₂, 10%) или одну из свободных аминокислот (21 аминокислота, L-изомеры, 0,1-0,001M). В ходе опыта регистрировали была ли съедена или отвергнута внесенная гранула, сколько повторных схватываний совершила рыба и как долго удерживала гранулу во рту после первого схватывания и суммарно за все время опыта. Всего было выполнено 3954 опыта.

Результаты показывают, что большинство веществ обладает сходными вкусовыми качествами для колюшек обоих видов. Для трехиглой и девятииглой колюшек наиболее привлекательный вкус имеют цистеин, аланин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты, а из классических вкусовых веществ – лимонная кислота (табл. 1, 2).



Табл. 1. Параметры вкусового ответа камчатской трехглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в опытах, закончившихся потреблением (до косой черты) или отверганием (после косой черты) гранулы.

Раздражитель	Концен-трация, М	Число схваты-ваний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
			после первого схватывания	в течение всего опыта	
Классические вкусовые вещества					
Лимонная кислота	0.26	1.8/ 1.7	7.9/ 2.1***	10.2/ 2.9***	10/ 70
Сахароза	0.29	3.0/ 1.2	0.8/ 1.6	14.0/ 1.9	1/ 79
NaCl	1.73	1.0/ 1.1	8.6/ 1.7	8.6/ 2.0	1/ 79
CaCl ₂	0.9	3.0/ 1.2	2.0/ 1.5	4.6/ 1.7	1/ 79
Контроль		1.0/ 1.2	6.0/ 1.6	6.0/ 2.0	2/ 78
Экстракт мотыля	175	1.7/ 1.4	8.1/ 1.7***	10.5/ 2.3***	45/ 45
Свободные аминокислоты					
Глутамин	0.1	2.0/ 1.3	6.7/ 2.1***	10.6/ 2.5***	40/ 32
Аланин	0.1	2.1/ 1.7	6.5/ 1.7***	9.6/ 2.9***	30/ 42
Аспарагин	0.1	2.3/ 1.6*	6.6/ 1.1***	11.4/ 2.0***	27/ 45
Аргинин	0.1	2.6/ 1.7	5.8/ 1.1***	11.3/ 1.9***	27/ 45
Цистеин	0.1	5.0/ 2.6	7.0/ 1.4***	12.8/ 3.3***	25/ 47
Гистидин	0.1	1.3/ 1.5	7.1/ 1.4***	8.6/ 1.8***	23/ 49
Лизин	0.1	2.8/ 1.8*	5.8/ 1.2***	11.3/ 2.1***	22/ 50
Серин	0.1	3.4/ 1.9**	5.3/ 1.2***	12.8/ 2.3***	15/ 57
Глицин	0.1	2.9/ 1.6***	5.0/ 1.4***	12.9/ 2.1***	14/ 58
Норвалин	0.1	4.0/ 1.9***	3.9/ 1.3***	12.9/ 2.2***	13/ 59
Метионин	0.1	2.8/ 1.6**	4.1/ 1.4***	10.6/ 2.1***	13/ 59
Валин	0.1	4.6/ 2.1***	2.7/ 1.4**	12.4/ 2.8***	9/ 63
Треонин	0.1	4.9/ 2.0***	3.6/ 1.1***	14.8/ 2.2***	7/ 65
Пролин	0.1	3.8/ 2.4	2.7/ 1.3**	15.3/ 3.0***	6/ 66
Фенилаланин	0.1	3.1/ 2.2	1.4/ 1.3	5.7/ 2.6	2/ 70
Глутаминовая кислота	0.01	1.5/ 1.4	6.9/ 1.5***	9.2/ 2.1***	42/ 30
Аспарагиновая кислота	0.01	2.1/ 1.1**	7.2/ 1.0***	11.9/ 1.3***	40/ 32
Изолейцин	0.01	7.0/ 1.8	3.4/ 1.2	16.3/ 2.2	3/ 69
Лейцин	0.01	7.0/ 1.9	1.8/ 1.4	15.2/ 2.4	1/ 71
Триптофан	0.01	- / 2.2	- / 1.2	- / 3.0	0/ 72
Тирозин	0.001	6.5/ 2.3	2.3/ 1.2	10.0/ 2.6	2/ 70
Контроль	-	5.3/ 2.0***	3.6/ 1.6***	13.1/ 2.7***	8/ 64

Примечание: Концентрация экстракта мотыля выражена в г/л. Различия между опытами, завершившимися потреблением гранулы или отказом от потребления достоверны при *p*: * - < 0.05, ** - < 0.01, *** - < 0.001.



Табл. 2. Параметры вкусового ответа камчатской девятиглой колюшки *Pungitius pungitius* в опытах, закончившихся потреблением (до косой черты) или отверганием (после косой черты) гранулы.

Раздражитель	Концен-трация, М	Число схваты-ваний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
			после первого схватывания	в течение всего опыта	
Классические вкусовые вещества					
Лимонная кислота	0.26	2.0/ 1.4	7.9/ 2.0***	13.4/ 2.7***	28/ 47
Сахароза	0.29	-/ 1.5	-/ 1.3	-/ 2.0	0/ 75
NaCl	1.73	2.0/ 1.5	5.2/ 1.4	8.6/ 2.2	5/ 70
CaCl ₂	0.9	-/ 1.4	-/ 1.3	-/ 1.7	0/ 75
Контроль		3.0/ 2.0	7.5/ 1.5	12.3/ 2.7	2/ 73
Экстракт мотыля	175	3.7/ 2.8	3.7/ 1.5***	8.9/ 3.3***	10/ 65
Свободные аминокислоты					
Цистеин	0.1	1.5/ 1.5	11.9/ 3.0***	14.8/ 3.1***	43/ 22
Аланин	0.1	9.6/ 1.2***	2.8/ 1.9	20.3/ 2.3***	11/ 54
Пролин	0.1	3.4/ 1.3***	8.4/ 1.5***	16.1/ 1.9***	7/ 58
Аспарагин	0.1	5.0/ 1.3	1.6/ 1.2	7.3/ 1.6	4/ 61
Аргинин	0.1	5.0/ 1.6	4.6/ 1.2	16.0/ 1.9	2/ 63
Глицин	0.1	5.0/ 1.4	4.2/ 1.3	9.5/ 1.7	2/ 63
Гистидин	0.1	5.0/ 1.8	3.1/ 1.2	17.3/ 2.3	2/ 63
Глутамин	0.1	4.0/ 1.6	3.7/ 1.2	5.8/ 1.9	2/ 63
Лизин	0.1	-/ 1.6	-/ 1.2	-/ 1.9	0/ 65
Серин	0.1	-/ 1.6	-/ 1.2	-/ 1.6	0/ 65
Норвалин	0.1	-/ 1.5	-/ 1.6	-/ 2.0	0/ 65
Метионин	0.1	-/ 1.4	-/ 1.3	-/ 1.7	0/ 65
Валин	0.1	-/ 1.7	-/ 1.2	-/ 1.9	0/ 65
Треонин	0.1	-/ 1.6	-/ 1.3	-/ 1.8	0/ 65
Фенилаланин	0.1	-/ 1.4	-/ 1.2	-/ 1.6	0/ 65
Аспарагиновая кислота	0.01	4.4/ 1.8***	4.3/ 1.6***	13.2/ 2.5***	11/ 54
Глутаминовая кислота	0.01	6.7/ 1.3***	5.8/ 1.5***	24.0/ 1.9***	9/56
Изолейцин	0.01	4.0/ 1.2	5.3/ 1.3	11.9/ 1.5	3/ 62
Лейцин	0.01	-/ 1.6	-/ 1.3	-/ 1.8	0/ 65
Триптофан	0.01	-/ 1.8	-/ 1.1	-/ 1.8	0/ 65
Тирозин	0.001	-/ 1.4	-/ 1.4	-/ 1.9	0/ 65
Контроль	-	11.5/ 1.4	1.5/ 1.1	18.3/ 1.5	2/ 63

Примечание как к таблице 1.



Сходство вкусовых спектров подтверждает и корреляционный анализ ($r_s = 0.61, p < 0.01$). Отличия заключаются в более широком спектре привлекательных аминокислот и в наличии только одной аминокислоты, вызывающей отвергание 100% гранул у трехиглой колюшки, тогда как у девятииглой колюшки таких аминокислот было 10. Эти отличия связаны с особенностями питания колюшечек в водоемах Камчатки. Несмотря на большое сходство пищевых спектров этих рыб питание трехиглой колюшки, судя по литературным данным, более разнообразное и более пластичное, она легче переходит на использование в пищу новых объектов. У девятииглой колюшки с более узким спектром привлекательных аминокислот чаще наблюдается отсутствие пищи в желудках.

Сходным образом проявлялся и поведенческий ответ на гранулы. Гранулы с лимонной кислотой и с наиболее привлекательными по вкусу аминокислотами рыбы обоих видов достоверно дольше удерживали в ротовой полости как после первого схватывания ($r_s = 0.98, p < 0.001; r_s = 0.97, p < 0.001$ соответственно для трехиглой и девятииглой колюшки), так и в течение всего опыта ($r_s = 0.94, p < 0.001; r_s = 0.98, p < 0.001$ соответственно для трехиглой и девятииглой колюшки). Достоверная связь между потреблением и числом повторных схватываний гранул ни для трехиглой, ни для девятииглой колюшки не установлена ($r_s = 0.21, p > 0.05; r_s = 0.18, p > 0.05$ соответственно для трехиглой и девятииглой колюшки). Скорее всего, отсутствие такой связи отражает условия обитания колюшечек (крупная река с быстрым течением) и высокая численность популяции этих рыб. Известно, что трехиглая колюшка, схватив добычу, не подвергает ее повторным тестированиям, а проглатывает сразу, если рядом с ней находятся другие рыбы – конкуренты, способные перехватить выпущенный объект (Gill, Hart, 1996).

Для выяснения дополнительных особенностей проявления рыбами поведения тестирования опыты, в которых происходило потребление гранулы и опыты с отказом от потребления, были рассмотрены отдельно (табл. 1, 2). Такой анализ обнаружил значительное отличие этих двух групп по параметрам вкусового ответа. Наиболее сильные отличия для рыб обоих видов зарегистрированы по отношению к продолжительности тестирования гранулы как после первого схватывания, так и за все время опыта. Эти показатели в опытах с потреблением у всех типов гранул были выше, как правило, в 4–5 и более раз. Отличия по числу повторных схватываний гранулы в опытах, закончившихся потреблением, и в опытах, закончившихся отказом от потребления, менее выражены и проявляются не для всех типов гранул. В целом, повторные схватывания происходили в 1.5–2 раза чаще в опытах, завершившихся потреблением гранулы.



Решение о проглатывании или отвергании схваченной добычи формируется в результате цепи рефлекторных реакций, которая включает в себя рецепцию стимула, передачу полученной информации во вкусовые центры, анализ данных, передачу сигнала вторичным нейронам и, наконец, мотонейронам, иннервирующими соответствующие мышцы ротовой и глоточной зоны (Finger, 2008). Колюшки, как и другие виды рыб, могут неоднократно повторно схватывать пищевые объекты, однако, по-видимому, информация, полученная уже в ходе первого тестирования, достаточна для формирования решения о пригодности или непригодности корма. Об этом говорит тот факт, что уже с первого тестирования кормового объекта поведение рыб начинает развиваться по одному из двух возможных путей. Первый приводит к заглатыванию корма. Объект долго тестируется рыбами, может неоднократно отвергаться и вновь схватываться для повторного контроля прежде, чем быть потребленным. Второй заканчивается отказом от корма. Рыбы удерживают объект значительно более короткое время и часто не тестируют его повторно. Наиболее ярко различия между этими двумя сценариями у колюшек проявляются по отношению к времени тестирования объектов, что согласуется с данными, полученными для усатого гольца (Касумян, Сидоров, 2010).

Обитающие совместно трехиглые и девятииглые колюшки не только обладают сходными вкусовыми предпочтениями, но и проявляют сходную поведенческую реакцию на пищевые гранулы одного качества. У обоих видов имеется два разных поведенческих стереотипа тестирования вкусовых свойств пищевых объектов. Снижение пищевой конкуренции у колюшек достигается не за счет перехода на питание разными кормовыми объектами, а за счет выбора разных биотопов. Так при совместном обитании трехиглой колюшки предпочитают открытые участки водоема, тогда как девятииглая колюшка держится преимущественно участков, заросших водной растительностью.

Работа осуществлена при поддержке РФФИ (проект 07-04-00793).

Литература

Касумян А.О., Сидоров С.С. 2010. Вкусовые предпочтения и поведение тестирования вкусовых качеств корма у усатого гольца *Barbatula barbatula* (Balitoridae, Cypriniformes) // Вопр. ихтиологии. В печати.

Finger T.E. 2008. Sorting food from stones: the vagal taste system in goldfish, *Carassius auratus* // J. Comp. Physiol. V. 194A. P. 135–143.

Gill A.B., Hart P.J.B. 1996. Unequal competition between three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., encountering sequential prey // Anim. Behav. V. 51 P. 689–698.



ДИНАМИКА ПОВЕДЕНИЯ ТЕСТИРОВАНИЯ ВКУСОВЫХ СВОЙСТВ ИСКУССТВЕННЫХ ПИЩЕВЫХ ГРАНУЛ У РЫБ С РАЗНЫМ ТИПОМ ПИТАНИЯ

Е.С. Михайлова¹, О.М. Исаева², А.О. Касумян¹

¹ МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия, elena_mikhailova@mail.ru

² ФГНУ НИИЭРВ, Красноярск, Россия, olga-isa2@yandex.ru

Пищевое поведение рыб—это последовательная цепь разнообразных двигательных актов и реакций, заканчивающаяся схватыванием пищевого объекта и оценкой соответствия его вкусовых свойств потребностям особи. В отличие от пищевого поиска, проявление которого изучено у большого числа видов, поведение тестирования рыбами объектов питания остается практически неисследованным. Известно, что большое значение в сенсорном обеспечении этого завершающего этапа пищевого поведения принадлежит внутриротовой вкусовой рецепции. Согласно имеющимся в литературе данным, рыбы часто принимают решение о заглатывании или об отказе от потребления схваченной добычи после ее многократных отверганий и повторных схватываний. Число повторных схватываний и длительность удержаний пищевого объекта во многом связаны с образом жизни конкретного вида. В задачи настоящей работы входило изучить структуру поведенческого ответа рыб с разным типом питания на искусственные пищевые объекты с известными вкусовыми свойствами, выяснить его динамику и длительность отдельных этапов.

Эксперименты выполнены на 5 видах рыб: девятиглой колюшке *Pungitius pungitius* (6–7 см), ельце *Leuciscus leuciscus* (12.5 см), горчаке *Rhodeus sericeus amarus* (5 см), леще *Abramis brama* (7.5 см) и лине *Tinca tinca* (8–9 см). Рыб помещали в аквариумы поодиночке и обучали схватывать подаваемые поштучно гранулы, изготовленные из агар-агарового геля. В ходе каждого опыта регистрировали быстроту реагирования рыбы (временной интервал от падения гранулы в воду до первого ее схватывания), длительность всех последовательных удержаний гранулы и интервалов между схватываниями с точностью 0.1 сек с помощью компьютерной программы BH-fish. Для каждого вида рыб были использованы гранулы, содержащие вещества, которые, согласно нашим предварительным опытам, вызывали максимальное число повторных схватываний и потребление которых было близким к 50%. Для девятиглой колюшке таким веществом была аспарагиновая кислота (0.01 М), для ельца – сахарин (0.1 М), для леща – цистеин (0.1 М), линя и горчака – аланин (0.1 М). Всего выполнено 407 опытов с девятиглой колюшкой, 298 опытов с ельцом, 199 – с лещом, 110 – с линем и 22 – с горчаком.

Рыбы всех исследованных видов схватывали тестируемые гранулы в опытах неоднократно, однако максимальное число таких схватываний было разным. У леща в опытах было зафиксировано наибольшее число повторных схватываний, до 16, у девятиглой колюшки – 11, у линя и горчака по 6, а у ельца 5. Однако, в большинстве опытов число схватываний было меньше. Так, горчак чаще всего заглатывал или окончательно отказывался от потребления гранулы после одного схватывания, линь – после 1–2, лещ – после 2–3, а колюшка и елец – после 1–4 схватываний (рис. 1). Чем больше происходило повторных схватываний, тем более продолжительным был опыт.

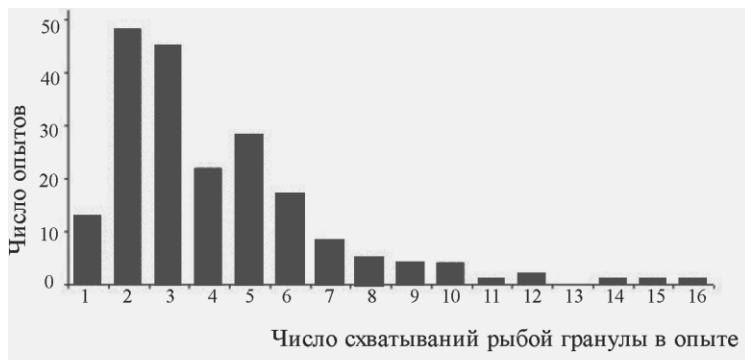


Рис. 1. Распределение опытов по числу схватываний лещом, *Abramis brama*, гранул, содержащих цистеин (0.1 М).

Для девятиглой колюшки, ельца, леща и горчака средняя продолжительность удержаний гранулы всегда была больше средней продолжительности интервалов между схватываниями, причем во всех случаях интервалы между схватываниями были короче предшествовавшего и последующего удержания гранулы (рис. 2). И лишь для линя периоды удержания гранул были значительно короче (2.72 с), чем интервалы между схватываниями (4.52 с). Для всех исследованных видов наиболее продолжительным было первое удержание гранулы, продолжительность последующих удержаний закономерно снижалась. По-видимому, первое тестирование пищевого объекта имеет особое значение в установлении его вкусовых качеств. Продолжительность интервалов между схватываниями варьирует гораздо слабее и остается примерно на одном уровне по мере прохождения опыта, какой либо отчетливой тенденции в изменении этого параметра не удается выявить ни у одного из исследованных видов рыб (Рис. 2).

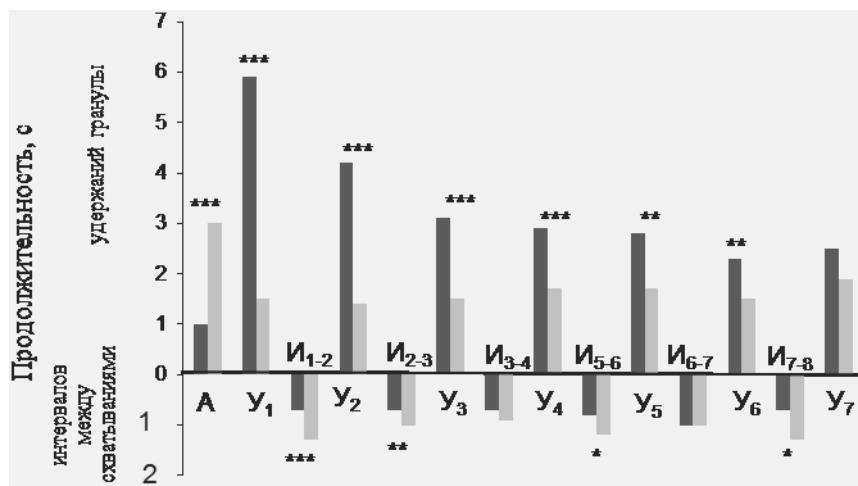


Рис. 2. Продолжительность последовательных периодов поведенческого ответа девятиглой колюшки, *Pungitius pungitus*, на гранулы с аспарагиновой кислотой (0.01 M) в опытах, закончившихся заглатыванием (темные столбцы) или отверганием гранулы (светлые столбцы). **Примечание:** А – период реагирования на упавшую в воду гранулу. У₁, У₂, ..., У₇ – продолжительность удержания гранулы после первого, второго, ..., седьмого схватывания гранулы, соответственно. И₁₋₂, И₂₋₃, ..., И₆₋₇ – продолжительность интервалов между соответствующими схватываниями гранулы. *, **, *** – уровень значимости $p < 0.05, 0.01, 0.001$ соответственно.

Продолжительность вкусового поведенческого ответа зависит и от результата опыта, то есть, была ли, в конечном счете, гранула заглохна или отвергнута рыбой: при равном числе схватываний опыты с заглатыванием гранулы всегда более продолжительны, чем опыты, заканчивающиеся ее отверганием, однако это различие снижается с увеличением числа повторных схватываний. В тех случаях, когда гранула рыбами заглатывается, средняя продолжительность каждого удержания всегда больше, чем в опытах, завершающихся отверганием гранулы, различие уменьшается с каждым последующим схватыванием. В опытах, заканчивающихся отверганием, первое удержание у исследованных рыб значительно короче, чем в опытах, в которых гранула заглатывалась: у ельца – в 1.8 раза, у линя – в 3.5 раза, у девятиглой колюшки – в 3.9 раза, у леща и горчака – в 10 и 20 раз соответственно (рис. 2). Таким образом, по продолжительности уже первого удержания гранулы можно с большой до-



лей вероятности прогнозировать закончится опыт заглатыванием гранулы или ее окончательным отверганием.

Достоверная связь между продолжительностью удержания гранулы и последующим интервалом между отверганием и следующим схватыванием гранулы не выявлена ни для одного вида рыб ни в случаях отвергания гранулы, ни в случаях ее заглатывания. Обнаружено также, что в опытах, заканчивающихся отверганием, период реагирования рыб на упавшую в воду гранулу, т. е. промежуток времени от подачи гранулы до ее первого схватывания рыбой, более продолжительный. Так, для леща эта величина превышала 6 сек и была почти в 2 раза выше, чем в опытах, заканчивающихся заглатыванием гранулы, а для девятиглой колюшки составила почти 3 сек и превышала аналогичную величину в опытах с потреблением гранулы в 3 раза. Для ельца зарегистрирован наиболее короткий период реагирования рыб на гранулу, немногим более 2 сек в опытах, закончившихся отверганием, и наименьшая разница по этому показателю в опытах, закончившихся отверганием и потреблением гранулы, в 1.3 раза. Возможно, быстрота реагирования на гранулу связана с физиологическим состоянием подопытных особей и отражает их пищевую мотивацию, влияющую на проявление рыбами вкусового ответа.

Таким образом, исследованные виды рыб несмотря на разный тип питания принимают окончательное решение о заглатывании или отвергании пищевого объекта после нескольких его тестирований с помощью внутриворотовых рецепторов. Чем больше число таких повторных апробаций, тем продолжительнее вкусовой ответ в целом. Это в полной мере относится как к опытам, завершившимся заглатыванием гранулы, так и к опытам, в которых гранула в итоге была отвергнута рыбой. Продолжительность вкусового ответа в последнем случае значительно короче, прежде всего из-за более коротких периодов удержания гранулы в ротовой полости. Продолжительность удержания гранулы быстро и закономерно снижается с каждым последующим схватыванием, тогда как интервалы между схватываниями изменяются менее существенно. Следовательно, время, затрачиваемое рыбами на оценку вкусовых качеств у схваченного пищевого объекта, последовательно уменьшается с каждым повторным его схватыванием.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 10-04-00349).



ОЦЕНКА ДЛИТЕЛЬНОСТИ ВНУТРИРОТОВОГО ТЕСТИРОВАНИЯ РЫБАМИ ПИЩЕВЫХ ОБЪЕКТОВ

Е.С. Михайлова, А.О. Касумян

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова,
elena_mikhailova@mail.ru

Решение о заглатывании или об отвергании пищевого объекта формируется у рыб на основании информации, поступающей от внутриротовых вкусовых рецепторов и механорецепторов (Kasumyan, Dwving, 2003). За время удержания пищевого объекта в ротовой полости рыба распознает его вкусовые и механические качества, оценивает привлекательность и принимает решение о заглатывании или отвергании. Многим рыбам для такой оценки необходимы повторные схватывания объекта (Hart, Gill, 1992; Gill, Hart, 1994). Такие манипуляции, представляющие собой последовательность элементарных циклов тестирования «схватывание – удержание – отвергание», могут повторяться несколько раз. Общая продолжительность тестирования обычно короче в тех случаях, когда рыбы схватывают пищевые объекты низкого вкусового качества и в итоге отказываются от их потребления (Михайлова, 2009). Задачей данного исследования было оценить минимальную продолжительность элементарного поведенческого цикла тестирования и рассмотреть связь этого параметра с вкусовой привлекательностью схваченного пищевого объекта.

Опыты проводили на 14 половозрелых особях гольяна, *Phoxinus phoxinus*, длиной 6–7 см. Рыб транспортировали на кафедру ихтиологии Московского государственного университета и содержали в общем аквариуме (200 л) в течение нескольких месяцев. Кормление проводили 3–4 раза в неделю живыми личинками хирономид. В экспериментах использовали агар-агаровые (2%) гранулы с аминокислотами (L-изомеры, 0.1 М) и с экстрактом личинок хирономид (75 г/л.). Все гранулы были окрашены в ярко-красный цвет (Ponceau 4R, 5 μ М). Контрольные гранулы содержали только краситель.

Было выполнено две серии опытов. В первой серии оценивали вкусовую привлекательность и проявление гольяном поведенческого ответа на гранулы с аланином, фенилаланином, экстрактом хирономид и контрольные гранулы. Выбор этих двух аминокислот был обусловлен тем, что согласно ранее проведенным исследованиям аланин имеет привлекательный вкус для гольяна, а фенилаланин – отталкивающий. В ходе данной серии в каждом опыте регистрировали число схватываний гранулы и время удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта (с помощью ручного секундометра). Для каждого типа гранул рассчитывали потребление гранул (число проглоченных гранул по отношению к общему



количество предъявленных), индекс вкусовой привлекательности ($Ind_{pal} = (R-C/R+C) \times 100$ где Ind_{pal} – индекс вкусовой привлекательности вещества (ИВП); R – потребление гранул с веществом, в%; С – потребление контрольных гранул, в%) отдельно для каждой особи и для всех подопытных рыб в целом (средние индивидуальные и средние групповые).

Вторая серия опытов заключалась в видеорегистрации поведенческого ответа рыб на гранулы с целью более точной оценки времени ее удержания. Опыты этой серии проведены на 4-х гольянах. Отобранные рыбы (особи №№ 1, 2, 3 и 8) отличались от других тем, что не проявляли признаков тревоги по отношению к манипуляциям исследователя, активно реагировали на подаваемые поштучно гранулы, редко схватывали гранулы повторно и быстро принимали решение о их вкусовой привлекательности. Видеорегистрацию выполняли с помощью видеокамеры SONY DCR-TRV 740E; 24 кадра/с, для анализа (программа Ulead VideoStudio 10) отбирали видеозаписи только тех опытов, в которых рыбы отвергали гранулу после однократного тестирования и повторно ее не схватывали. Оценили время удержания гранулы, которое вычисляли путем умножения 1/24 с (41.7 мс) на число кадров видеозаписи от момента исчезновения гранулы в ротовой полости рыбы при схватывании и до появления гранулы при ее отвергании. В этой серии опытов использовали гранулы с аланином и фенилаланином, а также гранулы с пролином, стимулирующим у гольяна потребление гранул. Всего выполнено 375 опытов и проанализированы 99 видеозаписей.

Результаты первой серии опытов показали, что аланин обладает наиболее привлекательным вкусом для гольяна, потребление гранул этого типа было наиболее высоким. Вкусовая привлекательность экстракта хирономид была несколько ниже. Потребление гранул с фенилаланином и контрольных гранул достоверно не различалось (таблица). При индивидуальном анализе ответов рыб выяснено, что 8 особей из 14 полностью отвергли все схваченные гранулы с фенилаланином, на гранулы с аланином и экстрактом хирономид таким образом реагировали 4 и 3 особи соответственно. Гранулы всех четырех типов рыбы чаще всего потребляли или окончательно отвергали после первого схватывания. Повторные схватывания (в основном одно повторное схватывание) наблюдались лишь в 4.4, 21.3, 16.7 и 13.5% опытов с аланином, фенилаланином, экстрактом хирономид и контрольными гранулами. Три и больше схватываний отмечено только в 18 из 375 опытов (4.8%). Продолжительность удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта была наиболее длительной в опытах с аланином, самой короткой – с фенилаланином (таблица).



Таблица. Вкусовые ответы гольяна *Phoxinus phoxinus* на гранулы с вкусовыми веществами (средние групповые данные)

Вещество	Концен-трация, М	Потребление, %	ИВП	Число по-вторных схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после перво-го схватыва-ния	в течение всего опы-та	
Аланин	0.1	64.6***	41.2	1.05*	6.3***	6.4***	113
Фенилаланин	0.1	22.2	-9.6	1.34	3.4	4.0	108
Экстракт хирономид	75 г/л	44.1*	24.2	1.21	4.7	5.1	102
Контроль	-	26.9	-	1.17	3.7	4.1	52

Примечание. Концентрация экстракта личинок хирономид выражена в г/л; отличия от контроля достоверны при p : * – < 0.05 , *** – < 0.001 .

Во второй серии проводили видеозапись опытов, в которых рыбам предъявляли гранулы с аланином, пролином и фенилаланином. В последующем для покадрового анализа были отобраны видеозаписи опытов, в которых рыбы окончательно отвергали схваченную гранулу после однократного тестирования. Выяснено, что время удержания гранулы рыбой варьирует от 41.7 мс до 2125 мс. Среднее время удержания гранул с аланином, пролином и фенилаланином было близким и составляло 280, 370 и 260 мс. Минимальная длительность удержания гранулы (41.7 мс, т.е. 1 кадр на видеозаписи) была зарегистрирована в 3, 4 и 1 опытах с аланином, пролином и фенилаланином соответственно.

Таким образом, выполненные эксперименты показывают, что время, которое рыбы затрачивают на рецепцию присутствующего в грануле вкусового вещества, оценку его привлекательности, на принятие и реализацию решения об отвергании гранулы, короткое и варьирует в среднем в диапазоне 260–370 мс. В ряде опытов длительность тестирования была еще короче и составляла менее 100 мс, а в отдельных опытах была около 40 мс. Не обнаружено достоверных отличий в средней длительности удержания рыбами гранул с аланином, имеющим высокую вкусовую привлекательность или с фенилаланином, обладающим индифферентными (наши данные) или отталкивающими (Kasumyan, Sidorov, 2002; Касумян, Марусов, 2003) вкусовыми свойствами для гольяна. Таким образом, в случае отказа от потребления схваченной гранулы гольян затрачивает на поведенческую реакцию сходное время независимо от вкусовых качеств присутствующего в грануле вещества. Это указывает на стереотипность поведения внутриторового тестирования для тех случаев, в которых рыбы отказываются от потребления пищевого объекта.

За промежуток времени от момента схватывания до отвергания гранулы, в течение которого рыба удерживает ее в ротовой полости, проис-



ходит целая цепочка рефлекторных событий: рецепция стимула, передача полученной информации в виде электрического импульса во вкусовые центры, декодирование и анализ информации, передача сигнала вторичным нейронам и затем мотонейронам, иннервирующими соответствующие мышцы ротовой и жаберной зоны, реализация мышечного акта отвергания объекта (Finger, 2008). Среднее время, затрачиваемое у гольяна на всю эту цепочку рефлекторных событий, сопоставимо со временем поведенческой вкусовой реакции человека – 400–800 миллисекунд в зависимости от концентрации вещества. Предполагается, что большая часть этого времени требуется для анализа информации во вкусовых центрах и формирования соответствующего поведенческого ответа (Halpern, 1986).

Характерной особенностью пищевого поведения многих видов рыб является манипуляция с добычей. Рыбы часто отвергают и схватывают повторно пищевые объекты. Может наблюдаться до десятка повторных схватываний, число которых зависит от относительных размеров жертвы и хищника. Манипуляции рыб с объектом питания чаще всего связывают с необходимостью его переориентации перед заглатыванием. Частота повторных схватываний может зависеть, как полагают, от плотности популяции и наличия рядом с питающейся рыбой конкурентных особей (Hart, Gill, 1992; Gill, Hart, 1994). Число повторных схватываний широко варьирует у рыб разных видов, они более характерны для рыб лимнофильного комплекса и менее свойственны для речных обитателей (Касумян, Сидоров, 2005). Результаты нашего исследования на гольяне, типичном обитателе ручьев и небольших рек, подтверждают это. Число повторных схватываний пищевого объекта может сильно отличаться у представителей разных популяций одного вида, и во многом зависит от гидрологических условий водоема, в котором обитают рыбы (Михайлова, 2009). Поскольку распознавание вкусовых качеств схваченной добычи и оценка ее пригодности для питания осуществляется у рыб относительно быстро, многократные повторные схватывания пищевого объекта могут, по-видимому, иметь отношение не только к сенсорному тестированию его свойств. Для выяснения этого и некоторых других вопросов, таких как, например, чем определяется высокая вариабельность времени тестирования гранул одного и того же типа, требуются дополнительные исследования.

Работа осуществлена при поддержке РФФИ (проект 10–04-00349).

Литература

Касумян А.О., Марусов Е.А. 2003. Поведенческие ответы интактных и хронически аносмированных обыкновенных гольянов *Phoxinus phox-*



inus (Cyprinidae) на свободные аминокислоты // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 528–539.

Касумян А.О., Сидоров С.С. 2005. Вкусовые предпочтения кумжи *Salmo trutta* трех географически изолированных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 1. С. 111–123.

Михайлова Е.С. 2009. Вкусовые предпочтения и особенности пищевого поведения трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* и девятииглой колюшки *Pungitius pungitius*: Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: МГУ, 23 с.

Finger T.E. 2008. Sorting food from stones: the vagal taste system in goldfish, *Carassius auratus* // J. Comp. Physiol. V. 194A. P. 135–143.

Gill A.B., Hart P.J.B. 1994. Feeding behavior and prey choice of the threespine stickleback: the interacting effects of prey size, fish size and stomach fullness // Anim. Behav. V. 47 P. 921–932.

Halpern B.P. 1986. Constraints Imposed on taste physiology by human taste reaction time data // Neuroscience & Biobehavioral Reviews V. 10 P. 135–151.

Hart P.J.B., Gill A.B. 1992. Constraints on prey size selection by the three-spined stickleback: energy requirements and the capacity and fullness of the gut // Journal of fish biology 40, P. 205–218.

Kasumyan A.O., Dzyving K.B. 2003. Taste preferences in fish // Fish and Fisheries. V. 4. P. 289–347.

Kasumyan A.O., Sidorov S.S. 2002 Individual variability of taste preferences in the minnow *Phoxinus phoxinus* // J. Ichthyology. V. 42. Suppl. 2. P. 241–254.



ПОВЕДЕНИЕ РЫБ В ЗОНЕ РАБОТЫ ЖАЛЮЗИЙНЫХ РЫБОЗАЩИТНЫХ УСТРОЙСТВ

Н.Н. Михайлов, С.Н. Салиенко

ООО «Осанна», Энгельс, Россия, osannass@mail.ru

Для обоснования биолого-гидравлических параметров работы рыбозащитных устройств (РЗУ) типа «жалюзийный экран с потокообразователем», в 2007-2009 годах нами были проведены экспериментальные исследования опытных образцов этих РЗУ. Исследования проводились на полигоне, размещенном в аванкамере насосной станции (НС), забирающей воду из магистрального канала Энгельсской ОС. Опытные образцы РЗУ размещались в окне отсекающей стенки, которая отделяет аванкамеру НС от канала (рисунок 1).

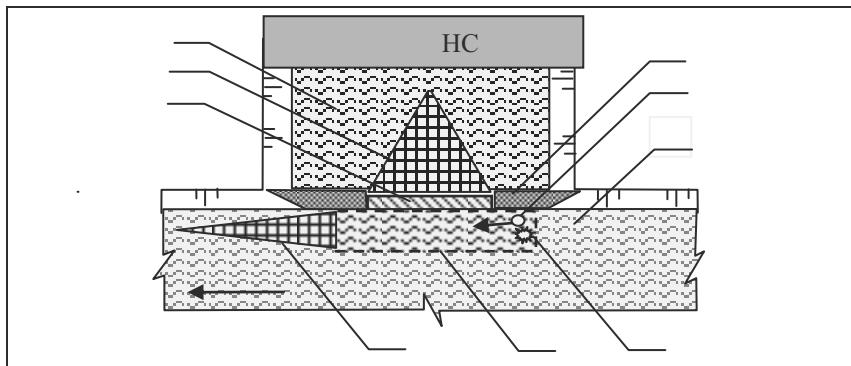


Рис. 1. Схема полигона для испытаний РЗУ: 1 – аванкамера НС; 2 – ловушка за РЗУ; 3 – РЗУ; 4 – отсекающая стенка; 5 – потокообразователь; 6 – магистральный канал; 7 – ловушка перед РЗУ; 8 – сетчатое ограждение; 9 – место запуска рыб.

Исследовались образцы с двумя типами жалюзийных экранов – плоским и зигзагообразным (рисунок 2). Плоский жалюзийный экран представляет собой кассету 91×88×6 см, в которой установлены два ряда пластин жалюзи с шагом 8 см и потокообразователь. Входной ряд пластин установлен под углом 45° к плоскости кассеты и водозаборному потоку, а второй ряд – под углом 90° к первому.

Жалюзийный экран с зигзагообразной входной поверхностью (91×86×50 см) представляет собой набор прямолинейных жалюзийных пластин с шагом 8 см, установленных под углом 45° к входной плоскости. Экран в продольном направлении разбит на изолированные секции, которые образуют W-образную жалюзийную поверхность с углом раскрытия 50°.

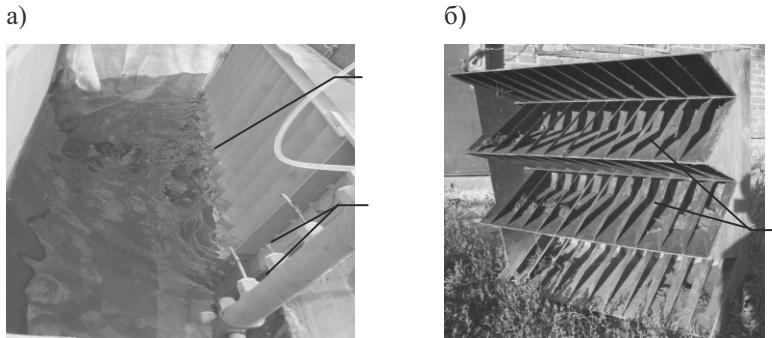


Рис. 2. Опытные образцы жалюзийных РЗУ

а) – РЗУ с плоским экраном; б) – РЗУ с зигзагообразным экраном.

1 – жалюзийный экран; 2 – потокообразователь с водоструйными насадками.

Водоструйные насадки потокообразователей установлены под углом 10° к плоскости жалюзийных экранов. Скорость струй на выходе из насадок – 8–10 м/с, т.е. безопасная для рыб (Муравенко 1977). При работе потокообразователя, перед жалюзийным экраном формировался поток воды со скоростями (в конце экрана – 0.25–0.3 м/с), превышающими критические скорости плавания рыб.

Исследования проводились методом искусственных запусков рыб в зону работы РЗУ (Экспресс-методика 2002 г.). Рыбозащитное устройство огораживалось сетчатым садком (рисунок 1). Сторона садка, обращенная к жалюзи и торец садка, расположенный напротив потокообразователя, оставались открытыми. Открытый торец садка перекрывался мальковой ловушкой с рыбосборным стаканом. За РЗУ устанавливалась ловушка, перекрывающая весь водозаборный поток. Для анализа поведения рыб проводились визуальные наблюдения и видеосъемка опытов. В ночное время для видеосъемки использовалась инфракрасная подсветка.

При проведении опытов партии рыб 100–200 штук выпускались непосредственно перед струями потокообразователя. Через 2 часа после запуска проверялась ловушка за РЗУ и подсчитывалась молодь, прошедшая в водозабор. Рыба, оставшаяся перед РЗУ, отлавливалась и помещалась на 24 часа в садки для определения выживаемости.

Для количественной оценки использовался показатель эффективности защиты рыб (процент жизнеспособных рыб, отведенных РЗУ в безопасную зону водоисточника, от общего числа рыб в опыте).

В дневное время суток испытывался образец с плоским экраном. Было проведено два опыта при расходе воды через РЗУ – 0.075 м³/с, средней скорости фильтрации – 0.16 м/с и четыре опыта при расходе – 0.15 м³/с,



скорости фильтрации – 0.32 м/с. В опытах использовалась молодь плотвы с длиной тела 14–34 мм – 214 экз., и уклей – 12–38 мм – 336 экз.

После запуска рыб в зону действия устройства большая их часть распределялась по ограничительному садку, контактируя со струями потокообразователя, отходила к стенкам садка и группировалась в стаю, которая удерживалась у стенок. Отдельные особи, отделяясь от стайки, подплывали к границе струй и тут же возвращались к стае. Попадание рыб в центральную часть струйного потока и их вынос в водозабор носили случайный характер.

Результаты опытов показывают, что в дневное время эффективность защиты рыб при скорости фильтрации 0.16 м/с равнялась 100%, а в опытах при скорости фильтрации 0.32 м/с – колебалась от 96.2 до 100% и в среднем составляла 98.6 ± 1.7 . В одном опыте отмечена гибель по невыясненной причине одной особи плотвы с длиной тела 16 мм.

Испытания образца с «плоским жалюзийным экраном» проводились при средней скорости фильтрации через РЗУ – 0.32 м/с в ночное время. В опытах использовалась молодь плотвы с длиной тела 14–27 мм – 496 экз. и уклей – 8–23 мм – 260 экз. При испытаниях РЗУ с зигзагообразным экраном расход воды через устройство составлял $0.225 \text{ м}^3/\text{с}$, а средняя скорость фильтрации – 0.2 м/с. За период исследований было проведено 10 опытов, в которых использовано 1757 экз. уклей, густеры и плотвы с длиной тела 8–27 мм (таблица 1).

В ночное время у рыб снижалась скорость и четкость проявления реакции. После запуска рыба начинала распределяться по садку и формировать стаю, которая постепенно смещалась к стенкам садка. При этом примерно половина особей контактировала со струями потокообразователя. Основная масса этих рыб после контакта с пограничным слоем струйного потока отходила к стенкам лотка. Однако около 15% рыб попадало в центральную часть потока и большинство из них проходило в водозабор. В основном, это происходило на участке струйного потока, где скорости потока близки к критическим скоростям плавания рыб (т.е. на конечном участке жалюзи).

Функциональная эффективность РЗУ с плоским экраном колебалась в пределах 82–88%, что на 10–15% ниже, чем в дневных опытах (таблица 1). Несмотря на большие скорости фильтрации, которые в 1.8 раза превышали рекомендуемые 0.2 м/с (СНиП 2.06.07–87), эффективность защиты рыб в среднем была на уровне 84%. На РЗУ с зигзагообразным экраном эффективность защиты рыб колебалась от 79.3 до 87.7% и в среднем составила 82%. Таким образом, степень эффективности РЗУ двух типов жалюзийных экранов находилась примерно на одном уровне. Основной причиной снижения эффективности, как в дневное, так и в ночное время, является про-



хождение рыб через жалюзийный экран. Во всех проведенных опытах травмирования и гибели защищенных рыб не отмечено.

Таблица 1. Результаты ночных опытов ($t_{\text{воды}} = 20.5 - 21.8^{\circ}\text{C}$)

Вид рыб	Кол-во опытов	Длина тела, мм			Поймано, шт.		Эффективность, %	
		min	max	сред-няя	перед РЗУ	за РЗУ	пределы	$\pm\sigma$
РЗУ с плоским жалюзийным экраном								
Плотва	4	14	27	22.5	414	82	82.4–84.5	83.5 ± 1.0
Уклей	4	8	12	10.2	26	8	71.4–80.0	76.5 ± 7.7
Уклей	4	12	23	20.1	196	30	85.7–88.1	86.7 ± 1.2
РЗУ с зигзагообразным жалюзийным экраном								
Уклей	2	8	12	11.1	19	8	70.0–70.6	70.3 ± 0.4
Уклей	7	12	22	19.2	490	99	80.4–85.4	83.2 ± 1.9
Плотва	5	9	12	11.4	46	21	63.6–75.0	68.7 ± 12.4
Плотва	10	12	21	18.5	577	131	78.3–87.1	81.5 ± 2.8
Густеря	6	12	24	16.6	293	73	77.8–81.3	80.1 ± 1.3
Плоский жалюзийный экран без потокообразователя								
Уклей	3	12	22	18.7	255	133	61.6–69.5	65.7 ± 4.0
Плотва	3	13	22	17.1	181	99	62.7–67.0	64.6 ± 2.3
Зигзагообразный жалюзийный экран без потокообразователя								
Уклей	3	11	22	17.2	51	29	57.1–66.6	63.8 ± 5.1
Плотва	3	12	16	13.2	76	47	60.4–64.5	61.8 ± 2.2
Густеря	3	12	25	17.9	67	40	58.1–65.7	62.6 ± 3.9
Струйный экран								
Уклей	4	13	27	19.8	147	176	40.2–52.6	45.5 ± 5.3
Плотва	4	12	22	19.4	130	173	33.8–46.7	42.9 ± 6.1
Карась	4	14	26	20.1	61	69	43.9–51.7	46.9 ± 3.4

С целью выявления влияния жалюзийного и струйного экранов на поведение рыб были проведены ночные опыты. При проведении опытов с жалюзийными экранами подача воды на потокообразователь отключалась, а в опытах со струйным экраном демонтировались жалюзи, при этом потокообразователь оставался на месте. Во всех опытах расход водозабора был равен $0.15 \text{ м}^3/\text{с}$, а скорость транзитного потока на подходе к устройству была около $0.02 \text{ м}/\text{с}$.

Результаты опытов свидетельствуют о снижении уровня проявления оборонительной реакции по сравнению с реакцией на комплекс жалюзийного и струйного экранов (таблица 1). В опытах с жалюзийными экранами в водозабор попадало до 40%, а в опытах со струйным экраном до 60% подопытных рыб.



На жалюзийный экран, независимо от его формы, подопытная рыба начинала реагировать при тактильном контакте с пластинами жалюзи или попадая в зону обтекания жалюзийных пластин водозаборным потоком. При контакте с пластинами рыба делала небольшой бросок и продолжала держаться в непосредственной близости от жалюзи. Попадая между пластин жалюзи, большинство рыб не успевало реагировать на резкое увеличение скоростей и выносилось потоком в водозабор.

На струйный экран рыба начинала реагировать при контакте с пограничным слоем потока. На участке, где струйный поток имеет резко выраженный градиент скоростей, подопытные особи проявляли четко выраженную оборонительную реакцию, которая ослабевала по мере снижения скоростей и градиента потока. На участке, где скорости потока были сравнимы с критическими скоростями плавания, рыбы начинали перемещаться в струйном потоке и проходить в водозабор.

Результаты экспериментальных исследований опытных образцов были использованы при разработке и проектировании жалюзийных рыбозащитных устройств с потокообразователем для морских буровых платформ. В полевые сезоны 2007-2009 года ООО «Осанна» и ФГУП «КаспНИРХ» проводили исследования по определению эффективности жалюзийных РЗУ с потокообразователем на платформах СПБУ «Астра» ($0.15 \text{ м}^3/\text{с}$) и СПО «Чилим» ($0.035 \text{ м}^3/\text{с}$), работающих на шельфе Северного Каспия и СПБУ «Амазон» ($0.083 \text{ м}^3/\text{с}$) – на Обской губе.

Оценка функциональной эффективности РЗУ, установленных на водозаборах платформ проводилась в соответствии с требованиями Инструкции ЦУРЭН 1995 г. Эффективность устройств определялась методом сравнения количества рыб, попадающих в водозабор, работающий с РЗУ и без него.

Результаты натурных исследований показали, что в среднем эффективность РЗУ на водозаборе СПБУ «Астра» составила 83.0%. Для промысловых видов рыб эффективность была на уровне 85.0% (Костюрин, 2009). На СПО «Чилим» эффективность жалюзийных РЗУ составила 82.0%, с учетом выживаемости – 81.2%. Средняя выживаемость в опытах составила 98.7%. Функциональная эффективность РЗУ платформы «Амазон» в среднем составила 82.1%. (Михайлов, 2009). Результаты натурных исследований согласуются с данными, полученными на полигоне.

Результаты экспериментальных и натурных исследований позволяют рекомендовать жалюзийные РЗУ с потокообразователем к применению на водозаборах. Эти РЗУ обеспечивают нормативный уровень защиты рыб при соблюдении оптимальных биологического-гидравлических параметров работы:

- скорость втекания потока между пластинами жалюзи – $0.2 \text{ м}/\text{с}$;



- скорость струи потокообразователя при контакте с защищаемой рыбой не должна превышать 10 м/с;
- скорости потока, создаваемого потокообразователем на всей длине жалюзийного экрана, должны быть выше критических скоростей плавания защищаемых рыб.

Литература

Инструкция о порядке осуществления контроля за эффективностью рыбозащитных устройств и проведения наблюдений за гибелю рыб на водозаборных сооружениях. М., Комитет РФ по рыболовству, регистр. № 846, 1995.

Костюрин Н.Н., Салиенко С.Н., Михайлов Н.Н. Эффективность защиты молоди рыб жалюзийным экраном с потокообразователем на буровых установках Северного Каспия // Материалы третьей международной научно-практической конференции «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений». Астрахань: Изд. КаспНИРХ, 2009.

Подпорные стены, судоходные шлюзы, рыбопропускные и рыбозащитные сооружения. СНиП 2.06.07-87. М., 1987.

Михайлов Н.Н., Салиенко С.Н., Фомичев О.А., Эрслер А.Л., Костюрин Н.Н. Опыт эксплуатации жалюзийных рыбозащитных устройств с потокообразователем на морских буровых платформах // Материалы третьей международной научно-практической конференции «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений». Астрахань: Изд. КаспНИРХ, 2009.

Муравенко Г.С., Симоненко А.И., Синеок В.Е. Взаимодействие молоди рыб с сеткой и струей // Гидротехнические сооружения в мелиоративном строительстве. Сб. науч. трудов. Новочеркасск, 1977. Вып. 10. С. 72–82.

Экспресс-методика по определению функциональной эффективности рыбозащитных сооружений на водозаборах. М.: ЦУРЭН, 2002.



МОДИФИКАЦИИ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ-ХОЗЯЕВ ПАРАЗИТАМИ С РАЗНЫМ ТИПОМ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

В.Н. Михеев¹, А.Ф. Пастернак²

¹Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, avamik@online.ru

²Учреждение Российской академии наук Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия, pasternakanna@hotmail.com

Воздействия паразитов на организм хозяина могут варьировать от слабых эффектов, связанных с использованием энергетических запасов хозяина, небольшим снижением плодовитости и двигательной активности, до кастрации хозяина, резкой смены его поведения и даже гибели (Holmes, Zohar, 1990; Barber et al., 2000). Модификации поведения привлекают особое внимание, в первую очередь, тонкой «подгонкой» поведения хозяина к нуждам паразита». В случаях, когда адаптивная ценность модификаций поведения хозяина очевидна, используют специальный термин «манипулирование поведением хозяина» (host manipulation) (Poulin, 1995).

Первой работой, в которой высказывается предположение о манипулировании паразитами поведением зараженных рыб, по-видимому, можно считать статью Van Доббена (van Dobben, 1952), в которой показано, что доля зараженных цестодами *Ligula intestinalis* рыб (промежуточный хозяин) в пище бакланов (дефинитивный хозяин) была значительно выше, чем в уловах рыбаков. Такая селективность связана с повышенной уязвимостью зараженных рыб для рыбоядных птиц. С тех пор получено множество примеров манипулирования поведением промежуточных хозяев как для беспозвоночных, так и позвоночных. Рыбы занимают среди них заметное место (Barber et al., 2000).

В случаях с паразитами со сложным жизненным циклом, включающим смену хозяев и передачу паразита по пищевой цепи, адаптивную ценность манипулирования для паразита довольно легко представить. В составе стаи зараженная рыба с необычным поведением становится легкой добычей хищника (дефинитивного хозяина) (Landeau, Terborgh, 1986), что в условиях низкой экстенсивности заражения может значительно облегчить завершение жизненного цикла.

Паразитам с прямым жизненным циклом, которые могут провести всю жизнь на одном хозяине, на первый взгляд, нет необходимости манипулировать его поведением. Например, облигатные эктопаразиты рыб рачки рода *Argulus* (Branchiura), прикрепившись к хозяину-рыбе, имеют все необходимое для дальнейшего роста и развития. Однако, при деталь-



ном изучении жизненного цикла этих раздельнополых паразитов (Stammer, 1959; Pasternak et al., 2000; Mikheev et al., 2007), выяснилось, что по ряду причин ракки вынуждены много раз покидать и вновь отыскивать хозяина. Кроме того, приступая к размножению, они должны отыскать подходящего полового партнера, что в условиях невысокой плотности паразитов в естественных популяциях совсем непросто. Успешное выполнение этих поведенческих задач (поиск хозяина и поиск полового партнера) в такой ситуации требует достаточно высокой локальной плотности, как хозяев, так и паразитов. Могут ли свободно плавающие паразиты образовывать скопления? Могут ли они влиять на поведение рыб, вынуждая их сближаться?

Понятие «манипулирование поведением хозяина» довольно расплывчато, хотя и предпринимались попытки ввести строгие критерии для его оценки (Poulin, 1995; Thomas et al., 2005). Мы будем считать, что паразит «манипулирует» хозяином, если изменившееся поведение последнего помогает паразиту решить какую либо из жизненно важных задач и тем самым повышает его приспособленность.

Основная рабочая гипотеза, принятая в данной работе – паразиты с разным типом жизненного цикла по-разному влияют на своих хозяев-рыб. Эндопаразитам, которые передаются от промежуточного к дефинитивному хозяину по пищевой цепи, необходимо так изменить поведение рыбы, чтобы сделать ее более уязвимой для хищника. Эктопаразитам, активно разыскивающим хозяев и половых партнеров, выгодно, чтобы локальная плотность тех и других была высокой. Для проверки этих предположений мы исследовали изменения в поведении молоди лососевых рыб, зараженных церкариями трематод *Diplostomum spathaceum* и эктопаразитическими раками *Argulus foliaceus*.

Трематоды *Diplostomum spathaceum* делают рыб более доступными для хищников.

Успех передачи трематод от промежуточного хозяина, которым часто оказывается рыба, к дефинитивному (часто это рыбоядная птица), в значительной степени определяется способностью паразита манипулировать поведением хозяина и делать его легкой добычей для хищника (Moore, 2002).

Церкарии трематод *Diplostomum spathaceum* вызывают поражение внутренних органов и, проникая в глаза, могут ухудшать зрение вплоть до слепоты рыбы. При этом тяжесть инфекции пропорциональна количеству церкариев, внедрившихся в тело рыбы (Karvonen et al., 2004). В целом ряде экспериментальных исследований, посвященных влиянию этого важного в практическом отношении паразита на физиологию и поведение рыб, было показано, что эффекты манипулирования могут быть разнообразны. Они включают изменение эффективности пищевого поведения и



пространственного распределения (Crowden et al., 1980), покровительственного характера окраски (Seppälä et al., 2005) и характеристик стайного поведения у молоди лососевых рыб (Seppälä et al., 2008).

У молоди многих видов лососевых рыб и, в частности, микижи *Oncorhynchus mykiss*, значительную роль в жизни играет территориальное и агонистическое поведение. Успех пополнения популяции на первом году жизни, который молодь многих лососевых проводит в реках и ручьях, определяется их способностью находить и защищать индивидуальные территории у дна, где они находят основной корм и защиту от хищников. Какую роль может играть при этом зараженность таким «влияльным» паразитом, как *D. spathaceum*, до сих пор оставалось неясным. В серии специальных экспериментах, представляющих собой длительный (более 1.5 мес.) мониторинг поведения лабораторных популяций сеголеток микижи, зараженных церкариями диплостомума и незараженных (контроль), мы обнаружили ряд изменений в поведении, которые вполне можно трактовать как «манипулирование поведением хозяина» (Mikheev et al., 2010). В контрольной группе в течение всего периода наблюдений агрессивность, которая свойственна молоди микижи в этот период жизни, была умеренной и поддерживалась на постоянном уровне. В первые дни после заражения церкариями агрессивность рыб упала почти до нуля и они держались ближе друг к другу по сравнению с контрольными. В этот период паразиты еще не достаточно развиты, чтобы заразить дефинитивного хозяина, и повышенная уязвимость зараженных рыб для хищника (рыбоядные птицы) приводит к гибели и хозяина, и паразита. Повышенная склонность к стайности и сниженная агрессивность в этот период, вероятно, уменьшает риск для зараженных рыб быть съеденными хищником. Со временем, агрессивность зараженных рыб нарастала и через 1–1.5 мес. значительно превышала уровень, наблюдавшийся у контрольных рыб. В этот период паразиты полностью созревают и становятся инфективными. В специальных опытах, где зараженные (более агрессивные) и контрольные рыбы конкурировали за привлекательный участок экспериментальной среды, победителями в борьбе за территорию достоверно чаще становились менее агрессивные контрольные рыбы (Mikheev et al., 2010). Таким образом, к моменту своей полной зрелости в промежуточном хозяине, паразит меняет поведение рыбы, делая ее более агрессивной (подвижной и заметной) и менее конкурентоспособной в борьбе за территорию, где рыбы могут укрываться от хищника.

Снижение агрессивности и повышенную тенденцию к стайности в период, когда паразит не готов к заражению дефинитивного хозяина, а также повышенную уязвимость рыбы-хозяина для хищников при высокой агрессивности и низкой конкурентоспособности в период максимальной инфективности паразита можно трактовать как весьма тонкое манипули-



рование поведением хозяина, обеспечивающем повышенную вероятность передачи паразита по пищевой цепи.

Argulus foliaceus вызывает образование скоплений у рыб-хозяев.

Эктопаразиты рыб, такие как ракообразные из сем. Argulidae (Branchiura), могут прожить всю жизнь и дать потомство, оставаясь на одной и той же особи хозяина. Однако в действительности это крайне маловероятно. Гибель хозяина, необходимость откладывать яйца на твердом субстрате, повышенная поисковая активность самцов в репродуктивный период (Pasternak et al., 2000) заставляют паразита покидать и вновь отыскивать подходящего хозяина. Низкая плотность популяций и высокая подвижность рыб, а также сложность ориентации и локомоции в вязкой среде для раков размером не более 12 мм, делают поисковое поведение паразитов эффективным лишь при высокой локальной плотности популяции хозяев. Высокая локальная плотность рыб наблюдается в кормовых и репродуктивных скоплениях, а также в стаях, размеры и структура которых часто меняются в ответ на воздействие внешних и внутренних факторов (Krause, Ruxton, 2002). Мы предположили, что прикрепившиеся к рыбам паразиты могут влиять на стайное поведение хозяев, повышая их агрегированность и облегчая тем самым перемещение паразитов среди особей хозяина.

Эту гипотезу мы проверяли в лабораторных экспериментах на молоди микижи *Parasalmo (Oncorhynchus) mikiss*, подвергавшихся нападению эктопаразитических раков *Argulus foliaceus* (Михеев, Пастернак, 2010). Прикрепление паразитов к рыбам (через 1–3 мин после выпуска раков в аквариум на каждой рыбе было хотя бы по одному паразиту) быстро (в пределах 1 мин) меняло поведение хозяев. Среднее расстояние между рыбами уменьшалось почти в два раза ($p<0.001$). В контроле расстояние оставалось неизменным ($p=0.988$). Резко снижалась средняя скорость плавания рыб ($p<0.001$). Некоторое снижение скорости в контроле было недостоверным ($p=0.222$). Более чем на порядок уменьшилась частота агонистических взаимодействий ($p<0.001$). Наблюдавшееся возрастание агрессивности почти в 1.5 раза в контроле было недостоверным ($p=0.318$).

Адаптивное значение повышенной агрегированности и сниженной подвижности рыб для эктопаразитических раков, вынужденных активно отыскивать и преследовать своих хозяев, вероятно, связано с возрастанием доступности рыб для паразитов. Ранее мы показали, что *A. foliaceus* чаще всего заражали рыб, чередующих резкие всплески активности с периодами ее замедления (Mikheev et al., 2000). В опытах с молодью микижи мы наблюдали короткие (<1 мин) всплески двигательной активности рыб сразу после того, как к ним прикреплялся паразит. После этого движение рыбы резко замедлялось. Такое поведение привлекает других рак-



ков, что ведет к агрегированному распределению паразитов среди особей хозяев. Таким образом, вызванные паразитами модификации поведения рыб могут приводить к образованию агрегаций, как хозяев, так и паразитов. В агрегациях (стаях) рыб паразиты легче находят хозяев и половых партнеров. Агрегации паразитов формируются на сравнительно небольшом числе особей хозяев. При низкой средней плотности популяции паразитов, что часто наблюдается у эктопаразитических ракообразных, агрегирование паразитов существенно повышает вероятность контакта между особями.

Каковы механизмы воздействия паразитических раков на поведение рыб? Если короткие всплески активности, следующие за прикреплением паразитов к рыбе, можно объяснить раздражением вооруженными конечностями или стилетом рака нервных окончаний на теле рыбы, то более сложный ответ, сопровождающийся изменением социальных отношений, может быть связан с эффектом манипулирования поведением хозяев. Считается, что механизмы манипулирования связаны с воздействием на ЦНС или гормональную систему (Klein, 2003). Возможно, прикрепившийся к поверхности тела паразит быстро воздействует на ЦНС. Гормональный ответ развивается значительно медленнее (Klein, 2003). Другой возможный механизм связан с воздействием паразитов на клетки, выделяющие «вещество тревоги» (alarm substance), которое резко меняет оборонительное поведение рыб, если кто-то из соседей подвергся нападению хищника. Социальное поведение незараженных особей микижи менялось под влиянием «вещества тревоги», выделявшегося при нарушении покровов рыб, зараженных церкариями trematod *Diplostomum* sp. (Poulin et al., 1999). Сходство поведенческих ответов рыб, вызываемых хищниками и паразитами, позволяет считать, что в основе реагирования лежит общий механизм, эволюционно возникший в комплексе коллективной защиты рыб от хищников. Образование стаи и ее уплотнение – наиболее действенные элементы этого комплекса.

Еще один поведенческий механизм, связанный с кратковременным ответом рыб на прикрепление паразита, может приводить к более легкому обнаружению только что зараженного хозяина и повышенной вероятности его атаки паразитом. Двигательная реакция молоди рыб на прикрепление эктопаразита *Argulus* spp. длится несколько секунд и выражается в повышении уровня двигательной активности и частоты поворотов. Как правило, такая реакция не приводит к уходу рыбы с участка, где она подверглась заражению. Более того, более интенсивные зрительные и гидродинамические сигналы при кратковременном всплеске активности могут привлекать к зараженной особи других паразитов (Mikheev et al., 2000). Подобное поведение паразитов и хозяев приводит к агрегированному размещению паразитов среди рыб-хозяев (Poulin, Fitzgerald, 1989).



Заключение.

В литературе по экологической и эволюционной паразитологии сложилось мнение, что среди макропаразитов манипулирование поведением хозяина свойственно лишь паразитам, передающимся по пищевой цепи. Однако детальное изучение экологии и поведения эктопаразитических раков рода *Argulus* показало, что и паразиты с прямым (без смены хозяев) жизненным циклом могут также существенно модифицировать поведение своих хозяев. Цели манипулирования у эктопаразитов, которые потенциально могут прожить всю жизнь на одной и той же особи хозяина, и эндопаразитов, которые попадают в дефинитивного хозяина лишь при поедании им зараженного промежуточного хозяина, различны. Эндопаразит в нужный момент должен сделать хозяина хорошо заметным и уязвимым для хищника (дефинитивного хозяина). Эктопаразиты, которые вынуждены покидать и вновь отыскивать хозяина, а также искать полового партнера в условиях низкой плотности популяции, влияют на поведение рыб-хозяев, заставляя их быть более заметными для паразитов, а также формировать более плотные стаи. Ключевой момент в механизме манипулирования – найти «чувствительную точку» в организме хозяина, слабое воздействие на которую вызовет значительный поведенческий ответ. В случае с эндопаразитом *Diplostomum spathaceum* это глаза, через которые рыба получает основную информацию о внешней среде. В случае с эктопаразитом *Argulus foliaceus* это, вероятно, раздражение/повреждение клеток в покровах рыбы, при котором выделяется «вещество тревоги»—мощный стимул, влияющий на оборонительное и социальное поведение рыб.

Благодарности: Гранты РФФИ 08-04-00893а и 10-04-00386а; Федерального агентства по науке и инновациям в рамках ФЦП "Научные и научно-педагогические кадры инновационной России" на 2009–2013 годы, госконтракт 02.740.11.0280.

Литература

Михеев В.Н., Пастернак А.Ф. 2010. Паразитические ракообразные влияют на социальные отношения у рыб. ДАН, Т. 432(6): 1–3.

Barber I., Hoare D., Krause J., 2000. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, V. 10, pp. 131–165.

Crowden AE, Broom DM 1980. Effects of eyefluke, *Diplostomum spathaceum*, on the behaviour of dace (*Leuciscus leuciscus*). *Animal Behaviour*. V. 28: 287–294.

Holmes J.C., Zohar S., 1990. Pathology and host behaviour. In: Barnard C.J. and Behnke J.M. (eds.), *Parasitism and Host Behaviour*. Taylor and Francis, London, U.K., pp. 193–229.



Karvonen A., Seppala O., Valtonen E.T. 2004. Parasite resistance and avoidance behaviour in preventing eye fluke infections in fish. *Parasitology*. 129: 159–164.

Klein, S., 2003. Parasite manipulation of the proximate mechanisms that mediate social behavior in vertebrates. *Physiology & Behaviour*, vol. 79, pp. 441–449.

Krause, J. and Ruxton, G.D., *Living in Groups*, Oxford: Oxford Univ. Press, 2002.

Landeau L., Terborgh J., 1986. Oddity and the «confusion effect» in predation. *Anim. Behav.* V. 34. P. 1372–1380.

Mikheev V.N., Mikheev A.V., Pasternak A.F., Valtonen E.T. 2000. Light-mediated host searching strategies in a fish ectoparasite *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura). *Parasitology*. 120: 409–416.

Mikheev V.N., Pasternak A.F., Valtonen E.T., 2007. Host specificity of *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura) increases at maturation. *Parasitology*. V.134: 1767–1774.

Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T. 2010. Parasite-induced aggression and impaired contest ability in a fish host. *Parasites & Vectors*. V. 3: 17–23.

Moore J., 2002. *Parasites and the Behaviour of Animals*. New York: Oxford University Press.

Pasternak A.F., Mikheev V.N., Valtonen E.T. 2000. Life history characteristics of *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura) populations in Central Finland. *Ann. Zool. Fennici* 37: 25–35.

Poulin R., FitzGerald G.J. 1989. A possible explanation for the aggregated distribution of *Argulus canadensis* Wilson, 1916 (Crustacea: Branchiura) on juvenile sticklebacks (Gasterosteidae). *J. Parasitol.* 75: 58–60.

Poulin R., 1995. “Adaptive” changes in the behaviour of parasitized animals: a critical review. *International Journal of Parasitology*. V.25: 1371–1383.

Poulin, R., Marcogliese, D.J. and McLaughlin, J.D., 1999. Skin-Penetrating Parasites and the Release of Alarm Substances in Juvenile Rainbow Trout. *J. Fish Biol.*, vol. 55, pp. 47–53.

Seppälä O, Karvonen A, Valtonen ET. 2005 Impaired crypsis of fish infected with a trophically transmitted parasite. *Animal Behaviour*. V.70: 895–900.

Seppälä O, Karvonen A, Valtonen ET. 2008. Shoaling behaviour of fish under parasitism and predation risk. *Animal Behaviour*. V. 75: 145–150.

Stammer H. J. 1959. Beiträge zur Morphologie, Biologie und Bekämpfung der Karpfenläuse. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 19, 135–208.

Thomas F, Adamo S, Moore J. 2005. Parasitic manipulation: where are we and where should we go? *Behavioural Processes*. V.68:185–199.

van Dobben W.H., 1952. The food of the cormorant in the Netherlands. *Ardea*. V. 40, pp.1–63.



НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ В НЕОДНОРОДНОМ ЭЛЕКТРИЧЕСКОМ ПОЛЕ

Г.М. Мишелович

Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства (ФГНУ «ГосНИОРХ»)
199053, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26, Россия
niorkh@lanck.mail.ru

Закономерности поведения рыб в однородном электрическом поле (ОЭП) широко представлены в научных и популярных публикациях. Поведение же рыб в неоднородном электрическом поле (НЭП) в значительно меньшей степени отражено в литературе, что связано с методическими трудностями проведения экспериментов и наблюдений в натурных условиях.

ОЭП создается с помощью установленных в изоляционном бассейне пластиинчатых электродов, на которые подается напряжение различной модальности, величины и временных параметров. Биотехнические показатели, полученные в ОЭП, могут использоваться для различной цели, включая электрический расчет технических устройств.

В отличие от ОЭП, где рыбы находятся в ограниченном пространстве, которое они не могут покинуть и подвержены детерминированному воздействию, в НЭП рыбы обладают свободой пространственного выбора и находятся под неопределенным воздействием, зависящим от положения рыб в пространстве НЭП, напряженность поля E которого изменяется от точки к точке предэлектродного пространства.

Особенности действия НЭП на рыб необходимо учитывать также при оценке возможных отрицательный последствий такого воздействия для гидробионтов. Исследования влияния поля тока различных временных и энергетических характеристик в основном проводились в ОЭП, в котором имеется возможность точной дозировки воздействия по величине и времени.

Изучение последействия НЭП на водных животных требует разработки специальных методик, в которых учитывались бы специфика применения данного поля для управления поведением рыб (размеры опасной зоны поля, продолжительность пребывания в ней гидробионтов, наличие и величина скорости течения или скорости перемещения рабочей зоны, повторность воздействия, возможность или вероятность выхода рыб из опасной зоны ит.п.). Отсюда следует, что требования проверки влияния электрического поля конкретного устройства на дальнее последействие у рыб (воспроизводительная система, онтогенез, генетические изменения) является не корректным. Специфику действия поля определенных врем-



менных и энергетических параметров можно выявить только при исследованиях в ОЭП при уровнях воздействия кратным порогам реакций.

НЭП поле создается для конкретных целей с помощью приспособленных для этого систем электродов, поэтому анализ поведения в нем рыб будет зависеть от назначения устройства.

Практическое применение нашли следующие способы (устройства): лов рыб на анодную реакцию, лов рыбы комбинированными сетными электрофицированными орудиями (электротралы, электроневода, электроловушки), задержание рыб для целей промысла или защиты, направление рыб в рыбопропускные сооружения и сгон рыб в залавливающие устройства.

В НЭП электроловильных орудий кроме основной рабочей зоны – зоны анодной реакции, используется и локализованная вблизи плюсового электрода зона иммобилизации, позволяющая удерживать привлеченную к аноду рыбу для ее ручной выборки. При неудовлетворительной конструкции электродной системы зона иммобилизации может существовать и вблизи вспомогательного электрода (катода), что приводит к продолжительной и сильной наркотизации рыб в этой не контролируемой электроловцом зоне.

Практика применения НЭП униполярного тока в устройствах для лова и задержания рыб показывает, что очень часто разработчики не учитывают зависимость реальной структуры поля от параметров анодных и катодных электродов.

В орудиях локального электролова рабочим электродом является анод, катод же необходим лишь для создания токовой цепи. Поэтому слишком близкое расположение катода относительно анода и малая его площадь (высокое сопротивление растекания R_k) приводят к снижению напряженности поля в рабочей зоне анода и уменьшению эффективности лова. При правильно сконструированных электродах должно выполняться условие

$$\beta = \frac{R_{ecn}}{R_{раб}} = \frac{R_k}{R_a} \rightarrow 0$$

В униполярном электрорыбозаградителе (УРЗ) рабочими электродами являются катодные секции, а вспомогательными электродами служат аноды или в виде отдельного устройства, расположенного на достаточном удалении от системы электродов, или другие секции электродов, являющиеся в этот момент анодами. При этом должно выдерживаться аналогичное соотношение между сопротивлением растекания рабочих R_k и вспомогательных R_a электродов.



На практике для орудий электролова $\beta=0.10-0.15$, а для УРЗ значение β зависит от количества секций m

$$\beta = \frac{R_{\text{сек}}}{R_{\text{раб}}} = \frac{1}{m-1}$$

Реальная напряженность поля в рабочей зоне всегда оказывается меньшей расчетной в $(1+\beta)$ раз. Требования увеличения сопротивления растекания рабочих электродов иногда удовлетворяется за счет уменьшения их площади. При этом вблизи электродов образуется зона повышенной напряженности, в которых рыбы могут быть иммобилизованы и травмированы. Для сокращения зоны иммобилизации некоторые авторы рекомендуют увеличить эквивалентный радиус анода. Однако при этом сокращается и протяженность эффективной зоны, поскольку увеличивается β , или же потребуется пропорционально увеличить и площадь вспомогательного электрода (электродов).

Реальная картина поведения осложняется из-за влияния исходной ориентации рыб в поле – максимум воздействия получают рыбы, продольная ось тела l_f которых параллельна вектору поля E , а минимум – когда вектор E расположен нормально к вектору l_f .

На поведение рыб в НЭП оказывает влияние также биотические факторы: вид, размер (длина тела l_f), возраст, физиологическое состояние и проводимость тела рыб.

Воздействие поля на рыб, оценивается величиной «напряжения тела» U_l , которая пропорциональна l_f и равна

$$U_l = \bar{E} \cdot \bar{l}_f$$

Скалярная величина этого векторного произведения равна

$$U_l = E \cdot l_f \cdot \cos \alpha,$$

где α – угол между векторами \bar{E} и \bar{l}_f .

Параметры всех реакций у рыб, расположенных головой на анод (нисходящий ток) выше, чем у рыб, расположенных головой на катод (восходящий ток). Время нахождения рыб в поле тока (экспозиция) определяет длительность периода восстановления плавательной способности после иммобилизации. Чем меньше экспозиция, тем быстрее и безболезненней происходит реституция рыб к нормальному плаванию.

Особенности поведения рыб в НЭП электроловильных аппаратов следует учитывать при оценке их уловистости. Процесс привлечения рыб к аноду является вероятностной величиной, поскольку ориентация рыб относительно вектора тока может быть случайной.

Исключение имеет место при активном скате рыб при наличии течения и движении проходных и полупроходных рыб вверх по реке.



В зоне полярной ориентации на рыб, расположенных нормально к вектору поля, действие поля минимально. На рыб, расположенных параллельно вектору поля E , при нисходящем токе действует $E = E_{ap}$, а на рыб противоположной ориентации $E > E_{ap}$. Исходя из рассмотренной модели теоретический коэффициент привлечения (концентрации) рыб к аноду K_k , равный отношению числа рыб достигших анода N_a к числу рыб, находившихся внутри зоны анодной реакции N , составит 0.5.

$$K_k = \frac{N_a}{N}$$

Опыты, поставленные с радужной форелью при средней длине тела 20.4 см в НЭП постоянного тока, прямоугольных и экспоненциальных импульсов, дали следующие средние значения K_k при нисходящем токе: постоянный ток – 0.872; прямоугольные импульсы – 0.825; экспоненциальные импульсы – 0.75.

При восходящем токе средние значения K_k для этих же форм тока равнялись: постоянный ток – 0.525; прямоугольные импульсы – 0.625; экспоненциальные импульсы – 0.456.

В среднем отношение коэффициентов K_k для нисходящего и восходящего тока равно 1.68 для всех форм тока.

Особенность поведения рыб в НЭП электрических рыбозаградителей связана с необходимостью более длительного воздействия поля на рыб для управления их движением, не вызывая травмирования и тем более гибели. В электрорыбозаградителях (ЭРЗ) обычно используют неполярную ориентацию рыб, параметры которой лежат в диапазоне от первой до анодной реакции.

Полярная ориентация рыб в НЭП, т.е. безусловно-рефлекторное движение рыб на встречу вектору поля (тока), используется в электрических гальванотропных рыбозаградителях и устройствах для направленного движения рыб [Г.М. Мишелович, 1978, 2005].

В электрорыбозаградителях униполярного тока таких как Летлина, «гальванотропный», двухрядный МакМилана, ПИРС, ЭГРЗ и других используются два ряда электродов, один из которых находится под плюсовым потенциалом. Эффективность этих ЭРЗ низка, что является следствием нескольких причин:

а) наличие сильного внутреннего поля между рядами электродов, вследствие чего у рыб, попавших в эту зону, затруднен выход из нее из-за привлекающего действия анодных электродов. На подглушивание рыб вблизи анодных электродов этих ЭРЗ указывают многие авторы [Stewart, 1990].

б) поле между рядами электродов имеет низкий градиент напряженности, что ухудшает условия ориентации рыб [А.И. Зонов, 1975].



в) «внешнее» поле ЭРЗ со стороны движения рыб ослаблено из-за неудовлетворительного соотношения сопротивлений растекания между рядами электродов [Г.М. Мишелович, 1975].

Более эффективно происходит задержание рыб однорядной системой электродов при условии, что ее электрическое поле обладает определенными параметрами [Г.М. Мишелович, 1975]:

1) электроды находятся под минусовым потенциалом, т.е. служат катодами;

2) положительный потенциал источника тока подключается к вспомогательному электроду (электродам), сопротивление растекания которого $R_{bcn} \rightarrow 0$;

3) напряженность поля должна плавно нарастать от внешней границы до линии электродов;

4) скорость возрастания напряженности неоднородного поля, т.е. градиент напряженности $\frac{dE}{dx}$ не должна быть слишком плавной, чтобы рыбы смогли, двигаясь в сторону электродов, ощутить усиление болевого действия поля в соответствии с законом Вебера–Фехнера.

Скорость изменения напряженности $E = f(x)$ должна выбираться, исходя из разностного порога чувствительности рыб к электрическому полю a , согласно неравенству

$$\frac{1}{E} \frac{dE}{dx} > a$$

Для рыб ориентировочная величина $a = 0.06 - 0.07$ [А.И. Зонов, 1975].

При чрезмерно высокой скорости роста напряженности, условия ориентации рыб также ухудшаются, поскольку рыбы при бросковых скоростях могут проскочить в зону опасных напряженностей. Способность рыб ориентироваться в градиентных условиях поля, названная «градиентной ориентацией», лежит в основе задержания рыб НЭП [Г.М. Мишелович, 1978]. Условия ориентации рыб улучшаются, если поле носит импульсный характер. В паузах между импульсами происходит релаксация мышечной мускулатуры рыб.

Следует отметить особенности поведения рыб задерживаемых ЭРЗ в реке или сконцентрированных электрическим полем перед рыбосборным (рыбоуловителем, ставным неводом, ловушками) устройством. По мере повышения концентрации отдельные рыбы спонтанно начинают проявлять активность, пытаясь преодолеть линию заградителя, и вовлекают за собой основную массу рыб. После нескольких попыток задержанные заградителем рыбы успокаиваются и скатываются в рыболовитель или далее держатся на границе эффективной зоны. Известны случаи, когда про-



изводители нерестились в реке перед электрорыбозаградителем, например, байкальский омуль в р. Большой.

В НЭП, используемом для задержания скатывающейся в водозабор молоди рыб, поведение рыб зависит от гидравлической картины перед водозабором, размера и вида молоди и структуры электрического поля. При правильном выборе створа заградителя, параметров НЭП и скоростного режима водозаборных течений может быть достигнута высокая эффективность задержания рыб.

При испытании в 2008 г. рыбозащитной эффективности $\mathcal{E}_{рз}$ униполярного электрорыбозаградителя конструкции ГосНИОРХ установленного на насосной станции Дзержинской ТЭЦ (исследования проводила Нижегородская лаборатория ГосНИОРХ, (ответственный исполнитель В.В. Логинов)), были получены следующие значения $\mathcal{E}_{рз}$:

- средневзвешенная рыбозащитная эффективность $\mathcal{E}_{рз}$ для разного вида рыб составляла:

уклея – 81.0%, густера – 97.93%, ерш – 83.33%, лещ – 87.11%, плотва – 69.57%.

- средневзвешенная $\mathcal{E}_{рз}$ для всех видов рыб составила 85, 58%.

Таким образом, особенности поведения рыб в НЭП необходимо учитывать для правильного выбора оптимальных временных и энергетических параметров полей и конструкции систем электродов, что позволяет достигать высоких показателей по уловистости и задерживающей способности электрических орудий при обеспечении экологической безопасности способа.

Литература

1. А.И. Зонов 1975. Определение разностного порога напряженности электрического поля у рыб в связи с требованиями неоднородности поля. Изв. ГосНИОРХ т. 96. с. 148–151.
2. Г.М. Мишелович 1975. Влияние пространственной характеристики поля униполярного тока на возможности управления поведением рыб. Изв. ГосНИОРХ т. 96. с. 110–117.
3. Р.А.М. Stewart 1990. Electric screens and guides. Fishing with Electricity. Fishing News Books. pp 140–156.
4. Г.М. Мишелович 2005. Современное состояние разработок и применения электрических рыбозащитных устройств. Материалы международной конференции. Киев. с.173–175.
5. Г.М. Мишелович 1978. Изучение поведения рыб в однородном и неоднородном электрических полях униполярного тока в связи с устройством электрических заграждений. Сб. «Биологические основы применения рыбозащитных и рыбопропускных сооружений», «Наука», с. 166–175.



MAZE LEARNING IN FISH: A MULTISENSORY VIEW*

P. Moller, A.G. Walton

*Hunter College of the City University of New York,
Department of Psychology, New York, NY, USA pmoller@hunter.cuny.edu*

In 1948, Edward C. Tolman took on “the school of animal psychologists which believes that the maze behavior of rats is a matter of mere simple stimulus-response connections”, suggesting that rats formed cognitive maps instead to negotiate their environment. Over the past half century this idea has spawned tremendous research interest, provided empirical support and rejection, and still remains a hot topic among students of animal orientation. Thus, the question to address is: do organisms form internal representations of their environment and use such information in the form cognitive maps to find their way about (e.g. O’Keefe & Nadel, 1978) or are their orientation strategies more parsimoniously explained by path integration, dead reckoning and landmark orientation (Benhamou 1996; Collett et al. 2003)?

Weakly electric fishes, the African Mormyridae, are powerful model species to explore some of these questions. Mormyrids are naturally exploratory in a new environment and will readily navigate to a reinforcing goal under laboratory conditions. They employ multiple senses, but primarily use their active and passive electrosenses to explore and familiarize themselves with their environments (Moller 1995; Bullock et al. 2005; Ladich et al. 2006). Conditions permitting, mormyrids can use sight (Rojas & Moller 2002; Khait et al. 2009), and can also use hydrostatic pressure cues (Cain & Malwal 2002), and the mechanoreceptive lateral line when negotiating their environs (Toerring & Moller 1984; Bleckmann 1993). The goal of this paper is (1) to establish the synergistic integration of sight, electrosense and lateral line in maze learning, (2) to show that fish in recall follow a memorized motor routine rather than navigate in a manner analogous to cognitive mapping, and (3) to demonstrate that fish can attend to electric external landmarks (allocentric cues).

*Some of the information discussed in this article was recently published: Walton, A.G. & Moller, P. (2010). Maze learning and recall in a weakly electric fish, *Mormyrus rume proboscirostris* Boulenger (Mormyridae, Teleostei). *Ethology* 116, 904–919.

Material and Methods. We used laboratory bred, adult *M. r. proboscirostris* (110 – 200 mm) that were housed individually in 19 l holding tanks. Water conductivity ranged from 315–329 $\mu\text{S cm}^{-1}$, temperature was kept at $25 \pm 1^\circ\text{C}$, and the L:D photoperiod was 12:12 hr. Fish were fed black worms twice a week. A square maze built from slabs of finished glass measured 0.45 m (H) and sides 1.22 m. A thin clear plastic liner was fitted inside the tank to create a 1.22-m diameter arena (Fig. 1). Five pieces of clear Plexiglas aligned in paral-

lel served as maze barriers. The maze provided two exit boxes (*SB A* and *SB B*), a goal box (*G*) with a ceramic shelter, and a designated virtual goal site (*VG*). Four visual landmarks (circle, black circle; triangle, black triangle) were centered against a white background on each outside wall of the tank. Each fish was tested for up to 11 days on three consecutive daily trials and given 300 s to complete the maze. – *Eliminating sensory channels*. Fish with their electrosense, lateral line, and sight functional are referred to as ‘intact animals’. Testing sighted fish in darkness was a viable alternative to rendering fish surgically blind. The fish’s electric organ was rendered permanently inoperative by spinal cord transection anterior to the location of the electric organ (for details, see Rojas & Moller 2002). To temporarily eliminate the lateral line sense, we bathed the fish in an artificial fresh water solution devoid of Ca^{2+} ions (Dailey & Braun 2009). – *Statistical analyses*. For each experimental condition, we used four naïve fish. Maze learning: data were treated with non-parametric statistical procedures (Friedman’s n -related sample test to compare maze completion times within groups across days, Wilcoxon Signed Ranks test to compare data within groups between days, and Kolmogorov-Smirnov test to compare data between groups and days. Recall: The fish’s path after leaving the start box was defined by two directional measures, an outbound and a landing direction (Fig. 1B). Data were analyzed using procedures developed for the treatment of circularly distributed data (Zar 1999).

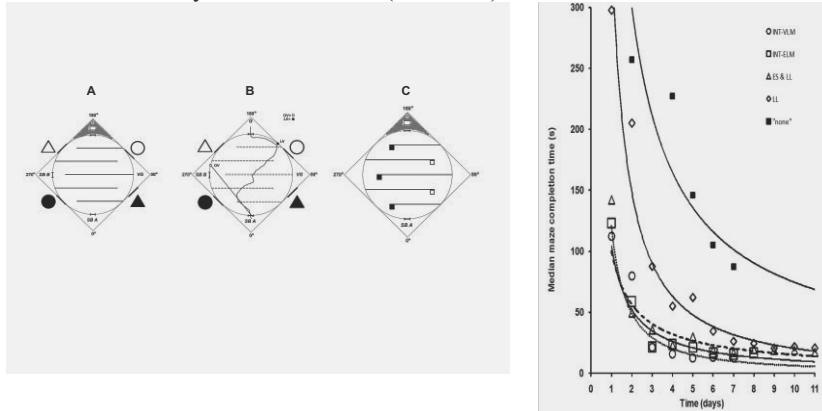


Fig. 1 (left). A. During path acquisition, fish were trained to swim from Start Box A (*SB A*) to the Goal (*G*). Lines inside arena indicate position of Plexiglas barriers. Black filled or open triangles and circles were taped to the outside of the tank and served as visual landmarks. Short heavy lines indicate their positions (drawing not to scale). B. In recall, with maze barriers and shelter removed, fish were released either from *SB A* or from a novel site, Start Box B (*SB B*). Dashed lines indicate positions of maze barriers during training. The fish’s path after leaving the start box was defined by two direction-

al measures: an outbound direction (small open circle) and a landing direction (Landing; small black circle). C. With visual landmarks removed, fish were trained in the presence of an 'electric roadmap': black square – aluminum cube (AL); open square – Plexiglas cube (PL). Fish were trained with landmarks arranged as AL-PL-AL-PL-AL. During recall, the roadmap was left in its original configuration or changed to PL-AL-PL-AL-PL. (adapted from Walton & Moller, 2010).

Fig. 2 (right). Learning curves for *M. rume proboscirostris* in a meander maze derived from median maze completion times as a function of days of training. INT-VLM – fish with all senses intact in the presence of visual landmarks or electric landmarks (INT-ELM); ES & LL – fish with their electrosense and lateral line intact, but lacking visual input; LL – fish with only their lateral line operative; “none” – fish lacking all three senses (electrosense, sight, and lateral line). Lack of two or three sensory modalities significantly affected the fish’s path acquisition (adapted from Walton & Moller, 2010).

Results. *A) Maze acquisition (learning phase).* Fish learned to navigate the maze, but sensory deficits affected both the number of days to reach criterion and the actual performance time at criterion level (Fig. 2). *Mormyrus rume proboscirostris* use their active electrosense, sight and lateral line synergistically in maze acquisition and recall. However, the number of necessary training days and the final performance times were affected by the fish’s sensory status. Intact fish were the fastest learners (three days), followed by visually impaired fish and fish with only their lateral line operative (four days). *B) Recall (Memorized motor routine vs. cognitive mapping (intact fish).* In recall, barriers and shelter were removed, and the fish released. The visual markers remained in their original position. Fish had a choice, either to attend to the external visual cues (landmark orientation) or cognitive mapping based on previously gained knowledge, or (2) execute a memorized motor routine not requiring allocentric cues. Fig. 3 illustrates that fish followed the second option.

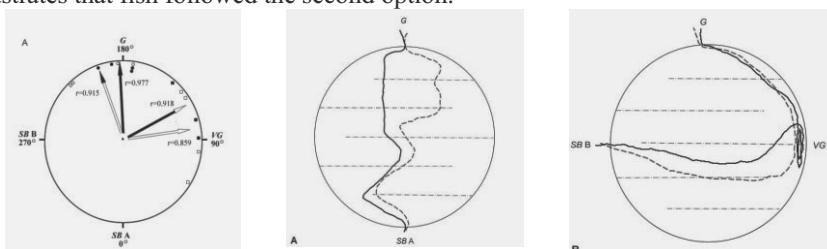


Fig. 3. Recall bearings of *M. rume proboscirostris* (left panel) following path acquisition. Starting from SB A, fish swam towards the goal box G (middle panel); when leaving from SB B, fish swam towards the virtual goal site (VG). (Right panel). Arrows indicate direction and length (r) of two vectors: *OV* (outbound vector – open arrows) and *LV* (landing vector – black arrows). Narrow arrows – fish exit from SB A; wide ar-

rows – fish exit from *SB B*. Symbols inside circle – fish exit from *SB A*: ○ – outbound and ● – landing bearings; symbols outside circle – fish exit from *SB B*: □ – outbound and ■ – landing bearings. (Adapted from Walton & Moller, 2010).

C) Intact fish attend to external electric landmarks (allocentric cues). Fish in recall did not attend to visual cues. As the electric sense is the fish's primary sense we tested the importance of electric landmarks. Fish were trained in the presence of an array of such landmarks consisting of aluminum (AL) and Plexiglas (PL) cubes (AL-PL-AL-PL-AL; Fig. 1C). During recall, fish always started from *SB A* and were tested when this order was left unchanged or reversed (PL-AL-PL-AL-PL). Fig. 4C shows that, when the electric roadmap was left unchanged, fish followed the acquired instructions (right turn at the AL cube and left turn at the PL cube). The fish's trajectories changed considerably when the order of landmarks was changed and suggested three strategies, approaching the correct cue (AL) albeit its altered position, swimming to the correct spatial position (PL), or ignoring the 'turn cues' and swimming directly towards *G* (Fig. 4D).

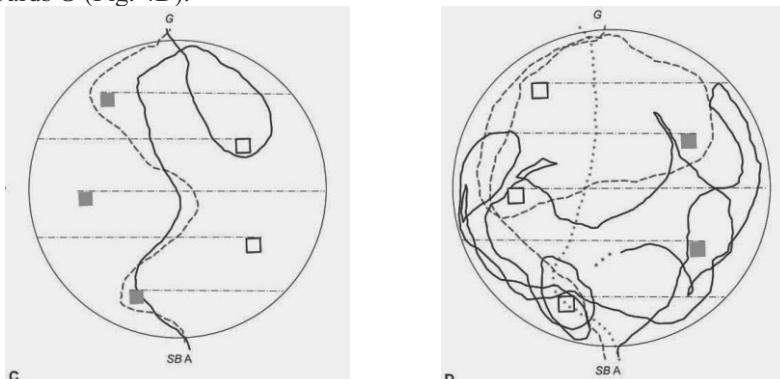


Fig. 4. Electric landmark orientation. In recall, fish were released from *SB A* in the presence of the electric roadmap they had been trained to. Roadmap consisted of visually identical cubes; aluminum – grey squares; Plexiglas – open squares. Left panel (C): Roadmap left unchanged, fish follow sequence of original landmarks. Right panel (D): Sequence of roadmap was reversed: fish appear to follow three strategies, approaching the correct cue (AL) albeit its altered position, swimming to the correct spatial position (PL), or ignoring the 'turn cues' and swimming to *G* (adapted from Walton & Moller, 2010).

Discussion

In this study we have demonstrated how the weakly electric fish, *Mormyrus rume proboscirostris*, acquire a path through a meander maze to seek shelter, and recall this trajectory when released from the familiar training release site or a novel site. Different from previous maze learning tasks, during recall, fish



encountered an empty arena devoid of previous maze cues. When fish were trained and tested in the presence of an electric roadmap consisting of an array of landmarks varying in electric characteristics, they attended to these external cues. In contrast, when fish were trained and tested in the presence of visual landmarks, they ignored these cues and followed an internalized locomotor routine, partially retracing the acquired path from the familiar release site, and choosing a trajectory akin to path integration when released from a novel site.

Acknowledgments

I thank the organizers of the IV All-Russian Conference with Foreign Partners (FISH BEHAVIOUR) for their invitation to participate. This study was supported by PSC-CUNY intramural grants to PM and a fellowship to AGW from the National Center for Research Resources (NIH-NCRR-RCMI) (# RR003037).

References cited

Benhamou, S. 1996: No evidence for cognitive mapping in rats. *Anim. Behav.* **52**, 201–212.

Bleckmann, H. 1993: Role of the lateral line in fish behavior. In: *Behaviour of Teleost Fishes*, 2nd ed. (Pitcher, T. J., ed). Chapman and Hall, London, pp. 201–246.

Bullock, T. H., Hopkins, C. D., Popper, A. N. & Fay, R. R. 2005 (eds). *Electroreception*. Springer, New York.

Cain, P. & Malwal, S. 2002: Landmark use and development of navigation behavior in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii* (Mormyridae; Teleostei). *J. Exp. Biol.* **205**, 3915–3923.

Collett, M., Collett, T. S., Chameron, S. & Wehner, R. 2003: Do familiar landmarks reset the global path integration system of desert ants? *J. Exp. Biol.* **206**, 877–882.

Dailey, D. D. & Braun, C. B. 2009: The detection of pressure fluctuations: sonic audition is the dominant mode of dipole-source detection in goldfish (*Carassius auratus*). *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.* **35**, 212–223.

Khait, V., Tahiraj, E., Seemungal, N., Breakstone, S. & Moller, P. 2009: Group cohesion in juvenile weakly electric fish (Mormyridae). *J. Fish Biol.* **74**, 490–512.

Ladich, F., Collin, S. P., Moller, P. & Kapoor, B. G. 2006: *Communication in Fishes*. Science Publishers Inc., Enfield, NH.

Moller, P. 1995: *Electric Fishes: History and Behavior*. Chapman and Hall, London.

Moller, P., Serrier, J., Belbenoit, P. & Push, S. 1979: Notes on ethology and ecology of the Swashi River mormyrids (Lake Kainji, Nigeria). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **4**, 357–368.



O'Keefe, J. & Nadel, L. 1978: The Hippocampus as a Cognitive Map. Clarendon Press. Oxford.

Rojas, R. & Moller, P. 2002: Multisensory contributions to the shelter-seeking behavior of a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii* Günther (Mormyridae Teleostei): The role of vision, and the passive and active electrosenses. *Brain, Behav. Evol.* **59**, 211–221.

Toerring, M.-J. & Moller, P. 1984: Locomotor and electric displays associated with electrolocation during exploratory behavior in mormyrid fish. *Behav. Brain Res.* **12**, 291–306.

Tolman, E. C. 1948: Cognitive maps in rats and men. *Psychol. Rev.* **55**, 189–208.

Zar, J. H. 1999: Biostatistical Analysis. 4th edn. Prentice-Hall, Inc. Upper Saddle River, New Jersey

Обсуждение

В этом исследовании мы показали, как слабо электрические рыбы, *Mormyrus rume proboscirostris*, находят путь через сложный лабиринт в поисках убежища, а также помнят эту траекторию, когда их выпускают со знакомой, или с незнакомой стартовой позиции. В отличие от предыдущих лабиринтных задач обучения, на стадии тестирования, рыбы обнаруживали пустую площадку, лишённую признаков лабиринта используемых на стадии обучения. Когда рыбы были обучены и тестированы в присутствии электрического плана, состоящего из массива ориентиров отличавшихся электрическими характеристиками, они реагировали на эти внешние сигналы. В противоположность этому, когда рыбы были обучены и тестированы в присутствии визуальных ориентиров, они игнорировали эти сигналы и следовали по запомненному локомоторному алгоритму, частично следя маршруту со знакомой стартовой позиции, и выбирая траекторию сходную с интеграцией маршрута, когда их выпускали с нового места.



РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ НА АКВАТОРИИ РУСЛОВЫХ ЯМ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ (Р. ИРТЫШ)

А.Д. Мочек, Э.С. Борисенко, Д.С. Павлов

Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, amochek@yandex.ru

Континентальные водотоки играют в жизни большинства рыб роль транспортных магистралей, по которым происходят их миграции, дрейф икры и личинок, перенос трофических ресурсов (Welcomme, 1985). Миграции рыб по руслу реки носят не постоянный характер, а чередуются остановками и концентрацией на участках с минимальным течением – резкий поворот русла, бороздины, ямы (Мартинсен, 1937; 1940; Павлов, 1979). Биологическая трактовка причин и закономерностей формирования скоплений рыб в русле реки имеет важное теоретическое и практическое значение. Так, до последнего времени широко известные факты концентрации рыб на русловых ямах традиционно интерпретировались в рамках зимовальной функции этих образований (Никольский, 1963; Иоганzen, 1972). Последующие исследования на р. Иртыш позволили подойти к пониманию биологического значения русловых ям в более широком аспекте, выявить состав и основные черты распределения рыбного населения на акватории русловых ям, а также сопредельных водоемов (Pavlov et. all., 2006; 2008).

Распределение рыб является континуальным процессом разномасштабного перемещения особей во времени и пространстве (Павлов, Мочек, 2009). В настоящем исследовании распределение понимается как пространственно-временной процесс освоения рыбами биологических ресурсов русловой ямы. Изучены 14 русловых ям на протяжении 400 км Иртыша от устья р. Тобол до устья р. Конда. Наиболее детальные исследования проведены на крупнейшей русловой яме Иртыша – Горнослинкинской (рис. 1а, б). Рыбное население Иртыша в районе работ включает: *Acipenseridae* – стерлядь (*Acipenser ruthenus* L.); *Coregonidae* – муксун (*Coregonus muksun* (Pallas)), нельма (*Stenodus leucichthys* (Guldenstadt)); *Cyprinidae* – плотва (*Rutilus rutilus* L.), язь (*Leuciscus idus* L.), елец (*Leuciscus leuciscus* L.), лещ (*Abramis brama* L.), золотой карась (*Carassius carassius* L., серебряный карась (*Carassius auratus* L.); *Percidae* – окунь (*Perca fluviatilis* L.), ерш (*Gymnocephalus cernuus* L.), судак (*Stizostedion lucioperca* L.); *Esocidae* – щука (*Esox lucius* L.); *Gadidae* – налим (*Lota lota* L.).

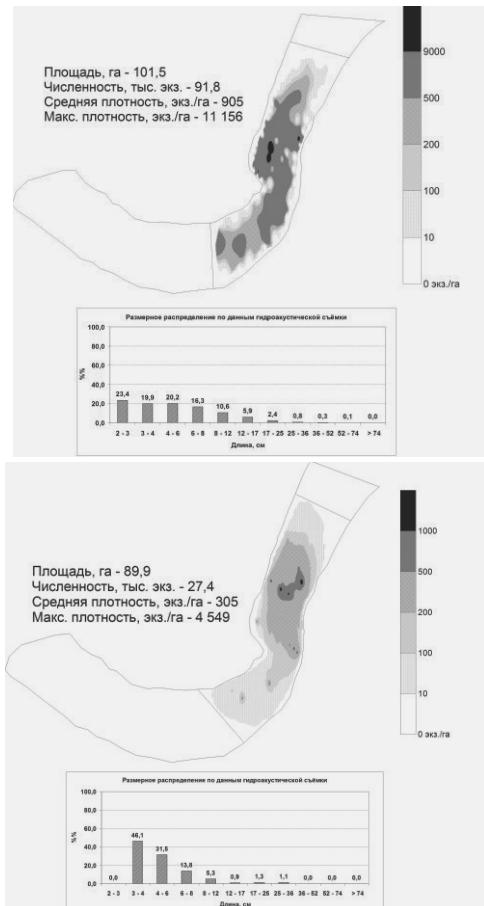
Основным инструментом исследований послужили научно-исследовательские гидроакустические комплексы: «AsCor», для проведения гидроакустических съемок; «NetCor» для прослеживания хода рыб в водотоках. Комплексы включали двухчастотный научно-исследователь-



ский эхолот и сканирующий гидролокатор; внешнее устройство ввода вывода данных Е-440 с частотой аналого-цифрового преобразования от 40 кГц до 400 кГц и разрядностью преобразования 14 бит; встроенный спутниковый навигационный приемник системы GPS; программное обеспечение управления системой и сбора данных совместимо с ОС Windows XP. Комплексы предназначены для оценки численности, плотности и расположения на акватории скоплений рыб, определения их размеров. Кроме того, оригинальный алгоритм анализа отраженных гидроакустических сигналов, разработанный одним из авторов, позволил впервые реализовать задачу гидроакустической идентификации рыб на уровне семейств.

Гидроакустические съемки и обловы акватории Горнослинкинской русловой ямы выявили огромные по численности скопления мелких рыб, главным образом *Cyprinidae*, в начале июля – т.е. в период резкого схода воды с залитой весной поймы и, соответственно, массового ската молоди из временных водоемов. Именно в этот период плотности рыб на некоторых участках рассматриваемой акватории достигали наиболее высоких значений – до 10 тыс. экз./га, причем основу скоплений составляла молодь рыб, длина тела которых не превышала несколько сантиметров. На участках Иртыша, примыкающих к русловой яме, как ниже, так и выше по течению, состав рыбного населения был аналогичным – т.е. контрастно преобладали мелкоразмерные фоновые рыбы. Распределение по акватории здесь, так же, как и на яме, носило выраженный «пятнистый» характер, но плотность скоплений рыб при этом не превышала 2 тыс. экз./га. По нашим наблюдениям, скопления рыб на русловых ямах существуют постоянно, однако, в суточном и сезонном аспектах, существенно меняется их местоположение, численность, плотность и состав.

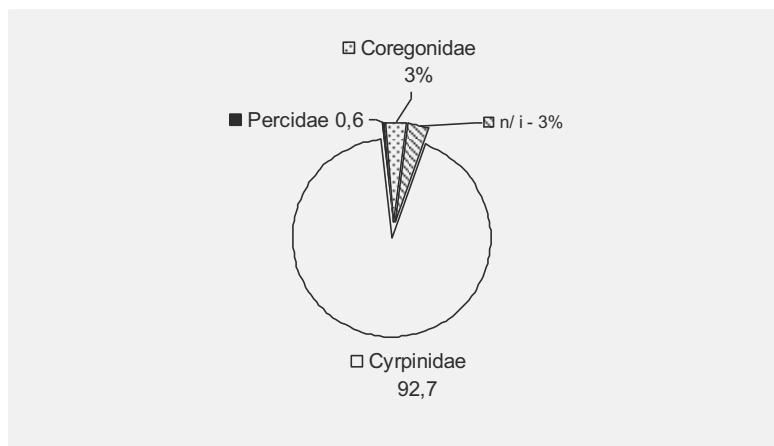
Ночные скопления отличаются от дневных большей численностью и преимущественной концентрацией на глубинных участках русловых ям. Кроме того, в темное время суток активизируются двигательная активность крупных рыб, которые перемещаются на открытые участки водоема. На русловых ямах происходят суточные вертикальные миграции рыб. Так, молодь карповых, составляющих очевидное большинство скоплений в пределах верхних горизонтов водной толщи (рис.2а), совершает вертикальные перемещения: с наступлением ночи поднимаются в вышележащие слои воды и к поверхности, а утром происходит их обратное перемещение.



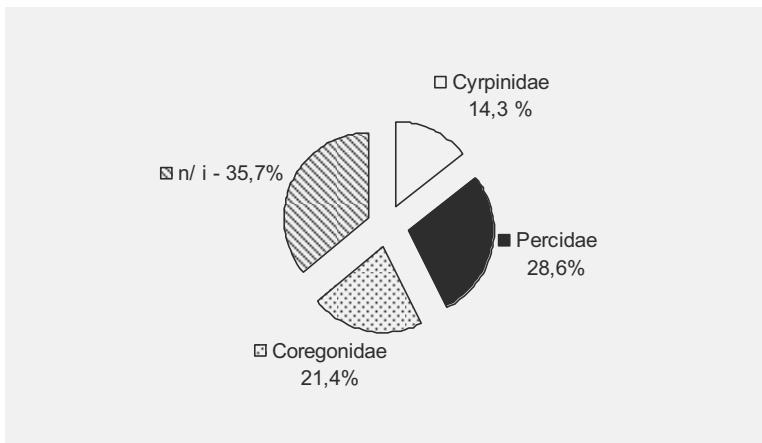
а) лето

б) осень

Рис. 1. Планшет распределения и гистограмма размерного состава рыб на Горнослинкинской русловой яме.



а). горизонт 0–5 м



б). горизонт 30–35 м

Рис. 2. Размещение рыб различных семейств по вертикальным горизонтам

Вертикальные миграции малоразмерных рыб на акватории русловой ямы имеют приспособительное значение. Днем, в поверхностных горизонтах водной толщи успешно охотятся крупные рыбы и рыбоядные птицы, однако в это время молодь располагается на глубине. Ночью мелкие рыбы в меньшей степени уязвимы для хищников – именно в это время происходит их подъем к поверхности. Рыбы всех семейств, имеющие



крупные размеры тела, предпочитают срединные и придонные горизонты водной толщи. Вертикальное размещение большинства окуневых всех линейных размеров приурочено к срединным горизонтам, а средние по длине тела и крупные сиговые располагаются, преимущественно, на больших глубинах. На максимальных глубинах, непосредственно у дна, основу рыбного населения составляют крупные сиговые и, вероятно, осетровые – стерлядь. Здесь же встречается налим (тресковые) и крупные экземпляры щук (щуковые).

В течение всего летне-осеннего сезона на ямах сохраняются мощные концентрации молоди. Естественно, что за несколько летне-осенних месяцев размерный ряд рыб меняется за счет роста сеголетков и подхода на зимовку крупных половозрелых рыб. Одновременно происходит ощущаемое снижение плотности скоплений вследствие гибели и выноса течением на нижележащие участки реки большого количества молоди. Концентрация молоди на акватории ямы сохранялась всю зиму, вплоть до начала марта – даже в это время относительно мелкие рыбы доминируют здесь по численности. Вместе с тем, с наступлением зимы на глубоководной акватории концентрируется большое число крупноразмерных рыб, включая хищников – судака, налима, нельму. Именно эти рыбы определили значительное увеличение плотности скоплений на яме в конце зимы, сравнительно с предзимьем.

В протоке Варпак, при высокой воде, концентрируется большое число рыб, причем их распределение носит агрегированный характер. Существенное биологическое значение для рыб имеет транспортная функция протоки Варпак (рис. 3). Перемещение рыб вниз по течению – скат молоди из Варпака, был наиболее интенсивен в сумеречно-ночное время. Ночью, суммарно за весь период наблюдений, в Иртыш скатилось более 2 тысяч рыб, а вверх, на пойму, в темноте прошло менее 300 особей. Нарастание численности покатной молоди имело место с наступлением ночи – с 23 до 24 часов местного времени, а резкое уменьшение числа скатывающейся молоди наблюдалось ранним утром – с 4 до 5 часов. Днем из протоки Варпак в Иртыш скатывалось, относительно равномерно, небольшое количество молоди. Ход рыб в обратном направлении, против течения, из Иртыша в Варпак, т.е. на акваторию поймы, носил в течение суток равномерный характер. Абсолютное большинство рыб, перемещавшихся по Варпаку, было представлено ранней молодью, с линейными размерами от 2 до 8 см. Всего за время наших наблюдений из пойменных акваторий по Варпаку в Иртыш скатилось 3838 рыб, а поднялось из Иртыша по пойменной протоке Варпак 2445 рыб.

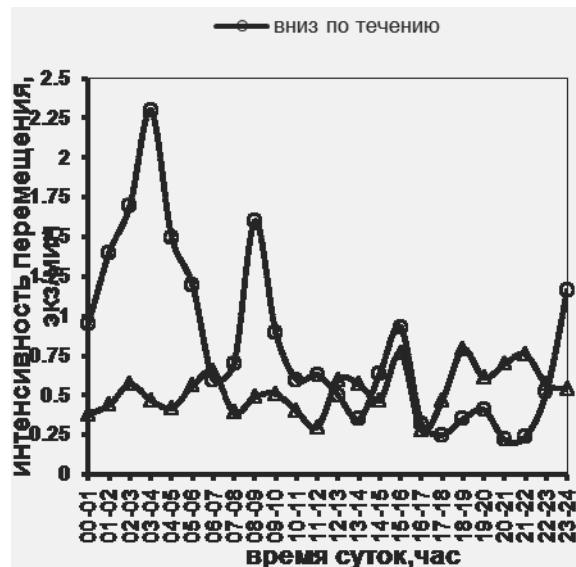


Рис. 3. Суточные перемещения рыб в пойменной протоке Варпак.

Русловая яма и акватория поймы – протоки и озера, представляют собой целостный экологический комплекс, в границах которого формируется динамичное сообщество рыб, происходят их закономерные суточные и сезонные перемещения. Пойменные протоки во время половодья играют двуединую роль для многих рыб – во-первых, этот водоток является важнейшим путем их перемещения из основного водотока на обширные пойменные акватории и обратно; – во-вторых, непосредственно в протоке длительное время обитает большое число рыб разных видов, возраста и размера.

Исследования распределение рыб в пределах пойменно-речевого комплекса на р. Иртыш позволили выявить особенности и приспособительное значение этого динамичного процесса, дать количественную характеристику размещения рыб на акватории, выявить суточную и сезонную ритмику их горизонтальных и вертикальных перемещений.

Литература

Иоганzen Б.Г. // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск. Наука. 1972. С. 270–291.

Мартинсен Ю.В. Движение рыб в реке. // Рыбное хозяйство. 1937. № 2. С. 27-30



Мартинсен Ю.В. Влияние течений на поведение рыб. // Рыбное хозяйство. 1940. № 12. С. 23–27.

Никольский Г.В. Экология рыб. М. Высшая школа. 1963. 368 с.

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

Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S., A.I. Degtev, E.A. Degtev, R.R. Shakirov. Biological Significance of the Gornoslinkinskaya Riverbed Depression in the Irtysh // Journal of Ichthyology; Vol. 46, Suppl. 2. 2006. P. S125-S133.

Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S., A.I. Degtev, E.A. Degtev. Comparative analysis of fish aggregation in channel depression of the Irtish // Journal of Ichthyology; 2008. Vol. 48, № 11. Pp. 919–936.

Welcomme, R.L. River fisheries. Rome: FAO Fish. Tech. Pap. (262). 1985.



О ДРЕЙФЕ ИКРЫ CLUPEIFORMES В Р. КРАСНОЙ (ВЬЕТНАМ)

Нездолий В. К., Фам Хонг Фыонг, Нгуен Куок Khanь

Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский
и технологический центр, Москва-Ханой, nezdoly@rambler.ru

Исследования особенностей покатной миграции (дрейф, скат, downstream migration) икры и молоди рыб в условиях наблюдаемого мощного прессинга антропогенного фактора на тропическую водную экосистему р.Красной имеют большую фундаментальную и прикладную ценность в связи с отмечаемыми последствиями этого влияния–критическим снижением численности популяций отдельных видов рыб. Материалы настоящего сообщения посвящены результатам первых исследований особенностей дрейфа икры Clupeiformes в р. Красной, с целью использования их при организации водного заповедника по сохранению исчезающих видов рыб и прежде всего таких «краснокнижных» проходных видов сельдевых, как *Clupanodon thrissa* (Linnaeus, 1758)–«ка-мой», вьет. и *Tenuilosa reevesii* (Richardson, 1846)–«ка-чай», вьет.

Исследования проводились в период начала сезона муссонных дождей, с 28 апреля по 12 мая 2009 г. В качестве методики использовалась пассивная система ихтиопланкtonных сетей (устье 0.2 м², сито № 13), которая позволяла в круглосуточном режиме вести одновременный лов мигрантов у поверхности, в толще и у дна речного потока. Работы проводились в нижнем течении реки, на 6 станциях (глубина 8–10 м), в 65–250 км от Южно-Китайского моря.

Установлено, что среди покатников наибольшую численность составляла пелагическая икра Clupeiformes–62.7%. Её концентрация в пробах достигала 350 экз/100м³, а в среднем за сутки–57, 2 экз/100м³. Икра имела диаметр 0.8–1.2 мм и находилась на стадиях «дробление–выклев». Учитывая, что в это время, на месте наших работ в уловах рыбаков встречались только представители одного вида сельдеобразных, а также–стадии зрелости гонад (5–6) считаем, что дрейфующая икра принадлежала–*Clupanodon thrissa* (Linnaeus, 1758).

Выявлена чрезвычайно высокая изменчивость концентрации икры по времени суток, длине реки и горизонтам глубин. В течении суток дрейф икры проходил на одних участках реки больше в ночные часы, на других – в утренние. В среднем, по периодам суток «День–Ночь» скат икры отмечался преимущественно ночью (85%). По горизонтам глубин икра скатывалась в основном в верхних слоях–57–63%. На исследованном русле икра отмечалась только на нижнем 200 км участке реки: от г. Шонтай (Son Tay) до Южно-Китайского моря.

Анализ характера распределения дрейфующей икры Clupeiformes, её возраста и средней скорости течения позволяет предполагать, что наиболее мощные нерестилища *Clupanodon thrissa* расположены в провинциях Намдинь (Nam-Dinh) и Ханам (Ha-Nam), что в 60–120 км от моря. Приуроченность нерестилищ



к этой части русла очевидно связана с динамикой приливно-отливных явлений. В р. Красной обнаружены основные негативные факторы антропогенного происхождения, которые могут прямо или опосредованно влиять на численность популяций проходных сельдевых (плотины, водозаборы, земнаряды, загрязнения, судоходство, нерегулируемый промысел, электролов).

Таким образом, полученные материалы впервые для р. Красной показывают особенности суточной динамики, вертикального и продольного распределения дрейфующей икры сельдевых в начале сезона дождей. Вместе с результатами последующих исследований особенностей дрейфа ихтиопланктона в другие периоды года, эти данные составят один из важнейших биологических показателей, который необходимо учитывать при разработке рекомендаций по охране рыбных ресурсов региона и создании гидробиологического заповедника.



ОПРЕДЕЛЕНИЕ НАЧАЛА КОРМЛЕНИЯ ПРЕДЛИЧИНОК ОСЕТРОВЫХ РЫБ ПО ОСОБЕННОСТЯМ ИХ ПОВЕДЕНИЯ

С.О. Некрасова, Л.М. Васильева

Астраханский государственный университет,
Астрахань, Россия, tatafish@bk.ru, noco@aspu.ru

Усовершенствование биотехники выращивания осетровых рыб предполагает повышение эффективности рыбоводного процесса, уменьшение себестоимости производства рыбы, инновационным подходам к методам определения начала производственных процессов.

По традиционной методике выращивания осетровых (Методика..., 1994), отсутствие у 20% исследованных особей меланиновая пробка свидетельствует о начале кормления (44 стадия развития, начало IV этапа (периодизация развития представлена по Т.А. Детлаф и др. (1981), этапы развития по Р.П. Ходоревской и др., (2007)) (рис.1)). «Действительно, в норме процесс выбрасывания пигментных пробок почти совпадает по времени с переходом предличинок к активному питанию и может служить хорошим ориентиром. Однако необходимо иметь в виду, что при неблагоприятных условиях развития предличинок выброс пигментных пробок может происходить преждевременно» (Детлаф и др., 1981). Определение стадии развития требует фиксации предличинок, профессионального определения стадии развития организма гидробионта, достаточно длительного времени для проведения вышеперечисленных действий.

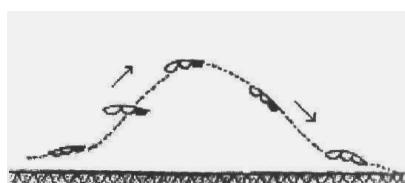
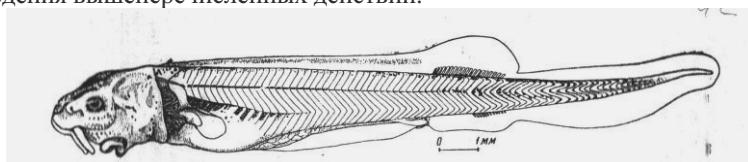


Рис. 1. Предличинка севрюги (Драгомиров, 1953) на 44 стадии развития и её траектория движения на данной стадии (Ходоревская, 2007)



Наши исследования (Некрасова, 2006; Некрасова, Васильева, 2010) доказали эффективность внесения кормов на более ранней стадии развития (40 стадия развития, начало III этапа (рис.2)) и показали, что увеличение информационности среды на ранних стадиях развития ускоряет и синхронизирует развитие гидробионтов. Для определения данного момента необходимо следить за поведением особей в толще воды. Прекращение миграционного поведения («свечек») служит началом для внесения кормов. Раннее внесение кормов в настоящее время применяется на производстве. Однако, как показала практика, при промышленном выращивании не целесообразно наблюдение за отдельно прижизненно взятыми предличинками, наблюдение ведут за всей массой рыбы. Корректируют внесение кормов, по-прежнему фиксируя гидробионтов. В основном главным поведенческим фактором является роение осетровых рыб. Поэтому корма начинают вносить во время роения. Это улучшает рыбоводно-биологические показатели выращивания, но не является оптимальным для развития организма гидробионтов. Тем более что у предличинок севрюги отсутствует ярко выраженное роение, что затрудняет определение начала внесения кормов.

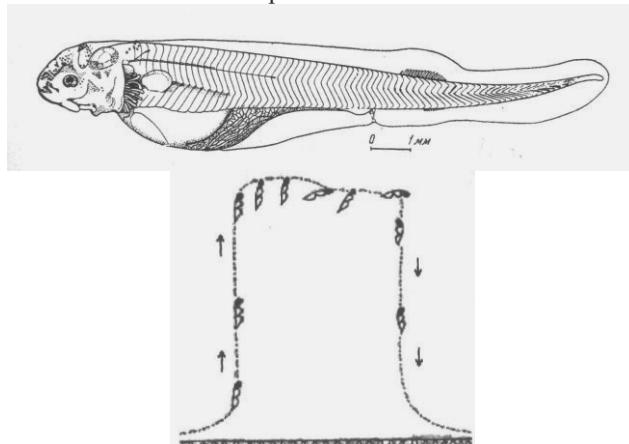


Рис. 2. Предличинка севрюги (Драгомиров, 1953) на 40 стадии развития и её траектория движения на данной стадии (Ходоревская, 2007)

Целью данных исследований является определение начала кормления по особенностям поведения всей группы особей, находящейся в ёмкости для выращивания.

Объект исследования – предличинки севрюги (*Acipenser Stellatus Pallas*), единовременно полученные в традиционные сроки при естественной температуре воды. После вылупления гидробионты были помещены в



пластиковые бассейны размером $1.0 \times 1.0 \times 0.4$ м. Наблюдения за поведением проводили непосредственно в бассейнах. Регистрацию поведения («рябь» на воде, образовывающаяся в следствии соприкосновении предличинок с поверхностью) проводили три раза в сутки—в 7, 13 и 19 часов. Полученные результаты были усреднены по трём вариантам.

Общее количество выдерживаемых рыб составило 2.5 тыс. экз.

В ходе исследований установлено, что с 36 до 39 стадии развития поверхность воды в бассейнах остаётся практически спокойной. На 36 стадии развития предличинки севрюги поднимаются и пассивно опускаются строго вертикально. Опускаясь вниз, достигают дна, некоторое время лежат на нем. У поверхности не задерживаются.

Поведение исследуемых объектов на 37, 38 практически одинаковое. Всплытие происходит по спирали, наибольший диаметр спирали наблюдается в начале подъема. Прикоснувшись ко дну, тотчас же всплывают вверх, не всегда при этом касаясь поверхности. Длительность периода покоя на дне минимальна.

Гидробионты на 39 стадии развития в толще делают круги, плавно меняют горизонты. Соприкасаясь с дном, отскакивают от него, как мячик. Опускаются всегда вертикально, редко под наклоном. Поднимается по-разному. Плавают в толще, меняя горизонты.

С 40 до 45 стадии развития на поверхности ёмкостей появляется «рябь» от соприкосновения с ней севрюги. Поведение предличинок на 40 стадии характеризуется задержкой у поверхности воды, перемещением в разных направлениях. Они опускаются в придонные слои, но не на дно. Скорость у поверхности выше, чем у дна. Делают круги у поверхности и в толще.

На 41 стадии развития начинаются S-образные движения у поверхности. Предличинки резко изгибаются, доставая концом хвоста голову. У поверхности круги продолжаются. Опускаются на дно медленно, поднимаются быстро, иногда лежат на дне плавно шевелясь.

Поведение гидробионтов на 42 и 43 стадии развития практически одинаковое. Предличинки редко «зависают» (активное движение хвостом на одном месте) у поверхности в основном замирают (движения хвоста не заметно, движутся грудные плавники). На дне лежат змеевидно изгибаясь. Круги у поверхности продолжаются, диаметр от 2 до 10 см. Резко меняют скорости и направления движения. Ранее (Некрасова, 2005) было отмечено, что именно на данных стадиях развития севрюга начинает реагировать на присутствие корма, концентрируясь в местах его внесения.

Различия в поведении на 44 и 45 стадии развития заключается в горизонте, на котором в основном плавают особи. С возрастом предличинки основное время проводят в толще на горизонте 1–3 см от дна. Однако круги в толще и у поверхности продолжаются.



После завершения 45 стадии развития соприкосновение с поверхностью воды уменьшается, «крябь» практически исчезает, севрюга переходит на активное питание.

Таким образом, внесение кормов на ранних стадиях развития осетровых рыб необходимо осуществлять до роения, т.е. в начале образования «ряби» на поверхности воды в ёмкостях для выдерживания.

Результатом работы является отказ от фиксации осетровых в производственных условиях для определения стадии развития, что позволит упростить определение начала кормления. Это, во-первых, необходимо для малых предприятий, которые не могут позволить потерю даже незначительного количества посадочного материала, во-вторых, уменьшит стрессованность рыбы и трудоемкость выращивания.

Литература

Детлаф Т.А., Гинзбург А.С., Шмальгаузен О.И. Развитие осетровых рыб. М.: Наука, 1981. 224 с.

Драгомиров Н.И. Развитие личинки севрюги в период желточного питания // Работы по экологической морфологии рыб. Тр. ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцева, 1953. вып.10. – С. 244–263.

Методические рекомендации по проведению этапа перевода на экзогенное питание предличинок осетровых на рыбоводных заводах, Комитет Российской Федерации по рыболовству, С.-П.: Главрыбвод, 1994. – 35с.

Некрасова С.О. Поведение предличинок веслоноса *Polyodon spathula* и севрюги *Acipenser stellatus* в отрезке онтогенеза от выплания до перехода на внешнее питание // Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции. 1–4 ноября 2005 г., Борок, –М: АКВАРОС, 2005. – с. 364–369.

Некрасова С.О. Повышение эффективности выращивания молоди севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) и веслоноса (*Polyodon spathula* Walbaum) на основе особенностей их поведения в раннем онтогенезе. Автореф. на соиск. ученой степени к.б.н. – Астрахань: АГТУ, 2006. – 24с.

Некрасова С.О., Васильева Л.М. Совершенствование кормления осетровых рыб на ранних этапах развития / Человек и животные / материалы V Международной научно-практической конференции. – Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет», 2010. – С. 163–165.

Ходоревская Р.П., Рубан Г. И., Павлов Д.С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007.–242с.



АСИММЕТРИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ РЫБ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

В.А. Непомнящих, Е.И. Извеков

Учреждение Российской академии наук Институт биологии
внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия,
perom@ibiw.yaroslavl.ru; eiizvekov@gmail.com

Поведенческим реакциям животных часто свойственна билатеральная асимметрия: предпочтение поворачивать вправо или, наоборот, влево при выполнении той или иной задачи. У рыб систематические исследования поведенческой асимметрии начались в 90-х годах. В течение последних пяти лет исследования проводились особенно активно и мы попытаемся обобщить результаты, полученные за этот период.

Каким реакциям рыб свойственна асимметрия? Рыбам, как и другим позвоночным, свойственны два типа асимметрии: моторная и когнитивная. Моторная асимметрия связана с асимметрией эффекторов: мускулатуры и моторных нейронов. Например, предпочтение поворачивать влево или вправо у золотых рыбок *Carassius auratus* (Cyprinidae) можно объяснить различием в размерах и активности правого и левого маутнеровских нейронов (Мошков и др., 2009). Возможно, что предпочтение изгибаться в определенную сторону при реакции избегания, свойственное рыбам многих видов (Извеков, Непомнящих, 2008; 2010; Lippolis et al., 2009), также вызвано асимметрией маутнеровских нейронов.

Когнитивная асимметрия связана с преимущественным использованием сенсорных органов на одной, левой или правой, стороне тела. Наиболее известна у рыб асимметрия использования глаз. При встрече с незнакомым объектом, а также с особью своего вида или хищником, рыбы поворачиваются к ним преимущественно одним, правым или левым глазом (Dadda et al., 2010). Аналогичная асимметрия наблюдается, когда самцы сиамской бойцовой рыбы *Betta splendens* (Osphronemidae) следят за соперником (Takeuchi et al., 2009). При слежении за объектами, имеющими разный смысл для рыбы, могут использоваться глаза на разных сторонах головы. Например, некоторые рыбы предпочитают следить за пищей одним глазом, а за другой особью – противоположным (Dadda, Bisazza, 2006b). Зрительную асимметрию связывают с тем, что зрительные анализаторы в левой и правой половинах мозга специализированы для анализа объектов разного типа (там же).

От каких факторов зависит проявление асимметрии? Было показано, что у рыб зрительная асимметрия наследуется. Поэтому она может быть противоположной или вовсе отсутствовать у разных генетических линий (Bisazza et al, 2005) и разных природных популяций (Brown et al.,



2007). Кроме того, на формирование асимметрии влияют эпигенетические факторы, действующие на организм в ходе онтогенеза. Так, у *Brachydanio rerio* (Cyprinidae) зрительные асимметрии отсутствуют у тех особей, эмбрионы которых развивались в темноте (Andrew et al., 2009). У золотых рыбок уже сформировавшаяся асимметрия поворотов может изменяться при длительной зрительной (Штанчев и др., 2007; Мошков и др., 2009) и вестибулярной стимуляции (Михайлова и др., 2005), причем одновременно изменяются и размеры маутнеровских нейронов, определяющих эту асимметрию.

Асимметрия может изменяться или исчезать в результате привыкания к условиям эксперимента. Как уже отмечалось выше, рыбы чаще следят определенным глазом за новыми объектами, но эта асимметрия может исчезать или даже становиться противоположной по мере привыкания к объекту (см. обзор: Непомнящих, Извеков, 2007). В наших экспериментах со стерлядью *Acipenser ruthenus* (Acipenseridae) и сенегальским многогорем *Polypterus senegalus* (Polypteridae) одни особи проявляли тенденцию двигаться вдоль стенки кольцевого коридора по часовой стрелке, а другие – против неё. Однако эта асимметрия сохранялась чаще всего только в течение первых минут эксперимента, а затем могла исчезнуть или смениться на противоположную (неопубликованные данные).

Связана ли асимметрия реакций особи с другими свойствами её поведения? Более агрессивным самцам *Archocentrus nigrofasciatus* (Cichlidae) свойственна более выраженная зрительная асимметрия. У самок наблюдается обратное соотношение между агрессивностью и асимметрией (Reddon, Hurd, 2008). Показано также, что величина асимметрии особи может коррелировать с её смелостью: готовностью покинуть убежище и исследовать аквариум (Reddon, Hurd, 2009). Аналогичным образом, исследовательская активность *B. rerio* оказывается тем выше, чем сильнее выражена зрительная асимметрия особи (Dadda et al., 2010). Причинно-следственные связи между асимметрией и другими свойствами поведения в работах этих авторов остались невыясненными. Возможно, корреляции асимметрии с агрессивностью и исследовательской активностью вызваны неизвестным общим фактором, влияющим на эти свойства.

Какое адаптивное значение имеет для рыб поведенческая асимметрия? Некоторые данные указывают на то, что у стайных видов рыб направление зрительной асимметрии (поворот к объекту определенным глазом) совпадает у большинства особей, тогда как у одиночных видов такая групповая асимметрия наблюдается реже. Предполагается, что групповая асимметрия свойственна преимущественно стайным видам потому, что она помогает координировать движение особей в стае (см. обзор: Непомнящих, Извеков, 2007).



У пецилиевых *Girardinus falcatus* особи с хорошо выраженной асимметрией обхода барьера быстрее поедают пищу в присутствии хищника, чем особи со слабой асимметрией. Причина заключается в том, что «асимметричные» особи одновременно следят за пищей одним глазом, а за хищником – другим. Особи со слабо выраженной асимметрией ведут себя иначе: они часто поворачиваются к хищнику и пищут то одним, то другим глазом, что отвлекает их от питания (Dadda, Bisazza, 2006a). Такая же связь между асимметрией и питанием наблюдается у самок *G. falcatus* в присутствии ухаживающих за ними самцов: «асимметричные» самки кормятся быстрее (Dadda, Bisazza, 2006b).

Имеются данные о том, что у рыб асимметрия простых двигательных реакций может отражаться и на сложных когнитивных функциях. *G. falcatus* ориентируется в аквариуме по глобальным геометрическим признакам пространства, таким как форма аквариума, а также по «негеометрическим» признакам, например, по цвету объектов в нем. Устранение привычных негеометрических признаков приводит к нарушению ориентации, но она постепенно восстанавливается, уже на основе использования геометрических признаков. Восстановление происходит быстрее у особей с хорошо выраженной зрительной асимметрией. Более выраженной асимметрии соответствует большая специализация анализаторов в противоположных полушариях мозга. Возможно что эта специализация способствует ускорению обработки сигналов, что, в свою очередь, помогает быстрой адаптации к изменениям внешней среды (Sovrano et al., 2005).

Данные об адаптивных функциях асимметрии бывают противоречивыми. Так, особи *Brachyraphis episopi* (Poeciliidae) из природных местообитаний с высокой численностью хищников демонстрируют более сильную зрительную асимметрию, чем особи из менее опасных местообитаний. Эти различия можно было бы объяснить тем, что асимметрия способствует избеганию хищника (Brown et al, 2007). С другой стороны, было экспериментально показано, что у другого вида, *G. falcatus*, скорость избегания хищника, оказавшегося в поле зрения рыбы, не зависит от величины её зрительной асимметрии (Agrillo et al., 2009).

Наконец, асимметрия может и мешать адаптивному поведению. Особям *G. falcatus* с сильно выраженной зрительной асимметрией труднее научиться выбирать в ряду объектов тот, который расположен посередине, так как им мешает склонность обращать внимание на объекты слева или справа. Эти же рыбы чаще ошибаются, если надо присоединиться к одной из двух стай особей своего вида: они выбирают менее многочисленную стаю, если она находится в поле зрения доминирующего глаза (Dadda et al., 2009).



Заключение. К настоящему времени поведенческая асимметрия обнаружена в той или иной форме у представителей всех таксономических групп рыб, исследованных к настоящему времени: от осетровых до двоякодышащих. Широкое распространение этой асимметрии заставляет предположить, что она важна для поведенческой адаптации, однако прямые доказательства этого немногочисленны, противоречивы и получены только для нескольких видов рыб. На наш взгляд, более детальное изучение возможной адаптивной роли разных форм поведенческой асимметрии рыб существенно для понимания организации их поведения в целом и может стать перспективным направлением исследований.

Список литературы

Извеков Е.И., Непомнящих В.А. Асимметрия начальной стадии реакции избегания у плотвы (*Rutilus rutilus*) при воздействии переменным электрическим током // Известия РАН. Серия биологическая. 2008. № 1. С. 39–45.

Извеков Е. И., Непомнящих В. А. Сравнение двух видов функциональной асимметрии у плотвы *Rutilus rutilus* (Teleostei: Cyprinidae) // Ж. эволюционной биохим. физиол. 2010. Т. 46. № 1. С. 59–65.

Михайлова Г.З., Тиракс Н.Р., Григорьева Е.Е., Мошков Д.А. 2005. Исследование изменчивости моторной асимметрии золотой рыбки при адаптации к утомительной вестибулярной стимуляции // Нейрофизиология. Т. 37. С. 432–442.

Мошков Д.А., Михайлова Г.З., Штанчаев Р.Ш., Цаплина Н.Ю. Стабилизация структуры маутнеровских нейронов при адаптации золотой рыбки к контралатеральной оптокинетической стимуляции // Морфология. 2009. Т. 135. С. 22–26.

Непомнящих В. А., Извеков Е. И. Асимметрия поведенческих реакций ко-стистых рыб: наследование, адаптивное значение и морфо-функциональные корреляты // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47. С. 827–836.

Штанчаев Р.Ш., Михайлова Г.З., Дектярева Н.Ю., Коканова Н.А., Мошков Д.А. Изменения центрального дендрита маутнеровского нейрона золотой рыбки под воздействием оптокинетической стимуляции // Морфология. 2007. Т.132. С. 29–34.

Agrillo C., Dadda M., Bisazza A. Escape behaviour elicited by a visual stimulus. A comparison between lateralised and non-lateralised female tominnows // Laterality. 2009. V. 14. P. 300–314.

Andrew R.J., Osorio D., Budaev S. Light during embryonic development modulates patterns of lateralization strongly and similarly in both zebrafish and chick // Phil. Trans. Royal. Soc. Ser. B. 2009. V. 364. P. 983–989.



Brown C., Western J., Braithwaite V.A. The influence of early experience on, and inheritance of, cerebral lateralization // *Anim. Behav.* 2007. V. 74. P. 231–238.

Bisazza A., Dadda M., Cantalupo C. Further evidence for mirror-reversed laterality in lines of fish selected for leftward or rightward turning when facing a predator model // *Behav. Brain Res.* 2005. V. 156. P. 165–171.

Dadda M., Bisazza A. Does brain asymmetry allow efficient performance of simultaneous tasks // *Anim. Behav.* 2006a. V. 72. P. 523–529.

Dadda M., Bisazza A. Lateralized female topminnows can forage and attend to a harassing male simultaneously // *Behav. Ecol.* 2006b. V. 17. P. 358–363.

Dadda M., Domenichini A., Piffer L., Argenton F., Bisazza A. Early differences in epithalamic left–right asymmetry influence lateralization and personality of adult zebrafish // *Behav. Brain Res.* 2010. V. 206. P. 208–215.

Dadda M., Zandona E., Agrillo C., Bisazza A. The costs of hemispheric specialization in a fish // *Proc. Royal. Soc. Ser. B.* 2009. V. 276. P. 4399–4407.

Lippolis G., Joss J.M.P., Rogers L.J. Australian lungfish (*Neoceratodus forsteri*): a missing link in the evolution of complementary side biases for predator avoidance and prey capture // *Brain, Behav. Evol.* 2009. V. 73. P. 295–303.

Reddon A.R., Hurd P.L. Aggression, sex and individual differences in cerebral lateralization in a cichlid fish // *Biol. Lett.* 2008. V. 4. P. 338–340.

Reddon A.R., Hurd P.L. Individual differences in cerebral lateralization are associated with shy–bold variation in the convict cichlid // *Anim. Behav.* 2009. V. 77. P. 189–193.

Sovrano V.A., Dadda M., Bisazza A. Lateralized fish perform better than nonlateralized fish in spatial reorientation tasks // *Behav. Brain Res.* 2005. V. 163. P. 122–127.

Takeuchi Y., Hori M., Myint O., Kohda M. Lateral bias of agonistic responses to mirror images and morphological asymmetry in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*) // *Behav. Brain Res.* 2010. V. 208. P. 106–111.



ТИПЫ ЭКОЛОГО-ПОВЕДЕНЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ И НАПРАВЛЕНИЯ НЕКТОНОГЕНЕЗА ЭУНЭКТОННЫХ ОКЕАНИЧЕСКИХ РЫБ

Ч.М. Нигматуллин

*Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии (АтлантНИРО), Калининград, Россия,
squid@atlant.baltnet.ru*

Некоторы – вершина прогрессивной эволюции нескольких групп морских животных, как с точки зрения морфофизиологической и групповой, так и экологической форм прогресса. Наиболее продвинутым в процессе нектогенеза и типичным представителем нектона является особый его класс – эунектон (Алеев, 1976). Он включает крупных собственно нектонных животных длиной более 20–30 см – кальмаров, акул, костистых рыб, пресмыкающихся и млекопитающих. Самые крупные и высокоподвижные эунектонные формы и их наибольшее разнообразие приурочены к океанской пелагиали, к верхним ее ярусам – эпи- и мезопелагиали, т.е. к экологически активной зоне океана. Основополагающие характеристики этого биотопа – трехмерность, огромные пространства и высокая степень пространственно-временной непредсказуемости формирования зон повышенной биологической продуктивности. Отчасти поэтому характерная особенность эунектеров – способность к достаточно длительному движению, в том числе против течения. Благодаря крупным размерам, подвижности, многообразию трофических связей, важности для промысла и внешней привлекательности эунектонные рыбы издавна привлекают внимание исследователей (обзоры: Кокшайский, 1974; Алеев, 1976; Несис, 1978; Парин, 1988 и др.). В частности выявлено, что характеристики их пищевого поведения, двигательной активности и энергетики взаимообусловлены. Как правило, особенности тактики питания рыб определяют характер их локомоторной активности, и эффективности использования пищи на конструктивные метаболические процессы (Кокшайский, 1974; Парин, 1988; Шульман, Урденко, 1989; Озернюк, 2006). Большие размеры рыб имеют ряд преимуществ: выход из-под пресса наиболее массовых хищников и освоение ресурсов больших пространств (Кокшайский, 1974; Алеев, 1976; Парин, 1988). Кроме того, с увеличением размеров рыб энергозатраты на плавание снижаются (Озернюк, 2006).

К настоящему времени изучены многие морфо-физиологические, гидродинамические, экологические и эволюционные аспекты биологии эунектонных рыб. Однако за пределами внимания исследователей осталось наличие у океанических хрящевых и костистых рыб двух независимых направлений нектогенеза. Цель данного сообщения – описание в первом



приближении этого феномена на основе собственных и литературных данных.

Среди эунектонных акул и костистых рыб по характеру двигательной активности и пищедобывающего поведения выделены две основные эколого-поведенческие группы и одна дополнительная – со смешанными характеристиками.

1. Малоактивные «пасущиеся» хищники-собиратели. Планктофаги-фильтраторы, формируют пищевой рацион за счет продолжительного «сбора» большого количества мелких планктонных и реже микронектонных животных. Ориентация на отдельных особей жертв отсутствует. Элиминация жертв не избирательная. В процессе питания потребляется вся масса потенциальных пищевых организмов попадающих в зону захвата ротового отверстия, и отфильтровывается в глотке при помощи специализированного сита из жаберных тычинок. Вследствие высокой доступности жертв и отсутствия необходимости при их поимке в повышенной двигательной активности, энергозатраты на добычу пищи относительно невелики. В целом малоподвижны, уровень активного метаболизма минимизирован. Однако костистые рыбы-планктофаги при опасности могут развивать высокие бросковые скорости, а летучие рыбы даже взлетать и некоторое время планировать над поверхностью воды.

Среди более 370 видов ныне живущих акул планктофагами являются три вида: китовая (*Rhiniodon typus*, длина до 20 м и масса до 34 т) гигантская (*Cetorhinus maximus*, до 15 м, масса более 4 т) и большеротая (*Megachasma pelagios*, до 5.5 м и 0.7 т). Китовая акула использует всасывающий фильтрующий механизм питания – засасывание значительного объема воды вместе с пищевыми организмами. В результате, в отличие от двух других видов акул-планктофагов, она потребляет не только планктон, но и мелких нектонных рыб и кальмаров. Для гигантской и большеротой акул характерен обычный механизм фильтрационного питания: оно происходит за счет пассивного потока воды через ее глотку вызванного движением акулы. Костистые эунектонные рыбы-планктофаги широко распространены и многочисленны, но их таксономическое разнообразие невелико. Это летучие рыбы (Exocoetidae, около 15 океанических видов), сайра (*Gololabis saira*) и макрелешушка (*Scorpaenox saurus*). Их длина не превышает 0.4–0.5 м. К этой же группе с определенной натяжкой можно отнести рыбу-луну *Mola mola* длиной до 3 м и массой до 2 т, но это скорее мегалопланктонная рыба нежели нектонная.

2. Высокоактивные нападающие хищники. Пищевой рацион формируют за счет немногих относительно крупных жертв. Обычно используют тактику хищника преследующего вдогон конкретную жертву, или реже используют элементы поведения скрывающихся хищников, мед-



ленно приближаясь к жертве на расстояние финального броска. В процессе преследования ориентируются на конкретных особей жертв, приоравливаясь к особенностям их поведения. Элиминация жертв избирательная. Пищевые спектры весьма широки, они включают относительно крупных активных микронектонных и нектонных рыб, кальмаров и креветок. Некоторые акулы поедают дельфинов, а белая акула успешно нападает на ластоногих и даже на молодых китов. Занимают экологические ниши высших хищников. На поиск жертв, как правило, необходима повышенная двигательная активность, а на их поимку—высокие бросковые скорости. Энергозатраты на добычу пищи и, соответственно, уровень активного метаболизма относительно велики.

Типичными представителями этого типа среди акул являются крупные (наибольшая длина 2–8 м) высокоактивные виды—белая (*Carcharodon carcharias* — длина до 8 м и масса до 3.4 т), тигровая (*Galeocerdo cuvieri*), мако (*Isurus oxyrinchus*), молоты (*Sphyraena*), лисьи акулы (*Alopias*), голубая (*Prionace glauca*) и длиннокрылая (*Carcharhinus longimanus*). Среди костистых рыб это в первую очередь высокоактивные скоростные меч-рыба (*Xiphias gladius*) и копьерылье рыбы (*Makaira*, *Tetrapturus*, *Istiophorus*). Наибольшие размеры этих рыб 3–5 м, а самая крупная особь синего марлина *Makaira mazara* длиной 5 м имела массу 906 кг. Сюда же относятся змеиная макрель (*Gempylus serpens*, длина до 1 м), большая корифена (*Coryphaena hippurus*, до 2 м), два вида алепизавров (*Alepisurus ferox*, *A. brevirostris*, до 0.9–2.1 м) и кинжалозубов (*Anotopterus pharao*, *A. nikparini*, до 0.9–1.3 м).

Спектр эколого-поведенческих типов океанических эукнетеров не ограничивается двумя выделенными типами. Имеется группа рыб, по ряду морфо-экологических признаков тяготеющая ко второму типу, но для ее представителей характерен выраженный оппортунизм в добыче пищи с использованием стратегий первого и второго типов.

3. Хищники-оппортунисты. Могут развивать высокие скорости. В зависимости от состояния кормовой базы используют первый или второй тип пищедобывания. В нижней эпипелагии и мезопелагии, в основном, ведут себя как пасущиеся хищники-собиратели, питающиеся преимущественно макропланктоном и микронектоном медленно проходя по слою ЗРС с широко открытым ртом и приоткрытыми жаберными крышками. Однако в ситуациях с высокой концентрацией относительно крупных нектонных жертв успешно используют тактику активного нападающего хищника. Среди акул благодаря далеко зашедшей специализации такие оппортунисты отсутствуют. Наиболее характерные представители этой группы — крупные тунцы, и в первую очередь обыкновенный (*Thun-*



nus thynnus), желтоперый (*T. albacares*), большеглазый (*T. obesus*) и длинноперый (*T. alalunga*) с наибольшей длиной тела 1.3–3 м.

Три выделенные группы соответствуют трем направлениям нектоногенеза – двум основным и дополнительной оппортунистической линии. Они базируются на использовании принципиально разных эколого-поведенческих стратегий. Нападающие хищники компенсируют значительные затраты на активный метаболизм большими потребляемыми объемами пищи включающими крупных высококалорийных жертв. У «пасущихся» хищников за счет относительно низких энергозатрат на активный метаболизм большая часть потребленной с пищей энергии идет на рост. Эффективность использования пищи на рост подвижных рыб в 3–9 раз меньше чем малоподвижных (Шульман, Урденко, 1989). Поэтому их можно условно обозначить соответственно как «малоактивный энергосберегающий» и «активный энергозатратный» типы жизненных стратегий.

Акулы имеют наибольшие размеры тела в обеих группах основных стратегий, как для каждой из двух групп, так и для рыб вообще. Более того, среди современных низших позвоночных китовая и гигантская акулы имеют максимальные размеры. Костистые рыбы смогли достигнуть крупных размеров (длина от 2–3 до 5 м) при использовании тактик нападающего хищника и оппортунизма. Но тактика «пасущегося» хищника не позволила океаническим костистым рыбам увеличить длину тела более 0.5 м. Возможно, это связано с тем, что летучие рыб и макрелешуковые типичные г-стратеги испытывающие значительный пресс разнообразных хищников в течение всего жизненного цикла. В отличие от них акулы – типичные К-стратеги, а ксифоидные рыбы и тунцы, сочетают признаки г-К-стратегий с преобладанием К-черт и с минимумом реальных врагов у полувзрослых и взрослых особей.

Такие же два основных эколого-поведенческих типа, имеются и у других групп океанических эунектеров, за исключением морских змей и чепрах. У кальмаров это альтернативные типы *Thysanoteuthidae* и *Ommastrephidae*, а у китообразных – *Mysticeti* и *Odontoceti* (Нигматуллин, 2009). Наличие этих типов эунектеров в разных филогенетически далеко отстоящих группах океанических животных есть частное отражение всеобщего феномена дифференцировки хищников на две основные группы: потребляющих мелких и крупных жертв. Наличие этих групп хищников характерно для самых различных групп хищных животных, обитающих почти во всех биомах, включая морские, пресноводные и наземные. Средние размеры их пищевых организмов отличаются на два порядка (Реттерс, 1983). Они, по-видимому, представляют два адаптивных пика, во многом аналогичных такому же модальному распределению животных по г и К демографическим признакам (Пианка, 1981).



Литература

Алеев Ю.Г. 1976. Нектон. Киев: Наукова Думка. – 391 с.

Кокшайский Н.В. 1974. Очерк биогидродинамической аэро- и гидродинамики (полет и плавание животных). М.: Наука. – 256 с.

Несис К.Н. 1978. Эволюционная история нектона. Журнал общей биологии, Т. 39, № 1. – С. 53–65.

Нигматуллин Ч.М. 2009. Два направления становления эунектона в эволюции кальмаров и других групп океанических эунектеров. Материалы Всероссийского совещания «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия» (Москва, 2–4 апреля 2009 г.). М.: Палеонтологический институт РАН. – С. 24–26.

Озернюк Н.Д. 2006. Экологическая энергетика животных. М.: Т-во научных изданий КМК. – 168 с.

Парин Н.В. 1988. Рыбы открытого океана. М.: Наука. – 272 с.

Пианка 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. – 400 с.

Шульман Г.Е., Урденко С.Ю. 1989. Продуктивность рыб Черного моря. Киев: Наукова Думка. – 188 с.

Peters R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge: Cambridge University Press. – 329 p.



ОШИБКИ ПРИ РЕКОНСТРУКЦИИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ ОКЕАНИЧЕСКИХ РЫБ ПО ДАННЫМ О СОСТАВЕ ПИЩИ: ТРАЛОВАЯ И ТРАНЗИТНАЯ ПИЩА И СУДОВЫЕ ОТБРОСЫ

Ч.М. Нигматуллин

*Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии (АтлантНИРО), Калининград, Россия,
squid@atlant.baltnet.ru*

Трофические взаимоотношения – основа функционирования и интеграции многоуровневых экосистем. Среди этих взаимоотношений в океанических экосистемах абсолютно доминируют и наиболее важны связи рыб по типу хищник-жертва. Хищничество – важнейший фактор динамики популяций жертв и их потребителей, и его всестороннее изучение необходимо для познания и моделирования закономерностей динамики популяций и структурно-функциональных характеристик сообществ (Vailiela, 1995). С конца 1970-х годов это стало особенно актуальным с внедрением в широкую практику эколого-промышленных исследований регулирования промысла на основе моделей многовидового подхода, в большей мере основанных на данных о трофических связях промысловых видов рыб и других компонентов сообществ. Исходным материалом для суждения об особенностях пищевого поведения и трофических связях рыб служат, главным образом, результаты анализа содержимого желудков с идентификацией таксономической и эколого-поведенческой принадлежности остатков съеденных организмов и реконструкции их размеров. В этой связи весьма остро стоит проблема учета значимых ошибок и артефактов, обусловленных как антропогенными факторами, так и естественными. Описание этих факторов было выполнено для головоногих моллюсков (Нигматуллин, Топорова, 1982; Nigmatullin, 2005a,b; Нигматуллин, 2007, 2010). Цель данного сообщения – краткое описание наиболее важных и обычно не учитываемых исследователями таких ошибок при изучении питания океанических рыб.

В качестве материала использованы собственные результаты изучения содержимого 2800 желудков 12 видов акул и костистых рыб из районов побережья западной части Берингова моря (в основном минтай), открытых вод Атлантики и Индийского океанов (голубая акула, четыре вида тунцов, меч-рыба, большая корифена и два вида алепизавров).

В результате анализа полевых данных и наблюдений и литературных материалов были выделены следующие основные ошибки, возможные



при обработке содержимого желудков хищных рыб и интерпретации полученных данных.

1. Артефакты, связанные с процессом облова. Для изучения питания рыб, их вылавливают различными орудиями лова. В процессе облова в сетных орудиях лова и в световой зоне создаются неестественные условия. Под их воздействием естественное поведение рыб меняется, что может существенно повлиять на состав съеденной в это время пищи.

1.1. «Пищевые отношения» в сетных орудиях лова («траповая пища» и т.п.). Основной фактор их вызывающий – формирование крайне плотного искусственного «сообщества» различных животных внутри сетного полотна с большим количеством дополнительных стресс-факторов. В период между поимкой животных и подъемом улова на борт судна происходят трофические контакты среди членов этого «сообщества улова». Эти нападения хищных рыб на сородичей и других гидробионтов были отмечены внутри трала из буксируемых подводных аппаратов и при помощи подводной телевизионной станции, и в кошельковом неводе наблюдателями под водой и с борта судна. Имеется также множество косвенных свидетельств о «траповой» пище в желудках хищных рыб: это свежие не или слегка переваренные небольшие организмы, или же куски мяса рыб или кальмаров с покровами. В некоторых случаях «траповая пища» может составлять значительную часть содержимого желудков рыб, а иногда и полностью состоять из нее. Так в траповых уловах на кромке шельфа и материковом склоне западной части Берингова моря в содержимом желудков минтая (*Theragra chalcogramma*), лососей, макру-русов (*Albatrossia pectoralis*, *Coryphaenoides cinereus*) и полярной акулы (*Somniosus pacificus*) доля «траповой пищи» иногда составляла до 20–50%. Это явление – источник грубых ошибок в оценке суточной активности питания, структуры пищевых связей данного вида и размерных отношений хищника-жертвы. «Траповая» пища при обработке содержимого желудков должна учитываться отдельно и не использоваться при характеристике естественного пищевого спектра. Ее диагностике способствует определение степени переваренности остатков пищевых организмов, а также использование данных о составе улова при анализе результатов.

1.2. Влияние света на пищевое поведение рыб. На дрейфовых световых станциях (например, при облове сайры, макрелешук и т.п.) искусственный свет привлекает потенциальных жертв. В результате в световой зоне формируется более плотное скопление потенциальных жертв, чем в прилежащих участках, и возможно, что отличается и их состав. Тем самым изменяется доступность жертв. Под влиянием всех этих факторов поведение рыб зачастую меняется с увеличением, или снижением (рыбы-планктофаги) пищевой активности.



При сборе материала для изучения питания для минимизации влияния этих артефактов следует сократить продолжительность траления до 15–30 минут и световой станции – до 0.5–1 часа.

2. Судовые выбросы как источник пищи. В последние 50 лет с расширением географии океанического промысла и его интенсификации локально возросла роль судовых выбросов в питании хищников. В районах крупномасштабного промысла с судов, ведущих сетной лов, после разборки и обработки улова за борт идет поток не используемых мертвых животных, а также внутренностей рыб и кальмаров после технологической переработки утилизированной части улова. Ежегодно с промысловых судов за борт выбрасывается до 20 млн. т морских гидробионтов (Kelleher, 2005). В этих ситуациях для хищников создаются благоприятные условия повышенной доступности пищевых объектов, обычно мало-или не доступных при их жизни, и их роль в пище хищников может быть весьма велика. Однако обычно они не диагностируются и поэтому количественные оценки их роли редки. Это явление проявляется особенно демонстративно в районах высокой концентрации тралового флота. Например, на участках крупномасштабного промысла минтая у западного побережья Берингова моря осенью 2005–2007 гг. в траловых уловах величиной в 30–60 т до 20–40% уловов составляли судовые отбросы. Соответственно на этих участках в пище минтая и ряда других хищных рыб доля судовых отбросов (в основном, части голов и внутренности, реже – мелкие непромысловые рыбы) достигала до 20–70%. Если не учитывать этот артефакт, возможны серьезные ошибки при реконструкции естественных пищевых связей изучаемого вида и оценке энергетических затрат на добычу пищи.

3. Транзитная (вторичная) пища. Она не поедается хищниками, а попадает в их желудки из пищеварительных трактов съеденных жертв (Нигматуллин, Топорова, 1981; Нигматуллин, 2010). Когда покровы пищеварительных систем жертв перевариваются, эти транзитные организмы или их остатки попадают в полости желудков хищников и утилизируются ими. Как правило, размеры транзитных организмов намного меньше (в среднем в 5–10 раз) чем собственно пищевых организмов. Этот феномен весьма широко распространен среди самых различных групп хищников, поедающих жертв вместе с внутренностями. Количество и масса транзитных пищевых организмов особенно велики в стабильных эпипелагических пищевых цепях, когда максимумы пищевой активности 2–3 взаимодействующих популяций синхронизированы во времени и пространстве. Видимо, заметна роль транзитной пищи также в энергетике хищных мезо- и батипелагических рыб, у которых индексы наполнения желудков достигают 20–50% массы тела. Особенно демон-



стративен феномен транзитной пищи у мезопелагической рыбы *Alepisaurus ferox* для которой обычен каннибализм. Крупные особи длиной около 100–150 см часто могут быть внешним элементом «матрешки» алепизавров: в их желудках наряду с другой пищей обычны сородичи длиной 60–80 см и, в свою очередь, в их желудках встречаются молодые сородичи длиной 15–40 см. В результате иногда по содержимому одного желудка можно получить «моментальный снимок» части трофической сети, которую венчают крупные алепизавры. Другой пример – различные виды океанических тунцов длиной 80–200 см. В их желудках вместе с остатками рыб и кальмаров, обычны десятки, и даже сотни мелких транзитных копепод, амфипод и эвфаузиid, которые находятся свободно в полости желудков или еще в пищеварительных трактах съеденных рыб. В этих ситуациях явно видны причины появления в желудках тунцов этих транзитных раков: Кроме того, зараженные личинками гельминтов транзитные пищевые организмы могут быть передатчиками этих гельминтов следующим хозяевам-хищникам, минуя один трофический уровень (Nigmatullin, 2005). В таких случаях учет этого фактора важен для корректной реконструкции структуры жизненных циклов гельминтов и их паразитарных систем. С точки зрения вклада в метаболизм хищников и потоков энергии в сообществах, роль этого типа пищевых связей в целом незначительна. Но в отношении оценки количества потребленных жертв и реконструкции пищевого поведения, пищевых отношений и особенно селективности размеров жертв по данным анализа содержимого желудков, учет этого «вторичного» типа пищи весьма важен.

Для большинства океанических рыб получение информации об их пищевом поведении возможно лишь при использовании традиционного косвенного метода–реконструкции по данным о составе пищевых организмов и их эколого-поведенческих характеристиках. Корректность этих реконструкций во многом зависит от учета выше описанных ошибок и артефактов. Их учет дело не простое, требует хорошей подготовки и неформального подхода при анализе содержимого желудков. Однако он необходим, поскольку эти факторы – источники серьезных ошибок в познании реальных трофических отношений и пищевого поведения рыб.

Литература

Нигматуллин Ч.М. 2007. О неучитываемых артефактах при изучении питания головоногих моллюсков. Сборник научных работ. Моллюски: морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология. 7-ое (16-ое) совещание по изучению моллюсков. СПб: Зоологический институт РАН. – С. 189–192.



Нигматуллин Ч.М. 2010. Транзитный поток энергии, вещества и паразитов в водных сообществах: постановка проблемы. Материалы IV Международной научной конференции, посвященной памяти профессора Г.Г. Винберга «Современные проблемы гидроэкологии» (Санкт-Петербург, 11–15 октября 2010 г.). СПб.: Зоологический институт РАН (в печати).

Нигматуллин Ч.М., Топорова Н.М. 1982. Пищевой спектр крылорукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855) в эпипелагии Тропической Атлантики. «Питание и пищевые взаимоотношения рыб и беспозвоночных в Атлантическом океане». Труды АтлантНИРО. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. – С. 3–8.

Kelleher K. 2005. Discards in the world's marine fisheries. An update. FAO Fish. Technical Paper, No 470. Rome: FAO. – 131 p.

Nigmatullin Ch.M. 2005a. The transit food relations as a potential source for predators infestation by helminths. Bulletin of the Scandinavian-Baltic society for parasitology. Vol. 14.–P. 113–114.

Nigmatullin Ch.M. 2005b. Towards the correct methodology of cephalopod feeding study: review of some neglected problems. Libro de resumenes III Simposio Internacional sobre calamares del Pacifico y II Taller Internacional Sobre Calamares (28 Noviembre–2 Diciembre 2005, Lima, Peru). No 34. – Callao: IMARPE. – 3 p.

Valiela I. 1995. Marine ecological processes. New York: Springer-Verlag.– 686 p.



О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ В ПЕРИОДЫ ВЫСОКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

А.В. Новиков

Федеральное государственное учреждение «Центральное управление по рыболовству и нормативам по сохранению, воспроизведению и акклиматизации водных биоресурсов», Москва, Россия,
artnov81@rambler.ru

Известно, что численность популяций животных не является постоянной величиной, с течением времени происходят естественными колебаниями численности («волны жизни») проявляющиеся как на экосистемном, так и на видовом уровне.

Представляет интерес изучить, как меняется индивидуальное поведение рыб разных генераций, а именно появившихся в периоды высокой численности и соответственно низкой численности популяции.

В силу специфики рассматриваемой темы, постановка опыта над одной популяцией того или иного вида рыб – задача крайне сложная и на практике трудно реализуемая, поскольку для получения представительных результатов потребовалось бы несколько лет наблюдений в случае с короткоциклическими видами рыб и несколько десятилетий для долгоживущих рыб. По этой причине, для выяснения поставленного вопроса, нами проведены наблюдения над особями из разных локальных популяций с разным уровнем численности. В качестве объекта наблюдения была выбрана обыкновенная щиповка (*Cobitis teania* L.). Кроме того был проведен анализ литературы и опросы ихтиологов и рыбаков-любителей.

Одна группа щиповок, в количестве 5 шт., была отловлена в р. Серая (бассейн р. Клязьмы) на территории Владимирской области в мае 2007 года. На момент отлова численность щиповок в этой реке была крайне низка. Другая группа (12 шт.) щиповок была отловлена в притоке р. Хирлеп (бассейн Куйбышевского водохранилища) на территории Чувашской республики в начале сентября 2007 года. Численность щиповок в обследованном участке бассейна р. Хирлеп была очень высокой. 12 особей было поймано за 2 «погружения» треугольного сачка из мелкой дели размером $0.9 \times 1 \times 0.9$ метра. Размерно-возрастной состав щиповок из двух популяций был практически одинаков.

Первая группа содержалась в 50 литровом аквариуме с принудительной аэрацией. Первоначально в аквариуме отсутствовал субстрат, за тем был добавлен грунт (речной песок, щебень и галька). Периодически в аквариум подсаживались подкаменщики (*Cottus gobio* L.), усатые гольцы (*Barbatula barbatula*) и пескари (*Gobio gobio* L.). За весь период наблюдений аквариум был либо полностью открыт, либо частично закрывался куском стекла.



Однако ни одного случая выпрыгивания щиповок из аквариума зафиксировано не было.

Щиповки из притока р. Хирлеп после 13-ти часовой перевозки в 20-ти литровой стеклянной бутыли, были помещены в пустой 50-ти литровый аквариум без крышки с принудительной аэрацией. В течение суток из аквариума выпрыгнуло 7 щиповок. После этого аквариум был накрыт куском стекла. У одного из стенок была оставлена щель шириной 3 см. Спустя сутки через эту щель выпрыгнули ещё 2 щиповки. Таким образом, за двое суток из аквариума выпрыгнуло 75% щиповок. После этого аквариум был полностью закрыт крышкой. Однако, даже оставшись втроём в 50-литровом аквариуме щиповки, изъятые из популяции с высокой численностью, продолжали вести себя крайне возбуждённо, по сравнению со своими сородичами из малочисленной популяции. В течение последующих как минимум 10-ти дней они продолжали проявлять исследовательское поведение: активно плавали по периметру аквариума, тычась во все углы, плавали в толще воды, часто поднимались к поверхности воды. Особи из малочисленной популяции демонстрировали аналогичное поведение гораздо менее интенсивно и не более суток. При помещении в аквариум кормовых объектов (мотыля, варёный рис) щиповки из реки Хирлеп буквально приходили в «бешенство». Начинали метаться из стороны в сторону, с жадностью набрасывались на пищу.

Из приведённой информации видно, что поведение щиповок, взятых из популяции с высокой численностью, характеризуется большей исследовательской активностью и пониженным чувством самосохранения.

Повышенная исследовательская активность и «пониженное чувство самосохранения» особей из процветающей (расселяющейся) популяции были отмечены также у другого вида рыб – каспийской тюльки (*Clupeonella cultriventris caspia*). В последние 50 лет наблюдалась экспансия этого представитель понтон-каспийского морского фаунистического комплекса вверх по водохранилищам Волго-Камского каскада: в 1964 г. её отмечали в Куйбышевском водохранилище, в 1971 – в Воткинском, в 1975 г. – в Камском, в 1982. – в Горьковском, в 1990 г. – в Рыбинском и в 1999 г. – в Угличском. Почти во всех водохранилищах она стала массовым видом (Атлас..., 2002). В пределах Московской области этот подвид появился в 2001 году. Именно тогда его стали отмечать сотрудники Истринской инспекции рыбоохраны в устьях рек Хотча и Дубна. По устному сообщению д.б.н. Е.А. Гамыгина, зимой 2004 года во время зимней рыбалки в устье р. Дубны, он наблюдал, как тюльки выскакивали на лёд через рыболовные лунки.

Результаты опросов, проведённых нами на рыболовных интернет-форумах среди рыбаков-любителей, рыбачащих на Куйбышевском и



Нижнекамском водохранилищах, где численность тюльки уже давно стабилизировалась, подобного поведения не подтвердили.

В конце сентября 2006 года в реке Талице, притоке реки Яхрома, (бассейн Верхней Волги) мы наблюдали необычную миграцию обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus*. Протяженность реки Талицы составляет всего около 10 км. В меженное время её ширина составляет всего 0.5–2 метра, глубина – 0.1–0.5 м. Группа гольянов, судя по размерному составу состоящая из сеголетков и двухлетков, передвигалась вверх по течению крошечного ручейка вытекающего из запруды, образованной бобровой плотиной. На перекатах глубина его составляла всего 0.5–3 см. Этот водоток возник совсем недавно, очевидно вследствие поднятия бобрами плотины. Надёжное русло ещё не образовалось, вода текла по траве между корнями деревьев и кустарников. Гольянов можно было видеть не только в самом потоке, но и на земле рядом с ним. Очевидно, в трудно проходимых местах гольяны совершили, что-то вроде бросков-прыжков, вследствие чего часть из них оказывалась на почве и погибала. Каких-либо загрязнений реки ниже бобровой плотины, которые могли бы стать причиной вынужденной миграции рыб, выявлено не было. В ходе обловов проведённых нами ранее в том же году в реке Яхроме и её притоках была установлена высокая численность популяций гольянов, в тоже время в самой Талице высокая концентрация гольянов не отмечалась. По всей видимости, эта миграция была «миграцией расселения», спровоцированная высокой численностью яхромской популяции гольянов.

Кесслер (1870), рассуждая о причинах возникновения местных названий волжских сельдей: «бешенка», «весёлка», «бешеная рыба», приводит следующие факты. «В нижней Волге табуны сельди бывают так велики, что нередко густою массою занимают почти всю реку, за исключением только самой середины ея, причем отдельные неделимые теснятся, подпрыгивают из воды, выкидываются на берег и даже задыхаются».

Ещё одним аргументом, подтверждающим предположение о модификации индивидуального поведения особей в периоды высокой численности популяций, являются факты поимок и обнаружения рыб различных фаунистических комплексов в нетипичных местах обитания.

Весьма интересные сведения о необычных местах обитания усатого гольца (*Barbatula barbatula*) в Подмосковье в периоды вспышек численности приводит Мочарский: «... в значительном, а иногда и в невероятном количестве встречается в прудах совершенно непроточных». «Особенностью гольца заключается его многочисленность, которая в замкнутых водах наносит страшный вред другим рыбам, вследствие потребления гольцом икры. В прудах Петровско-Разумовского гоноса, положительно уничтожил щуку и, кажется, в скором времени останется един-



ственным обитателем этого пруда» (Мочарский, 1887). Обращает на себя внимание нетипичность биотопов, в которых голец дал вспышку численности. Согласно классификации Никольского (Никольский, 1980) усатый голец относится к бореально-предгорному фаунистическому комплексу, типичным местом его обитания являются небольшие быстрые речки с каменистым дном.

По сообщению к.б.н. Е. Чибелёва в 2007 г. отмечены необычные случаи поимки стерляди *Acipenser ruthenus*, представителя древнего верхнетретичного фаунистического комплекса, в горных ручьях, впадающих в р. Сим (бассейн р. Белой). Этим случаям предшествовал рост численности её популяций в бассейне реки Белой, отмечавшийся рядом исследователей (Биккинин, 1999).

Довольно интересным фактом является поимка двух горчаков *Rhodeus sericeus amarus* в солоноватой воде Ейского лимана (Подушка, 2004). Ранее эта пресноводная рыба в указанном районе не отмечалась. Однако, по сведениям того же автора, в низовьях Дона – наиболее вероятной локализации родной популяции пойманых горчаков – в год поимки горчаков регистрировалась высокая численность этого вида.

Подводя итог выше вышеприведенному, можно сделать следующие выводы. Индивидуальное поведение рыб, рожденных в периоды высокой численности популяции, отличается от индивидуального поведения особей рожденных в годы низкой численности. Отличия выражаются в повышенной исследовательской активности и смелости. Причинами подобной модификации поведения на наш взгляд являются с одной стороны, внешние факторы, а именно давление внутривидовой конкуренции за различные жизненно важные ресурсы. С другой стороны, внутренние факторы, выражющиеся в наличии у особей повышенного биоэнергетического потенциала (ПБП) и обусловленных им повышенной «смелостью» и тягой к расселению. Появление большого числа особей с ПБП происходит либо в результате специфических мутаций, либо является следствием закономерностей филогенетического развития, обуславливающих проявление так называемых «волн жизни» на видовом уровне. Эта гипотеза уже высказывалась нами ранее (Новиков, 2008). В подтверждение эндогенной природы модификации индивидуального поведения особей в периоды высокой численности можно ещё раз остановиться на следующих фактах. Щиповки, отловленные из популяции с высокой численностью, продолжали выпрыгивать из аквариума и «буйствовать» даже при снижении плотности посадки. Гольяны из реки Талицы начали мигрировать по едва появившемуся временному водотоку даже в условиях нормальной плотности в приплотинном участке и вопреки «здравому смыслу». С точки зрения самосохранения, в осенний период гольянам



следовало бы спуститься в более полноводную Яхрому, где можно было бы найти зимовальные ямы для зимовки. Однако, гонимые неведомыми инстинктами, они решились на весьма опасную миграцию.

Литература

Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. /Под ред. Ю.С. Решетникова. – М.: Наука, 2003.

Биккинин Р.Ф. Ихтиофауна республики Башкортостан // Фауна и флора республики Башкортостан: Проблемы их изучения и охраны. Материалы докладов научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Сергея Васильевича Кирикова. Уфа, 1999. С. 45–50.

Кесслер К.Ф. Об ихтиологической фауне р. Волги [отдельный оттиск] //Труды С.-Петербургского Общества Естествознания. т. 1, вып. 2. 1870 г.

Мочарский Н.И. Подмосковные рыбы. Труды Отд. Ихтиологии Имп. русск. о-ва акклиматизации животных и растений. Москва I, 1887 г.

Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая промышленность, 1980. 184 с.

Новиков А.В. К вопросу о роли генетических факторов в явлениях «вспышек численности» и расширении ареалов у рыб //Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб: тезисы докладов Междунар. конф. посвященной 100-летию со дня рождения выдающегося генетика и селекционера Валентина Сергеевича Кирпичника, Санкт-Петербург, 10–12 сентября 2008 года. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 108–109.

Подушка С.Б. Обнаружение горчака в Ейском лимане //Научно-технический бюллетень лаборатории ИНЭНКО, Вып. 8, С-Пб.: ООО «Береста», 2004 г.



РИТУАЛ СПАРИВАНИЯ КЛАРИЕВОГО СОМА *CLARIAS MACROCEPHALUS*

Ольшанский В.М.¹, Солдатова О.А.¹, Нгуен Тхи Нга²

¹ – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН

vtmolsh@yandex.ru

² – Российско-Вьетнамский тропический центр

Нерестовое поведение клариевых сомов включает многочисленные спаривания и, соответственно, многократный выброс половых продуктов. Спаривания (matings – см. Bruton, 1979), четко различимые по тесному контакту самки и самца (амплексусу), проходят по строго повторяющемуся ритуалу. При исследовании нерестового поведения у *C. macrocephalus* было показано, что обязательным элементом ритуала спаривания у клариевых является короткая серия электрических разрядов. На каждое спаривание приходится одна и только одна серия электрических разрядов, генерируемых только самкой в строго определенной фазе ритуала при строго определенной взаимной позе самки и самца (Ольшанский и др., 2009).

Для изучения особенностей нерестового поведения была создана установка, обеспечивающая непрерывную регистрацию электрической активности и видеосъемку поведения рыб. Видеокамера по отношению к аквариуму в разных экспериментах устанавливалась в разных положениях. Наиболее информативным представляется установка видеокамеры снизу и съемка через стеклянное дно.

Нерест вызывался гормональными инъекциями с дозировками, принятыми у вьетнамских рыбоводов. Электро- и видео- регистрации были выполнены для 12 нерестов *Clarias macrocephalus*. Каждый нерест включал десятки (иногда больше сотни) спариваний. Таким образом, были зарегистрированы на видеокамеры сотни спариваний и зафиксированы с помощью регистрирующей аппаратуры сотни серий электрических разрядов, которые их сопровождают.

Рыбы вступают в плотный контакт (амплексус) как правило, за 10–20 секунд до вымета икры. За последующие 7 секунд их взаимное положение меняется мало. Выброс спермы происходит примерно за 4.5 секунды до начала разрядов. Никаких заметных изменений положения рыб в этот период (за 5÷2.8 секунды до разряда) не наблюдается кроме изменения положения усов самки, которые как бы сканируют область живот самца.

За 2 секунды до разряда самка резко поворачивает переднюю часть своего тела в направлении от головы самца – рис. 1.



А

Б

В

Рис.1. Положения рыб во время поворота передней части тела самки. А – за 2 сек до разряда; Б – за 1.8 сек до разряда; В – за 1.6 сек до разряда.

Далее самец и самка взаимно скользят друг по отношению к другу, не выходя из амплексуса. В момент, предшествующий разряду, самка вытягивает вперед максиллярные усы, которые до этого были ориентированы в стороны. Эта корреляция ориентации максиллярных усов и начала разряда наблюдалась при всех наблюдавшихся нами спариваниях. Наличие такой корреляции позволяет определять начало разряда на видеозаписях без необходимости всегда иметь в кадре светодиод. Это облегчает съемки, выполняемые для лучшей детализации нерестового стереотипа.

Длительность пачки разрядов, генерируемых самкой во время нереста, составляет 300–400 мс. На рис. 2 приведены 3 кадра, соответствующие времени генерации пачки импульсов и осциллограмма пачки с отмеченным на ней временем кадра относительно начала разряда.

Выброс икры происходит во время генерации пачки разрядов, причем в течение всего времени генерации самец сохраняет плотный контакт с самкой. Голова самца плотно прижата к животу самки.

После окончания генерации разрядов самец и самка расходятся, причем самец сначала распрямляет переднюю часть тела, а затем отплывает от самки, которая, как правило, остается практически неподвижной.

Можно предположить, что электрические разряды выполняют коммуникационную функцию, синхронизирующую действия самки и самца в момент вымета икры. Сомы – электрорецептивные животные. Они чувствуют электрические поля с напряженностью порядка долей мкВ/см (Lissmann, Machin, 1963, Peters, Eeuwes, Bretschneider, 2007), тогда как амплитуда электрического поля вблизи тела клариевых сомов во время разряда – единицы мВ/см (Ольшанский и др., 2002), т.е. в десятки тысяч раз больше. Большая часть тела сомов покрыта сетью электрорецепторов, т.е. самец должен воспринимать разряды самки «всем телом».

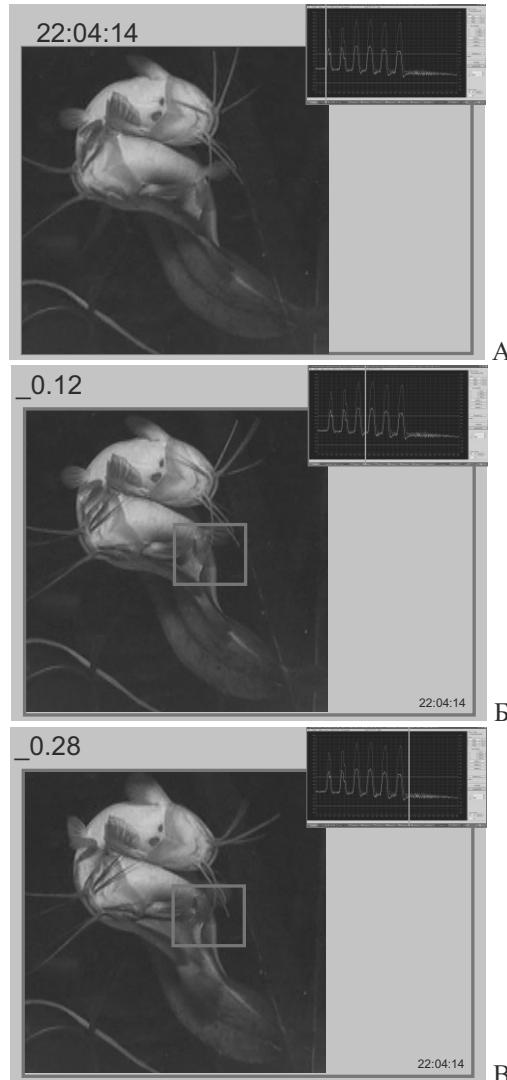


Рис. 2. Взаимное расположение рыб во время генерации пачки разрядов.

Электрические разряды как обязательная часть ритуала спаривания зафиксированы нами пока только для двух видов клариевых – *C. macrocephalus* и *C. fuscus*. Что касается других особенностей ритуала, например, смены поз, то они аналогичны описанным для африканских сомов



Clarias gariepinus (Bruton, 1979). Можно ожидать, что особые электрические разряды, сопровождающие нерест, будут обнаружены и у некоторых других рыб, например, у сома *Parasilurus asotus*, также способных к генерации электрических разрядов (Baron, Olshanskiy, 2009).

Исследование электрической активности при нересте и других формах поведения—новая интересная область ихтиологии. Если в ушедшем веке основными объектами исследований электрогенерации у пресноводных рыб были представители ихтиофауны Африки и Южной Америки, то сегодня не менее перспективными представляются обитатели водоемов Юго-Восточной Азии. Среди пресноводных рыб Европы или Северной Америки рыб, способных к генерации электрических разрядов, пока не обнаружено.

Литература

Baron V.D., Olshanskiy V.M. 2009 Monopolar electric discharges of the catfish *Parasilurus asotus* (Siluridae, Siluriformes) // *Vopr. Ichtiol.* V. 49, № 5, P. 403–408.

Bruton M.N. 1979. The Breeding biology and early development of *Clarias gariepinus* (Pisces: Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with a review of breeding in species of the subgenus *Clarias* (*Clarias*) // *Trans. Zool. Soc. London*. V. 35. P. 1–45.

Lissmann H.W, Machin K.E. 1963. Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*) // *Nature*. V. 199. P. 88–89.

Ольшанский В.М., Моршнев К.С., Насека А.М., Нгуен Тхи Нга. 2002. Электрические разряды клариевых сомов, культивируемых в Южном Вьетнаме // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 4. С. 549–557.

Ольшанский В.М., Солдатова О.А., Моршнев К.С., Нгуен Тхи Нга Электро-генераторная активность сомов *Clarias macrocephalus* (Claridae, Siluriformes) при нерестовом поведении // ДАН, 2009 Т. 429, № 5, С. 705–709.

Peters R.C., Eeuwes L.B.M., Bretschneider F. 2007. On the electrodetection threshold of aquatic vertebrates with ampullary or mucous gland electroreceptor organs // *Biol. Rev.* V. 82. P. 361–373.



ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ КЛАРИЕВОГО СОМА *CLARIAS MACROCEPHALUS* ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМАХ ПОВЕДЕНИЯ

Ольшанский В.М.¹, Подарин А.В.², Касумян А.О.³

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН
vmolsh@yandex.ru; ² журнал «Ихтиосфера»; ³ Московский государствен-
ный университет им. М.В.Ломоносова

В настоящее время специализированная электрогенерация выявлена в нескольких семействах отряда сомообразных (Siluriformes) – наиболее многочисленной группы костистых рыб. На примере одного из видов кларииевых сомов – *C. gariepinus* было установлено, что электрические разряды у сомообразных наблюдаются при активных внутригрупповых взаимодействиях рыб (Baron et al., 1994). Позднее выяснено, что кларииевые сомы (*C. macrocephalus*) производят электрические разряды и во время нереста (Ольшанский и др.. 2009). В большинстве последних публикаций, посвященных электрогенерации у Siluriformes основное внимание уделялось физиологическим аспектам электрогенерации. Намного меньше исследований направлено на изучение поведения этих рыб, связанного с электрической активностью. Целью настоящей работы было выяснить способность генерации электрических разрядов сомообразными при проявлении различных сложных форм. В задачи исследования входило проведение детальных наблюдений за поведением рыб и за динамикой их электрогенераторной активности во время агрессивно-оборонительных проявлений, при парном нересте и охотничьем поведении. Одной из задач работы была также регистрация неспециализированных электрических разрядов рыб.

Работа выполнена на половозрелых особях *Clarias macrocephalus* (длина около 25 см, масса – 150–170 г). Рыбы выловлены в р. Меконг и содержались в лаборатории в аэрируемых аквариумах при температуре воды 28.5 °C. Электропроводность воды составляла 80–100 мкСм/см. Колебания освещенности соответствовало естественному суточному ритму. Кормление производили ежедневно сухим гранулированным кормом. Для экспериментов рыб помещали в прямоугольные стеклянные аквариумы 60×60×30 см и 50×45×30 см. Непрерывную (многосуточную) регистрацию электрической активности рыб производили с помощью многоэлектродной установки. Параллельно осуществляли видеозапись поведения рыб в двух ракурсах одновременно – сквозь стеклянное дно и переднюю стенку аквариума.

Агрессивно-оборонительное поведение. Регистрацию электрической активности проводили у *C. macrocephalus*, посаженных в аквариумы по-



парно. При хорошем физиологическом состоянии рыб агрессивно-оборонительные проявления также как и генерация электрических разрядов начинается практически сразу же после ссаживания рыб в аквариум – обычно уже через 1–3 минуты. В первое время наблюдаются взаимные преследования и атаки рыб друг друга. Затем после того как формируется иерархия и определяется доминантная и подчиненная особи, преследования, удары, укусы и схватывания совершают только доминантная рыба. Характерные направления атаки – голова, область грудного плавника, хвостовой плавник. Спустя несколько часов на теле рыб хорошо заметны царапины, ссадины и покусы, обрывы плавников, спустя сутки у подчиненной особи на теле местами может быть полностью содрана кожа. Несмотря на то, что со временем агрессивность доминантной особи снижается, во многих случаях совместное содержание рыб заканчивается гибелью подчиненной особи через 2–4 суток.

Проявление агрессивно-оборонительного поведения сопровождается одиночными монополярными разрядами длительностью 12–30 мс. Количество разрядов определяется интенсивностью взаимодействий рыб и достигает 1000 разрядов в час. В тех случаях, когда ссаженные вместе рыбы малоактивны, электрические разряды не генерируются. В момент разряда атакующая рыба находится, как правило, на небольшом расстоянии от преследуемой (около 0.5–2.0 см), причем атака, сопровождающаяся генерацией электрического разряда, в одних случаях заканчивается ударом или укусом, в других случаях – нет. Пример взаимных положений рыб при генерации разряда показан на рис.1.

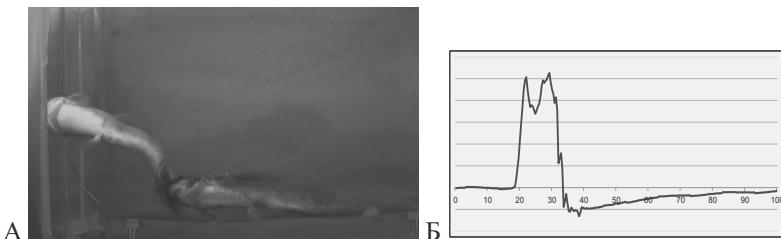


Рис. 1. Положение рыб в момент разряда (А) и осциллограмма электрического разряда (Б) По оси абсцисс – время в миллисекундах.

Пищевое поведение. Известно, что клариевые сомы используют в пищу широкий круг объектов, прежде всего бентос и других беспозвоночных животных. По стратегии питания клариевые сомы могут быть отнесены к рыбам-охотникам скрывающего или выслеживающего типа. Разыскивая корм, такие рыбы перемещаются с небольшой скоростью, тщательно обследуя места наиболее вероятного обитания жертв. В своем



поиске рыбы этой группы полагаются на хорошо развитые сенсорные системы, прежде всего обонятельную, тактильную, наружную вкусовую рецепцию и электрорецепцию, используют для точной локализации жертв усы, несущие многочисленные вкусовые почки и тактильные рецепторы. Клариевые сомы могут питаться и рыбой, что предполагает наличие у них способности к активному преследованию жертвы. В наших экспериментах одиночному клариевому сому *C. macrocephalus*, выловленному в природе, скармливали живую молодь золотой рыбки *Carassius auratus*. Для этого в аквариум ($50 \times 45 \times 30$ см), где находилась одна подопытная рыба (длина 28 см), вносили 17 мальков золотой рыбки. Молодь большую часть времени держалась единой стайкой и перемещалась в верхних или средних слоях воды. Сом большую часть времени был неподвижен и находился на дне, иногда перемещался по аквариуму или поднимался вверх за новой порцией воздуха для дыхания. Через некоторое время были отмечены первые попытки сома схватить проплывающих мимо жертв, а затем и спорадические преследования молоди. Благодаря хорошо развитым защитным стайным рефлексам и высокой подвижности жертв такие попытки хищника были безрезультатными.

Непрерывная регистрация электрической активности сома в ходе всего эксперимента позволила обнаружить, что охотничье поведение сома сопровождается генерацией электрических разрядов. Анализ проводившихся параллельно видеозаписи и регистрации электрической активности показал, что электрические разряды производятся рыбой только во время преследования или попыток схватить одну из жертв. Разряд регистрируется обычно в момент финального броска на жертву на расстояние не более 1 см от нее, причем эти броски как и практически во всех остальных случаях были безрезультатными. Электрические разряды наблюдались не при всех попытках схватить жертву, а лишь в некоторых из них (по нашим ориентировочным оценкам – не более чем в 20% случаев). Электрические разряды были одиночными, монополярными и имели длительность около 15–20 мс (рис. 2). Предназначение электрических разрядов, генерировавшимися сомом в момент атаки, остается неясным. Они могут быть следствием высокого пищевого возбуждения хищника, либо сигналами, координирующими и мобилизующими все системы организма для совершения успешного броска на жертву, либо предназначены для активной локации жертвы.

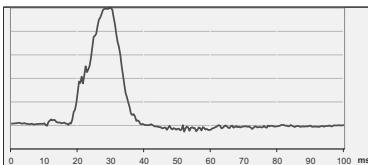


Рис. 2. Осциллограмма электрического разряда, генерируемого одиночным сомом *C. macrocephalus* при преследовании и попытке схватить жертву – моллюску золотой рыбки.

Нерестовое поведение. Для опытов использовали самцов и самок *C. macrocephalus* после гормональной стимуляции созревания (инъекция хорионическим гонадотропином человека, производитель Ningbo Sansheng Pharmaceutical Co., Ltd, Китай; доза 6000 ед/кг массы тела, экспозиция – 12 часов, содержание рыб после инъекции – раздельное). Ссаживания пары инъецированных рыб совместно в один аквариум во многих случаях (в 50–70%) приводили к нерестовому поведению и вымету половых продуктов. Контрольная инкубация икры, взятой из аквариума, показала, что яйцеклетки имеют высокий процент оплодотворения и выход личинок составлял не менее 50%.

Нерестовое поведение сомов *C. macrocephalus* представляет собой строго определенную последовательность взаимных действий и поз брачных партнеров, продолжающуюся около 15–20 секунд и завершающуюся выметом самкой порции икринок – от нескольких сотен во время первых спариваний и до нескольких десятков во время последних. Поведенческий ритуал, совершающийся сомами во время отдельного спаривания, детально описан ранее (Ольшанский и др., 2009; см. также настоящий сборник). Характерной его особенностью является обязательная генерация самкой перед выметом порции икры одной пачки (серии) из 6–8 электрических разрядов, следующих с небольшим интервалом.

Первые спаривания происходят в среднем через 2–4 часа после ссаживания рыб и совершаются редко, 2–3 раза в час. Затем частота спариваний быстро возрастает, при этом поведенческий ритуал и генерация пачки электрических разрядов полностью сохраняется. Нерест отдельной пары производителей в аквариуме может длиться несколько часов, иногда больше суток, к концу нереста частота спариваний и количество выметываемой икры снижается. Общее количество спариваний – десятки, иногда больше сотни.

Неспецифическая электрическая активность. Помимо электрических разрядов регистрируемых в аквариуме с клариевыми сомами во время агрессивно-оборонительного, нерестового или пищевого поведения, наблюдается неспецифическая электрическая активность, связанная



с мышечной деятельностью рыб, например при резких и коротких по времени ускорениях плавания. При совершении рыбами быстрых движений, рыков или бросков регистрируются серии электрических импульсов, которые по длительности и амплитуде значительно меньше специализированных разрядов, генерация которых происходит в электрическом органе рыб. Серии могут быть короткими (несколько миллисекунд) или довольно длинными (до сотен миллисекунд).

Клариевые сомы могут производить также и серии электрических разрядов с четкими паузами между ними. Такие серии возникают в момент активного выброса рыбами из наджаберного органа в воду воздуха перед забором новой порции (рис. 3).

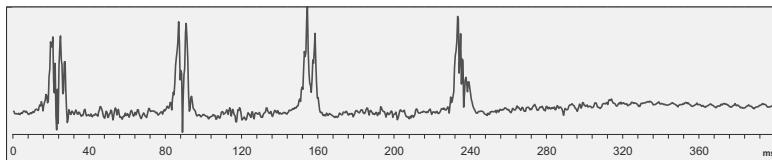


Рис. 3. Осциллограмма серии электрических разрядов в момент выброса сомом воздуха из наджаберного органа.

Таким образом, электрическая активность клариевых сомов связана с проявлением разнообразных форм поведения и является информативным его маркером. Применение непрерывной регистрации электрической активности является перспективным приемом для изучения различных особенностей поведения сомов и других рыб, обладающих специализированной электрогенерацией.

Литература

Ольшанский В.М., Моршнев К.С., Насека А.М., Нгуен Тхи Нга. 2002. Электрические разряды клариевых сомов, культивируемых в Южном Вьетнаме // Вопр. ихтиологии. Т.42. № 4. С. 549–557.

Ольшанский В.М., Солдатова О.А., Моршнев К.С., Нгуен Тхи Нга. 2009. Электрогенераторная активность сомов *Clarias macrocephalus* (Clariidae, Siluriformes) при нерестовом поведении // ДАН. Т. 429. № 5. С. 705–709.

Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. 1994. African Catfish: The New Group of Weakly Electric Fish // Experientia. v. 50. P. 644–647.



ТИП РЕОРЕАКЦИИ У ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ ПЛОТВЫ (*RUTILUS RUTILUS*) ИЗ ЛИМНИЧЕСКИХ И ЛОТИЧЕСКИХ МЕСТООБИТАНИЙ

Д.С. Павлов, В.В. Костин, А.О. Звездин

Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, kostin@sevim.ru

Реореакция – основная поведенческая реакция рыб, связанная с обитанием в потоке воды. В классическом понимании – это врожденная реакция, представляющая собой компенсаторное движение, направленное на сохранение места обитания особей. Это понимание реореакции соответствует только части проявлений данной реакции – реотаксису. Однако рыбы не только стоят на месте, компенсируя снос потоком, но могут продвигаться как вверх по течению, так и вниз по течению. Поэтому под реореакцией стали понимать в целом отношение рыб к течению – характер перемещений в потоке (Павлов, 1979). Этот подход привел к появлению такого показателя как тип реореакции, отражающего направление движения рыб в потоке воды (Павлов и др., 2010).

В проявлении реореакции участвуют три компоненты – ориентационная, локомоторная и «управляющая». Последняя определяет, будет ли проявляться эта реакция, в каком направлении и с какой силой, то есть мотивационную составляющую поведения. Именно с ее проявлением связаны миграции, кочевки и иные перемещения, а также зимовки или другие стационарные положения рыб в потоке. Мотивационная составляющая или «мотивация» выражается в предпочтении рыб к движению в определенном направлении относительно течения или сохранения стационарного положения, а также в выборе определенных скоростей течения. Показателями, позволяющими оценить мотивационную составляющую, являются тип реореакции, реопреферендум и избираемые (предпочитаемые) скорости потока.

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

Ориентационной и локомоторной компонентам реореакции посвящено большое количество исследований. Типу реореакции – напротив, очень небольшое число работ, его изучение только начинается (Hensleigh & Hendry, 1998; Павлов и др., 2010; Pavlov et al., 2010). Исследования в



этой области представляют большой интерес, в том числе для понимания экологии и поведения рыб в лимнических и лотических водоемах.

Цель работы – сравнительный анализ типа реореакции у молоди плотвы (*Rutilus rutilus* L.) из лимнических и лотических местообитаний.

Методика. Исследования проведены в 2008–2009 гг. Личинки и мальки плотвы, обитающие в лимнических условиях, были взяты из залива, расположенного в районе впадения р. Сунога в Рыбинское водохранилище, далее этот участок обозначается как водохранилище или залив. В заливе стоковое течение не выражено, ветровые течения различного направления, в период работы не превышали 5 см/с. Личинки и мальки плотвы, обитающие в лотических условиях, были отловлены в р. Ильд (далее – река), которая впадает в Рыбинское водохранилище в нескольких километрах от залива. В реке на участках отлова течение было постоянным, со скоростью до 32 см/с.

Рыб перед экспериментами содержали в аквариумах при температуре 18–20 °С и освещенности 300 лк, при этих же условиях и проводили опыты.

Определение типа реореакции осуществляли в гидродинамической установке «рыбоход» по ранее опубликованной методике (Павлов и др., 2010). Использовали две модификации установки: одна для опытов с личинками и ранними мальками рыб длиной до 35 мм, другая – для мальков длиной от 40 до 60 мм.

Установка для личинок представляет собой лабиринт из прозрачного оргстекла, разделенный на 21 отсек (стартовый отсек № 11), которые соединяются щелевидными проходами в шахматном порядке (рис. 1 А). Условия в установке «рыбоход» моделируют естественные водотоки: разные скорости течения и уровни турбулентности по длине и ширине потока, «стремнины» в проходах между отсеками, затишные зоны в их углах. В каждом отсеке особь может выбрать любой из трёх типов поведения: остаться в отсеке; покинуть его, двигаясь вниз по течению; покинуть его, двигаясь вверх, против потока. Конечное положение особи определяется суммой её выборов в течение эксперимента. А в целом «рыбоход» позволяет выявить соотношение типов реореакции в исследуемой группе рыб.

Для экспериментов с мальками длиной более 40 мм применяли «рыбоход» из 15 отсеков (рис. 1 Б). Стартовый отсек – восьмой.

Всего проведено 175 опытов, в которых использовано 3230 поздних личинок и мальков плотвы.

Результаты и обсуждение. Параллельно с проведением опытов в оба года исследования (2008–2009 гг.) велись и наблюдения за поведением молоди рыб на участках отлова рыб для экспериментов.

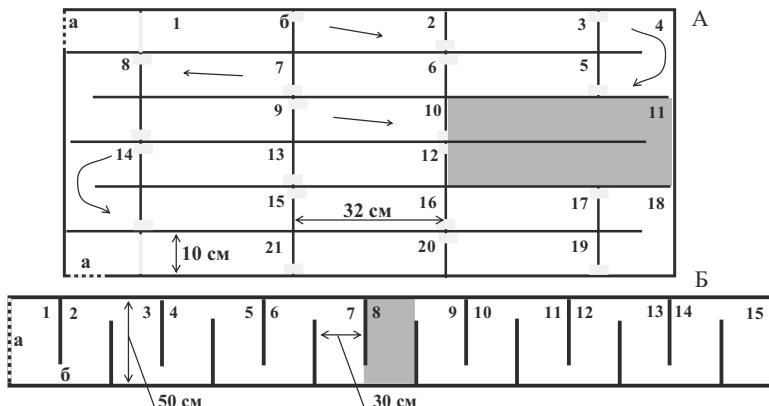


Рис. 1. Схемы установки «рыбоход» для личинок (А) и мальков (Б). а – заградительные решетки, б – проходы. Цифрами обозначены номера отсеков, стрелками – направление течения.

Поведение и распределение рыб в естественных условиях. В заливе оценка численности рыб по их уловам не дает оснований предполагать наличие каких-либо кочевок в районе отлова рыб в течение сезона исследований. Были обнаружены только суточные изменения распределения рыб: днём молодь обитала на удалении не более 3-х м от берега, в «окнах» между растениями, а ночью – в зарослях макрофитов.

В реке у личинок плотвы на этапах D₂-E в 2009 г. отмечена покатная миграция молоди (табл. 1). Ночью концентрация скатывающейся плотвы была 0.01–0.2 экз./м³. Днем группы рыб находились в прибрежных зарослях и не мигрировали. Мальки плотвы на этапах развития F–G в реке держались маленькими группами и по отдельности в «окнах» между растениями, где течения практически отсутствует. Каких-либо перемещений не отмечено (табл. 1).

В 2008 году личинки плотвы на этапах D₂ и E активно перемещалась по реке вверх против течения (табл. 1). Отсутствие покатной миграции вероятно связано с низким уровнем воды и развитием растительности по всему руслу реки.

Тип реореакции.

Для личинок и мальков (этапы D₂-G) из лимнических условий, где наблюдались только слабые ветровые течения, был характерен статический тип реореакции (табл. 1). При этом доли рыб с этим типом были сходными. Достоверно большей она оказалась только на этапе G ($p < 0.05$, по критерию Стьюдента для долей). В целом при развитии водохранилищной плотвы от этапа D₂ до G соотношение типов реореакции был качественно сходным –



максимально число рыб со статическим типом, несколько меньше – с положительным и минимально – с отрицательным типом реореакции. В сентябре, когда в водохранилищах обычно наблюдается отход рыб из прибрежья (Павлов и др., 1999), мальки плотвы выбирают в большинстве своем движение вниз по течению.

Таблица 1. Тип реореакции и перемещения в реке и заливе молоди плотвы на различных этапах онтогенеза.

Место обитания	Показатель	Дата				
		19.6.08 20.6.08	2.7.08 4.7.08	17.6.09 18.6.09	14.7.09 12.7.09	13.9.09 12.9.09
Водохранилище	Этап (стадия) онтогенеза	D ₂ , E	E	D ₂ , E	F, G	мальки
	Тип реореакции,%	ПТР	30	31	22	15
		СТР	55	57	67	28
		ОТР	15	12	11	54
	Перемещения рыб			нет		-
	Этап (стадия) онтогенеза	D ₂ , E	E	D ₂ , E	G	мальки
Река	Тип реореакции,%	ПТР	27	48	14	9
		СТР	59	39	30	82
		ОТР	14	13	56	9
	Перемещения рыб		против течения	скат	нет	-

Примечания. 1. Выделены значения, достоверно различающиеся в реке и водохранилище по критерию Стьюдента для долей при $p < 0.05$. 2. прочерк – нет данных.

Для личинок и мальков из лотических условий, где постоянно существует русловое течение со скоростью выше критической (на стрежне) для исследованных рыб, тип реореакции оказался разным на различных этапах онтогенеза – в большинстве случаев преобладал тип реореакции, соответствующий направлению перемещений рыб в естественных условиях. При покатной миграции плотвы у нее 56% особей имели отрицательный тип реореакции. При выраженных перемещениях молоди против течения тип реореакции изменяется со статического на положительный. При отсутствии перемещений в реке статический тип явно преобладает. Осенью при резком охлаждении воды начинается зимовая миграция, и молодь плотвы предпочитает двигаться вниз по течению.

Сравнение типа реореакции у рыб из реки и водохранилища показало, что в те периоды, когда в обоих исследованных местообитаниях перемещения рыб имеются (сентябрь 2009 г.) или отсутствуют (июль, 2009 г.), у молоди плотвы сходен и тип реореакции. А когда в реке перемещения есть, а заливе они отсутствуют, то в большинстве случаев различается и тип реореак-



ции. Таким образом, тип реореакции связан не столько с лотическим или лимническим характером местообитания молоди, сколько с её поведением в водоёмах – наличием или отсутствием перемещений (миграций и кочевок).

Тип реореакции (мотивационная составляющая) является одним из поведенческих механизмов миграций и кочевок рыб. Данные об отрицательном типе реореакции у плотвы во время ее покатной миграции позволяют дополнить поведенческие механизмы «мотивированной» и «внешне обусловленной» покатной миграции (Павлов и др., 2007). Благодаря специфическим поведенческим реакциям, молодь рыб выходит на границу руслового потока. Затем те особи, у которых выражен отрицательный тип реореакции выбирают движение вниз по течению и тем самым реализуют покатную миграцию. То есть реализация покатной миграции может осуществляться не только в связи с потерей ориентации, или торможением реореакции под действием других более сильных поведенческих реакций, но и в результате проявления у рыб отрицательного типа реореакции. Таким образом, отрицательный тип реореакции является одним из «механизмов покатной миграции второго порядка».

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ 08-04-00927а, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение», Федерального агентства по науке и инновациям (госконтракт 02.740.11.0280) и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-3231.2010.4.

Литература

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

Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 1–11.

Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 1999. Миграции рыб через плотины ГЭС. М.: Наука. 256 с.

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

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

Pavlov D.S., Ponomareva V.Ju., Veselov A.E., Kostin V.V. 2010. Rheoreaction as one of formation mechanisms of phenotypic groups of underyearling Atlantic salmon *Salmo salar* // J. of Ichthyology, in press.



ЭТОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РАННЕЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SMO SALAR*

Д.С. Павлов, В.В. Костин, И.В. Нечаев

Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН

e-mail: pavlov@sevin.ru

У многих видов лососевых рыб (Salmonidae) встречаются как анадромные, так и жилые формы. Становление этих форм связано с дифференциацией молоди: часть молоди смолтифицируется и скатывается в море (смолты), а часть – остаются жить в реке. Эта дифференциация, ее причины и факторы, ей способствующие, уже долгое время привлекают внимание исследователей. С помощью многих показателей (морфологических, физиолого-биохимических, поведенческих) установлены различия пестряток и смолтов. У атлантического лосося *Salmo salar* за 1–2 мес. до появления визуальных признаков смолтификации уже существует этолого-биохимическая дифференциация молоди (Нечаев и др., 2007), на которую значительное влияние оказывают социальные взаимоотношения рыб (Павлов и др., 2008). Однако время начала дифференциации и ее механизмы по-прежнему остаются слабо изученными.

Цель работы – исследование этолого-биохимических механизмов ранней дифференциации молоди атлантического лосося на смолтов и пестряток – за 6 мес. до появления первых признаков серебрения. В задачи работы входило изучение становления территориального поведения и социального статуса рыб, возникновения ранней дифференциации молоди по концентрации нейромедиаторов и их метаболитов в различных отделах головного мозга, а также взаимосвязи этих процессов.

Работа выполнена на заводской молоди атлантического лосося в возрасте 11–19 мес. длиной (по Смитту) от 63 до 117 мм в период с декабря 2006 г. по август 2007 г. (Pavlov et al., 2009). Эксперименты проводили в лотках размером 320×70 см с уровнем воды – 18 см. Температура воды в декабре–мае была 8 °C, а в июне – августе – 14 °C. Вокруг слива воды расположили укрытия (галька) для рыб, этих укрытий было в 2 раза меньше числа особей в бассейне.

По социальному поведению (социальному статусу) были выделены 4 группы рыб: **пестрятки (П)** – это социально не дифференциированная молодь (февраль – начало марта); **доминанты-пестрятки (ДП)** – это рыбы, ведущие придонный образ жизни, защищающие свою территорию вблизи укрытий (галька) и проявляющие агрессию (броски, удары) по отношению к другим



особям; **Субдоминанты-пестрятки (СдП)** – особи, не имеющие собственной территории и подвергающиеся агрессии со стороны доминантов, держащиеся либо у дна, вне участков, контролируемых доминантами, либо в толще воды; **смолты (С)** – рыбы с визуальными признаками смолтификации (серебрения), появились в июне, держались в толще воды, и не конкурировали с доминантами и субдоминантами за территорию.

Поведение молоди рыб. С февраля и до середины марта различий в социальном статусе рыб не наблюдали, с середины марта и до июня молодь лосося в бассейнах была представлена двумя социальными группами – ДП и СдП. Доминантов было 14–16% от числа всех рыб, и они занимали индивидуальные территории около укрытий.

В мае между особями, в основном, завершилось распределение территории около укрытий. ДП стали малоподвижными, строго придерживались определенного участка около укрытия и защищали его. СдП, большей частью, двигались, лавируя между участками, занятymi доминантами, или перемещались у дна в передней части лотка, где нет укрытий. Они редко поднимались в толщу воды.

К середине июня в бассейнах уже наблюдалась молодь трех разных групп: ДП, СдП и С. Смолты – рыбы среднего и редко крупного размера, которые держались в средних и верхних слоях воды на течении и поэтому не конкурировали с особями из других групп. Они питались исключительно в толще воды. В дальнейшем (июль–август) поведение рыб было таким же, как в июне, изменялось только соотношение численности рыб в этих трех социальных группах, что отражает процесс становления территориального поведения и сопутствующей смолтификации субдоминантов. К августу завершилось разделение молоди лосося на резидентов и мигрантов – остались только ДП и С. СдП стали смолтами, либо погибли в результате агрессии доминантов.

Динамика катехоламинергической активности мозга молоди рыб. Для всех отделов мозга характерно, что концентрация исследованных веществ увеличивалась по мере роста и развития атлантического лосося. К завершению процесса смолтификации (август) у С концентрация всех исследованных веществ была выше, чем у ДП. Далее подробно изложена динамика концентрации исследованных веществ в переднем мозге рыб, для остальных отделов приводятся только отличия от переднего мозга.

Передний мозг. Первые достоверные различия между рыбами из разных социальных групп в активности ДА- и НА-ергических систем были обнаружены 14 июня. У ДП уровень всех исследованных веществ был достоверно ($p<0.001$) выше, чем у СдП и С. 20 июля у СдП и С отмечено увеличенное, по сравнению с ДП, содержание метаболитов катехоламинов, что указывает на повышенный уровень обмена катехоламинов у этих рыб.



В начале февраля частотное распределение значений концентраций исследованных веществ у отдельных особей не отличалось от нормально-го. 24 февраля отмечена дифференциация на 2 группы по концентрации дофамина и ГВК (рис. 1). В течение марта-апреля бимодальность возникает и в распределении концентраций большинства остальных веществ. Однако в марте и в апреле нет корреляции концентрации веществ и социального статуса рыб – в каждую из обнаруженных двух модальных групп входят особи с разным социальным статусом. Такая корреляция возникает с 14 июня при появлении визуальных признаков смолификации – ДП составляют группу с повышенной концентрацией веществ, а СдП и С – с пониженной (рис. 1). В июле и августе изменяется соотношение средних значений концентраций у рыб с разным социальным статусом. В июле по метаболитам, а в августе по всем проанализированным веществам у ДП концентрация становится ниже, чем у С (рис. 1).

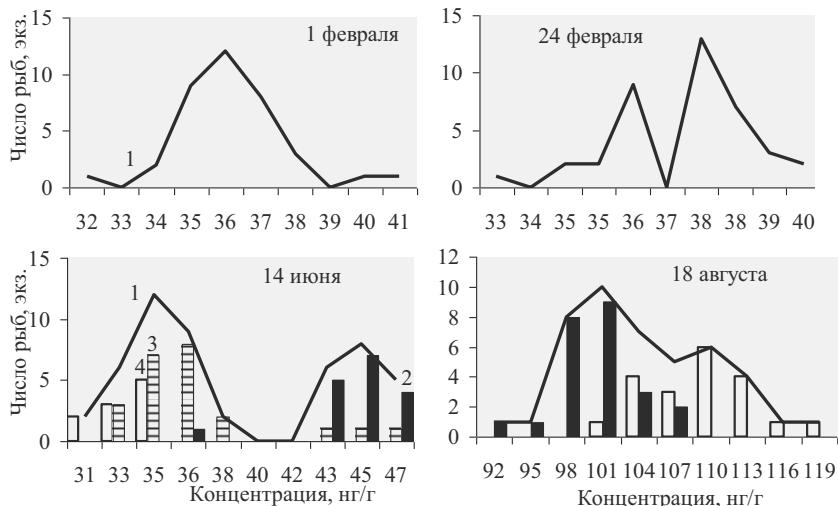


Рис. 1. Динамика индивидуального распределения частот концентраций исследованных веществ в отделах мозга у молоди атлантического лосося *Salmo salar*, на примере дофамина в переднем мозге. 1 – все рыбы, 2 – доминанты-пестрятки, 3 – субдоминанты-пестрятки, 4 – смолты.

Гипоталамус и гипофиз. Биохимическая дифференциация (бимодальность распределения индивидуальных концентраций) в гипоталамусе и гипофизе возникает несколько позже, чем в переднем мозге, но к 4 апреля она выражена по всем исследованным веществам. Связь биохимиче-



ской дифференциации с социальным статусом особей возникает на месяц позже, чем в переднем мозге – 20 июля.

Ствол мозга. Первые достоверные различия концентрации дофамина и его метаболитов между ДП и СдП отмечены 4 апреля, т.е. раньше, чем в переднем мозге. Достоверное превышение уровня норадреналина и МГФГ у ДП над СдП зафиксировано уже при первых признаках террито-риального поведения – в марте. В отличие от переднего мозга и гипота-ламуса с гипофизом, концентрация норадреналина у ДП становится ни-же, чем у СдП уже в июле.

Зрительный тектум. Первые различия между рыбами наблюдали в июле (позднее, чем в других отделах), когда у смолотов значительно воз-растал уровень использования НА, при этом между СдП и ДП различий не было обнаружено. Окончательную дифференциацию по уровню ДА, НА и их метаболитов регистрировали только в августе, и она была связа-на с окончанием процесса смолтификации.

Длина и масса также различаются у особей из разных социальных групп. Эти различия начинают возникать в апреле. Доминанты, как и следовало ожидать, имеют большую длину и массу тела. В мае появля-ются первые серебрящиеся особи, длина и масса которых были мини-мальными. Однако достоверные ($p<0.05$) отличия по этим показателям были отмечены только в июле и августе – ДП были крупнее, чем СдП и С. Различия СдП и С были не достоверны.

Полученные результаты позволяют рассмотреть **становление соци-ального статуса** и его место в дифференциации молоди атлантического лосося. Первые признаки разделения по социальному статусу были обна-ружены на 14-м мес. после вылупления. Максимальную активность до-минанты-пестрятки проявляли в период освоения индивидуальной терри-тории в возрасте 15–16 мес. В течение 16–17-го мес. жизни закончилось распределение территории между особями в лотке, произошло усиление конкурентных отношений и завершение становления социальных ролей. Субдоминантов можно разделить на 2 подгруппы. Первая – это особи, обитающие на дне и не составляющие конкуренции доминантам. На про-тяжении летних месяцев они вытесняются с придонных участков в толщу воды, переходя тем самым во вторую подгруппу. Вторая подгруппа – особи, вытесненные в толщу воды, часть из них трансформируются в смолтов, а часть гибнут в результате агрессии доминантов. В естествен-ных условиях это привело бы, скорее всего, к их скату вниз по течению и поиску свободных участков дна, пригодных для обитания.

В данной работе удалось впервые выявить закономерности, характер-ные для начала дифференциации атлантического лосося:



1. У молоди атлантического лосося биохимическая дифференциация (бимодальность распределения концентрации катехоламинов и их метаболитов) возникает за 4 месяца до видимых признаков смолтификации и за 1 месяц до появления первых элементов территориального поведения и, соответственно, до начала формирования социальной структуры.

2. Уровень концентрации катехоламинов и их метаболитов на первых этапах становления социального статуса не связан с социальным положением особей (доминанты, субдоминанты). Эта связь наблюдается после завершения становления этого статуса. При этом доминанты обладают более высоким уровнем исследованных катехоламинов и их метаболитов.

3. В процессе смолтификации и роста рыб концентрация катехоламинов и их метаболитов в мозге у смолтлов увеличивается быстрее и становится выше, чем у доминантов. Это, очевидно, связано с высоким уровнем обмена в процессе *gill-smolt* трансформации.

4. У молоди атлантического лосося, для которой характерен территориальный образ жизни, биохимическая дифференциация по катехоламинам в условиях недостатка территории ведет к появлению агрессивных взаимодействий у рыб и возникновению различий по социальному статусу особей. Более слабые – субдоминанты – вытесняются в толщу воды и смолтифицируются. Агрессивное поведение при недостатке укрытий является поведенческим механизмом дифференциации молоди на смолтлов и пестряток.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ 08-04-00927а, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение», Федерального агентства по науке и инновациям (госконтракт 02.740.11.0280) и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-3231.2010.4.

Литература

Нечаев И.В., Павлов Д.С., Никандров В.Я. 2007. Развитие этолого-физиологической дифференциации между пестрятками и серебрянками атлантического лосося *Salmo salar* // Вопросы ихтиологии. Т. 47. № 6. С. 799–818.

Павлов Д.С., Нечаев И. В., Костин В.В. и др. 2008. Влияние укрытий и пищевых ресурсов на смолтификацию молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 634–638.

D.S. Pavlov, V.V. Kostin, I.V. Nечаев † et al. 2009. Etho-Biochemical Mechanisms of Early Differentiation in Juveniles of the Atlantic Salmon *Salmo salar* // Journal of Ichthyology. Vol. 49. No. 11. P. 1081–1090.



ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗДЕЛЕНИЯ И ВЫБОРА ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ У ЗАВОДСКОЙ МОЛОДИ ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ

Д.С. Павлов, В.В. Костин, В.Ю. Пономарева

Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, pavlov@sevin.ru

У многих видов рыб в пределах популяции происходит дифференциация особей по тем или иным признакам. Она наблюдается в разные периоды онтогенеза и может быть связана с расселением, освоением разных пищевых ниш, размножением и др. В данной работе мы рассматриваем поведенческие механизмы дифференциации, связанной с покатной миграцией молоди рыб. У лососевых эта миграция наблюдается как в период первичного расселения, так и при скате в море.

Причиной дифференциации на мигрантов и резидентов, при смолтификации является недостаток таких ресурсов как пища и свободная (не занятая другими особями) территория. Одним из механизмов этого разделения в процессе конкуренции за жизненные ресурсы является агрессия молоди по отношению к другим конспецифичным особям (Павлов и др., 2008).

Дифференциация на мигрантов и резидентов, как физиологобиохимическая, так и поведенческая, возникает до появления первых визуальных признаков смолтификации. (Тногре, 1986; Нечаев и др., 2007; Павлов и др., 2007б, 2008). Однако до сих пор остаётся неясным вопрос, когда в онтогенезе начинается процесс дифференциации и как он протекает.

Объект исследования – молодь черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*, выращенная на рыбоводном заводе. В популяциях этого вида встречаются две формы с разными жизненными стратегиями: анадромной (проходная, кумжевая форма) и резидентной (форель). При заводских плотностях посадки (50–70 экз./дм²) мальки и сеголетки кумжи уже за год до начала смолтификации разделяются на 2 пространственные группировки – придонную и пелагическую, что обусловлено недостатком территории (площади дна). Если наблюдаемое разделение связано с последующей дифференциацией на мигрантов и резидентов, то рыбы из этих группировок должны различаться и по их отношению к течению (Павлов и др., 2007а).

Цель работы – исследование поведенческих механизмов пространственного разделения заводской молоди черноморской кумжи и ее отношения к течению за год до разделения на мигрантов и резидентов. В за-



дачи работы входило: определение уровня антагонистических отношений мальков черномоской кумжи; сравнение типов реореакции, двигательной активности в реоградиенте и критических скоростей течения у молоди из придонной и пелагической группировок; а также изменение этих показателей при голодании.

Материал и методика. Исследования проводили на Племенном форелеводческом заводе «Адлер» в 2008–2010 г.г. Сеголеток черноморской кумжи (26–85 мм) содержали в бассейнах (7.5×0.6 м, глубина воды до 0.5 м).

По результатам анализа видеоматериалов рассчитывали агрессивность (среднее количество актов агрессии, приходящихся на одну особь за минуту наблюдения (актов·мин⁻¹экз.⁻¹) в группах их 10–40 рыб) и долю (%) времени проведенного на дне данной особью от всего времени наблюдения, характеризующую выраженность территориального поведения.

Тип реореакции (предпочитаемый характер движения особи относительно направления течения) определяли в установке «рыбоход». Это гидродинамический лоток, разделённый поперечными перегородками на 13 отсеков. Особей, поднявшихся против течения в отсеки №№ 1–6, считали показавшими положительный тип реореакции; оставшихся в стартовом отсеке (№ 7) – статический тип реореакции; а особей, смеившихся по течению в отсеки №№ 8–13, – отрицательный тип реореакции. Дополнительно были оценены такие показатели реореакции, как критическая скорость течения рыб и двигательная активность (Павлов и др., 2010).

Результаты и обсуждение. После перехода на экзогенное питание **в возрасте 3–4 недели** (после выпупления) основная часть заводских мальков находилась в толще воды (пелагическая группировка). В реках в это время у лососевых наблюдается первичное расселение в форме покатной миграции или активного движения рыб против течения (Pavlov et al., 2010). Существенно меньшая часть (1–2%) мальков кумжи придерживалась дна бассейнов (донная группировка). В экспериментах при наличии свободного дна только 20% пелагических рыб занимали его – проводили на дне 85–95% от времени наблюдений. Остальные опускались на дно периодически (5–55% времени на дне при mode 5%). Из донных рыб 60% провели на дне 95% времени, а остальные практически не опускались на дно.

Уровень агрессивности был низким – 0.026 акт·мин⁻¹экз.⁻¹. При этом в 2/3 всех актов агрессии участвовали рыбы, находившиеся у дна. Благодаря гетерогенности потомства длительность первичного расселения у особей одной генерации неодинакова. Вероятно, что у рыб, проявлявших территориальное поведение и связанную с ним агрессивность, уже закончился период первичного расселения.



Таким образом, в период первичного расселения пространственное разделение мальков кумжи, в основном, связано с разной индивидуальной длительностью указанного процесса.

Со временем у все большего числа рыб заканчивается первичное расселение, они стремятся занять свою территорию и защитить её. При этом возрастает и проявление агрессивности у молоди кумжи.

В возрасте 4–5 месяцев в экспериментах при наличии свободного дна рыбы, как из донной, так и из пелагической группировок, захватывают его и проводят на нем практически все время наблюдений (94–100%). В бассейнах, при высокой плотности посадки, на дне остается лишь часть рыб – доминанты, способные защитить свою территорию, а субдоминанты вытесняются в толщу воды. Уровень агрессивности в это время увеличивается более чем в 17 раз и достигает $0.45 \text{ акт}\cdot\text{мин}^{-1}\text{экз}^{-1}$. То есть в данном возрасте дифференциация особей на пространственные группировки – донную и пелагическую – обусловлена агрессивным поведением, характерным для территориальных рыб.

При обитании доминантов на дне, а субдоминантов в толще воды к **возрасту 5–6 месяцев** возникают различия в реореакции рыб. Для особей из придонной группировки по сравнению с рыбами из пелагической группировки характерны: более высокие критические скорости течения; пониженная двигательная активность в реоградиенте; высокая доля особей со статическим типом реореакции (рис. 1). Указанные различия реореакции могут быть связаны как с образом жизни молоди кумжи (в толще воды или у дна), так и с будущим разделением на мигрантов и резидентов. Наличие у молоди кумжи в этом возрасте признаков такого разделения показали эксперименты, проведённые на голодящих рыбах.

Голодание изменило отношение к потоку, как у придонной, так и у пелагической молоди черноморского лосося. На 5-е сутки голодания рыбы начинали искать новое место обитания – их двигательная активность превзошла тот уровень, который наблюдался у сытой молоди, увеличилось число особей, перемещавшихся в установке как по течению, так против него. К десятым суткам двигательная активность в реоградиенте у рыб обеих группировок достигла максимума в эксперименте. Практически не осталось рыб, проявляющих статический тип реореакции (рис. 1).

Длительное отсутствие пищи – мощный стимул к изменению места обитания, то есть отказа от территориального поведения. При этом направление расселения оказалось разным у рыб из разных группировок. Рыбы из придонной группировки разделялись на 2 равные части: одни двигались по течению, другие – против. Такое поведение в естественной среде приведёт к тому, что, как минимум, половина рыб этой группировки останется в реке. У пелагической группировки подавляющее боль-



шинство рыб уходили из непригодного для обитания места вниз по течению, что существенно увеличивает вероятность их миграции в море. Следовательно, особи из пелагической группировки, находившиеся в условиях недостатка такого ресурса, как места обитания (территория), в большей степени проявляют поведение, характерное для будущих мигрантов; а особи из придонной группировки, обеспеченные необходимыми ресурсами (пищей и территорией), в большей степени, чем пелагические рыбы, проявляют поведение, характерное для будущих резидентов.

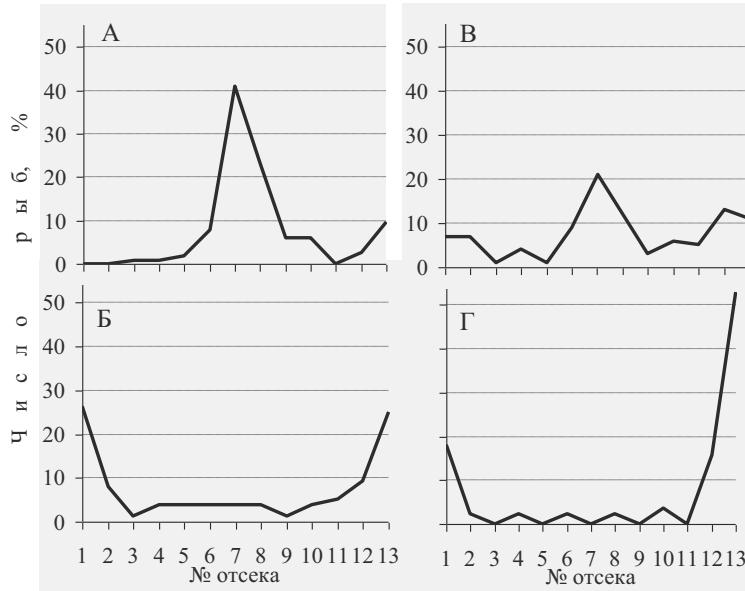


Рис. 1. Распределение сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* по отсекам установки «крыбоход» в зависимости от продолжительности голодания: А, Б – придонная группировка, В, Г – пелагическая группировка; А, В – сытые рыбы; Б, Г – 10 сут. голодания.

Таким образом, пространственное разделение молоди черноморской кумжи на две группировки наблюдается неоднократно в течение онтогенеза. В период первичного расселения оно обусловлено, в первую очередь, разной длительностью этого процесса, каковая связана с внутрипопуляционной разнокачественностью икры и эмбрионов. Территориальное поведение и агрессивность рыб в этот период наблюдаются только у некоторых особей. По завершению первичного расселения и перехода всей молоди к территориальному поведению именно оно, с присущей ему агрессивностью в условиях недостатка пищи или территории, становится



причиной вновь возникающего пространственного разделения молоди. Длительное обитание в условиях разной обеспеченности экологически важными ресурсами (в частности, территории) уже в возрасте 5–6 мес., то есть задолго (за 7–8 мес.) до начала смолтификации изменяет вероятность проявления той или иной жизненной стратегии, что проявляется в отношении молоди кумжи к течению при возникновении у неё мотива покинуть место обитания.

Авторы выражают благодарность сотрудникам форелеводческого завода «Адлер» – В.А. Янковской, Е.В. Моисеевой и Я.В. Кондратенко за содействие в проведении исследований. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ 08–04–00927-а, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение» и Федерального агентства по науке и инновациям (госконтракт 02.740.11.0280) и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-3231.2010.4.

Литература

Нечаев И.В., Павлов Д.С., Никандров В.Я. 2007. Развитие этолого-физиологической дифференциации между пестрятками и серебрянками атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 6. С. 799–818.

Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 1–11.

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

Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллов П.И. и др. 2007б. Липидный статус и характер питания молоди лососевых (Salmonidae) в год, предшествующий миграции в море, как факторы, определяющие их будущую смолтификацию // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 247–252.

Павлов Д.С., Нечаев И. В., Костин В.В. и др. 2008. Влияние укрытий и пищевых ресурсов на смолтификацию молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 634–638.

Pavlov D.S., Ponomareva V.Ju., Veselov A.E., Kostin V.V. 2010. Rheoreaction as one of formation mechanisms of phenotypic groups of underyearling Atlantic salmon *Salmo salar* // J. of Ichthyology, in press.

Thorpe J.E. 1986. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*: freshwater period influences and conflicts with smolting // Salmonid age at maturity. D. Meerburg (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. № 89. P. 7–14.



СКОПЛЕНИЯ ПЛАНКТОННЫХ КОПЕПОД: МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ И РОЛЬ В ПИТАНИИ РЫБ

А.Ф. Пастернак¹, В.Н. Михеев²

¹Учреждение Российской академии наук Институт океанологии им. П.П.

Ширшова РАН, Москва, Россия, pasternakanna@hotmail.com

²Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и

эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, avamatik@online.ru

Попытки свести баланс между поступлением энергии при питании пелагических животных и ее расходом на дыхание, рост и размножение часто приводят к выводу о недостатке корма в среде. Экспериментальные и расчетные данные показывают, что зоопланктону, а также личинкам рыб не хватает корма для роста и размножения при средней концентрации фито- и зоопланктона, оцениваемой при стандартных сборах (Mullin, Brooks 1976; Cowles et al., 1998). Главная причина дисбаланса – разномасштабная неоднородность в распределении пищевых частиц.

Чаще всего планктонологи обращают внимание на мезомасштабную неоднородность во времени и пространстве. Большое число исследований посвящено сезонной цикличности в экосистемах и пространственной мезомасштабной неоднородности, которая в значительной степени определяется гидрофизическими фронтами (Флинт, 2005). При питании, поиске партнера для размножения, избегании хищников мелкие пелагические животные часто сталкиваются с гетерогенностью гораздо меньшего масштаба (сантиметры – метры) и сами образуют скопления сходных размеров (Haury et al. 1978; Mackas et al., 1985). На этом уровне неоднородности определяющую роль играет поведение. Еще Р. Касси (Cassie, 1963) описал сложную картину мелкомасштабного пространственного распределения зоопланктона. Важнейшая роль пространственной неоднородности в распределении фито- и зоопланктона в функционировании пелагических сообществ отмечалась уже давно (Mullin, Brooks, 1976).

Цель работы – выявить возможные механизмы образования скоплений зоопланктона различной плотности и проанализировать роль, которую эти скопления могут играть в регуляции скорости потребления и способах питания рыб. Основное внимание уделяется копеподам, как главному передаточному звену энергии от первичных производителей к высшим трофическим уровням.

Скопления копепод разной плотности и механизмы их образования. Повышенная концентрация копепод часто образуется при питании в поверхностных слоях воды с высокой концентрацией фитопланктона, а также в глубине во время диапаузы. В бассейне Санта-Барбара осенью при наблюдении из подводного аппарата на глубине 450 м была отмечена



концентрация CV *Calanus pacificus* в 14000 инд л^{-1} (Alldredge et al., 1984). Наивысшая концентрация копепод была зафиксирована на мелководье в мангровых зарослях в скоплениях *Dioithona oculata*: 91 000 инд л^{-1} (Buskey et al, 1996).

Анализ опубликованных данных позволяет среди скоплений копепод выделить 2 типа: 1) концентрация в несколько раз превышает фоновую (слои повышенной концентрации) и 2) концентрация на 2–5 порядков выше фоновой (плотные локальные агрегации). Слои повышенной концентрации обнаружаются при детальных послойных ловах стандартными сетями (Виноградов, 1968). Плотные локальные скопления можно проследить с помощью подводных наблюдений, фотографий и видеозаписи, точечных пробоотборников. Столь различный уровень концентрации копепод наводит на мысль о разных механизмах их агрегирования.

При образовании слоев повышенной концентрации велика роль физических механизмов аккумуляция на конвергенциях, фронтах, в круговоротах. Плотные локальные скопления образуются в основном в результате биотических взаимодействий. Концентрация копепод при этом должна быть достаточно высока, чтобы заработали поведенческие реакции на корм, половых партнеров и хищников, т.к. область рецепции отдельной особи не превышает десяти длин тела (Vagøien, Kiørboe, 2005). Расстояние же до ближайшего соседа вне слоев повышенной концентрации обычно во много раз больше (Ambler, 2002).

Слои повышенной концентрации копепод возникают в результате суточных вертикальных миграций при питании у поверхности в ночное время и ухода в глубину в светлое время суток. Мы обнаружили, что при возрастании концентрации хищников (личинки окуня) старшие стадии *Eudiaptomus gracilis* днем скапливаются на мелководье у самого дна озера. Ночью они питаются у поверхности, причем максимальная концентрация наблюдалась в открытой части озера. Концентрация в придонных скоплениях на мелководье по сборам батометром Шиндлера составила более 300 инд л^{-1} . Батометром отобраны пробы из придонного 50 см слоя. Однако в пробах, собранных аквалангистом над самым дном (5–10 см слой), концентрация оказалась еще выше (около 900 инд л^{-1}). На мелководье у дна копеподы были практически недоступны для пелагических личинок окуня.

Образование слоев повышенной концентрации также может быть связано с уходом части популяции в диапаузу. В глубине возникают скопления копепод с концентрацией до 26000 инд л^{-1} (Alldredge et al., 1984).

Зоопланктон часто накапливается на различных границах раздела, таких, как вода-воздух, толща воды-дно, лед-вода, фронтальные зоны, физические и химические градиенты. В Черном море исследована тонкая



структурой вертикального распределения крупных видов мезопланктона, напоминающая слоеный пирог (Флинт, 1989). Нижняя граница распределения зоопланктона определяется содержанием кислорода. Глубинный максимум *Calanus euxinus* толщиной в 5–7 м сверху ограничивался плотным слоем гребневиков, а снизу подстипался слоем повышенной концентрации *Sagitta setosa* толщиной в 1–3 м.

Помимо регулярного подъема в поверхностные слои для питания, копеподы реагируют на локальные « пятна » фитопланктона, интенсивно питаясь в них. Вопрос, происходит ли это в результате активного поиска или при случайном попадании в такое пятно копеподы изменяют характер движения, задерживаясь в пятне, или работают оба механизма, остается открытым. Достоверно показано лишь изменение характера и скоростей движения.

К преимуществам образования плотных скоплений можно отнести следующие: облегчение поиска пищи, повышение встречи с половым партнером и снижение риска от встречи с хищником. Защитные свойства скоплений могут быть результатом «эффекта разбавления», более раннего обнаружения приближающегося хищника, «эффекта смущения» (confusion effect) хищника. Наиболее плотные локальные скопления обнаружены среди некрупных копепод на мелководьях тропической и умеренной зон. Такие плотные скопления *D. oculata* были описаны над колониями кораллов, среди мангровых корней, в свободных от макрофитов «окнах» (Ambler, 2002). Эти скопления имели шарообразную, лентовидную и плоскую форму и состояли в основном из половозрелых особей и старших копеподитных стадий. Автор полагает, что образование скоплений облегчало поиск потенциальных половых партнеров, и спаривание происходило преимущественно в скоплениях. Образование скоплений в полевых и лабораторных условиях происходило в ответ на изменение освещенности. При этом особи в скоплениях плыли со скоростью до 25 длин тела сек^{-1} , чтобы сохранить положение в световом пятне. Планктонные рыбы не нападали на копепод в скоплении (Ambler, 2002).

Скопления копепод рода *Acartia* имели шаровидную (до 1 м в диаметре) и плоскую (30–200 см толщиной) форму. В течение первого месяца жизни красный пагр *Pagrus major* потреблял в основном два вида образующих скопления *Acartia omori* и *A. steueri* у побережья Японии (Tanaka et al., 1987). Авторы подсчитали, что суточный рацион *P. major* вполне удовлетворяется за счет питания в скоплениях *Acartia* spp.

Таким образом, хотя основным преимуществом образования локальных скоплений копепод полагают репродуктивную и защитную выгоду, преимущества скоплений при защите от хищника не столь однозначны.



Скорость и способ питания рыб на скоплениях планктона. Зависимость скорости питания рыб от концентрации пищи раньше описывали прямой линией. В.С. Ивлев (1955), исследуя экологические и поведенческие основы питания рыб, предложил аппроксимировать зависимость рациона от концентрации гиперболой с выходом на плато. Позднее было выделено 3, а затем 4, типа функционального ответа (Holling, 1965; Mori, Chant, 1966), описываемые функциями: линейной (до порогового значения), выпуклой вверх гиперболой с выходом на плато, сигмоидальной и куполообразной.

Наибольшую известность и распространение получила модель трофической функции Холлинга типа II – монотонная зависимость, описывающая насыщение рациона хищника с увеличением количества доступных жертв. Куполообразная зависимость получается, если при значительном увеличении концентрации жертв рацион хищника снижается из-за «эффекта смущения» (confusion effect), когда сенсорные и нейронные возможности хищника не справляются с объемом информации. Поэтому атаки хищников делаются менее эффективными (Bertram 1978, Krause, Ruxton 2002). Обычно исследуется левая часть куполообразной зависимости, т.е. возрастание скорости питания при увеличении концентрации жертв в области сравнительно низких концентраций. Отчасти это объясняется тем, что высокие концентрации жертв в природе регистрируются не часто, возможно, в связи с недостатком внимания к зонам неоднородности и границам раздела, и отсутствием адекватных методов сбора. Куполообразный функциональный ответ, считавшийся признаком «эффекта смущения» хищника при высоких концентрациях жертв, наблюдался сравнительно редко. Так, Jeschke et al. (2004) проанализировали более 800 статей, посвященных различным функциональным ответам, и лишь в 10% случаев была обнаружена куполообразная зависимость. Однако Jeschke и Tollrian (2005) нашли, что в 64% исследованных систем хищник-жертва при высокой концентрации жертв в плотных скоплениях все-таки наблюдался «эффект смущения» и снижение скорости питания хищника, хотя тип функционального ответа мог быть иным, не куполообразным.

Кроме количественных эффектов, изменения скорости потребления, в очень плотных скоплениях жертв меняется пищевое поведение рыб. При питании сеголеток судака, *Stizostedion lucioperca*, в плотных скоплениях мелких дафний с концентрацией до 63 000 экз l^{-1} , судачки переходили от поштучного захвата крупных одиночных жертв к заглатыванию очень плотных микроагрегаций раков – тактике «больших глотков» (gulping) (Михеев, 1987). В этом возрасте они обычно питаются крупными подвижными жертвами (амфиподы, мизиды, молодь рыб). Впервые эта так-



тика была описана для сельдей *Alosa pseudoharengus* (Jansson, 1976). В зависимости от концентрации и размеров жертв эти сельди используют три способа питания: поштучный захват, фильтрация и «большие глотки». Используя данные Jansson (1976), мы обнаружили, что характер размерной избирательности питания тесно связан с тактикой поимки жертв. При поштучном захвате индекс избирательности монотонно растет с увеличением размера жертв, при фильтрации жертвы всех размерных категорий с примерно равной вероятностью потребляются хищником, при «больших глотках» кривая избирательности представляет собой вогнутую линию (Михеев, 1987). Такое разнообразие кривых размерной избирательности возникает в результате взаимного влияния поведения рыб и их жертв. Этот вывод подтверждает идею Б.П. Мантейфеля о необходимости учета поведения всех участников сложных трофических взаимодействий при изучении пищевых сетей в водных экосистемах (Мантейфель, 1959; Михеев, Павлов, 2010).

В период преобладания биоэнергетического подхода в водной экологии основное внимание при изучении трофических отношений уделялось анализу «функциональных ответов»— зависимостей скорости питания от концентрации жертв. Из поведения привлекались лишь скорость плавания рыб, степень их сытости и расстояние реагирования на жертву. Мы показали, что экологические эффекты не исчерпываются только типом функционального ответа. Не меньшую роль как для хищника, так и жертвы играют модификации селективности питания, которые зависят от поведения всех участников трофических взаимодействий. Поведение жертв играет важную роль не только в ходе самих пищевых отношений, но и при формировании скоплений жертв. Свойства этих скоплений влияют на разные аспекты отношений «хищник-жертва», меняя не только их интенсивность, но и параметры селективности питания.

Работа поддержана грантами РФФИ 10-04-00386а и 08-04-00893а; Федеральным агентством по науке и инновациям в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг., госконтракт 02.740.0280.

Литература

Виноградов М.Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., «Наука». 320 с.

Ивлев В.С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 242 с.

Мантейфель Б.П. 1959. Вертикальные миграции морских организмов. Тр. ИМЖ АН СССР 13, 62–117



Михеев В.Н. 1987. О механизме избирательного питания сеголеток судака в скоплениях дафний. Гидробиологический журнал 23, 32–35.

Михеев В.Н., Павлов Д.С. 2010. Поведение рыб и трофические отношения в пресноводных экосистемах. Сс. 178–200 в кн.: Актуальные проблемы современной ихтиологии. М., КМК

Флинт М.В. 1989. Вертикальное распределение массовых видов мезопланктона в нижних слоях аэробной зоны в связи со структурой поля кислорода. Сс. 187–213 в кн.: Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. М.: Наука

Флинт М.В. 2005. Роль шельфовых фронтов в формировании биологической продуктивности (на примере Берингова моря). Автореф. дисс.докт. биол. наук, ИО РАН, М., 56 с.

Allardredge A.L., Robinson B.H., Fleminger A., Torres J.J., King M., Hamner W.M. 1984. Direct sampling and *in situ* observation of a persistent copepod aggregation in the mesopelagic zone of the Santa Barbara Basin. Mar. Biol. 80: 75–81.

Ambler J.W. 2002. Zooplankton swarms: characteristics, proximal cues and proposed advantages. Hydrobiologia 480, 155–164.

Bagøien E, Kiørboe T. 2005. Blind dating—mate finding in planktonic copepods. I. Tracking the pheromone trail of *Centropages typicus*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 300, 105–115.

Bertram, B. C. R. 1978. Living in groups: predators and prey. In: Krebs, J. R. and Davies, N. B. (eds), Behavioural ecology: an evolutionary approach. Blackwell, pp. 64–96.

Buskey E.J., Peterson J.O., Ambler J.W. 1996. The swarming behavior of the copepod *Dioithona oculata*: *in situ* and laboratory studies. Limnol. Oceanogr. 41, 513–521.

Cassie R.M. 1963. Microdistribution of plankton. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1, 223–252.

Cowles T.R., Desiderio R.A., Carr M.E. 1998. Small-scale planktonic structure: persistence and trophic consequences. Oceanography 11, 4–9.

Haury L.R., McGowan J.A., Wiebe P.H. 1978. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distribution. Spatial patterns in plankton communities. N.Y.: Plenum Press, p. 277–327.

Holling C.S. 1965. The functional response of predators to prey density. Mem. Entomol. Soc. Can. 45, 1- 60.

Jansson J. 1976. Feeding modes and prey selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*). J. Fish. Res. Board Can. 33, 1972–1975.

Jeschke J.M., Tollrian R. 2005. Effects of predator confusion on functional responses. Oikos 111, 547–555.



Jeschke J.M., Kopp M., Tollrian R. 2004. Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biol. Rev.* 79, 337–349.

Krause J., Ruxton G.D. 2002. Living in groups. Oxford Univ. Press.

Mackas D.L., Denman K.L., Abbott M.R. 1985. Plankton patchiness: Biology in the physical vernacular. *Bull. Mar. Sci.* 37, 652–674.

Mori H., Chant D. 1966. The influence of prey density, relative humidity and starvation on the predaceous behavior of *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acarina: Phytoseiidae). *Can. Journ. Zool.* 44, 483–491.

Mullin M.M., Brooks E.R. 1976. Some consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 21, 784–796.

Tanaka M., Ueda H., Azeta M., Sudo H. 1987. Significance of near-bottom copepod aggregations as food resources for the juvenile red sea bream in Shijiki Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi* 53, 1545–1552.



СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО И ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ТРЕХЗУБОЙ И ТИХООКЕАНСКОЙ МИНОГ В СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКЕ

Д.В. Пеленев¹, В.Ф. Савиных², А.А. Байталюк²,
А.М. Орлов¹, Н.Р. Попова¹

¹ ФГУП «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ВНИРО), Москва, Россия, pelenev@vniro.ru

² ФГУП «Тихоокеанский научно-исследовательский рыболово-промышленный центр» (ТИНРО-центр), Владивосток, Россия

Введение. Трехзубая минога *Lampetra tridentata* (Richardson, 1836) и тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811) являются анадромными видами паразитических миног, широко распространенными в северной части Тихого океана (последний вид населяет также арктический бассейн). Они играют важную и многогранную роль в морских и пресноводных экосистемах. С одной стороны, на разных стадиях своего жизненного цикла они служат пищей различным видам водных животных: от речных раков до рыбоядных птиц и морских млекопитающих (Световидова, 1948; Абакумов, 1964; Hart, 1973; Scott, Crossman, 1973; Beamish, 1980). С другой стороны, из всех северотихоокеанских видов представляют наиболее серьезную угрозу для других рыб (Richards et al., 1982). Они паразитируют на многих видах рыб и даже китах, нанося существенный вред промысловым запасам. Цель данной работы – охарактеризовать особенности пространственного и вертикального распределения трехзубой и тихоокеанской миноги в северной части Тихого океана по результатам многолетних данных.

Материалы и методы. Материалом для статьи послужили базы данных траловых съемок и промысловых тралений донными и разноглубинными тралами в различных районах северной части Тихого океана в период с 1975 по 2009 гг., выполненных сотрудниками ТИНРО-Центра, Аляскинского Рыбохозяйственного Научного Центра (Alaska Fisheries Science Center, Сиэтл, США), ВНИРО, СахНИРО, (Южно-Сахалинск), КамчатНИРО (Петропавловск-Камчатский), а также Чукотского филиала ТИНРО-центра (ЧукотНИРО, Анадырь).

Всего проанализированы данные 3832 поимок трехзубой миноги (в том числе 3818 с указанием глубины лова) и 765 поимок тихоокеанской миноги (все с указанием глубины лова). Все поимки с известной глубиной места и горизонта траления были условно разделены на донные, если глубина места и горизонт траления совпадали, и пелагические, если глуби-



бина места и горизонт траления различались на 10 м более. Карты пространственного распределения построены с использованием компьютерной программы SURFER 8 (Golden Software Inc., 2005).

Результаты и обсуждение. Результаты анализа поимок трехзубой миноги разноглубинными тралами (Рис. 1а), показывают, что в пелагиали данный вид распространен весьма широко. При этом многочисленные его поимки зафиксированы на достаточном удалении от побережий, например, в центральной части Берингова моря и у камчатского побережья, что подтверждает выводы Бимиша (Beamish, 1980) о способности данного вида мигрировать далеко в открытые воды. Вместе с тем, наши данные свидетельствуют о встречаемости трехзубой миноги в восточной части Охотского моря у юго-западного побережья Камчатки. Ранее она была известна здесь лишь единичными находками (Свиридов, 2006).

У дна (Рис. 1б) трехзубая минога встречается преимущественно в Беринговом море вдоль материкового склона от м. Африка до восточной части Алеутского архипелага, а также у западного побережья Северной Америки к югу от о. Ванкувер, и подавляющее большинство ее поимок приурочено к водам шельфа и материкового склона.

По характеру распределения тихоокеанская минога больше привязана к пелагиали (Рис. 1в), она наблюдалась на всем протяжении от Берингова пролива на севере до центральной части Японского моря и траверза Сангарского пролива в тихоокеанских водах на юге с наибольшими концентрациями в Беринговом море у м. Наварин и Олюторском заливе. Также много поимок отмечено в южной части Татарского пролива у юго-западного Сахалина и в северо-западной части Японского моря. В Охотском море данный вид наиболее обычен у восточного Сахалина и западного побережья Камчатки. Вероятно, это связано с тем, что в этих местах происходит массовый скат молоди, а также заход на нерест производителей тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp., на которых паразитирует тихоокеанская минога (Бирман, 1950, Никольский, 1956, Морозова, 1956, Рослый, Новомодный, 1996).

У дна (Рис. 1г) тихоокеанская минога относительно немногочисленна и наиболее часто отмечалась в Беринговом море у Корякского побережья и м. Наварин. В Японском и Охотском морях она у дна отмечена единичными поимками. По всей видимости, данный вид ведет преимущественно пелагический образ жизни, паразитируя на тихоокеанских лососях, а находки у дна в большинстве случаев связаны со случайным попаданием в донный трал во время его подъема. Лишь в северо-западной части Берингова моря тихоокеанская минога, вероятно, может опускаться в придонные горизонты, где велика численность придонно-пелагического мицтая, который может служить в качестве ее жертвы.



В пелагиали тралами трехзубая минога ловилась в диапазоне глубин от 0 до 1485 м, а около 83% всех поимок зафиксировано на глубинах менее 200 м (Рис. 2а). При этом с ростом глубины уменьшались как величины средних уловов миноги, так и частота ее встречаемости. Тем не менее, значительное число особей (около 8%) отмечено в мезопелагиали на глубинах 400–500 м, что подтверждает опубликованные ранее данные (Баланов, Радченко, 1995) о высокой встречаемости рассматриваемого вида в мезопелагиали Берингова моря.

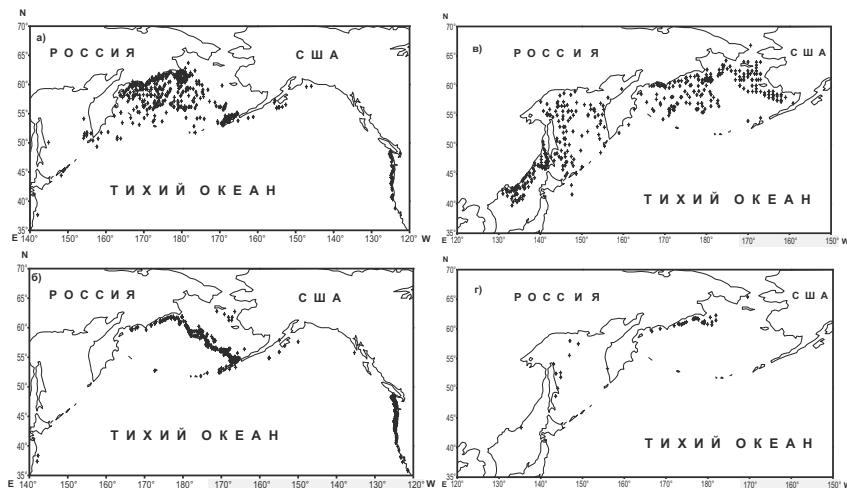


Рис. 1. Места поимок трехзубой миноги в северной части Тихого океана в 1975–2009 гг. а) в пелагиали, б) у дна и тихоокеанской миноги в) в пелагиали, г) у дна.

В уловах донных тралов трехзубая минога встречалась на глубинах 16–1193 м, а около 80% всех поимок было зафиксировано в диапазоне глубин менее 500 м (Рис. 2б). При этом число находок на глубинах свыше 400 м с ростом глубины последовательно сокращалось, а наибольшее число миног (21.4%) было поймано на глубине менее 100 м.

По нашим данным в пелагиали тихоокеанская минога встречалась на глубинах от 0 до 1000 м. При этом подавляющее число особей (82.2%) вылавливалось в верхнем 100-метровом слое, а максимальные уловы (1.7 экз. за траление) зафиксированы на глубинах до 200 м (Рис. 2в). На глубинах свыше 400 м данный вид отмечен единичными поимками.

У дна тихоокеанская минога отмечалась на изобатах 23–710 м. Максимальное число поимок (90.2%) зарегистрировано в диапазоне глубин от 0 до 400 м (Рис. 2г). При этом максимальная величина уловов 1.7 экз. за



трапление была зафиксирована на глубине 301–400 м. На глубинах выше 500 м встречаемость данного вида была низкой.

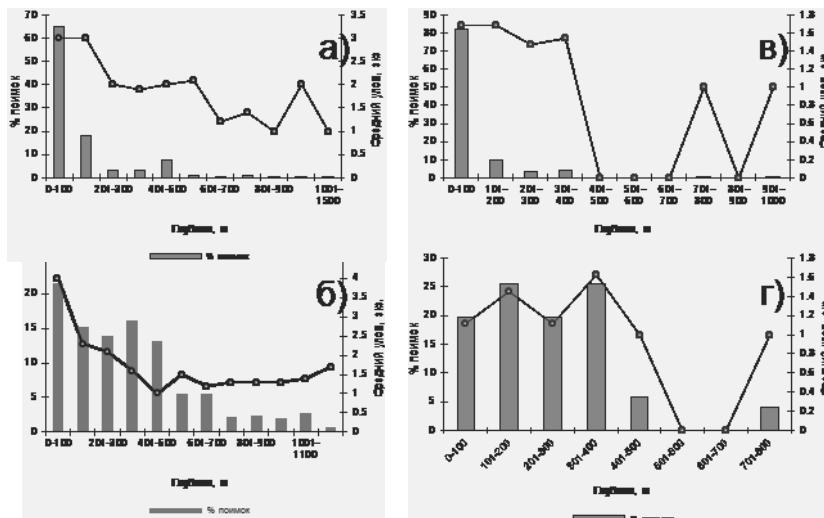


Рис 2. Вертикальное распределение трехзубой миноги а) в пелагиали, б) у дна и тихоокеанской миноги в) в пелагиали, г) у дна.

Выводы. По характеру пространственного и вертикального распределения трехзубая и тихоокеанская миноги существенно различаются: первый вид населяет преимущественно Берингово море и западное побережье США и Канады, практически не встречаясь в Японском и Охотском морях. Последний не отмечен у канадского и американского западных побережий, но многочислен в Японском и Охотском морях. В районах совместного обитания в Беринговом море тихоокеанская минога практически не встречается у дна, а, кроме того, обычна в восточной части Берингова моря, где практически отсутствует трехзубая минога.

Литература

Световидова А.А. 1948. О нахождении тихоокеанской миноги *Entosphenus tridentatus* (Gairdner) в советской части Берингова моря // Докл. АН СССР. Т. 61, № 1. С. 151–152.

Бирман И.Б. 1950. О паразитизме тихоокеанской миноги на лососях рода *Oncorhynchus* // Изв. ТИНРО. Т. 32. С. 158–160.

Никольский Г.В. 1956. Некоторые данные о морском периоде жизни тихоокеанской миноги *Lampetra japonica* (Martens) // Зоол. журн. Т 35, № 4. С. 588–591.



Моросова Т.А. 1956. Материалы по биологии и систематике тихоокеанской миноги // Вопр. ихтиологии. Вып. 7. С. 149–157.

Абакумов В.А. 1964. О морском периоде жизни тихоокеанской трехзубой миноги – *Enthosphenus tridentatus* (Richardson) // Тр. ВНИРО. Т. 49. С. 253–256.

Баланов А.А., Радченко В.И. 1995. Состав и распределение рыб в мезо- и батипелагиали Берингова и Охотского морей // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 335–343.

Рослый Ю.С., Новомодный Г.В. 1996. Элиминация молоди лососей рода *Oncorhynchus* из реки Амур тихоокеанской миногой *Lampetra japonica* и другими хищными рыбами в раннеморской период жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 36, №1. С. 50–54.

Свиридов В.В. 2006. Пространственно-временная изменчивость распределения основных видов хищных рыб и рыбообразных – потребителей тихоокеанских лососей в дальневосточных морях // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-центр. С. 266–276.

Hart J.L. 1973. Pacific fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Bd. Canada. No. 180. P. 1–740.

Scott W.B., Crossman E.J. 1973. Freshwater fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Bd. Canada. No. 184. P. 1–966.

Beamish R.J. 1980. Adult biology of the river lamprey (*Lampetra ayresi*) and Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) from the Pacific coast of Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 37. P. 1906–1923.

Richards J.E., Beamish R.J., Beamish F.W.H. 1982. Descriptions and keys for ammocoetes of lampreys from British Columbia, Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 39. P. 1484–1495.



О РАЗЛИЧНЫХ ФУНКЦИЯХ АЦЕТИЛХОЛИНЭСТЕРАЗЫ (АХЭ) В ПЕРВИЧНЫХ ХЕМОСЕНСОРНЫХ ЦЕНТРАХ НЕКОТОРЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

Н.Н. Ружинская¹, Г.В. Девицина², П.А. Гдовский³

^{1, 3}- Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д.Папанина РАН, Борок,
Россия, nruzh@ibiw.yaroslavl.ru

²- Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, Москва, Россия,
gdevicyna@mail.ru

Результаты определения удельной активности ацетилхолинэстеразы (АХЭ) в обонятельной системе у представителей 15 видов рыб с различной экологией показали, что уровень ферментативной активности в луко-вице (ОЛ) отражает обонятельные способности вида (Табл. 1). Этот биохимический показатель в относительном его выражении, т.е. при сравнении с передним мозгом (ПМ), вполне может быть использован для оценки функционального развития обонятельной системы рыб [Гдовский П.А., Ружинская Н.Н., 2007]. Действительно, из таблицы видно, что по соотношению активности АХЭ в ОЛ и ПМ исследуемые виды рыб можно разделить на 3 группы. Первая—объединяет виды с превышением активности АХЭ в ОЛ по сравнению с ПМ. Все они отличаются высоким развитием обоняния, т.е. являются макросматами. Вторую группу представляют виды, имеющие примерно одинаковый уровень АХЭ-ной активности в этих отделах мозга и умеренные обонятельные способности (медиосматы). В третью группу входят виды с низкой активностью АХЭ в ОЛ и со слабо развитым обонянием (микросматы).

Для выяснения физиологической основы этого соответствия проведена серия экспериментальных работ по изучению функциональной роли холинергической ферментативной системы в ОЛ макро- и микросматов.

Согласно гисто- и цитохимическим исследованиям, ОЛ карповых и осетровых содержит ферменты метаболизма АХ-холинацетилтрансферазу (ХАТФ) и АХЭ. Характер их локализации в сочетании с результатами электрофизиологического изучения определенно указывают на возможность как холинергической передачи в аксо-дendритных синапсах ОЛ, так и мускариновой модуляции нехолинергических синапсов, опосредующих возвратно-латеральное взаимодействие. [Гдовский П.А., Ружинская Н.Н., 2007]. В соответствии с этим, активность АХЭ в ОЛ рыб-макросматов обнаруживает прямую зависимость от целостности ее афферентного входа [Ружинская Н.Н., Гдовский П.А., 1990] и от уровня функциональной нагрузки [Гдовский П.А., Ружинская Н.Н., 2001.2007]. При продолжительной (6 суток) стимуляция рецепторов карпа растворами



аминокислот, а самцов выюна—половым феромоном, уровень АХЭ-ной активности в ОЛ возрастает, соответственно, на 50% и 200%. В случае же временной обонятельной депривации, вызванной действием ионов меди (0.1 мкМ) на рецепторы, активность АХЭ в ОЛ снижается на 70% по сравнению с контролем и восстанавливается после отмычки.

Таблица 1. Удельная активность АХЭ в обонятельной системе рыб.

Вид	n	АХЭ (мкмоль/(ч x г веса))		
		ОЛ	ПМ	N
Выюн <i>Misgurnus fossilis</i> L.	5	411±4	116±19	1
Налим <i>Lota lota</i> L.	5	311±62	198±17	1
Осетр <i>Acipenser baerii</i> Brandt	6	94±5	49±17	1
Карп <i>Cyprinus carpio</i> L.	7	754±93	333±21	1
Чехонь <i>Pelecus cultratus</i> L.	4	511±34	254±34	1
Крапчатый сомик <i>Corydoras paleatus</i> Jenyns	6	1300±13	650±72	1
Угорь <i>Anguilla anguilla</i> L.	4	167±2	91± 15	1
Лещ <i>Abramis brama</i> L.	4	463±69	431±44	2
Синец <i>Abramis bollerius</i> L.	6	249±37	303±33	2
Форель <i>Salmo gardneri</i> R.	4	140±12	170±20	2
Камбала, зрячая сторона <i>Palatesa palatesa</i> L.	3	157±22	321±42	3
Ряпушка <i>Coregonus albula</i> L.	6	78±9	220±24	3
Окунь <i>Perca fluviatilis</i> L.	8	75±5	201±8	3
Щука <i>Esox luceus</i> L	4	69±4	255±34	3
Треска <i>Gadus morhua</i> L.	4	96±7	431±23	3

N – номера групп: 1 – макросматы, 2 – медиосматы, 3 – микросматы

Что же касается видов со слабо развитым обонянием, и, соответственно, с низким уровнем удельной АХЭ-ной активности в ОЛ, то их изучение долгое время вообще не продвигалось из-за крайне слабой выраженности гистохимических реакций на ферменты метаболизма АХ. Лишь после регистрации феномена длительной посттетанической потенциации (ПТП) появились первые данные о холинергической системе ОЛ микросматов. На примере ОЛ щуки определена решающая роль мускариновой регуляции в пластических изменениях аксо-дendритных синапсов клубочкового нейропиля. Установлено, что эндогенный АХ влияет на индукцию, развитие и стабилизацию ПТП в ОЛ [Гдовский П.А., Ружинская Н.Н., 2007]. Он действует как модулятор нехолинергических синапсов, а его концентрация во время развития ПТП снижается благодаря росту гидролитической активности АХЭ [Ружинская Н.Н., Гдовский П.А., 2005]. В частности, по-



казано, что увеличение эффективности синаптической передачи во время длительной ПТП сопровождается ростом активности АХЭ за счет ферментативного синтеза *de novo* (Табл. 2). В потенцированной ОЛ АХЭ синтезируется в митральных, зернистых клетках и, вероятно, в нейронах третьего порядка. В отличие от карпа, в наружных слоях ОЛ щуки АХЭ не выявляется ни при каких условиях – ни в норме, ни при развитии длительной ПТП.

Таблица 2. Удельная активность АХЭ ОЛ щуки во время развития длительной ПТП и длительной ПТД

Время тетанизации обонятельного нерва	эффект в ОЛ	АХЭ (мкмоль/(ч х г веса))		
		до тетануса (норма)	через 30' после тетануса	через 60' после тетануса
15"	ПТП	129±4	234±11*	244±12*
30"	ПТД	129±4	128±7	128±5

В целом, эти результаты свидетельствуют об определенных различиях организации холинергического механизма в ОЛ макро- и микросматов. У представителей макросматов эндогенный АХ действует и как медиатор, и как модулятор синаптической передачи. У микросматов роль АХ в ОЛ ограничивается только модуляторной функцией. Поэтому, АХЭ, как неотъемлемая часть этого механизма, вполне может служить показателем развития обонятельной системы рыб. Роль же АХЭ, как уже упоминалось, заключается в удалении избыточного АХ и определяется гидролитической активностью, т.е. основной, классической, функцией этого фермента.

Вместе с тем за последнее десятилетие произошел значительный прогресс в изучении нетрадиционных, т.е. не связанных с гидролизом АХ, функций АХЭ. Появились новые данные об участии различных молекулярных изоформ АХЭ как в процессах пролиферации, дифференцировки клеток, так и в процессах их гибели [Jiang H., Zhang X.-J., 2008].

При изучении влияния двухсторонней необратимой аносмии на первичные вкусовые центры карпа мы столкнулись с отдельными фактами относительно АХЭ, которые, по всей вероятности, связаны с ее нетрадиционными функциями. Довольно неожиданными оказались результаты по определению удельной активности АХЭ и ее локализации в дегенерирующей ОЛ. Мы полагали, что у аносмированных карпов снижение АХЭ-ной активности в ОЛ будет опережать ее дегенеративные изменения, т.к. после удаления обонятельной выстилки этот эффект проявляется за 3–4 недели до появления признаков дегенерации в ОЛ [Ружинская Н.Н, Гдовский П.А., 1990]. Мы также ожидали, что на стадии гибели нейронов ак-



тивность АХЭ будет существенно ниже 50%-го уровня, а ее локализация ограничится только нормальными клетками. Однако результаты показали, что вызванные аносмиеей изменения весового индекса ОЛ и удельной активности АХЭ развиваются практически синхронно. Наиболее резкое их снижение приходится на первые 2 месяца. К этому сроку завершается дегенерация наружных слоев ОЛ, существенно замедляется снижение весового индекса, АХЭ-ной активности (Табл. 3) и начинается длительный период гибели нейронов. Через 4–8 месяцев на срезах ОЛ наряду с нормальными клетками выявляются скопления АХЭ-позитивных нейронов и их фрагментов, а также одиночные АХЭ-позитивные нейроны с явными признаками дегенерации.

Таблица 3. Снижение весового индекса и АХЭ-ной активности ОЛ карпа после двухсторонней необратимой аносмии.

Сроки аносмии	весовой индекс (% от контр.)	активность АХЭ (% от контр.)
2 месяца	54	63
6 месяцев	45	51

Эти данные означают, что благодаря постепенному и послойному развитию дегенерации в ОЛ, весь процесс четко делится на два относительно независимых периода. Снижение активности АХЭ в течение первых 2-х месяцев имеет прямое отношение только к наружным слоям ОЛ и не распространяется на клетки. Поэтому в последующий, более поздний период, нейроны ОЛ вступают в процесс дегенерации с запасом фермента, и синтез его продолжается вплоть до их полного уничтожения.

Эти факты можно объяснить только с позиции новых представлений о нетрадиционных функциях АХЭ, а также о различии молекулярных программ, лежащих в основе дегенерации клеточных тел и их отростков. Известно, что дегенерация аксонов и дендритов протекает независимо от апоптоза и без участия АХЭ [Koike T., Yang Y., Suzuki K., Zheng X. 2008].

Появились и прямые доказательства того, что синаптическая изоформа АХЭ стимулирует фрагментацию апоптозных клеток, а ее растворимый R-вариант увеличивает скорость клеточной пролиферации [Jang H., Zhang, X.-J., 2008]. В связи с последним обстоятельством важно отметить, что у аносмированных карпов параллельно с развитием дегенерации ОЛ происходит компенсаторная морфо-функциональная активация нейронов лицевой доли (ЛД) продолговатого мозга, т.е. первичного центра наружной вкусовой системы. Через 6 месяцев аносмии ее весовой индекс возрастает на 45%, удельная активность АХЭ – на 34%, и на 33% увеличивается плотность АХЭ-позитивных нейронов [Девицина Г.В., Ружинская



Н.Н., Гдовский П.А., 2010]. Очевидно, что в этом случае проявляется связь АХЭ с нейрогенезом. Таким образом, есть достаточные основания полагать, что при определенных обстоятельствах, связанных с травматическими нарушениями и последующими компенсаторными преобразованиями, АХЭ первичных хемосенсорных центров карпа помимо своей классической функции вполне может участвовать в таких физиологических процессах, как нейрогенез и апоптоз.

Литература

Ружинская Н.Н., Гдовский П.А., 1990. Локализация ацетилхолинэстеразы в обонятельной луковице карпа // Ж. эвол. биохим. физиол. 1990. Т. 26. № 2. С. 323–327.

Гдовский П.А., Ружинская Н.Н., 2001. Влияние ионов меди на периферический отдел обонятельной системы карпа *Cyprinus carpio* // Биол. внутр. вод. № 1. С. 90–95.

Ружинская Н.Н., Гдовский П.А., 2005. Активность ацетилхолинэстеразы в обонятельной луковице щуки (*Esox lucius* L.) и ее роль в развитии длительной посттетанической потенциации // Ж. эвол. биохим. и физиол. 2005. Т. 41. № 2. С. 426–429.

Гдовский П.А., Ружинская Н.Н., 2007. Ацетилхолинэстераза – биомаркер функционального состояния обонятельной системы рыб // Успехи совр. биол. Т. 127. № 4. С. 397–404.

Jiang H., Zhang X-J. 2008. Acetylcholinesterase and apoptosis. A novel perspective for old enzyme // FEBS J. V. 275. P. 612–617.

Koike T., Yang Y., Suzuki K., Zheng X. 2008. Axon and dendrite degeneration: its mechanisms and protective experimental paradigms // Neurochem Int. 2008. Т. 52. N. 4–5. P. 751–760.

Девицина Г.В., Ружинская Н.Н., Гдовский П.А., 2010. Влияние необратимой двухсторонней аносмии на морфо-функциональные показатели первичных центров вкусовой системы карпа // Ж. эвол. биохим. физиол. 2010. Т. 46. № 4. С. 321–328.



МИГРАЦИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРСИДСКОГО ОСЕТРА (*ACIPENSER PERSICUS*) В КАСПИЙСКОМ МОРЕ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ТРАЛОВО-СЕТНЫХ ОСЕТРОВЫХ СЪЕМОК В 2009 ГОДУ

И.А. Сафаралиев

*Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
Астрахань, Россия, Saf_ildar@rambler.ru*

Известно, что миграции и распределение осетровых зависят от сезонных изменений гидрологического режима, кормовой базы и т.д. Ежегодные мониторинговые наблюдения (трапово-сетные осетровые съемки) позволяют выявлять закономерности и отмечать тенденции, происходящие в поведении и биологии осетровых, связанные с изменением экологии и интенсивным антропогенным прессом на экосистему Каспийского бассейна. Получаемые данные крайне важны для определения качественного, количественного состояния и динамики стада осетровых в Каспийском бассейне, которые в последующем позволят определить рациональные пути использования биоресурсов Каспийского моря.

В 2009 году были проведены трапово-сетные съемки в весенний, летний и осенний сезоны с целью изучения особенностей миграции, распределения, качественного и количественного состояния персидского осетра на обследованных акваториях Каспийского моря в зоне ответственности Российской Федерации. Весной и осенью была обследована акватория мелководной части Северного Каспия, в летний период – мелководная, приглубая части Северного Каспия и акватория Среднего Каспия. Глубины от 2 до 10 м обследовались 9.0-метровым донным трапом и сетными учетными орудиями лова, глубины свыше 10 м – 24.7-метровым донным трапом.

Весной в западной мелководной части Северного Каспия в траповых уловах отмечались единичные экземпляры персидского осетра восточнее о. Чистая Банка. Относительная численность персидского осетра составила 0.16 экз./10000 м³. Постановка осетровых и сельдяных сетных порядков показала мозаичное распределение этого вида от о. Тюлений до свала Белинского банка независимо от селективности орудий лова (рисунок 1). Доля пойманных особей в осетровых порядках составила 57.1%, в сельдяных – 42.9% от общего улова персидского осетра.

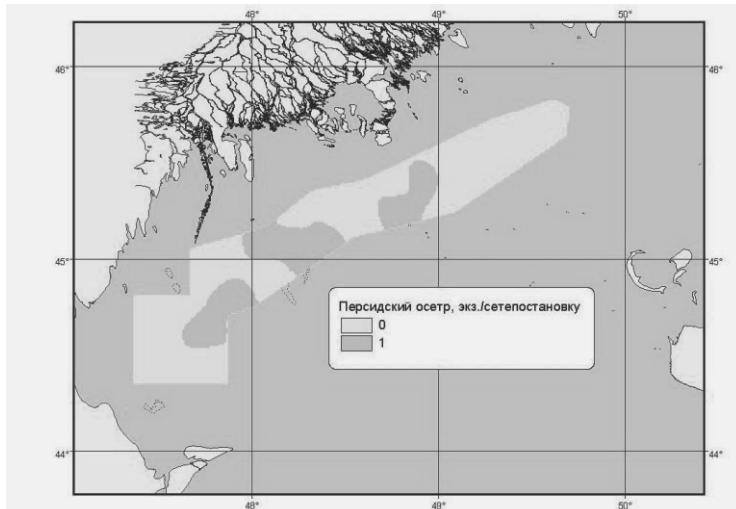


Рис. 1. Распределение персидского осетра на обследованной акватории Каспийского моря весной 2009 г., экз./сетепостановку

Первые мигранты персидского осетра с южных районов Каспийского моря на обследованной акватории появились в конце апреля при температуре 8.7–9.5 °C. Основная масса особей этого вида мигрировала в Северный Каспий в начале мая, когда вода прогрелась от 11 до 17 °C. Глубина в местах вылова варьировала от 3.8 до 7.0 м, солёность – 1.8–8.2‰. Частота встречаемости персидского осетра в сетных порядках – 12.5%. Относительная концентрация – 0.13 экз./сетепостановку. Уловы персидского осетра представлены только молодыми рыбами.

Летом в мелководной зоне Северного Каспия встречаемость персидского осетра в траловых уловах была невысокой и составила 4.3%. Его основными нагульными пастбищами в этой части моря являются районы между свалом Белинского банка и банки Ракушечной, а также воды, прилегающие к о. М. Жемчужный, где концентрации достигали до 4.11 экз./10000 м³. В этот период года на данной акватории персидский осетр нагуливался при температурах вод от 23.3 до 27.2 °C с глубинами 4.2–5.5 м. Относительная численность особей этого вида составила 0.16 экз./10000 м³. Летние сетные уловы в мелководной части Северного Каспия также подтвердили невысокое освоение персидским осетром нагульных пастбищ этой части моря, средний улов составил 0.06 экз./сетепостановку.

Западная приглубая часть Северного и Среднего Каспия наиболее значимы для нагула персидского осетра на акватории Российской Федерации. Средние уловы в этих районах моря традиционно высоки с



наибольшими значениями в приглубой части Северного Каспия (таблица 1). Это объясняется высокой продуктивностью донной кормовой базы в этом районе моря, в частности *Mytilaster lineatus*, как предпочтаемого объекта в рационе персидского осетра (Молодцова, 2006). Распределение персидского осетра в этой части Северного Каспия характеризуется высокой его встречаемостью в траловых уловах, составляя 93.9%. Наибольшие его нагульные концентрации были отмечены на банках Кулалинская и Большая Жемчужная. В этих районах моря уловы достигали от 3.05 до 4.58 экз./10000 м³ (рисунок 2), предпочтая воды с температурами 22.1–22.9 °C.

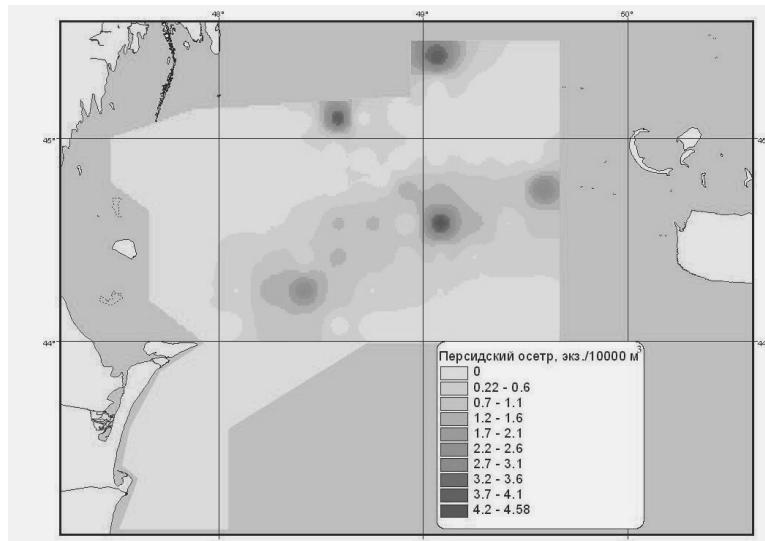


Рис. 2. Распределение персидского осетра на обследованной акватории Каспийского моря летом 2009 г., экз./10000 м³

Доля персидского осетра в траловых уловах в приглубой части Северного Каспия в 2009 г. составила 46.2%, что значительно выше 2008 г. – 21.2%. В целом средний улов в приглубой части Северного Каспия снизился по сравнению с 2008 г. и составил 0.98 экз./10000 м³ с преобладанием в уловах молоди до 0.92 экз./10000 м³.

Осенние изменения гидрологического режима в мелководной части Северного Каспия обусловило перераспределение персидского осетра в данном районе моря. Понижение температуры вызвало миграцию особей этого вида в южные районы моря с более высокими благоприятными температурами, о чем свидетельствуют траловые и сетные лова. Так,



проведенные траления 9-метровым тралом в северной части исследованной акватории при средней температуре воды 16.9 °С оказались не результативными. В сетных ловах персидский осетр встречен единичными особями южнее о. Укатный, составив 0.25 экз./сетепостановку. Уловы 24.7 – метрового трала показали присутствие персидского осетра в водах, прилегающих к глубоководной части Северного Каспия, где температура остается еще в этот период сравнительно высокой. Особи этого вида встречались при температурах 17.9–18.1 °С. Относительная численность составила 0.39 экз./10000 м³.

Анализ полученных результатов 2009 г. показал, что персидский осетр является теплолюбивым видом, предпочитающим температуры от 11.0 °С и выше, на что указывают данные весенний и осенний съемок. В этот период происходит смена температурных режимов, вызывая сезонные миграции осетровых, в частности, персидского осетра. Весной персидский осетр расширяет ареал нагула, осваивая прогретую мелководную часть Северного Каспия, осенью, с охлаждением водных масс, перемещается из Северного Каспия в южные районы Каспийского моря, в более теплые воды. Результаты траловых и сетных ловов свидетельствуют о наличии у персидского осетра предпочтаемых районов в Каспийском море. Так, акватория западной мелководной и приглубой частей Северного Каспия осваивает в основном молодь персидского осетра. В мелководной части Северного Каспия предпочтительными местами нагула этого вида являются район между свалом Белинского банка и банки Ракушечной, а также воды, прилегающие к о. М. Жемчужный, но наиболее предпочтительным нагульным районом для персидского осетра является глубоководная часть Северного Каспия.

Литература

Молодцова А.И. Особенности питания русского и персидского осетра в Каспийском море в 2005 г.// Материалы международной конференции «Современное состояние и пути совершенствования научных исследований в Каспийском бассейне» 16–18 мая 2006 г. – Астрахань: КаспНИРХ, 2006. – С. 58–61.



МИГРАЦИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СЕВРЮГИ (*ACIPENSER STELLATUS*) В КАСПИЙСКОМ МОРЕ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ТРАЛОВО-СЕТНЫХ ОСЕТРОВЫХ СЪЕМОК В 2009 ГОДУ

И.А. Сафаралиев, Г.Ф. Зыкова

*Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
Астрахань, Россия,
Saf_ildar@rambler.ru*

Данные о времени миграции и характере распределения осетровых крайне важны для точных расчетов их запасов и последующей оценки ОДУ. С этой целью в 2009 г. были проведены ежегодные сезонные учетные тралево-сетные съемки осетровых в Каспийском море. Полученные нами материалы позволили провести анализ особенностей сезонной миграции и распределения севрюги на обследованной акватории. На глубинах 2–10 м контрольные лова проводились 9.0-метровым донным тралом и ставными сетями, на больших глубинах – 24.7 – метровым донным тралом. Обследовались воды ответственности Российской Федерации: мелководная и глубоководная части Северного Каспия и западная часть Среднего Каспия.

Весной при прогреве поверхностных вод до 7.0 °C севрюга начинает нерестовые миграции из Среднего и Южного Каспия в Северный, откуда половозрелые особи заходят на нерест в Волгу и Урал (Легеза, 1973; Ходоревская, 2007). Первыми мелководья Северного Каспия заполняют производители, затем по мере прогрева водных масс до 16.0–18.0 °C на них размещается нагульная часть популяции: пропускающие нерест взрослые особи и молодь (Зыкова, 2004).

В крупноячейных (осетровых) сетных порядках в третьей декаде апреля преобладали взрослые особи севрюги, основная масса которых концентрировалась на 3–4-метровых изобатах в районах островов Чистая Банка (1–3 экз./сетепостановку), Малый Жемчужный (1–2 экз./сетепостановку), Очиркин (2 экз./сетепостановку). Наибольшие концентрации взрослых рыб (до 4 экз./сетепостановку) наблюдались на южном склоне банки Ракушечная – Горбачек. Молодь севрюги с минимальной плотностью концентраций (1 экз./сетепостановку) встречалась только на южном и юго-западном склонах о. Чистая банка. Средний улов севрюги составлял 1.4 экз./сетепостановку, из которых 0.2 экз./сетепостановку, или 14.3%, приходилось на особей, не достигших промысловой длины. Встречаемость севрюги в уловах составляла 60%.



В первой декаде мая с прогревом водных масс до 14.3 °С взрослые особи севрюги стали встречаться у входа в Волго-Каспийский канал (до 4-х экз./сетепостановку), на свалах Кировского (1 экз./сетепостановку), Белинского и Сухо-Белинского банков (1 экз./сетепостановку), распределяясь на 4–5 метровых изобатах.

Во второй декаде мая с достижением прогрева воды 17.8 °С плотность скоплений севрюги на мелководьях Северного Каспия значительно возросла. В районе о. Чистая банка она увеличилась до 5 экз./сетепостановку, у о. Малый Жемчужный – до 7 экз./сетепостановку, у о. Очиркин – до 6 экз./сетепостановку. Средний улов севрюги в этом районе моря увеличился до 5 экз./сетепостановку, встречаемость в уловах – до 100%. На долю молоди приходилось 1.38 экз./сетепостановку, или 27.5%.

Таким образом, данные весенних сетных ловов показали, что севрюга осваивала большую часть из обследованной акватории, нулевые уловы были представлены только в районе о. Тюлений. Наиболее предпочтительными для севрюги оказались районы островов Чистая банка, Очиркин и Малый Жемчужный (рисунок 1). Средний улов севрюги в крупноячейных ставных сетях за весь период весенней съемки 2009 г. составил 2.25 экз./сетепостановку. Средняя встречаемость вида в уловах достигала 71.4%.

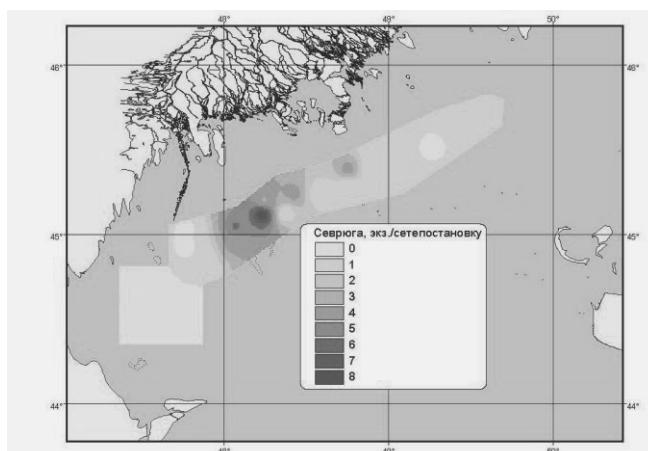


Рис. 1. Распределение севрюги на обследованной акватории Каспийского моря весной 2009 г., экз./сетепостановку

До конца 90-х гг. прошлого столетия мелководья северной части моря в районах многочисленных банков и островов были основным местом нагула севрюги в летний период (Зыкова, 2009). Несмотря на сокращение численности севрюги, в текущем году по-прежнему в этой части моря



наблюдаются сравнительно высокие её концентрации. В районах островов Чистая банка, Малый Жемчужный и свала глубин Белинского банка плотность концентрации достигала 4.11 экз./10000 м³ (рисунок 2). В летний период 2009 г. в западной мелководной части Северного Каспия встречаемость севрюги в траловых уловах составляла 6.4%. На долю осо-бей, не достигших промысловой длины, приходилось 33.3%.

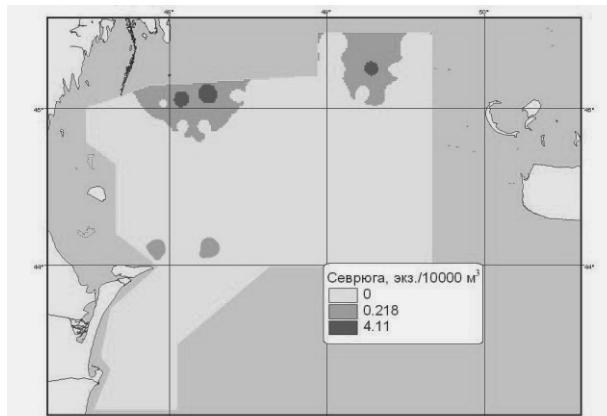


Рис. 2. Распределение севрюги на обследованной акватории Каспийского моря летом 2009 г., экз./10000 м³

Нагуливалась севрюга на глубинах 3.0–5.5 м при температуре воды 23.1–28.5 °C в районе островов Чистая Банка и Малый Жемчужный и на свале Сухо-Белинского канала-рыбохода. Средний улов составлял 0.24 экз./10000 м³.

Встречаемость вида в сетных уловах составила 47.1%, средний улов – 0.94 экз./сетепостановку, из которых только 31.3% были взрослые рыбы. Наибольшие уловы, равные 3 экз./сетепостановку, отмечались в районах выхода пресных вод, на свалах Кировского и Белинского банков. Меньшие по плотности концентрации (2 экз./сетепостановку) распределялись на нагульных пастбищах в районе островов Тюлений, Малый Жемчужный и Укатный. Наименьшие скопления (1 экз./сетепостановку) были характерны для входа в ВКК. Вылавливалась севрюга на глубинах 1.8–8.3 м в широком диапазоне температур воды: от 21.2 до 28.6 °C. Наибольшей плотности скоплений севрюга достигала на 4-метровой изобате. Концентрации вида на глубоководных станциях Северного Каспия не превышали 0.218 экз./10000 м³ на глубинах 10.5–19.5 м при температуре воды 22.3–22.6 °C. Нагуливалась севрюга между банкой Большая Жемчужная



и о. Чечень. встречаемость вида в траловых уловах составляла 36.4%, средний улов – 0.012 экз./10000 м³.

По данным траловой и сетной съемки, осенью (сентябрь – октябрь) 2009 г. в суммарном вылове осетровых рыб на мелководьях Северного Каспия на долю севрюги приходилось 9.1%. Ее распределение было мозаичным. Встречаемость вида в траловых уловах составляла 4.2%, в сетных уловах – 75% (рисунок 3).

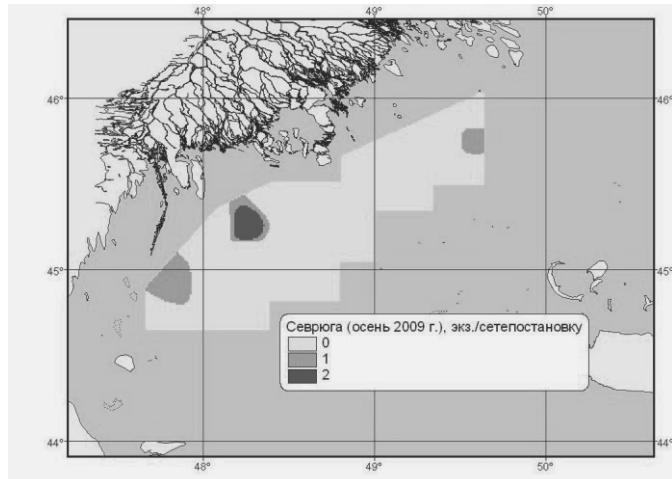


Рис. 3. Распределение севрюги на обследованной акватории Северного Каспия осенью 2009 г., экз./сетепостановку

Осенние материалы последних лет показывают, что в сентябре водные массы мелководий Северного Каспия остаются прогретыми до 21 °С, что позволяет севрюге в этот период продолжать нагул на мелководьях на этой акватории.

Молодь севрюги с плотностью концентраций 4.11 экз./10000 м³ нагуливалась в районе о. Малый Жемчужный и Средней Жемчужной банки на глубинах 5.5–10.2 м при сравнительно высокой температуре – 17.0–21.6 °С и низкой прозрачности воды – 1.3 м. Средний траловый улов севрюги составил 0.16 экз./10000 м³.

Взрослые особи озимой севрюги встречались в районах островов Укатный и Очиркин и у входа в ВКК, где их сетные уловы не превышали 1–2 экз./сетепостановку. Распределялись они в узком диапазоне глубин – 4.0–4.8 м, в водах с низкой прозрачностью – 0.4–1.1 м, прогретых до 15.4–21.4 °С. Максимальные сетные уловы севрюги (2 экз./сетепостановку) отмечались в районе о. Очиркин. Средний сетной улов вида со-



ставлял 1 экз./сетепостановку. Повышенная концентрация взрослых рыб осенью 2009 г. объясняется усилением нерестовых миграций озимой севрюги западными банками дельты Волги.

Результаты проанализированных материалов тралово-сетных осетровых съемок в 2009 г. показали наличие у севрюги возрастных особенностей сезонной миграции, связанных с температурным фактором, избирательностью мест для нагула. Весной мелководье Северного Каспия первыми начинают осваивать производители севрюги, нерестящиеся в текущем году. По мере прогрева водных масс до 14.0 °C появляются взрослые особи, пропускающие нерест, и молодь. Осеннее распределение севрюги характеризуется задержкой нагуливающихся особей в связи с остаточным прогревом водных масс. В это время усиливаются нерестовые миграции озимой севрюги к западным банкам дельты Волги.

Возрастная структура севрюги, нагуливающейся в летний период, в сравнении с весной и осенью, отличается наличием наибольшей доли молоди на обследованной акватории. Как взрослые, так и молодые особи этого вида осваивают значительную акваторию в мелководной части Северного Каспия, отдавая предпочтение районам островов Чистая банка и Малый Жемчужный, свалы Кировского и Белинского банков. Низкая встречаемость севрюги в глубоководье Северного Каспия объясняется тем, что этот район моря является весенней и осенней транзитной трассой в миграции осетровых на северные мелководные места нагула рыб.

Литература

Легеза, М.И. Современное распределение осетровых рыб в Каспийском море / М.И. Легеза // Вопросы ихтиологии. – 1973. – Т. 13. – Вып. 6(83) – С. 1008–1017.

Зыкова, Г.Ф. Влияние температурного фактора на распределение севрюги в Каспийском море / Г.Ф. Зыкова : тез. докладов IX Всерос. конф. по проблемам промыслового прогнозирования, 19–21 окт. 2004 г. – Мурманск, 2004 – С. 80–85.

Зыкова, Г.Ф. Численность и распределение севрюги на участке «Центрально-Каспийский» в 2007–2008 гг./ Г.Ф. Зыкова, И.А. Сафаралиев // Материалы третьей международной научно-практической конференции «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений», Астрахань, 13–15 октября 2009 г. – Астрахань: Изд-во ФГУП «КаспНИРХ», 2009. – С. 72–76.

Ходоревская, Р.П. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна / Р.П. Ходоревская, Г.И. Рубан, Д.С. Павлов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 242.



ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРУКТУРЫ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА ЩУКИ *ESOX LUCIUS* ПРИ ИЗУЧЕНИИ ЕЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

А.Н. Свирская, М.Н. Иванова

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д.Папанина РАН, Борок, Россия, svirs@ibiw.yaroslavl.ru

Вопрос о количестве позвонков в осевом скелете взрослой щуки, населяющей различные водоемы России, достаточно подробно изложен в литературе (Берг, 1948; Груздева, 1996 и др.). Из водоемов бассейна р. Волга совсем не изученной оказалась взрослая щука Рыбинского водохранилища, несмотря на почти 70-летнее существование водоема.

В задачу работы входило изучение амплитуды изменчивости числа позвонков у щуки из разных мест обитания – Рыбинского водохранилища и прудов.

Методика. В Рыбинском водохранилище щука встречается повсеместно – как в мелководном прибрежье, так и на глубинных участках плесов (Захарова, 1956; Поддубный и др., 1968). Нами были исследованы 3 группы щук из разных мест обитания.

Группа 1 была отловлена неводом осенью 2000–2001 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Она состояла из щук длиной от 20 до 55 см (средняя 34.6 ± 0.6), возрастом от 2+ до 5+ лет. Группа 2, выловленная в том же районе весной, включала производителей длиной от 40 до 87 см (средняя 59.7 ± 4.1), возрастом от 4 до 9 лет. Группа 3 состояла из взрослых щук, проживших всю свою жизнь (от сеголетка до 10-летнего возраста) в мелководных прудах. Длина прудовых щук, у которых был проведен анализ структуры осевого скелета, варьировала от 37.7 до 71.5 см (средняя 58.5 ± 2.2), возраст – от 2+ до 10 лет.

Препараты осевого скелета готовили по методике, разработанной Яковлевым с сотрудниками (1981) посредством вываривания, промывки и сушки. Подсчет общего числа позвонков (*vert*) у щуки начинали с первого туловищного позвонка и заканчивали последним хвостовым позвонком, верхние дуги которого преобразованы в уроневраллию, а нижние – в гипураллию. У каждой рыбы подсчитывали также число позвонков в туловищном (*vert_a*) и хвостовом (*vert_c*) отделах.

Статистическую обработку полученных данных производили по общепринятым методикам (Плохинский, 1970).

Результаты. Группа 1. Общее число позвонков у щук этой группы варьировало от 59 до 62, в среднем 60.63 ± 0.08 (рис.1 а). Основу распределения

ния составляли рыбы с 60 и 61 позвонками (в равных долях по 40%). В их туловищном отделе было от 39 до 44 позвонков, в среднем 41.53 ± 0.08 . Наибольшую частоту встречаемости (по 40%) имели рыбы с 41 и 42 позвонками. Хищники, у которых в туловище было на один позвонок меньше (40) или на один больше (43), встречались в 4–5 раз реже (по 7.5 и 10.3%). Рыбы с крайними вариантами признака в пробе были представлены единично.

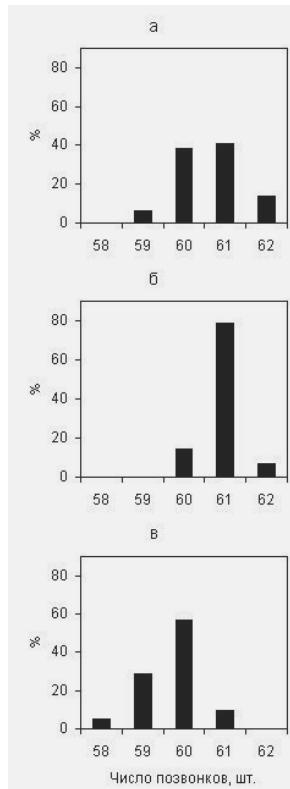


Рис. 1. Общее число позвонков в осевом скелете щуки из Рыбинского водохранилища (а – группа 1, б – группа 2) и из прудов (в – группа 3).

В хвостовом отделе осевого скелета щук число позвонков изменилось в пределах 18–21, в среднем составило 19.09 ± 0.07 . У половины рыб из выборки хвостовой отдел состоял из 19 позвонков.



Группа 2. В позвоночнике щук, пойманных на нерестилищах, насчитывалось от 60 до 62 позвонков (рис. 1 б), в среднем 60.93 ± 0.13 . Доминировали по численности особи с 61 позвонком (78.6%).

В тулowiщном отделе щук было от 41 до 43 позвонков, в среднем 42.00 ± 0.21 . Примерно в той же пропорции, что и в группе 1, встречались только рыбы с 42 тулowiщными позвонками. Доля рыб с 41 позвонком была у них меньше (на 13%), а с 43 позвонками, наоборот, больше в 2.8 раза.

В хвостовом отделе позвоночника щук насчитывалось от 18 до 20 позвонков, в среднем 18.93 ± 0.20 . У 50% рыб хвостовой отдел состоял из 19 позвонков.

Установлено, что по среднему числу тулowiщных позвонков в осевом скелете щуки младших и старших возрастных групп из Рыбинского водохранилища различались достоверно при $p=0.05$ ($t_{st}=2.1$). По другим признакам достоверных различий между ними не было.

Группа 3. У взрослых щук, проживших 10 лет в прудах, в осевом скелете было от 58 до 61 позвонка, в среднем 59.71 ± 0.16 . Модальный класс составляли особи с 60 позвонками (57%). Примерно каждая третья щука из выборки в осевом скелете имела 59 или 58 позвонков, и только каждая десятая – 61 (рис. 1 в).

В тулowiщном отделе взрослых щук насчитывалось от 40 до 42 позвонков, в среднем 41.05 ± 0.15 . У 57% рыб тулowiщный отдел позвоночника состоял из 41 позвонка. В хвостовом отделе прудовых щук чаще всего было от 18 до 20 позвонков, в среднем 18.67 ± 0.14 . Доминировали по численности особи с 18 и 19 хвостовыми позвонками – по 43 и 48%.

С высокой степенью достоверности прудовые щуки отличались от водохранилищных (обеих групп) по общему числу позвонков во всем позвоночнике (при $p=0.001$) и в его тулowiщном отделе (при $p=0.001$ и $p=0.01$). По числу позвонков в хвостовом отделе достоверные различия были только со щуками группы 1 (при $p=0.01$). Щуки группы 2 из Рыбинского водохранилища имели в осевом скелете такое же число хвостовых позвонков, что и щуки из прудов.

Заключение. На первых годах жизни (от 0+ до 4–5 лет) большая часть популяции рыбинской щуки обитает в мелководной зоне водохранилища (Пермитин, 1959). Летом и осенью, в период основного нагула, для прибрежных щук характерны небольшие сезонные перемещения из зоны временного затопления (с глубинами 3–4 м) до залитой поймы (с глубинами до 10 м). Эта часть популяции состоит из нескольких групп рыб, в осевом скелете которых насчитывается от 59 до 62 позвонков. Наиболее многочисленны в ней особи с 60 и 61 позвонками. Среди них



чаще всего встречаются щуки с 41 и 42 туловищными позвонками и соответственно 19–18 или 20–19 хвостовыми.

Весной на местах размножения увеличивается относительная численность рыб с 61 позвонком в осевом скелете. Доля щук с 42 позвонками в туловище была в 1.8 раз, а с 43 позвонками – в 4.6 раз выше, чем среди рыб этой же группы, выловленных осенью. Щуки старшего возраста (от 6 до 12 лет) в остальные сезоны года на мелководье не встречаются, большую часть вегетационного периода они держатся разреженно в русловых зонах водохранилища (Пермитин, 1959). Глубинные участки бывших русел отличаются от мелководий более низкими температурами и составом кормовых организмов (Иванова, 1959; Иванова, Свирская, 2005). Условия обитания в глубинных зонах водохранилища способствуют удлинению жизненного цикла щук этой группы: в возрасте от 8 до 12 лет они представлены самками.

При содержании щук в мелководных прудах (с температурным режимом, аналогичным тому, который наблюдается в прибрежье водохранилища) до конца эксперимента сохранились особи с 60 (57%) и 59 (28.5%) позвонками. Они имели относительно короткое туловище, состоявшее из 40–41 позвонка в группе с 59 позвонками и 41–42 позвонка – у особей с 60 позвонками. Хвостовой отдел у прудовых рыб состоял из 19–18 позвонков. Все щуки с 61 позвонками в позвоночнике в прудах погибли (в течение первых пяти лет жизни).

Итак, проведенное исследование позволило установить различия в распределении и поведении щук отдельных групп в рыбинской популяции. Весь жизненный цикл хищников с 59, 60 и частично с 61 позвонками в осевом скелете (до 5 летнего возраста) связан с прибрежной зоной водохранилища. Группа щук с 61 позвонком в осевом скелете и удлиненным туловищным отделом (41–42–43) во взрослом состоянии совершают ежегодные миграции из прибрежья в глубинные зоны водохранилища.

Литература

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 466 с.

Груздева М.А. 1996. Фенетическое разнообразие щук Евразии // Автореф. дис...канд. биол. наук. М.: изд-во МГУ. 17 стр.

Захарова Л.К. 1956. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Биол. станции «Борок». Вып. 2. М: Изд-во АН СССР. С. 200–265.

Иванова М.Н. 1959. О питании щуки Рыбинского водохранилища // Тр. VI совещ. по проблемам биол. внутр. вод. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 311–316.



Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2005. Влияние температурного режима на особенности распределения и роста щуки *Esox lucius* в Рыбинском водохранилище // Материалы Международной конференции «Поведение рыб». Борок. М: Изд-во Акварос. С. 185–189.

Пермитин И.Е. 1959. Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. № 2 (5). С. 148–158.

Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М: Изд-во МГУ. 367 с.

Поддубный А.Г., Гордеев Н.А., Пермитин И.Е. 1968. Направление движения нагульных скоплений рыб и его связь с элементами среды // Тр. Ин-та биологии внутренних вод АН СССР. Вып. 16 (19). С. 202–249.

Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1981. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Биол. науки. № 2. С. 98–101.



ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ РЫБ В НОВОСИБИРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

М.В. Селезнева, О.В. Трифонова, М.А. Дорогин

Западно-Сибирский научно-исследовательский институт водных биоресурсов и аквакультуры (ЗапСибНИИВБА)–филиал ФГУП «Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства»

Новосибирск, Россия, sibribniiproekt@mail.ru

Новосибирское водохранилище было создано в 1957 – 1959 гг. в результате частичного затопления долины р. Оби. Имеет линейно вытянутую, простую в плане форму, площадь его акватории составляет при НПУ и полном объеме 8.8 км³ – 1070 км². Приток по основной реке Оби составляет 96%, боковая приточность не превышает 4%. Годовой сток в створе гидроузла колеблется от 36.7 до 73.2 км³. Водохранилище является проточным водоемом, коэффициент водообмена изменяется от 5 в маловодные годы до 9.6 в многоводные, составляя в среднем 6.9 (Васильев и др., 2000). В соответствии с гидрологическими и морфологическими особенностями, а также рыбохозяйственному значению, водохранилище условно разделено на три зоны: верхнюю (с. Соколово–с. Абрашино), среднюю (с. Абрашино – с. Завьялово) и нижнюю (с. Завьялово – плотина).

В состав ихтиофауны Новосибирского водохранилища входят около 30 видов и разновидностей рыб, из которых промысловое значение имеют 9 видов с широким географическим распространением – лещ, судак, плотва, окунь, щука, налим, язь, карась и сазан. По структуре рыбного населения в настоящее время водохранилище представляет собой лещево-судачий водоем, поскольку на долю этих видов приходится в среднем 96% от общего улова. Лещ и судак были интродуцированы в Новосибирское водохранилище в первые годы его создания с целью более полного использования кормовой базы. Из аборигенных видов рыб водоеме наиболее многочисленными являются язь, плотва, окунь, налим; в небольшом количестве встречается щука. Ценные виды рыб представлены осетром, стерлядью, нельмой и единично тайменем.

Изучению распределения рыб в водоеме в период 1968–1972 гг. посвящены работы М.И. Феоктистова (1976) и Р.И. Сецко (1976). В настоящем сообщении дается общая характеристика встречаемости и внутригодового распределения рыб по данным сетных уловов и траловых съемок последних лет (2006–2009 гг.), а также анализ выявленных закономерностей распределения на основе собственных и литературных данных.

Типичные реофилы (осетровые, таймень, нельма) придерживаются, главным образом, верхней «рекообразной» части водохранилища, а в сред-



ней и нижней зонах встречаются гораздо реже. Другие виды рыб обитают по всей акватории. Так, лещ и судак в разные сезоны и этапы жизненного цикла осваивают все биотопы водохранилища. Щука во все сезоны придерживается мелководных, «закоряженных» и малодоступных для промысла участков и покидает их, уходя на глубину лишь в предштормовые периоды. В русловой зоне постоянно обитают только наиболее крупные особи этого вида. Налим предпочитает русловую часть водохранилища, но появляется на мелководье в период нагула: ранней весной и осенью, когда температура воды на этих участках не превышает 12–14 °C.

Места обитания плотвы и окуня включают, главным образом, мелководные заливы водохранилища, устьевые акватории впадающих в водоем рек, а также прибрежье и протоки между многочисленными островами. На основании анализа пластических и остеологических признаков плотвы Новосибирского водохранилища выявлена дифференциация этих рыб на группировки, приуроченные к разным биотопам водоема: русловую глубоководную, прибрежную островную и устьевую (Интересова, 2002). Золотой и серебряный караси, линь – преимущественно обитатели придаточной системы водохранилища (прилежащих к водоему озер), в период весеннего паводка выходящие на его пойменную акваторию.

Сезонные миграции рыб обусловлены особенностями их жизненного цикла и сезонной динамикой абиотических факторов, отражающих характер среды обитания и обуславливающих успешность нагула рыб, их выживания в зимний период и воспроизводства. В сезонном аспекте велика зависимость распределения рыб от неравномерности стока р. Оби внутри года.

Весной, с началом подъема уровня воды и затопления осущененной зоны, когда водоем еще покрыт льдом, наблюдается перемещение рыб с мест зимовки на мелководье. Плотва концентрируется обычно в затонах и мелких заливах; щука, лещ, судак двигаются против течения. Щука передвигается у самого берега на глубине около 1 м; судак – вдоль свала на глубине до 3 м; лещ – на разных глубинах. Миграции рыб наиболее четко выражены в верхней и средней зонах водоема. На мелководье в период нереста образуются довольно мощные концентрации всех фитофильных рыб, а в русловой части единично встречается только лещ. Нельма, мольть осетра и стерляди также заходят в этот период на мелководья и затопленные острова для нагула.

После нереста, с летним повышением температуры воды, производители язя, значительная часть судака, в меньшей степени леща, перемещаются на русловые и глубоководные участки. По мере осенней сработки уровня и понижения температуры воды большинство рыб постепенно покидает мелководье и концентрируется в понижениях ложа водохранилища, на русле-



вых участках и бывших протоках, где происходит их зимовка. Плотва и, частично, окунь зимуют в реках, впадающих в водохранилище.

В отдельные годы, при резкой сработке уровня воды, большое количество молоди разных видов рыб не успевает покинуть понижения ложа на залитой пойме, остается на обособляющихся мелководьях и погибает зимой под оседающим льдом, а также из-за недостатка кислорода. Это явление характерно, в первую очередь, для верхней зоны водоема, которая в зимний период приобретает «рекообразный» вид. В средней и нижней зонах водохранилища, где осушение происходит сравнительно медленно, массовая гибель молоди зимой не отмечается. Последний случай массовой гибели рыб в Новосибирском водохранилище произошел зимой 2003 г. на мелководных участках верхней зоны (районы г. Камень-на-Оби, с. Крутиха) и нижней зон (район с. Береговое). При этом отмечена гибель не только молоди, но и крупных производителей судака, сазана, щуки.

Лещ – основной промысловый вид, на его долю приходится до 95% от общего улова, при этом до 80% леща добывается тралами. О характере пространственного распределения и плотности леща и других промысловых видов рыб в период открытой воды можно судить по данным, приведенным в таблице.

Таблица. Видовой состав траловых уловов в Новосибирском водохранилище (2006–2009 гг.), экз./час траления

Зона водоема	Виды рыб				
	лещ	судак	налим	язь	стерлядь
верхняя	345.3	6.9	7.2	5.9	3.0
средняя	365.5	8.8	7.4	3.0	0.7
нижняя	314.4	9.4	1.7	1.8	0
в среднем по водоему	341.7	8.4	5.4	3.5	1.2

Лещ распределяется по водоему сравнительно равномерно, стерлядь, язь и налим больше тяготеют к верхней зоне водоема, а плотность судака увеличивается по мере приближения к плотине Новосибирской ГЭС. Следует отметить, что судак подвержен массовому скату в нижний бьеф, особенно в периоды повышенной проточности водохранилища, а также в периоды максимальных температур и «цветения» воды на отдельных участках. Так согласно нашим наблюдениям, только за июнь – сентябрь 2003 г. из водохранилища скатилось в нижний бьеф 36.6 тыс. разновозрастных особей судака, что составило около 7% от учтенной численности этого вида в водохранилище.

В межгодовом аспекте на распределение рыб оказывают влияние гидрологические особенности каждого года. Маловодные годы характери-



зуются увеличением уловов на усилие, особенно на акватории верхней части водоема, поскольку из-за нехватки пойменных площадей большая часть рыбы из Верхней Оби скатывается в водохранилище. В многоводные и средние по водности годы уловы на усилие снижаются. Так, в экстремальном по водности 2008 г. уловы леща на усилие в верхней зоне водохранилища были в 1.5 выше, чем в более многоводном 2007 г. и составили в среднем 460 экз./час трапления.

Характер распределения рыб по акватории Новосибирского водохранилища определяется в значительной степени пространственными колебаниями биомассы зообентоса, являющегося основным источником пищи бентофагов. Наибольшие величины биомассы бентоса характерны для среднего участка и верхней части нижней зоны – Ирменского плеса (1.9–14.5 г/м²), наименьшие – для верхнего участка и Приплотинного плеса (1.0–3.6 г/м²). Установлена отрицательная связь между биомассой зообентоса и численностью основного потребителя – леща ($r=-0.86$, $P<0.05$).

В рамках ежегодного биомониторинга в дальнейшем предполагается более детальное изучение пространственно-временного распределения рыб в водохранилище с целью изучения состояния и рационального использования их запасов.

Литература

Васильев О.Ф., Савкин В.М., Двуреченская С.Я и др. Экологическое состояние Новосибирского водохранилища // Сибирский экологический журнал. – 2000. – Т. VII. – С. 149–163.

Феоктистов М.И. Распределение и численность основных промысловых рыб // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. – Новосибирск, 1976. – С. 113–120.

Сецко Р.И. Осетровые рыбы и нельма Новосибирского водохранилища // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. – Новосибирск, 1976. – С. 126–133.

Интересова Е.А. Морфологическая изменчивость сибирской плотвы *Rutilus rutilus lacustris* (Pall.) водоемов юга Западной Сибири. Автореф. дис...канд. биол. наук. – Новосибирск, 2002. – 20с.



ИММУНОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ РЫБ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ЛИГУЛЕЗНОЙ ИНВАЗИИ

Н.И. Силкина, В.Р. Микряков, Д.В. Микряков

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, sni@ibiw.yaroslavl.ru

Плероцеркоиды *Ligula intestinalis* (Cestoda, Pseudophyllidea) широко распространенные паразиты пресноводных карповых рыб (Определитель паразитов пресноводных рыб, 1987). Они отличаются сложным циклом развития, протекающим со сменой окончательного и двух промежуточных хозяев. Вторыми промежуточными хозяевами, обитающими в водной среде, служат карповые рыбы, в частности лещ, в полости тела которого и локализируется червь. В процессе развития и роста в брюшной полости хозяина лигулы достигают крупных размеров – 150–160 см и более. Паразит оказывает супрессивное влияние на структурно-функциональное состояние рыб, изменяя показатели их роста, развития и гаметогенеза, вызывают нарушение гомеостатических функций, обеспечивающих индивидуальную целостность организма в онтогенезе (Куперман и др., 1997; Микряков, Силкина, 1997 и др.), а также поведенческих реакций.

Характерными признаками больных рыб, отражающими нарушение поведенческих реакций, являются потеря ориентации в пространстве, скорости избегания от хищников и др. Как правило, больные рыбы с плероцеркоидами, достигшими инвазионной стадии развития, медленнее плавают и всплывают на поверхность воды, где становятся легкой добычей для окончательных хозяев (рыбоядных птиц) (Наумова, Ройтман, 1989; Головина и др., 2003; Грищенко и др., 1999).

Вместе с тем многие вопросы, связанные с оценкой иммунологических характеристик пораженных *L. intestinalis* рыб, следует считать слабо разработанными. Между тем, знание этого вопроса представляется весьма важным в деле понимания зависимости изменения поведения рыб от иммунофизиологического состояния организма хозяина в процессе подготовки червя к обитанию в окончательном хозяине (рыбоядных птицах).

Целью данной работы было изучение иммунофизиологического состояния рыб, находящихся на разных этапах инвазии паразитами и симптомами поведения.

Материалом для исследования служили ткани пораженных и непораженных лигулами лещей *Abramis brama* L. – половозрелых особей в возрасте 8+. Сбор полевого материала проводили в сентябре на Рыбинском водохранилище. Зараженные рыбы в зависимости от стадии развития лигил в теле хозяина были разбиты на две группы. Первая



группа состояла из особей с лигулидами не достигшими инвазивной стадии развития, а вторая – из рыб пораженных половозрелыми плероцеркоидами. Иммунофизиологическое состояние рыб оценивали по данным анализа бактериостатической активности сыворотки крови (БАСК), содержанию общего белка в периферической крови (ОБ), количеству общих липидов (ОЛ), перекисному окислению липидов (ПОЛ), общей антиокислительной активности (ОАА) и интенсивности перекисного гемолиза эритроцитов (ПГЭ).

Бактерицидную активность сыворотки крови определяли с помощью фотонефелометрического колориметрирования (В. Микряков, 1991). ОБ сыворотки крови оценивали, используя рефрактометр. Липиды из тканей экстрагировали и определяли гравиметрическим способом Фолча (Folch et al., 1957). Об интенсивности ПОЛ судили по накоплению малонового диальдегида (МДА) (Андреева и др., 1988). Интенсивность ПГЭ оценивали по методу Jager, (Микряков и др., 2001). ОАА определяли по константе ингибирования процесса окисления 2,6-дихлорфенолиндофенола кислородом воздуха в присутствии тканевых экстрактов (Семенов, Ярош, 1985).

Таблица. Иммуно-физиологические показатели леща, зараженного *L. intestinalis*

Показатели	Контроль	I	II
Число рыб	15	12	17
БАСК	45±5	28±5*	32±7*
ОБ	7.16±0.9	6.91±0.6	5.77±0.8*
ПГЭ	13.33±0.4	13.31±0.4	21.11±0.6*
ОЛ сыворотки крови	920±35	815±40*	1155±35*
ОЛ печени	1465±20	1235±40	1695±25*
ОЛ почки	1220±35	1250±35	1385±45*
ОЛ селезенки	1165±25	1155±40	1285±40*
МДА сыворотки крови	0.881±0.05	0.723±0.04*	1.322±0.04
МДА печени	4.328±0.03	3.764±0.06*	*
МДА почки	3.325±0.06	3.455±0.03*	6.214±0.04
МДА селезенки	2.327±0.03	2.338±0.05	*
ОАА сыворотки крови	2.62±0.04	2.11±0.271*	6.033±0.08
ОАА печени	4.77±0.24	2.32±0.31*	*
ОАА почки	3.87±0.37	3.83±0.41	3.689±0.04
ОАА селезенки	1.97±0.14	2.22±0.09*	*
			2.04±0.11*
			3.93±0.34*
			3.16±0.29*
			1.64±0.14*

Примечание: БАСК – бактериостатическая активность сыворотки крови,%; ОБ – общий белок сыворотки крови, мг%; ПГЭ – интенсивность перекисного гемолиза эритроцитов, о.е.; ОЛ – общие липиды в тканях, мг%; МДА – содержание



малонового диальдегида в тканях, нмоль/г ткани; ОАА общая антиокислительная активность, л х мл^{-1} х мин^{-1} ; *—достоверно относительно рыб контрольной группы.

Результаты исследований подвергали статистической обработке при помощи стандартного пакета программ (приложение Statistica) с последующей оценкой различий с использованием *t*-теста, $p \leq 0.05$.

Анализ полученных результатов свидетельствует о существенных различиях между рыбами разных групп по данным иммунологических показателей (см. табл.). Рыбы 1-й группы, пораженные неполовозрелыми плероцеркоидами достоверно отличались низкими величинами гуморальных факторов естественного иммунитета, содержания общих липидов, ОАА сыворотки крови и тканей печени, и высокими — ОАА в селезенке. У лещей, выловленных на поверхности воды и потерявших координацию поведения, показатели БАСК, ОБ сыворотки крови и ОАА во всех исследуемых тканях были ниже и, наоборот, количественные характеристики перекисного гемолиза эритроцитов, общих липидов, МДА в сыворотке крови, тканях печени, почек и селезенки превышали аналогичные данные, установленные у контрольных особей и лещей пораженных лигулидами не достигшими инвазивной стадии.

Таким образом, зараженные *L. intestinalis* лещи, отличались исследуемыми иммунофизиологическими характеристиками. Установленные данные свидетельствуют о глубоких функциональных различиях между рыбами с патологией поведенческих реакций. Отмеченные различия в организме хозяев зараженных лигулидами инвазионной стадии являются характерными для рыб, находящихся в состоянии хронического стресса (дистресса). Об этом свидетельствуют данные анализа функционального состояния тканей и органов иммунной системы, в частности антимикробных свойств сыворотки крови, гиперлипидемия, уровень перекисного окисления липидов, общей антиокислительной активности иммунокомпетентных тканей и органов. Все выше изложенное позволяет думать, что у рыб одним из факторов нарушения поведенческих реакций при лигулезе является общее истощение организма, приводящее к снижению адаптивного потенциала, и как следствие, нарушению механизмов регулирующих поведение рыб.

Литература

Андреева Л.И., Кожемякин Н.А., Кишкун А.А. Модификация методов определения перекисей липидов в тесте с тиобарбитуровой кислотой // Лаб. дело. 1988. № 11. С. 41–43.

Головина Н.А., Стрелков Ю.А., Воронин В.Н. и др. Ихтиопатология. М.: МИР, 2003. 448 с.



Грищенко Л.И., Акбаев М.Ш., Васильков Г.В. Болезни рыб и основы рыбоводства. Учебник. М.: Колос, 1999. 448 с.

Куперман Б.И., Жохов А.Е., Извекова Г.И., Таликина М.Г. Динамика зараженности лигулидами лещей волжских водохранилищ и паразитохозяинные отношения при лигулезе // Биол. внутр. вод. 1997. № 2. С. 41–49.

Микряков В.Р. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск. 1991. 154 с.

Микряков В.Р., Балабанова Л.В., Заботкина Е.А, и др. Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды. М., Наука, 2001. 126 с.

Микряков В.Р., Силкина Н.И. Иммuno- физиологическое состояние леща Рыбинского водохранилища при лигулезе // Итоги научно-практических работ в ихтиопатологии. Информ.бюлл. МИК. М., 1997. С. 79–80.

Наумова А.М., Ройтман В.А. Паразитарные болезни разводимых рыб, их профилактика // Итоги науки и техники. серия. Зоопаразитология. М.: ВИНИТИ, 1989 Т. 10. 212 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб. Л., Наука. 1987. Т.3. С.42–46.

Семенов В.Л., Ярош А.М. Метод определения антиокислительной активности биологического материала // Укр. биохим. журн. 1985. Т.57. № 3. С. 50–57.

Folch J., Lees M., Stenley G.N. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animals tissues // J. Biol. Chem. 1957. V. 226. № 3. P. 497–509.



ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ РЕЧНОГО ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS* L. В УСЛОВИЯХ ТЕМПЕРАТУРНОГО ГРАДИЕНТА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КОРМА

А.К. Смирнов

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославской обл., smirnov@ibiw.yaroslavl.ru

Рыбы, как и многие другие живые организмы, при нахождении в гетеротермальной среде способны выбирать оптимальные условия для своего существования. Этот выбираемый ими диапазон температур называется избираваемой или предпочтаемой температурой. На величину избиравемых температур влияет множество различных биотических и абиотических факторов как внешнего, так и внутреннего происхождения (Голованов, 1996). Наличие и доступность кормов является одним из важнейших факторов, влияющих на терморегуляционное поведение и оптимизацию метаболизма рыб (Zdanovich, 2006). В природе возможно возникновение ситуаций, когда в зоне с оптимальными температурами корм отсутствует либо малодоступен вследствие ряда причин (например, присутствия хищника).

Цель данной работы – установить зависимость терморегуляционного поведения молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. от изменения местоположения корма в температурном градиенте относительно значения оптимальных температур.

Работа проводилась в горизонтальной термоградиентной установке состоящей из прозрачного лотка длиной 320 см, шириной 23 см и высотой 17 см, а также двух камер – нагревательной и охладительной. По длине установка разделялась неполными перегородками на 12 отсеков. Для выравнивания температуры внутри отсеков, а также для устранения вертикальной стратификации температур в каждом отсеке располагались два аэратора. Поведение молоди было исследовано в двух опытах. Диапазон температурного градиента в первом опыте составлял 15.0 °C, от 15.0 °C в холодном конце лотка и до 30.0 °C в теплом. Для второго опыта температурный градиент составлял 15.5 °C, от 20.5 °C до 36.0 °C.

В качестве кормовых объектов использовались личинки хирономид. В каждом из экспериментов корм продолжали вносить в отсеки с максимальным сосредоточением молоди до достижения ею окончательных избиравемых температур. Далее, в первом опыте корм помещался во все более холодные отсеки, а во втором в более теплые. При этом скорость перемещения корма составляла 1 отсек каждые двое суток. Кормление

осуществлялось один раз в сутки. В начале эксперимента рыб помещали в отсек с температурой, равной температуре акклиматации (первый опыт 17.0 °C, второй – 20.5 °C). Регистрацию рыб в отсеках проводили пять раз в течение светлого времени суток в первом опыте и 15 раз во втором. Для анализа результатов рассчитывалась средняя избираемая температура за сутки эксперимента. В каждом опыте было исследовано по 10 сеголеток окуня средней массой 2.5 ± 0.3 г и длиной тела 54.8 ± 2.4 мм.

В первом опыте посаженная в градиент молодь окуня начала быстрое продвижение в направлении более высоких температур (Рис. 1). Продемонстрировав реакцию «избыточного реагирования», рыбы в процессе температурной адаптации достигли значения окончательных избираемых температур на 8-е сутки. Это подтверждается отсутствием значимых колебаний избираемых температур с 8-х по 10-е сутки эксперимента (разность среднесуточных значений 0.1 °C, $p > 0.05$). Установленное значение окончательных избираемых температур сеголеток окуня 26.1 °C хорошо согласуется с ранее полученными литературными данными 26.5 °C (Лапкин и др., 1981).

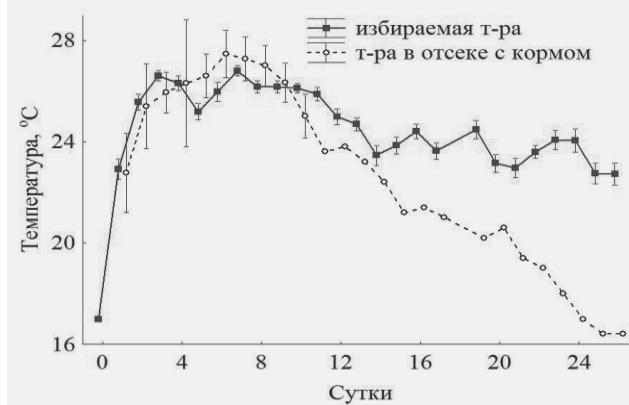


Рис. 1. Среднесуточные избираемые температуры молоди окуня при перемещении кормовых объектов в сторону понижения температуры.

После достижения сеголетками значений окончательных избираемых температур кормовые объекты стали постепенно сдвигать в сторону холодного конца температурного градиента. Как видно на рисунке, непосредственно за этим последовало снижение среднесуточных значений избираемых температур. Однако, достигнув определенного уровня, данное снижение замедлилось и при дальнейшем перемещении корма уже не наблюдалось. Начиная с 14-х по 26-е сутки опыта значения избираемых температур колебались в интервале от 22.7 до 24.5 °C со средним значе-



нием за период 23.6 °C. Полученное значение значимо ($p<0.05$) отличается от окончательных избираемых температур на 2.5 °C. Следует отметить, что даже в самых холодных отсеках рыбы продолжали активно питаться, заходя в них, но не задерживались там надолго.

Во втором опыте, так же как и в первом, молодь окуня начала быстро продвигаться в сторону повышенных температур сразу после посадки в градиент (рис. 2). Однако достижение значений окончательных избираемых температур молодью продолжалось несколько дольше (на 13-е сутки). С 13-е по 16-е сутки достоверных различий (разность 0.3 °C при $p>0.05$) в значениях среднесуточных избираемых температур установлено не было. Значение окончательных избираемых температур во втором опыте было несколько ниже (25.1 °C) чем в первом. Это, вероятно, связано с появлением в градиенте агрессивного поведения внутри экспериментальной группы окуней. При наблюдении было установлено, что две наиболее крупные особи занимали отсек градиента с оптимальным значением температуры (около 26 °C). При этом они активно вытесняли остальных, как из этого отсека, так и из ближайших отсеков с каждой стороны от него.

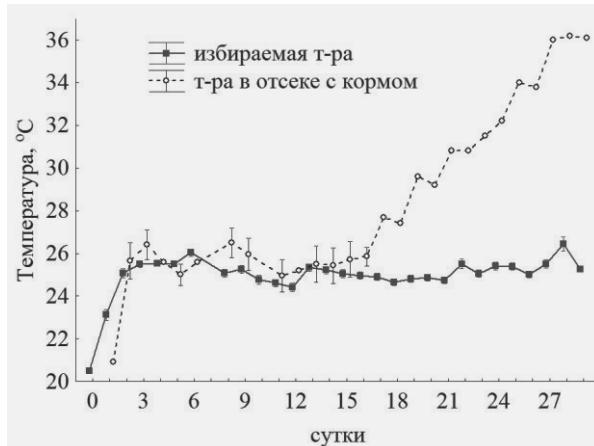


Рис. 2. Среднесуточные избираемые температуры молоди окуня при перемещении кормовых объектов в сторону повышения температуры.

Начиная с 17-го дня эксперимента кормовые объекты постепенно стали перемещать в сторону увеличения температур (рис. 2). При этом молодь стала несколько чаще регистрироваться в более теплых отсеках. Вследствие этого средняя суточная избираемая температура с 22-х по 29-е сутки немного увеличилась и колебалась с 25.0 °C до 26.4 °C. Однако достоверных различий ($p>0.05$) с окончательными избираемыми температурами установлено не



было. Исключение составил только предпоследний день эксперимента (26.4 °C). Следует отметить, что молодь окуня продолжала питаться даже в отсеках с сублетальными значениями температуры (максимум 36 °C), заходя в них на очень непродолжительное время. При этом одна особь погибла в первый же день после внесения корма в отсек с самой высокой температурой, потеряв ориентацию и равновесие (реакция критического термического максимума). Однако далее гибели окуней больше не происходило, несмотря на то, что они продолжали питаться в данном отсеке. Необходимо также отметить, что к концу эксперимента агрессивность окуней заметно снизилась и молодь стала держаться более плотной группой.

Ранее было показано снижение значений избираемых температур, которое наблюдается у голодных особей рыб по сравнению с сытыми (Zdanovich, 2006). Так, молодь стерляди *Acipenser ruthenus* (L.) при отсутствии кормления в течение 1 суток снижает избираемую температуру на 2.2 °C, сибирского осетра *A. baerii* Brandt на 1.9 °C и серебряного карася *Carassius auratus* (L.) на 1.3 °C. Аналогичное снижение значений избираемых температур после 10-суточного голодания было продемонстрировано у сеголетков леща *Abramis brama* (L.), плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и окуня, при этом оно составило 4.8 °C, 4.7 °C и 1.2 °C, соответственно (Голованов, Базаров, 1981). В наших экспериментах рыбы продолжали питаться даже в крайних отсеках градиента, однако, не задерживаясь в них надолго. При этом значения избираемых температур при переносе корма в холодные отсеки, были даже ниже таковых, чем у голодных особей (Голованов, Базаров, 1981).

Полученные данные показывают, что молодь окуня способна уйти из оптимальных температур, следуя за кормовыми объектами в зону с более низкими значениями температуры. Однако смещение оптимума в более холодную зону, вероятно, имеет некий предел. В нашем эксперименте уровень среднесуточных избираемых температур не опускался ниже 22.7 °C. В то же время при перемещении корма в теплые отсеки заметных изменений терморегуляционного поведения установлено не было. Рыбы продолжали активно питаться даже в сублетальных температурах, но при этом достоверных изменений значений оптимальных температур не последовало.

Выводы. 1. Постепенное перемещение кормовых организмов из зоны оптимума в сторону понижения температур вызывает изменение терморегуляционного поведения молоди окуня, выражющееся в значимом снижении значений избираемой температуры.

2. Перемещение корма в температуры выше оптимальных, вплоть до сублетальных значений, не вызывает каких-либо значительных изменений терморегуляционного поведения молоди окуня.



Литература

Голованов В.К. Эколо-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Доклады 2-го Всероссийского совещания « Поведение рыб». Борок: Изд. ЯрГТУ, 1996. С. 16–40.

Голованов В.К., Базаров М.И. Влияние голодания на избираемые температуры у молоди леща, плотвы и окуня // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 50. С. 42–45.

Лапкин В.В, Свирский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 12. С. 1792–1801.

Zdanovich V.V. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. of Ichthyol. 2006. V. 46. Suppl. 2. P. S188–S193.



ФОРМИРОВАНИЕ ПИЩЕВОГО И ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ РЫБ ПРИ ИСКУССТВЕННОМ ВОСПРОИЗВОДСТВЕ

Смирнова Е.С., Герасимов Ю.В.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии
внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия

Smirnova@ibiw.yaroslavl.ru

В ходе исследований, выполненных на млекопитающих и рыбах, установлено, что выращивание животных на ранних стадиях онтогенеза в условиях среды с низкой степенью информационной обогащенности способствует снижению их двигательной и ориентировочно-исследовательской активности, ухудшению способности к обучению сложным навыкам (Никоноров, Витвицкая, 1993; Masuda, Ziemann, 1999; Афонина и др., 2000; Berejikian et al., 2000; Brennan, Leber, 2001). Уровень информационной обогащенности среды определяется количеством стимулов воздействующих на молодь в процессе ее выращивания. Это существенно ограничивает возможности заводского метода выращивания молоди рыб с целью ее выпуска в естественные водоемы, поскольку заводские емкости, где на ранних этапах онтогенеза содержится искусственно полученная молодь, представляют собой вариант информационно обедненной среды. Выращивание ранней молоди в таких экологически неадекватных условиях приводят к недоразвитию важнейших адаптивных форм поведения молоди рыб, что лимитирует ее выживание в естественной среде (Касимов и др., 1986; Finstad, Jonsson, 2001; Кловач, 2003; Gargan et al., 2003; Middlemas et al., 2003; Герасимов и др., 2004, Герасимов, Столбунов, 2005, Orlov et al., 2006).

Цель данной работы заключается в сравнении поведения молоди выращенной в искусственных условиях с различным уровнем информационного обогащения среды.

Исследования проводились на сеголетках плотвы, леща (Герасимов, Столбунов, 2005), стерляди (Герасимов и др., 2004) и семги (Orlov et al., 2006). Использовали молодь, полученную в результате искусственного оплодотворения от одной пары производителей. Личинку после перехода на внешнее питание разделяли на три группы и выращивали при разных уровнях обогащенности среды. Одну группу выращивали в условиях постоянного течения, а вторую в присутствии хищника (крупного окуня). При этом обе группы кормили живым кормом. При выращивании третьей группы имитировались условия содержания молоди в стандартных заводских условиях, т.е. без течения, хищника и при кормлении обездвиженным кормом. Время содержания молоди в указанных условиях – 120



дней. Незначительный отход молоди за период выращивания позволяет надеяться, что различия в адаптивных возможностях обусловлены разницей в степени обогащенности среды, а не отбором.

По окончании периода выращивания (через 126 дней) молодь из этих групп сравнивали по эффективности пищевого и оборонительного поведения, плавательной способности, по поведению в установке открытого поля и кольцевом коридоре.

Результаты наших экспериментов показали, что по окончании периода подращивания в поведении молоди каждой группы проявились характерные и устойчивые во времени черты, которые в значительной мере влияли на эффективность её пищевого и оборонительного поведения. После окончания подращивания вся молодь была помещена в аквариумы с одинаковыми условиями. Из них ее брали для проведения различных экспериментов, которые продолжались в течение 8 мес. и в течение всего этого периода у особей из разных групп сохранялись специфические поведенческие особенности. Следовательно, длительное содержание в одинаковых условиях не повлияло на поведенческие навыки и потенциальные способности к обучению, которые были приобретены молодью на ранних стадиях онтогенеза при выращивании в различных условиях.

Проведенные исследования показали, что эффективность охоты хищника, питающегося молодью из адаптированной к нему группы (Х), почти в 5 раз ниже, чем при питании молодью выращенной на течении в отсутствии хищника (Т). При этом активность и интенсивность питания хищника в случае питания плотвой из группы Х к концу эксперимента достоверно снижалась, что указывает на возрастание эффективности оборонительного поведения этой молоди по мере приобретения опыта.

Сходная динамика у молоди группы Х наблюдается и по другим показателям. Быстрая оценка ситуации в отсеке с хищником, где раскладывался корм, позволяла молоди из группы Х, в отличие от молоди группы Т, минимизировать продолжительность латентного периода. Это так же было обусловлено обучением на воздействие хищника, т.к. не приводило к увеличению рациона окуня.

Быстрая оценка потенциальной опасности и соответствующая ситуация реакция на действия хищника, присущие особям из группы Х, способствовали тому, что они большую часть времени находились в отсеке с кормом. При попытке нападения хищника эта молодь уходила в безопасный отсек, но быстрее, по сравнению с молодью другой группы (Т), возвращалась для продолжения питания. На изначальную адекватность оборонительных действий этой молоди указывает минимальное значение показателя времени нахождения в безопасном отсеке, и отсутствие достоверной динамики данного показателя в течение эксперимента.



Рыбы, которых выращивали на течении, по уровню эффективности оборонительного поведения уступали особям, выращенным в присутствии хищника. Хищник при питании ими имел более высокий рацион при меньшей пищевой активности. Достоверной динамики этих показателей в течение эксперимента не отмечалось, что указывает на отсутствие увеличения эффективности оборонительного поведения молоди из группы Т. Следовательно, заметный обучающий эффект от воздействия хищника, такой, как у молоди из группы Х, у этой молоди отсутствовал.

После первого результативного нападения хищника у молоди группы Т резко возрастает длительность латентного периода и время, проводимое этой молодью в безопасном отсеке, а затем наблюдается снижение этих показателей. Но, в отличие от молоди из группы Х, это снижение не связано с обучением на воздействие хищника, поскольку не сопровождается снижением интенсивности питания хищника. Уменьшение латентного периода и времени нахождения в безопасной части экспериментального аквариума у молоди из группы Т было обусловлено хроническим голоданием. Частые удачные нападения хищника на рыб группы Т вызывали их длительный отказ от добывания корма и, как результат, снижение интенсивности питания.

Наиболее важной функцией переменной тактики рыб, которая определяет баланс между выгодой от питания и уровнем риска, является степень их голода (McNamara, Houston, 1990). Голодная особь может добывать корм при более высоком уровне риска, чем сытая (Dill, Fraser 1984; Pettersson, Bronmark, 1993), что и происходит в случае с молодью, выращенной при отсутствии хищника. Но, в отличие от молоди, имеющей опыт «общения» с хищником, она оказалась не способной реагировать адекватно уровню потенциальной опасности. В состоянии голода эти особи демонстрируют крайне рискованное поведение при поиске пищи, т.е. в поведении молоди, выращенной в отсутствие хищника, наблюдается определённое противоречие. Ей свойственно стремление рисковать при добывании корма, что при отсутствии соответствующих поведенческих навыков и способности к обучению приводит к её повышенной смертности. Вместе с тем, паническая реакция при обнаружении хищника и длительное избегание потенциально опасных кормовых участков вызывает у неё снижение интенсивности питания, что усиливает степень голода и заставляет таких особей в дальнейшем ещё больше рисковать.

Следовательно, уровень информационной обогащенности среды, в которой выращивается молодь рыб на ранних стадиях онтогенеза, является одним из определяющих факторов, способствующих развитию важнейших адаптивных форм поведения. Так, повышение уровня обогащенности среды посредством течения и кормления живым кормом является



эффективным методом формирования у молоди пищедобывательных поведенческих стереотипов. Но, с другой стороны, у них наблюдалось менее эффективное оборонительное поведение, чем у особей, содержавшихся с хищником. Следовательно, только течение при отсутствии стимулов вызывающих защитную реакцию не способствует формированию у молоди навыков оборонительного поведения. Исследования Р.Ю. Касимова (1972), проведенные на молоди осетровых, подтверждают, что передержанная в искусственных условиях молодь теряет инстинкт самосохранения, т.е. без подкрепления происходит затухание того, что И.П. Павлов назвал рефлексом естественной осторожности (Павлов, 1951, с. 271). О.В. Ещенко с соавторами (1999) показали наличие отрицательной корреляции между выраженностью рефлекса осторожности и скоростью обучения: «чем ниже выраженность рефлекса осторожности и выше локомоторная активность, тем интенсивнее осуществляются познавательные процессы». Это вполне соответствует признакам, присущим молоди содержащейся в условиях течения, т.е. можно предположить, что присущая молоди этой группы высокая спонтанная активность и скорость адаптации – следствие отсутствия у них выраженного рефлекса осторожности.

Проведенные исследования показали, что навыки оборонительного поведения, полученные плотвой при выращивании в присутствии хищника, позволяют ей эффективно и с минимальными потерями питаться в присутствии хищника. Интенсивность ее питания в 1.5 раза превосходит интенсивность питания молоди выращенной на течении.

Выращивание молоди на течении в сочетании с кормлением живым кормом оказалось эффективным методом формирования у неё пищедобывательных навыков. Она быстрее, чем молодь, выращенная с хищником, адаптировалась к условиям эксперимента и имела более высокую интенсивность питания. Однако в присутствии хищника у этой молоди наблюдалась низкая эффективность оборонительного поведения. Например, она отличалась отсутствием латентного периода, являющегося внешним проявлением ориентировочной реакции, необходимой для оценки уровня опасности перед началом добывания корма. Эти рыбы также проявляли повышенную спонтанную двигательную активность, которая демаскировала их в присутствии хищника. В результате, скорость, с которой хищник выедал эту молодь, значительно превышала скорость выедания особей, выращенных с хищником. Кроме того, интенсивность питания этой молоди в присутствии хищника уменьшалась до уровня, более низкого, чем у молоди адаптированной к хищнику.

Мнение о том, что выращенная на течении молодь, обладая более высокой плавательной способностью, будет успешно избегать нападения



хищника, не подтвердилось. Течение при отсутствии стимулов, вызывающих защитную реакцию, не способствовало формированию у молоди навыков, повышающих эффективность оборонительного поведения. Тогда как рыбы, выращенные в присутствии хищника, быстрее адаптировались и достигали более высоких показателей в оборонительном и пищевом поведении, обучаясь в новых условиях.

Присутствие хищника в гораздо меньшей степени ограничивает использование кормовой площади молодью из группы X. Эта молодь изначально с высокой интенсивностью питается на первых двух кормовых пятнах и, по мере обучения на воздействие хищника, увеличивает интенсивность питания на третьем, ближайшем к хищнику, пятне. Молодь из группы Т в течение эксперимента увеличивает интенсивность питания на первых двух пятнах и с минимальной интенсивностью без заметной динамики питается на третьем. Увеличение интенсивности питания на первых двух пятнах, как и в случае с длительностью латентного периода и временем, проводимым этой молодью в безопасном отсеке, связано с усилением степени голода, что и заставляет этих особей все больше рисковать. Питание на третьем пятне происходит эпизодически в периоды минимальной двигательной активности хищника.

Молодь из групп, выращенных в условиях течения и в присутствии хищника, были более способными к обучению и демонстрировали высокую эффективность пищевого поведения.

По-видимому, влияние хищника является важным фактором, способствующим поддержанию рефлекса осторожности на определенном уровне, что благотворно оказывается на формировании у рыб поведенческих реакций, позволяющих им адекватно отвечать на различные средовые воздействия.

Результаты проведенных экспериментов показывают, что, в отсутствии на ранних стадиях онтогенеза стимулов вызывающих защитную реакцию, рыбы теряют способность находить адекватный компромисс между риском гибели и желанием добывать корм, от чего во многом зависит их выживаемость. Именно в способности точно соразмерять риск хищничества и выгоду от получения корма, обнаружены наиболее глубокие различия между дикой и заводской молодью (Johnsson, Abrahams, 1991; Dellefors, Johnsson, 1995). Очевидно, это является основной причиной массовой гибели заводской молоди после ее выпуска в естественную среду. За весь период миграции к морю от хищников гибнет в среднем 70% всей выпущенной молоди семги (Валетов, Мовчан, 1985; Koed et al., 2002). Сходные данные получены и по другим искусственно выращиваемым видам: тихоокеанским лососям (Cooney, Willette, 1994), осетровым (Касимов, 1980), камбалае (Furuta et al., 1996), треске (Larsen, Pedersen,



2002). При отсутствии менее опасных альтернативных кормовых участков недостаточно эффективное оборонительное поведение молоди, выросшей в отсутствии хищника, становиться причиной ее более интенсивного выедания.

Таким образом, отсутствие на ранних стадиях онтогенеза стимулов, вызывающих защитную реакцию, не позволяет рыбам находить компромисс между риском быть съеденными и желанием добывать корм, от чего во многом зависит их выживаемость. Проведённые эксперименты продемонстрировали, что присутствие хищника на ранних стадиях онтогенеза, является одним из определяющих факторов, способствующих развитию у молоди важнейших адаптивных форм поведения.

Тем не менее, следует отметить, что даже рыбы, содержавшиеся в обогащенной среде, где они могли получить опыт оборонительного поведения, и в меньшей степени выедавшиеся хищником, чем необученные, значительно уступали в этом отношении диким особям.



ОСОБЕННОСТИ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ *RASBORA PAVIEI* ИЗ РАЗЛИЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ВЬЕТНАМ)

И.А. Столбунов¹, Нгуен Тхи Хай Тхань², Д.С. Павлов³

¹Учреждение Российской академии наук Институт биологии
внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Россия
sia@ibiw.yaroslavl.ru

²Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и тех-
нологический центр, Приморское отделение, Нячанг, Вьетнам

³Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН – ИПЭЭ, Москва

В различных местообитаниях одновидовые особи рыб различаются уровнями адаптации, в том числе поведенческой (Magurran, 1993). Одним из проявлений основных форм адаптивного поведения рыб являются особенности взаимодействия в системе «хищник–жертва» (Fuiman, Magurran, 1994). Комплекс абиотических и биотических факторов среды приводит к образованию разных стратегий оборонительного поведения у рыб (Михеев, 2006; Герасимов, Столбунов, 2007; Colgan, 1993).

Одним из типичных и массовых представителей пресноводной фауны рыб Вьетнама и сопредельных стран (Камбоджии, Лаоса, Малазии, Таиланда) является *Rasbora paviei* Tirant, 1885 из семейства карповых Cyprinidae (Rainboth, 1996; Vidthayanon et al., 1997; Kottelat, 1998; Lim et al., 1999). Данный вид населяет многочисленные разнотипные внутренние водоемы и водотоки Вьетнама (Serov et al., 2003, 2006). Установлены фенотипические различия у речных и озерных популяций *Rasbora paviei* (Столбунов, 2009).

Цель исследования – изучение особенностей оборонительного поведения *Rasbora paviei* из лотических и лимнических местообитаний.

В задачи работы входила оценка морфогидродинамических показателей рыб, а также анализ тактики оборонительного поведения особей расборы из разных мест обитания в присутствии хищника.

Материал и методика. Сбор материала осуществляли в литоральной зоне с зарослями макрофитов водохранилища Кам Лам (N 12°06', E 109°04') и открытой части среднего участка течения р. Кай (N 12°17', E 109°00') провинции Хань-Хоа Центрального Вьетнама с мая по июнь 2009 г.

Река Кай (Sông Cài) – наиболее крупный водоток провинции Хань-Хоа (Khành Hòá). Она имеет длину 79 км и площадь водосборного бассейна около 1450 км². Ширина русла р. Кай колеблется от 3 м (в верховье) до 500 м (в эстуарии). В среднем участке течения реки глубина русла составляет 3–5 м, скорость течения на плесах – 0.3–0.6 м/с, на перекатах –



0.7–1.1 м/с. Температура воды колеблется от 23 до 30 °С, в мелководных заливах – 35–43 °С. Дно песчано-галечниковое, в прибрежье – глинисто-иловые отложения.

Водохранилище Кам Лам (Cam Lâm) расположено в южной части провинции Хань–Хоа и относится к бассейну рек Суи Ба Ли, Суи Кок и Суи Чау. Площадь бассейна водохранилища составляет 2.9 км². Средняя глубина водоема – 4 м, наибольшая – 18 м. Водохранилище имеет четко выраженную литоральную зону с песчано-илистыми грунтами и хорошо развитой прибрежно-водной растительностью. Средняя температура поверхности воды в прибрежье в период наблюдений составляла 30.4 ± 0.7 °С.

Отлов рыбы проводили стандартными орудиями лова: сети, сачки, крючковые снасти. При определении видовой принадлежности рыб использовали работы Райнбоза (Rainboth, 1996), Коттелата (Kottelat, 2001a, 2001b) и Серова с соавторами (Serov et al., 2003; 2006).

Эффективность оборонительной реакции *Rasbora paviei* из различных местообитаний исследовали экспериментальным путем. Отобранные выборки рыб из реки и водохранилища высаживали в отдельные бассейны емкостью 3050 л и площадью дна 4 м², в которых они содержались при принудительной аэрации и естественном освещении на протяжении всего периода эксперимента (45 суток). Температура воды в бассейнах составляла 29–30 °С, концентрация кислорода – 5 мг/л. Рыб кормили личинками хирономид и сухим комбинированным кормом 1 раз в сутки.

Тестирование оборонительного поведения расборы из лимнических и лотических местообитаний проводили в одинаковых модельных условиях эксперимента. Группы особей (по 5 экз.) из бассейнов последовательно помещали в экспериментальный аквариум емкостью 410 л и площадью дна 0.73 м², оборудованный фильтром, компрессором и подсветкой. Субстрат и растительность в аквариуме отсутствовали. Температура воды в аквариуме составляла 30 °С, концентрация кислорода – 4.9–5.0 мг/л. В качестве модельного хищника использовали панцирниковую щуку *Lepisosteus* sp. (*Lepisosteidae*) длиной тела 43 см и массой 650 г. Сравнение эффективности оборонительной реакции рыб из разных местообитаний проводили, исходя из оценки продолжительности выедания хищником 100% особей в каждой отдельной экспериментальной группе рыб (из реки и водохранилища). Тестирование осуществляли в 2-х повторностях для каждой выборки рыб из различных местообитаний.

Оценивали успешность оборонительного поведения рыб в смешанной группе. Для этого из каждой выборки рыб отбирали по 10 особей. Одну группу особей метили подрезанием кончика анального плавника. Для исключения влияния на выживаемость рыб процесса подрезания плавника в повторностях поочередно метили особи из разных



местообитаний. Смешанную группу рыб (20 экз.) высаживали в аквариум с хищником. После выедания ~50% особей оставшихся рыб вылавливали и оценивали долю выживших в разных биотопических группировках. Тестирование проводили в 2-х повторностях.

В промежутках между повторностями серии эксперимента хищника не кормили в течение суток. Во время тестирования оборонительного поведения рыб кормление расборы в аквариуме не производили.

В ходе эксперимента осуществляли видеорегистрацию оборонительного поведения рыб. Видеокамеру располагали над экспериментальным аквариумом. Изображение посредством видеокамеры передавалось на персональный компьютер, укомплектованный платой для ввода видеосигнала. Обработку видеинформации осуществляли с помощью программы «Fish Timer».

Стайное поведение рыб в присутствии хищника рассматривали как элемент тактики оборонительного поведения и анализировали по данным видеорегистрации. Учитывали продолжительность периода плавания особей расборы в общей стае (из 5 рыб), а также время раздельного плавания особей с момента их посадки в аквариум и до первого броска (начало активной атаки) панцирниковой щуки.

Сравнение гидродинамических качеств расборы из различных местообитаний проводили по показателям формы корпуса (Y , относительные единицы) и обтекаемости тела рыб (H/L , %) (Алеев, 1963). Величину спинного (sD) и анального (sA) плавников оценивали как произведение относительных значений длины основания и высоты плавников рыб. Данная величина условно принималась как площадь спинного и анального плавников рыб. Рассчитывали длину грудных (lP), брюшных плавников (lV) и хвостового стебля (lp) по отношению к общей длине рыб.

Результаты и обсуждение. Исследование оборонительного поведения расборы из различных местообитаний показало, что у рыб из открытой части р. Кай оборонительная реакция была более эффективной по сравнению с особями из литоральной зоны с зарослями прибрежно-водной растительности водохранилища Кам Лам. Речные особи расборы в течение более длительного периода избегали 100%-ной элиминации хищником (в среднем на 4.5 час.). После 50%-ного выедания смешанной стаи, она во всех случаях примерно на 2/3 состояла из особей, отловленных в реке (табл. 1). Обнаруженные различия в оборонительной реакции у расборы из разных мест обитания были достоверны ($p < 0.05$).

Достоверные различия отмечались и в тактике оборонительного поведения рыб из разных местообитаний. Известно, что у многих видов рыб, в том числе и карповых, основными элементами оборонительного поведения являются индивидуальные механизмы защиты, т.е. малая подвижность в



сочетании с использованием убежищ и групповая защита – коллективное маневрирование (Лещева, Жуйков, 1989; Colgan, 1993). Экспериментальная группа *Rasbora paviei* из р. Кай использовала обе тактики, но предпочтение отдавалось групповой защите. Особи уходили от хищника в верхний горизонт и активно маневрировали, сохраняя стаю. Речные особи расборы сохраняли стаю на протяжении более длительного периода (84% от общего времени эксперимента), в то время как у особей из водохранилища общее плавание рыб в стае занимало 38% времени (табл. 2).

Таблица 1. Экспериментальное сравнение оборонительного поведения расборы *Rasbora paviei* из различных местообитаний ($M \pm \sigma$).

Местообитание	<i>n</i>	Время выедания 100% особей расборы хищником, час.	Доля особей, съеденных в смешанной стае, %	Средняя длина тела расборы, мм
р. Кай	30	13±1.4*	40±10*	79±5
Водохранилище Кам Лам	30	8.5±2.1	63±6	74±9

Примечание. Здесь и далее *n* – число рыб, экз., *M* – среднее значение, σ – стандартное отклонение, * – различия достоверны по непараметрическому *U*-критерию Манна–Уитни при $p < 0.05$.

Таблица 2. Особенности стайного поведения расборы *Rasbora paviei* в присутствии хищника.

Местообитание	Стайное поведение	
	Раздельное плавание	Плавание в стае
р. Кай	3432 16	18252 84
Водохранилище Кам Лам	12885 62	8001 38

Примечание. Над чертой – время плавания в секундах, под чертой – в процентах.

В результате исследования морфогидродинамических показателей расборы из разных местообитаний обнаружено, что показатель формы корпуса, характеризующий прогонистость тела рыб, а также длина хвостового стебля у особей расборы в р. Кай достоверно выше, чем у рыб в водохранилище Кам Лам (табл. 3). Показатель обтекаемости тела достоверно выше у особей расборы в водохранилище, т.е. для них характерна большая высокотелость по сравнению с речными особями (табл. 3). При сравнении величины спинного и анального плавников у рыб из разных мест обитания обнаружено, что речные особи расборы



характеризуются большей площадью непарных плавников. Длина парных плавников рыб достоверно больше у особей расборы из водохранилища, чем у особей в реке (табл. 3).

Таблица 3. Морфогидродинамические характеристики расборы *Rasbora paviei* ($M \pm \sigma$)

Характеристики	р. Кай (n=70)	Вдхр. Кам Лам (n=50)
Показатель формы корпуса (Y)	$0.60 \pm 0.03^*$	0.53 ± 0.02
Показатель обтекаемости тела (H/L)	$25.0 \pm 2.6^*$	29.6 ± 1.9
Длина хвостового стебля (lp)	$0.18 \pm 0.01^*$	0.16 ± 0.02
Длина брюшных плавников (lV)	$0.14 \pm 0.01^*$	0.16 ± 0.01
Длина грудных плавников (lP)	$0.16 \pm 0.01^*$	0.17 ± 0.02
Величина спинного плавника (sD)	$0.016 \pm 0.002^*$	0.014 ± 0.003
Величина анального плавника (sA)	$0.013 \pm 0.003^*$	0.010 ± 0.003

Выявленные различия характеризуют гидродинамические качества расборы в разных условиях обитания. Прогонистая форма корпуса, а также большая величина спинного, анального плавников и хвостового стебля рыб в р. Кай косвенным образом свидетельствует о лучших плавательных способностях речных особей по сравнению с особями из водохранилища Кам Лам.

Таким образом, особи расборы в лотических и лимнических местах обитания обладают различной тактикой оборонительного поведения. Навыки оборонительного поведения у рыб, вероятно, закрепляются, так как в одинаковых модельных условиях эксперимента особи из различных мест обитания демонстрировали разные элементы защиты. В присутствии хищника особи расборы из открытых участков реки в основном придерживались тактики групповой защиты, выражавшейся в коллективном маневрировании рыб в составе общей стаи, в то время как особи из защищенной литорали водохранилища преимущественно использовали элементы индивидуального оборонительного поведения.

Литература

Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 247 с.

Герасимов Ю.В., Столбунов И.А. 2007. Влияние условий среды разной обогащенности в раннем онтогенезе на пищевое и оборонительное поведение молоди леща *Abramis brama* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 253–261.



Лещева Т.С., Жуйков А.Ю. 1989. Обучение рыб: Экологические и прикладные аспекты. М.: Наука. 109 с.

Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука. 191 с.

Столбунов И.А. 2009. Внутривидовая морфологическая изменчивость пресноводных рыб умеренных и тропических широт // Вестник Днепропетровского университета. Биология. Экология. Вып. 17. Т. 2. С. 95–101.

Colgan P. 1993. The motivational basis of fish behaviour // Behaviour of teleost fishes. Second ed. P. 31–50.

Fuiman L.A., Magurran A.E. 1994. Development of predator defences in fish // Rev. Fish Biol. V. 4. P. 145–183.

Kottelat M. 1998. Fishes of the Nam Theun and Xe Bangfai basins, Laos, with diagnoses of twenty-two new species (Teleostei: Cyprinidae, Balitoridae, Cobitidae, Coiidae and Odontobutidae) // Ichthyol. Explor. Freshwat. V. 9. P. 1–128.

Kottelat M. 2001a. Fishes of Laos. WHT Publications (PTE). Sri Lanka. 198 p.

Kottelat M. 2001b. Freshwater fishes of Northern Vietnam. (A preliminary check-list expected to occur in northern Vietnam with comments on systematics and nomenclature). EASES. 123 p.

Lim P., Lek S., Touch S.T., Mao S.O., Chhouk B. 1999. Diversity and spatial distribution of freshwater fish in Great Lake and Tonle Sap River (Cambodia, Southeast Asia) // Aquat. Living Resour. V. 12(6). P. 379–386.

Magurran A.E. 1993. Individual differences and alternative strategies // Behaviour of teleost fishes. Second ed. P. 441–475.

Rainboth W.J. 1996. Fishes of the Cambodian Mekong. FAO Species Identification Field Guide for Fishery Purposes. FAO. Rome. 265 p.

Serov D.V., Nezdolliy V.K., Pavlov D.S. 2003. Fishes of the river Cai. Moscow, GEOS. 164 p.

Serov D.V., Nezdolliy V.K., Pavlov D.S. 2006. The freshwater fishes of Central Vietnam. M.: KMK Scientific Press Ltd. 364 p.

Vidthayanan C., Karnasuta J., Nabhitabhata J. 1997. Diversity of freshwater fishes in Thailand. Office of Environmental Policy and Planning. Bangkok. 102 p.



СТРАТЕГИЯ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ РЫБ И НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ, ОБУСЛОВЛЯЮЩИЕ ЕЕ НАПРАВЛЕННОСТЬ

А.П. Стрельникова

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославской обл., strela@ibiw.yaroslavl.ru

Результаты трофологических исследований рыб, особенно на ранних этапах развития, выявили значительную связь между условиями обитания, их возрастными особенностями и поведением. При этом большое значение придается доступности кормовых организмов и их пищевому значению. Все многообразие факторов, определяющих доступность корма для рыб, Е.В. Боруцкий (1960) разбивает на три категории: 1 – условия среды; 2 – морфобиологические особенности питающихся рыб; 3 – морфобиологические особенности кормовых объектов. Именно последние две категории, по мнению автора, во многом определяют поведенческие особенности животных.

В основу данного сообщения положены результаты экспериментального исследования питания сеголетков ладожской корюшки *Osmerus eperlanus eperlanus* L. в прудах и питания сеголетков стерляди *Acipenser ruthenus* L. из реки Дунай. Проанализирована также смена качественного и количественного состава пищи в течение суток в питании молоди карповых видов рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в зависимости от динамики суточной активности некоторых форм кормовых объектов.

Питание сеголетков ладожской корюшки в прудах. Полученная в результате искусственного оплодотворения молодь корюшки в равных количествах, по 5 тыс. шт., была пересажена в 2 пруда – выростной и зимовальный. Выростной пруд был земляным, и в нем довольно быстро развилась высшая водная растительность. Его площадь составляла 0.08 га, глубина в течение лета поддерживалась в пределах 1 м. Термический режим соответствовал естественным колебаниям температуры в природе. Зимовальный пруд с бетонированными стенками и ложем был совершенно лишен растительности и имел площадь 0.04 га и глубину около 2.5 м. За счет постоянной подпитки артезианской водой в нем сохранялась более низкая температура воды, чем в выростном.

Развитие доступного для личинок корюшки кормового зоопланктона в прудах различалось по численности, биомассе и качественному составу. Наиболее сильные отличия наблюдались в мае-начале июня в период перехода личинок корюшки на экзогенное питание. В зимовальном пруду в



это время численность раккового зоопланктона была ниже, чем в выростном и составляла всего 7 тыс. экз./м³. Только к середине июня численность гидробионтов в обоих прудах сравнялась – 234 и 273 тыс. экз./м³, соответственно. При этом величина биомассы в июне в зимовальном пруду оставалась невысокой за счет преобладания в нем коловраток и молоди копепод, в то время как в выростном к этому времени сформировался комплекс раккового зоопланктона с доминированием крупных форм – *Daphnia* и *Ceriodaphnia*. Развитие ветвистоусых раков в зимовальном пруду наблюдалось лишь в июле. Доминирующими формами были представители рода *Bosmina*. Помимо зоопланктона в выростном пруду среди растительности и в грунте встречались личинки хирономид и других насекомых, а на бетонных стенках и дне зимовального пруда в большом количестве были отмечены личинки хирономид.

Представляет интерес питание одновозрастной молоди корюшки в прудах в период наибольших различий в качественном и количественном составе кормовых объектов. Анализ содержимого кишечников у личинок корюшки в выростном пруду в июне показал, что ветвистоусые ракчи составляли более 80% массы пищевого комка. В это же время в зимовальном пруду в питании личинок корюшки доминировали личинки хирономид и других насекомых. А ракковый зоопланктон, привычная пища у личинок корюшки, составил менее 10% массы пищевого комка (табл. 1).

Таблица 1. Значение отдельных групп организмов в питании личинок корюшки в прудах (% по массе)

Группы организмов	Выростной				Зимовальный			
	VI	VII	VIII	IX	VI	VII	VIII	IX
Cladocera	81.7	49.1	70.0	87.8	8.9	40.4	72.9	70.1
Copepoda	15.0	20.3	8.2	2.3	29.0	14.3	9.1	5.0
Личинки хирономид и других насекомых	3.3	30.6	11.4	3.1	62.1	45.3	18.0	24.9
Ostracoda	–	–	10.4	6.8	–	–	–	–

Ограничено пространство, низкая численность зоопланктона и отсутствие в нем ветвистоусых раков, основного корма молоди корюшки в естественных условиях, привело к тому, что они вынуждены были потреблять личинок хирономид, находясь еще на этапе развития *C₂*. Этому способствовала значительная численность хирономид, обитающих в тонком слое ила на бетонных стенках зимовального пруда. Доступность этого корма обеспечивал планктонный образ жизни особей младших возрастных стадий.



Питание сеголетков стерляди из реки Дунай. Материал для исследования питания молоди стерляди был собран в реке Дунай в период с июня по ноябрь 2004 года. Молодь отлавливали донным тралом с размером ячей в кутке от 8 до 40 м на магистральной части реки с глубинами до 18 метров. В уловах присутствовали разновозрастные особи с доминированием сеголетков.

Анализ содержимого желудочно-кишечных трактов исследуемых рыб, в целом, свидетельствует об эврибионтном питании молоди. Ее пищевой спектр в период наблюдений был достаточно широк и состоял из 8 групп беспозвоночных на уровне типов, классов, подклассов, отрядов и семейств. На пищевую пластичность стерляди и высокую поисковую способность ее молоди указывает ряд авторов. Однако в рамках данного сообщения больший интерес вызывает характер сезонной изменчивости в спектре питания сеголетков, анализ причин, обуславливающих эти изменения и их направленность. Соотношение отдельных групп кормовых объектов в питании сеголетков стерляди в течение сезона представлено в табл. 2. Видно, что потребление сеголетками стерляди личинок хирономид в августе – сентябре резко снизилось. Видимо, произошел массовый вылет насекомых и молодь оказалась в напряженных кормовых условиях. Косвенно об этом свидетельствует тот факт, что у 7.6% сеголетков стерляди в августе период желудки были пустые. Другие особи в поисках корма заняли новую кормовую нишу (биотопы прибрежья). В содержимом их желудков было обнаружено 26 видов организмов. Жизненное пространство большинства из них приурочено к небольшим глубинам и в той или иной мере связано с высшей водной растительностью. К этим организмам относятся обнаруженные пиявки, гидры, моллюски, личинки стрекоз и некоторые личинки хирономид – *Paratendipes albimanus* и *Polypedilum gr. scalaenum*, обитающие на песчаной литорали, и *Cricotopus gr. algarum* и *Gliptotendipes glaucus*, обитающие среди растительности (Определитель..., 1977). Преобладающим кормом сеголетков стерляди в это время стали пиявки. Интенсивное потребление сеголетками стерляди пиявок, возможно, связано с морфо-экологическими особенностями этих организмов. Они не ядовиты, не защищены твердыми покровами, не содержат трудно перевариваемых частей, не отличаются быстротой движения и способны образовывать локальные скопления в определенные сезоны года (Лапкина и др., 2005). В сентябре значение пиявок в питании увеличилось, а присутствие в пищевом комке рыб моллюсков, остракод и гаммарусов свидетельствовало о том, что основная часть молоди стерляди продолжала откармливаться на пойменных участках.



Таблица 2. Изменение состава пищи в течение сезона у молоди стерляди из реки Дунай

Кормовые объекты	Состав пищи по месяцам (% по массе)					
	VII	VIII	IX	X	XI	VI
Личинки хирономид	89.6	5.8	3.8	2.5	80.0	3.5
Пиявки	—	77.0	91.9	2.5	20.0	0.5
Cladocera, Copepoda, Gammarus	10.4	—	—	—	—	—
Amphipoda, Trichoptera, Odonata, Diptera (imago)	—	17.2	—	—	—	—
Ostracoda, Amphipoda, Molluscs	—	—	4.3	—	—	—
Corophium	—	—	—	95.0	—	—
Trichoptera	—	—	—	—	—	20.0
Corophium, Gammarus	—	—	—	—	—	76.0

Зависимость суточных изменений в спектре питания личинок рыб от динамики суточной активности некоторых кормовых организмов. Анализируя суточную динамику питания личинок рыб в различных водоемах, авторы, как правило, ограничиваются выявлением временной ритмики, указывая на доминирование тех или иных организмов. Сравнивая качественный состав пищи в часы интенсивного откорма личинок рыб в Рыбинском водохранилище с данными зоопланктонных проб мы отметили определенную временную зависимость между этими показателями. Поэтому несомненный интерес, на наш взгляд, представляют данные о жизненном цикле и суточной активности некоторых форм кормовых организмов, которые играют существенную роль в питании личинок рыб. Так, отрождение молоди *Polyphemus pediculus* и наибольшие концентрации взрослых раков в большинстве случаев происходит в утренние часы (Буторина, 1971). Концентрация в поверхностных слоях воды *Bosmina coregoni* и *B. longispina* происходит в дневные часы – с 13 до 18 (Семенова, 1971), а увеличение численности половозрелых особей *Leptodora kindtii* и размножающихся самок *Bythotrephes longimanus* в местах обитания молоди в вечерние (Ривье, 1971). Эти особенности биологии беспозвоночных обуславливают динамику их качественного состава и численности в водоеме и отражены в суточной смене спектров питания и пищевой активности личинок рыб.

Таким образом, низкая численность доступных организмов, используемых в питании личинок рыб на самых ранних этапах развития, приводит к поиску альтернативных кормовых объектов, обеспечивающих их пищевые потребности, а сезонные и суточные изменения спектра питания сеголетков рыб и смена доминирующих групп беспозвоночных связаны с определенными сторонами биологии потребляемых организмов, их жизненными циклами. Об этом свидетельствует смена нагульных биотопов и



видового состава потребляемых организмов, появление в питании рыб кормовых объектов с определенными сроками развития в течение сезона, а также интенсивность их питания в определенные часы суток.

Литература

Боруцкий Е.В. О кормовой базе рыб // Труды ИМЭЭЖ. 1959. Вып. 13. С. 5–61.

Буторина Л.Г. О суточных миграциях *Polyphemus pediculus* // Труды ИБВВ АН СССР. 1971. Вып. 22 (25). С. 94–105.

Лапкина Л.Н., Стрельникова А.П., Чуйко Г.М., Ленхард М., Коларевич Х. Пиявки как объект питания рыб // Мат. Конференции. Ч. I (А–Л). 26–30 сентября 2005 г., г. Петрозаводск. С. 214–217.

Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Планктон и бентос. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 511 с.

Ривьев И.К. Материалы по ращзмножению хищных *Cledacera* (*Leptodora kondtii* и *Bythotrephes longimanus*) в Рыбинском водохранилище // Труды ИБВВ АН СССР. 1971. Вып. 22(25). С. 105–112.

Семенова Л.М. О вертикальном распределении и суточных миграциях *Bosmina coregoni* Baird в Рыбинском водохранилище // Труды ИБВВ АН СССР. 1971. Вып. 22 (25). С. 91–94.



ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЕЛКОВ КРОВИ И ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

М.Ф. Субботкин, Т.А. Субботкина

Учреждение Российской академии наук

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Борок, Россия, smif@ibiw.yaroslavl.ru

Сем. *Acipenseridae* объединяет большинство видов в группе *Acipenseriformes*, чей эволюционный возраст оценивается в 200 млн. лет (Берг, 1948; Bemis et. all, 1997; Choudhury, Dick, 1998). Современные осетровые представлены потамодромными – пресноводными формами, которые населяют речные и озерно-речные системы, а также диадромными, обитающими в водоемах с различной соленостью. В жизненных стратегиях современных осетровых важную роль играют два типа миграций. Один тип – это покатные миграции нового поколения с нерестилищ вниз по реке, к местам обитания взрослых особей. Начинаются такие миграции рано, на стадии личинки, и связываются с питанием (Bemis, Kynard, 1997). Другой тип – это нерестовые миграции взрослых рыб вверх по рекам, к местам размножения. Особенности миграционного поведения осетровых разных возрастных групп, которые определяются условиями их обитания, являются предметом специальных исследований (Беляева, 1972; Ходоревская, 1977; Auer, Baker, 2002; Bemis, Kynard, 1997; Pavlov et al., 2001; Kynard, Horgan, 2002; Kynard, Parker, 2005; Zhuang et al., 2003; и др.).

Одной из важных биологических адаптаций, которые способствовали успешной, длительной исторической жизни осетрообразных, считается переход к обитанию в соленой воде (Choudhury, Dick, 1998). Рассматривая генеративную пресноводность осетрообразных как анцестральный признак, остается открытым вопрос: кто были древними предками современных осетровых – потамодромные или диадромные формы, или потамодромные и диадромные формы развивались параллельно? Накопленные данные пока не дают однозначного ответа об экологических предпочтениях древних рыб, а мнения разных авторов по этому вопросу неоднозначны (Краюшкина, Семенова, 2006; Choudhury, Dick, 1998; Artyukhin et al., 2007; Bemis, Kynard, 1997). Понимание основного направления в эволюции осетровых позволит получить ответы на вопросы, связанные с особенностями поведения этой группы рыб.

Изучение онтогенетической изменчивости белков крови осетровых рыб методами иммунохимического анализа выявило этапность их развития (Субботкин, Субботкина, 2007, 2008). Разные этапы характеризуются определенным состоянием белков, которые отражают процесс длительных эволюционных преобразований, связанных с адаптациями к кон-



крайним условиям обитания. У ранней молоди, в возрасте до 4-х мес., присутствуют все основные группы белков: альбумины, α_1 -, α_2 - и β -глобулины. γ -глобулины выявляются редко. Отличия спектров антигенов сывороточных белков молоди от таковых взрослых рыб заключаются в меньшей интенсивности дуги основного компонента альбуминов A1 и отсутствии четкого преципитата одного из компонентов трансферринов- β А-глобулина. Этот тип иммуноэлектрофорограмм назван мальковым. Следующий тип иммуноэлектрофорограмм сывороточных белков – переходный. Он отражает этап развития, на котором большинство белков не изменяются или их изменения незначительные, за исключением альбумина A1 и β А-глобулина. Основная особенность данного этапа обусловлена появлением второго компонента трансферринов- β А-глобулина. Этот антиген проявляется небольшой преципитационной дугой, в сравнении с таковой у взрослых особей, на удалении от другого компонента трансферринов β В-глобулина. Дуга альбумина A1 приобретает очертания, характерные для взрослых рыб. Продолжительность этапа может составлять до 5 лет. Третий тип иммуноэлектрофорограмм – взрослый. Большинство антигенов сывороточных белков по характеристикам преципитационных дуг мало отличаются от антигенов двух других типов иммуноэлектрофорограмм. На данном этапе онтогенеза количество универсального компонента трансферрина- β А-глобулина, достигает максимума, в результате чего его дуга существенно увеличивается в размерах и проявляется на одном уровне с дугой пресноводного трансферрина β В-глобулина. Альбумин A1 по-прежнему проявляется самой интенсивной дугой. Таким образом завершается формирование спектра белков осетровых рыб, свойственного взрослым особям.

Покатная миграция молоди вниз по реке, к местам обитания взрослых рыб, присутствующая у современных видов осетровых, указывает направление, по которому происходило освоение новых ареалов на ранних этапах эволюции. При достижении приусտьевых участков, рыбам пришлось контактировать с солеными морскими водами. Весенне-летнее возрастание объема пресноводного стока приводило к увеличению акватории с пониженной соленостью воды вблизи нерестовой реки. Крупные и взрослые особи, как более устойчивые, на некоторое время могли выходить для питания из пресной воды в зону пониженной солености и, при необходимости, возвращаться обратно. Молодь, как менее устойчивая к солености, кормилась в пресной воде или непосредственно вблизи речного стока. Сезонное сокращение речного стока приводило к уменьшению зоны с пониженной соленостью, что заставляло крупных рыб мигрировать обратно в реки. Появление крупных рыб в местах нагула молоди служило ей сигналом о приближении губительных соленых вод. Вероят-



но, на этом этапе эволюции у молоди древних осетровых выработался такой тип поведения, как миграции в реку вместе с производителями, идущими на нерест. Такое поведение молоди характерно анадромному атлантическому осетру *Acipenser oxyrinchus*, населяющему восточное побережье Северной Америки (Bain, 1997; Sulak, Randall, 2002), пресноводному сибирскому осетру байкальской популяции *A. baerii* (Егоров, 1961), а также, вероятно, анадромному сахалинскому осетру р. Тумнин *A. mikadoi* (Артюхин, Андронов, 1990).

При минимальном пресноводном стоке, который приходится на зимний период, соленые воды заставляли всех древних осетровых, и молодь, и крупных рыб, обитать в реке. В это время у взрослых рыб продолжалось созревание половых продуктов. С началом весеннего паводка созревающие производители начинали нерестовую миграцию вверх по реке, а остальные рыбы мигрировали вниз на места нагула, в зону распределения соленых вод. Таким образом, у древних рыб могли сформироваться нерестовые миграции, которые, начинались осенью, под влиянием сокращения пресноводного стока, и возобновлялись весной, с началом паводка. Вероятно, у этих предков нерестовые миграции первоначально были озимыми. Только озимые нерестовые миграции известны у исчезнувшего шипа *A. nudiventris*, который обитал в Аральском море (Берг, 1905; Никольский, 1938), и китайского осетра *A. sinensis* (Wei et al., 1997).

Мы считаем, что эти элементы миграционного поведения молоди и взрослых рыб сформировались в пресноводный период, когда древние осетровые еще не были способны к постоянному или продолжительному обитанию в условиях солености. Этому этапу эволюции соответствует мальковый тип иммуноэлектрофореграмм белков крови молоди.

Переход к обитанию в условиях солености сопровождался формированием новых физиолого-биохимических механизмов, в том числе появлением второго компонента трансферринов – β А-глобулина, названного «универсальным трансферрином А». Эволюционно более молодой и более совершенный, этот белок обеспечивает железом синтез гемоглобинов, которые могут одинаково эффективно функционировать в соленой и пресной воде. По-видимому, первоначально регион обитания в море был связан с зоной влияния пресноводного стока нерестовой реки. Взрослые рыбы, адаптировавшиеся к солоноватоводным условиям, уже могли постоянно, не возвращаясь в реки для зимовки, нагуливаться в море до созревания половых продуктов. Вероятно, в это время у предков осетровых сформировались весенние нерестовые миграции. Период первоначального обитания осетровых в солоноватых водах продолжался длительное время. Ему соответствует спектр антигенов белков крови переходного типа, сохраняющийся у молоди современных видов до 5-летнего возраста.



Эволюционно окончательный переход к обитанию в воде с океанической соленостью был связан с дальнейшим развитием биохимических основ дыхания. У современных рыб это сопровождается существенным увеличением количества «универсального трансферрина А» и, как следствие, образованием спектра белков крови, характерного взрослым особям. Показано, что у осетровых к 5-летнему возрасту завершается развитие «дыхательных белков» – гемоглобинов, и гемоглобинограммы таких рыб приобретают характеристики «взрослого типа» (Лукьяненко и др., 2002). После достижения этого возраста молодь современных анадромных видов осетров, обитающих в водах океанической солености, прерывает связь с пресноводными стоками нерестовых рек и переходит к жизни в море (Bain, 1997; Sulak, Randall, 2002). Таким образом, завершается ее многолетняя покатная миграция в места постоянного обитания взрослых рыб.

Принципиальное сходство антигенного спектра белков крови взрослых особей 10 видов трех родов *Acipenser*, *Huso* и *Pseudoscaphirhynchus* сем. *Acipenseridae*, а также характера онтогенетических преобразований белков, которые не зависят от особенностей экологии этих рыб, отражают одинаковое историческое прошлое их предков. Таким историческим прошлым может быть анадромный образ жизни всех древних осетровых на определенном этапе эволюции. Сформировавшийся к этому времени жизненный цикл, включающий неоднократные миграции из пресной воды в соленую и обратно, сопровождался выработкой физиологобиохимических механизмов, которые обеспечивают экологическую пластичность ныне живущих видов. Поэтому, современные потамодромные формы осетровых следует рассматривать как вторично пресноводные, сохранившие элементы поведения своих анадромных предков.

Литература

Артюхин Е.Н., Андронов А.Е. 1990. Морфобиологический очерк зеленого осетра – *Acipenser medirostris* (Chondrostei, *Acipenseridae*) из реки Тумнин (Датта) и некоторые аспекты экологии и зоогеографии осетровых // Зоол. журнал. Т. 69. Вып. 12. С. 81–91.

Беляева В.Н. 1972. Миграции осетровых в раннем онтогенезе. Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М.: Пищевая промышленность. С. 213–219.

Берг Л.С. 1905. Рыбы Туркестана. Изв. Туркестанского отд. Императорского Русского Географического Общества. С-Пб. Т. IV. вып. VI. 261 с.

Берг Л.С. 1948. О положении *Acipenseriformes* в системе рыб. Тр. Зоол. ин-та. Т. 7. Вып. 3. С. 7–58.



Егоров А.Г. 1961. Байкальский осетр – *Acipenser baeri stenorhynchus natio baicalensis* A. Nikolski. Систематика, биология, промысел, сырьевая база и воспроизводство запасов. Улан-Удэ: АН СССР, 121 с.

Краюшкина Л.С., Семенова О.Г. 2006. Осмотическая и ионная регуляция у различных видов осетровых (Acipenseriformes, Acipenseridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. №. 1. С. 113–124.

Никольский Г.В. 1938. Рыбы Таджикистана. Тр. Таджикской базы. Изд-во АН СССР. М.-Л. Т. 7. 228 с.

Лукьяненко В.И., Лукьяненко В.В., Хабаров М.В. 2002. Гетерогенность и полиморфизм функционально специализированных белков крови проходных рыб на примере русского осетра северокаспийской популяции в морской и речной периоды жизни. II Гемоглобины // Изв. АН . Сер. Биол. № 4. С. 494–500.

Субботкин М.Ф., Субботкина Т.А. 2007. Динамика изменчивости трансферринов осетровых рыб сем. Acipenseridae на различных этапах жизненного цикла // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 148–149.

Субботкин М.Ф., Субботкина Т.А. 2008. Этапность онтогенетической изменчивости белков крови осетровых рыб // Комплексный подход к проблемам сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна. Матер. международн. научно-практич. конфер. Астрахань. С. 299–302.

Ходоревская Р.П. 1977. Особенности поведения молоди осетровых в связи с их покатной миграцией: Автореф. дисс...канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 22 с.

Artyukhin E.N., Vecsei P., Peterson D.L. 2007. Morphology and ecology of Pacific sturgeons // Env. Biol. Fish. V. 79. P. 369–381.

Auer N.A., Baker E.A. 2002. Duration and drift of larval lake sturgeon in the Sturgeon River, Michigan // J. Appl. Ichthyol. 18, p. 557–564.

Bain M.B. 1997. Atlantic and shortnose sturgeons of the Hudson River: common and divergent life history attributes // Env. Biol. Fish. V. 48. P. 347–358.

Bemis W.E., Kynard B. 1997. Sturgeon rivers: an introduction to acipenseriform biogeography and life history // Env. Biol. Fish. V. 48. P. 167–183.

Bemis W.E., Findeis E.K., Grande L. An overview of Acipenseriformes // Env. Biol. Fish. 1997. V. 48. P. 25–71.

Choudhury A., Dick T.A. 1998. The historical biogeography of sturgeon (Osteichthyes: Acipenseridae): a synthesis of phylogenetics, palaeontology and palaeogeography // J. Biogeography. V. 25. P. 623–640.

Kynard B., Horgan M. 2002. Ontogenetic behavior and migration of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*, and shortnose sturgeon, *A. brevirostrum*, with notes on social behavior // Env. Biol. Fish. V. 63. P. 137–150.



Kynard B., Parker E. 2005. Ontogenetic behavior and dispersal of Sacramento River white sturgeon, *Acipenser transmontanus*, with a note on body color // Env. Biol. Fish. V. 74. P. 19–30.

Pavlov D.S., Ruban G.I., Sokolov L.I. 2001. On types of spawning migration in sturgeon fishes (Acipenseriformes) of the world fauna // J. Ichthyol. V. 41. Supl. 2. P. 225–236.

Sulak K.J., Randall M. 2002. Understanding sturgeon life history: Enigmas, myths, and insights from scientific studies // J. Appl. Ichthyol. V. 18. P. 519–528.

Zhuang P., Kynard B., Zhang L., Zhang T., Cao W. 2003. Comparative ontogenetic behavior and migration of kaluga, *Huso dauricus*, and Amur sturgeon, *Acipenser schrenckii*, from the Amur River // Env. Biol. Fish. V. 66. P. 37–48.

Wei Q., Ke F., Zhang J., Zhuang P., Luo J., Zhou R., Yang W. 1997. Biology, fisheries, and conservation of sturgeons and paddlefish in China // Env. Biol. Fish. V. 48. P. 241–255.



ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ МИНТАЯ В ЗОНЕ ДЕЙСТВИЯ РЫБОЛОВНОГО ТРАЛА ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ПОДВОДНЫХ НАБЛЮДЕНИЙ

В.А. Татарников, И.Г. Истомин

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии (ФГУП ВНИРО), Москва, Россия,
fishинг@vniro.ru

Одним из эффективных способов исследования процессов рыболовства и поведения объектов лова в орудиях рыболовства являются подводные визуальные наблюдения. Современные представления о механизме облова объектов, их поведении в среде обитания, взаимодействии с орудиями лова получены именно таким способом. Наибольшее использование подводные методы исследований в рыбохозяйственной науке, получили в 50–80 годы прошлого столетия. В этот период широкое применение получили подводные обитаемые аппараты и инструментальные методы исследований.

Использование телевизионной и фотоаппаратуры в рыбохозяйственных исследованиях описано многими отечественными учеными (Заферман, 1974, 1980, 1983; Заферман, Попков, 1982; Белов, и др., 1987). С помощью данной аппаратуры можно решать следующие задачи: контроль за положением трала в толще воды и относительно грунта, контроль и наблюдение за работой отдельных элементов конструкции, оценка характера грунта по трассе траления, а также изучение поведения рыб в различных частях трала. На основе опыта установлено, что вести наблюдение телевизионной техникой без искусственного освещения при достаточной прозрачности воды, можно до глубины 100 м и более. Ввиду ограниченной прозрачности воды в промысловых районах наблюдения за тралом, в целом, не представляется возможным. Реально лишь наблюдение за отдельными частями трала путем перемещения передающей телевизионной камеры (Белов и др., 1987). Обычной практикой являлось использование одной телекамеры, которая устанавливалась на трале, а сигнал подавался на судно с помощью кабель-троса. В ходе наблюдений по возможности отмечается видовой состав в зоне облова.

Однако в настоящее время подводные исследования в отечественном рыбном хозяйстве практически не используются, несмотря на большие потенциальные возможности этого метода, в первую очередь из-за дороговизны, как самой аппаратуры, так и технического обслуживания и эксплуатации. Современный прогресс развития телевизионной и видео техники позволяет значительно снизить стоимость аппаратуры для подвод-



ных исследований, путем адаптации для этой цели видео- и телетехники, широко используемой в промышленных масштабах на суше.

Для решения задач связанных с подводными наблюдениями за объектами промысла и орудиями лова был изготовлен и испытан опытный образец мультикамерного автономного подводного телевизионного комплекса (МАПТК). Подводный телекомплекс состоит из стального водонепроницаемого бокса, представляющего собой металлический цилиндр диаметром 32 см и длиной 53 см. Бокс закрывается торцевыми крышками, одна из которых имеет разъемы для подсоединения кабелей. Внутри бокса размещаются регистрирующая аппаратура, состоящая из видеомагнитофона длительной записи (до 24 часов), мультиплексора, позволяющего производить запись изображения нескольких телекамер одновременно и батарей питания. К регистрирующей аппаратуре посредством кабелей длиной 15 м и 20 м, через разъемы торцевой крышки, подсоединяются миниатюрные телекамеры в титановых боксах (206×80 мм) и фонари подсветки мощностью 5–20 W. Конструкция бокса изготовленного образца подводного телекомплекса предусматривает возможность одновременного подсоединения трех телекамер с фонарями подсветки.

Технические испытания в барокамере и непосредственно в море подтвердили работоспособность телекомплекса на глубинах до 1000 м.

Телекомплекс использовался для наблюдения за поведением минтая внутри трала в Охотском море во время проведения промысловых тралений.

Ранее поведение минтая в зоне действия рыболовного трала исследовал Е.Г. Норинов, который визуально наблюдал за поведением минтая из буксируемой над тралом наблюдательной камеры «Тетис». В своих исследованиях Е.Г. Норинов отмечал пассивное поведение минтая в промысловых скоплениях, рыбы не совершали целенаправленного передвижения, минтай в скоплении был хаотично ориентирован, и у него практически отсутствовала реакция на приближающийся траал (Норинов, 1990). Исследователь наблюдал поведение минтая, прежде всего в пространстве перед траалом и в устье траала. Другие исследователи, наблюдавшие за поведением минтая в процессе его облова траалом из обитаемого подводного аппарата, отмечали его способность выходить из траала через сетную оболочку целенаправленно или под воздействием гидродинамического потока. Авторы так же описывали возможность облячейки минтая в сетном полотне траала в процессе траления. К сожалению, они не приводят размерный состав скоплений, на облове которых проводились наблюдения. Можно предположить, что наблюдения относятся к облову скоплений неполовозрелого мелкоразмерного минтая (Ефанов и др., 1987).

С точки зрения понимания процесса лова и формирования улова, интерес представляет поведение облавливаемых рыб в мотеной части тра-



ла, где происходит формирование улова. Кроме того, при ведении специализированного тралового лова минтая, в настоящее время обязательно использование селективного устройства в виде сетной вставки из дели с квадратной ячейй, расположенной между последней частью мотни трала и траловым мешком. Подводные наблюдения за поведением минтая в трале, позволяют оценить эффективность использования этого селективного устройства и наблюдать взаимодействие минтая с сетным полотном.

Методика. Наблюдения за поведением минтая проводились в Охотском море на крупнотоннажном траулере типа «Пулковский меридиан» на котором в качестве орудия лова использовался разноглубинный промысловый трал 154/700 м.

Основной бокс МАПТК крепился к верхнему топенанту трала, а видеокамеры с фонарями подсветки размещались внутри сетной оболочки трала на расстоянии в пределах длины кабелей соединяющих основной бокс и видеокамеры. В период проведения эксперимента одновременно применялось только две телекамеры. Во время траления в рабочее состояние МАПТК приводился с помощью встроенного таймера. Установка комплекса на трале схематично показано на рисунке.



Рис. Схема установки телекомплекса на разноглубинном трале

Скорость траления, на которой производился лов минтая, и велись видеонаблюдения, колебалась в пределе 1.96–2.17 м/сек.

Длина минтая в облавливаемых скоплениях находился в пределе от 32 до 54 см по Смиту, средняя длина минтая в различных уловах была 40–42.6 см.

Глубина места проведения тралений составляла 300–515 м. Во время траления облавливался придонный слой высотой 35–40 м, что соответствовало вертикальному раскрытию трала.



Результаты наблюдений. Реакции минтая на свет светильников не отмечалось. Попавший в зону наблюдения минтай в сетной части трала был ориентирован произвольно и активно передвигался внутри трала, как вдоль трала, так и в поперечном сечении сетной оболочки. Основная масса минтая проходила в трал не задерживаясь в зоне наблюдения, при этом рыбы при движении могли быть ориентированы головой как по ходу буксировки орудия лова, так и против. Отдельные особи минтая непрерывно двигались со скоростью движения трала, находясь в зоне наблюдения, однако затем они или сносились течением дальше внутрь трала или смещались к сетному полотну, где могли поддерживать скорость движения еще какое то время.

В верхней части сетной оболочки трала отмечалось движение рыб непосредственно вблизи сетного полотна. Двигаясь со скоростью буксировки трала, отдельные особи минтая прижимались к сетному полотну трала, спиной или боком и могли в таком положении находиться продолжительное время, не проявляя двигательной активности, затем рывком отходили от сетного полотна.

Поведение отдельных особей было явно направлено на поиск выхода из трала сквозь сетную оболочку, однако выхода минтая через сетную оболочку не наблюдалось, даже через дель с шагом ячеи 100–200 мм, хотя минтай промысловой длины может выйти через ячю такого размера. Причем минтай, в поисках выхода из трала, мог перемещаться как вдоль трала, так поперек.

Однако в том случае, когда имелось даже незначительное нарушение сплошности сетной оболочки, например, отсутствовала одна нитка в ячее, то через это отверстие минтай пытался выйти всегда, когда оказывался в непосредственной близости. При этом рыбы, ориентированные по ходу трала, обычно разворачивались и выходили через разрыв сетной оболочки головой вперед.

В случае, когда внутри трала имелись какие либо элементы оснастки, например, были закреплены наплава, минтай, продвигаясь из глубины трала в сторону устья трала вдоль сетной оболочки, всегда стремился оказаться в гидродинамической «тени» элемента, и мог двигаться со скоростью буксировки трала нескольких минут, совершая слабые плавательные движения.

Результаты наблюдения за поведением минтая оказавшегося внутри сетной селективной вставки, показали, что рыбы в этой части траловой системы не предпринимают попыток целенаправленного выхода. Особи, которые не проявляли двигательной активности при непосредственном контакте с сетным полотном селективной вставки, под воздействием гидродинамического потока оказывались объячеными в квадратной ячее



вставки. Так же процесс массовой объячейки наблюдался на выборке трала, когда скорость траления значительно снижалась, а натяжение нитей сетной оболочки селективной вставки ослабевало. Рыбы не прошедшие в траловый мешок и оказавшиеся в момент выборки внутри сетной селективной вставки, совершали хаотичные движения и часто оказывались в объячейке.

Таким образом, наблюдения за поведением минтая, выполненные в процессе траления, показали, что минтай может совершать активные перемещения внутри траловой сетной оболочки перемещаясь как вдоль трала так и поперек. Отдельные особи минтая активно ищут пути выхода из трала и в случае нарушения сплошности сетного полотна, выходят из зоны облова. Селективная вставка трала с квадратной ячейкой способствует выходу мелкого минтая, однако при облове скоплений образованных крупными рыбами, выходящие рыбы часто объячиваются. Так же массовая объячейка минтая промысловой длины происходит в процессе выборки трала.

Литература

Белов В.А., Коротков В.К., Шимянский С.Л., Саврасов В.К. Буксируемые орудия лова. – М.: Агропромиздат, 1987. – 200 с.

Ефанов С.Ф., Истомин И.Г. и Рождественская В.И. Особенности поведения минтая в зоне действия трала. // Рыбное хозяйство. – 1987. – № 11. – С. 60–62.

Заферман М.Л. Определение численности промысловых объектов при помощи притралового автомата. – Рыбное хозяйство, 1974, № 7, с. 25–26.

Заферман М.Л. Результаты подводных рыбохозяйственных исследований в Северном бассейне. – Тр. ПИНРО, 1980, вып. 44, с. 11–22.

Заферман М.Л. Подводные рыбохозяйственные исследования в Северном бассейне. – Рыбное хозяйство, 1983, № 4, с. 22–24.

Заферман М.Л., Попков Г.В. Определение коэффициента уловистости донного трала с помощью подводных аппаратов. – Рыбное хозяйство, 1982, с. 50–51.

Норинов Е.Г. Поведение минтая в разноглубинном трале // Совершенствование и создание новых способов и орудий лова. – Владивосток: ТИНРО, 1990. – С. 22–28.



ВКУСОВЫЕ СВОЙСТВА НЕКОТОРЫХ ПИЩЕВЫХ ОБЪЕКТОВ И ДРУГИХ ГИДРОБИОНТОВ ДЛЯ ПЛОТВЫ *RUTILIS RUTILIS*

Т.В. Тинькова, А.О. Касумян

Московский государственный университет, tan_t@mail.ru

Вкусовая рецепция регулирует финальную фазу пищевого поведения – оценку качества корма и принятие решения о заглатывании или отвергании пищи. Существующие представления о вкусовых предпочтениях рыб основаны на использование в качестве адекватных стимулов различных аминокислот и некоторых других типов химических веществ. Сведения, касающиеся вкусовой привлекательности для рыб натуральных комплексных вкусовых раздражителей, таких как экстракты кормовых организмов, крайне отрывочны. Немногочисленны также данные о природных детеррентах, используемых в качестве средств химической защиты различными гидробионтами – потенциальными жертвами рыб. Цель настоящей работы состояла в проведении сравнительной оценки вкусовой привлекательности для рыб различных пищевых объектов, а также некоторых водных или около водных животных, которые потенциально могут содержать натуральные детерренты для рыб и других хищников.

Опыты проведены на молоди плотвы *Rutilus rutilus* средней длиной 70 мм (длина по Смиту, L_{sm}) и массой тела 4.8 г. Рыбы отловлены в мае 2009 года в реке Воря (Московская область). Основные принципы проведения поведенческих экспериментов для выяснения вкусовых предпочтений рыб уже достаточно детально разработаны и в последнее время не изменяются. Опыт начинали с внесения в небольшой аквариум с одиночной рыбой агар-агаровой гранулы, содержащей один из тестируемых экстрактов. В последующем определяли процент съеденных гранул от общего числа схваченных. Вычисляли также индекс вкусовой привлекательности экстрактов по формуле:

$$Ind_{pal} = \frac{R-C}{R+C} \times 100,$$

где R – потребление гранул с экстрактом, в%; C – потребление контрольных гранул, в% (Касумян, Морси, 1996). Длина гранул была 4.0 мм, диаметр – 1.35 мм, объем 5.7 мм^3 .

Для приготовления водных экстрактов использовали различных водных животных и растений, которыми плотва питается или может питаться в естественных водоемах: личинок хирономид (Chironomidae), полновозрелых дафний *Daphnia pulex*, нитчатку (род Cladophora) и ряску *Lemna*



minor. Тестируемому были подвергнуты также экстракт вертрячек *Gyrinus marinus* и экстракт кожи взрослой серой жабы *Bufo bufo*. Для приготовления экстракта личинок хирономид, дафний, вертрячек использовали живых животных. Для приготовления гомогената вертрячек у живых животных после удаления жестких надкрыльев отделяли заднюю 1/3 брюшка от тела и гомогенизировали эти части отдельно друг от друга. Экстракт кожи серой жабы готовили из заранее замороженной кожи, снятой со спинной стороны свеже умерщвленного животного. Концентрацию всех экстрактов выражали в г сырой массы на мл воды.

Всего выполнено 1833 опыта.

Проведенные опыты показали, что экстракты большинства объектов питания имеют привлекательные для плотвы вкусовые свойства (табл. 1).

Таблица 1. Вкусовые ответы ($M \pm m$) плотвы на агар-агаровые гранулы, содержащие водный экстракт различных животных и растений

Раздражитель, концентрация	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности, %	Число опытов
Вертрячки (железы), 2.5 г/л	48.9±10.5	0.6	90
Вертрячки (тело), 2.5 г/л	50.5±10.5	2.2	91
Ряска, 300 г / л	78.9±8.3***	24.1	95
Личинки хирономид, 300 г / л	97.0±1.2***	33.5	735
Нитчатка, 300 г / л	98.9±2.1***	34.9	95
Дафния, 300 г / л	100.0***	34.9	112
Контроль	48.3±13.0	-	60

Примечание: $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; отличия от контроля достоверны при p : * – < 0.05 , ** – < 0.01 , *** – < 0.001 .

Экстракты дафний и личинок хирономид, которых плотва охотно использует в пищу, вызывали положительные и максимальные по силе вкусовые ответы. Вкусовая привлекательность этих пищевых организмов обусловливается, скорее всего, присутствием в них свободных аминокислот, как это наблюдается во многих случаях (Mearns et al., 1987). Состав свободных аминокислот в разных кормовых организмах может существенно отличаться, в них могут присутствовать не только привлекательные аминокислоты, но и дегеррентные. Эти особенности химического состава кормовых организмов могут определять их разную вкусовую



привлекательность для рыб. Вполне возможно, что дафнии и личинки хирономид содержат большее число привлекательных аминокислот или они находятся в них в более высокой концентрации. Нельзя исключать, что привлекательность экстрактов этих организмов определяется не только или не столько высоким присутствием стимулирующих аминокислот, сколько низким содержанием детеррентных аминокислот или других соединений, которые также могут присутствовать в экстракте. Плотва относится к тем немногим видам пресноводных рыб нашей фауны, которые используют в пищу наряду с животными растительные объекты, в том числе нитчатку. Этот факт полностью соответствует полученным нами результатами.

Кроме пищевых объектов, тестированию были подвергнуты экстракты тех организмов, которые могут использовать химические способы защиты от хищников. Существование разнообразных способов химической защиты у потенциальных жертв представляет собой широко известный феномен. Представители семейства Gyrinidae при испуге, вызванном нападением хищника, моментально выделяют пахучую бледную жидкость, продуцируемую двумя абдоминальными железами, открывающимися около кончика брюшка (Meinwald et al., 1972). Этот секрет крайне неприятен не только для рыб, но и, возможно, для других хищников. Выяснение вкусовой привлекательности вертрячек для плотвы показало, что ни экстракт конца брюшка, где располагаются абдоминальные железы, ни экстракт остальной части тела вертрячек не обладает детеррентными свойствами. Возможно, защитный эффект секрета абдоминальных желез опосредован не столько вкусовой, сколько обонятельной системой.

Известно, что многие амфибии и их личинки используют химические вещества для защиты от хищников (Мантейфель, Решетников, 2001; Решетников, 2001). Показано, в частности, что экстракт кожи взрослой серой жабы обладает крайне неприятными вкусовыми качествами для горчака *Rhodeus sericeus amarus* и радужной форели *Parasalmo mykiss* (Тинькова, 2009). Выполненные нами эксперименты позволили установить, что вещества, содержащиеся в коже серой жабы, обладают отталкивающими вкусовыми свойствами и для плотвы. В высоких концентрациях (10 г/л) экстракт вызывает отказ от потребления схваченных гранул в 100% опытов. При концентрации 1 г/л рыбы потребляли гранулы, но в очень небольшом числе случаев и детеррентный эффект экстракта при такой концентрации был высоко достоверным. Начиная с концентрации 0.1 г/л, экстракт обладал индифферентным вкусом. Следовательно, пороговая концентрация кожи взрослой серой жабы равна 1 г/л (табл. 2).



Таблица 2. Вкусовые ответы ($M \pm m$) плотвы на агар-агаровые гранулы, содержащие водный экстракт кожи серой жабы *B. bufo*

Раздражитель, концентрация	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности, %	Число опытов
Экстракт кожи			
10 г / л	0.0***	-100.0	97
1 г / л	2.1±2.9***	-93.6	95
0.1 г / л	54.1±10.0	-8.3	98
0.01 г / л	76.0±8.7	8.6	96
0.001 г / л	75.3±8.7	8.2	97
Контроль	63.9±11.4	-	72

Примечание: $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; отличия от контроля достоверны при p : * – < 0.05 , ** – < 0.01 , *** – < 0.001 .

Таким образом, проделанная нами работа позволила на примере плотвы показать, что вкусовая привлекательность кормовых организмов для рыб может отличаться. Для более строгого обоснования этого вывода требуется расширение спектра исследованных объектов питания. Обнаружено также, что некоторые из животных (серая жаба) содержат в кожных покровах высокоэффективные детеррентные вещества, обладающие, по-видимому, широким межвидовым действием.

Работа осуществлена при поддержке РФФИ (проект 10-04-00349), Программы «Университеты России» (проект № 2.1.1.3267), Программы «Ведущие научные школы» и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (Госконтракт № 02.740.11.0280).

Литература

Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1996. Вкусовая чувствительность карпа к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 386–399.

Мантейфель Ю.Б., Решетников А.Н. 2001. Избирательность потребления хищниками головастиков трех видов бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. Т. 62. № 2. С. 150–156.

Решетников А.Н. 2001. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Percottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Журн. общ. биол. Т. 62. № 4. С. 352–361.



Тинькова Т.В. 2009. Оценка вкусовых предпочтений и способности обу-
ваться различать пищевые объекты разного вкусового качества у гор-
чака (*Rhodeus sericeus amarus*) и радужной форели (*Parasalmo mykiss*).
Курсовая работа. М. 67 с.

Mearns K.J., Ellingsen O.F., Døving K.B., Helmer S. 1987. Feeding behaviour
in adult rainbow trout and atlantic salmon parr, elicited by chemical frac-
tions and mixtures of compounds identified in shrimp extract // Aquacul-
ture. V. 64. № 1. P. 47–63.

Meinwald J., Opheim K., Eisner T. 1972. Gyrinidal: a sesquiterpenoid alde-
hyde from the defensive glands of gyrinid beetles // Proc. Nat. Acad. Sci.
USA V. 69. № 5. P. 1208–1210.



СЛУЧАЙНОСТЬ И ЗАКОНОМЕРНОСТЬ В МИГРАЦИЯХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ СТАЙНЫХ ПЛАНКТОНОЯДНЫХ РЫБ НА ПРИМЕРЕ ТИХООКЕАНСКОЙ САЙРЫ

В.Н. Филатов

Учреждение Российской академии наук Южный научный центр,
Ростов-на-Дону, f769@yandex.ru

Тихоокеанская сайра – стайная, короткоцикловая, эпипелагическая, планктоноядная рыба, входящая в ихтиоцены северных широт, включая Японское, Охотское и Берингово моря. Трансокеанический вид, обитающий на акватории северной части Тихого океана, от восточных берегов Азии до западного побережья Северной Америки (рис. 1). В летне-осенний и ранний зимний период часть популяции, родившаяся в водах субтропического происхождения зоны течения Курошио, в возрасте 0+ и 1+ ведет нагул в субарктических водах, включая воды течения Ойясио и Камчатско-Курильского течения, где становится объектом промысла. К концу второго года жизни достигает половой зрелости и размеров 29–42 см. После единственного нереста взрослая часть популяции элиминирует.

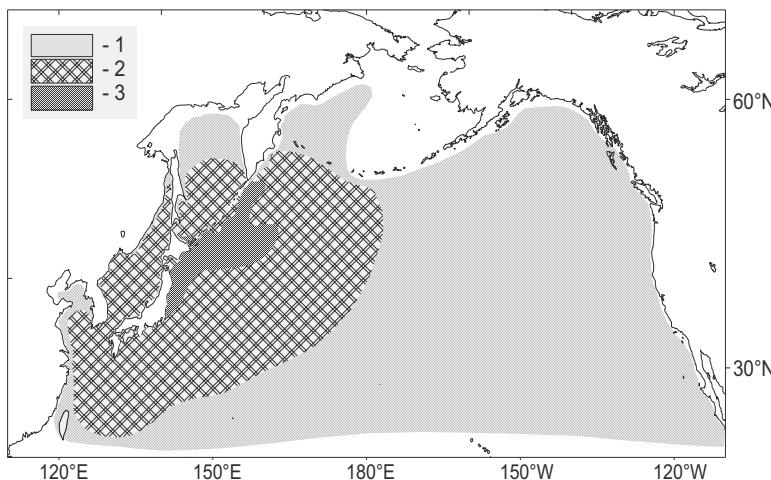
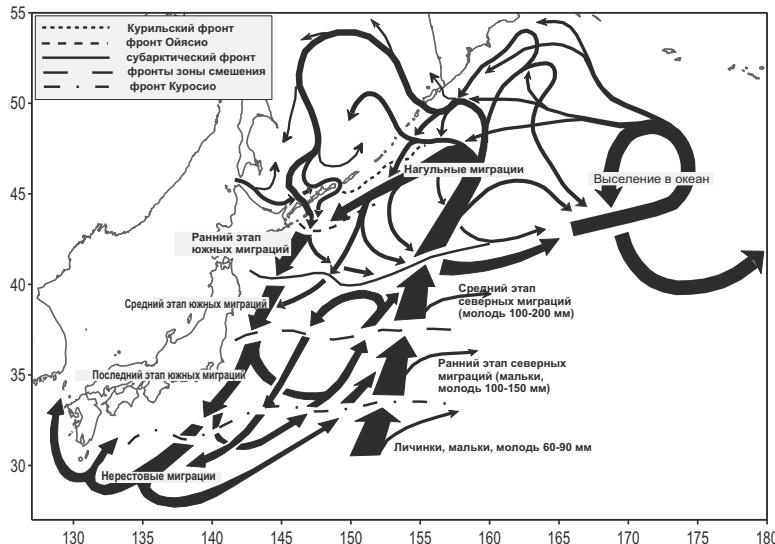


Рис. 1. Распределение тихоокеанской сайры; 1–ареал, 2–акватория основного места обитания части популяции, нерестящейся в водах Курошио и Цусимского течения, 3–районы формирования скоплений, облавливаемые флотом России, Японии, Республики Корея и Республики Китай (Тайвань).

Сайра совершает очень протяженные миграции с мест нереста в районы нагула и обратно. Расстояние только в одну сторону может достигать



1500 миль (рис. 2). В период нереста взрослые особи вместе с молодью постепенно смещаются с водами Куросио от побережья о. Хонсю на восток. С наступлением весны начинается их перемещение к северу. При этом еще не отнерестовавшие особи, достигшие двухлетнего возраста, нерестятся в водах Куросио.



Молодь сайры, родившаяся год назад, к этому времени достигает размеров 18–24 см. С вихрями Куросио она смещается к северу и северо-востоку. К июню первые косяки сайры подходят к субарктическому фронту и пересекают его, проникая в более богатые планктоном трансформированные субарктические воды, где начинают обильно питаться. Но более интенсивный нагул происходит после перехода в наиболее богатые планктоном холодные субарктические воды. Переход сайры в эти воды продолжается в течение всего лета. В июле – августе сайровые косяки появляются у Курильских островов и у берегов Камчатки. В отдельные годы косяки сайры достигают Охотского залива. Значительное количество сайровых косяков заходит в Охотское море через проливы центральных и северных Курильских островов. Размерный состав, пришедших в районы нагула сайры у Курильских островов, может быть очень разнородным, сильно варьируя от года к году, что зависит не столько от численности воспроизведенного потомства, сколько от коли-



чества сайровых косяков той или иной размерно-возрастной генерации, попавших в данный район, что в свою очередь определяется межгодовой изменчивостью динамики водных масс, с которыми происходит перемещение сайровых косяков (табл. 1).

Таблица 1. Размерная структура скоплений тихоокеанской сайры в период нагула в водах России, прилегающих к Курильским островам.

Год	Длина тела, см			Размерный состав, %		
	Минимум	Максимум	Средняя	Менее 24 см	24–29 см	Более 29 см
2001	11	36	25.7	30.7	54.6	14.6
2002	12	37	26.7	23.8	47.9	28.3
2003	10	34	28.5	11.9	35.1	53.0
2004	14	36	28.1	7.1	58.3	34.6
2005	12	34	30.6	2.9	12.0	85.1
2006	13	34	26.8	22.1	45.0	32.9
2007	15	34	28.8	8.7	31.2	60.1
2008	14	36	30.1	4.6	12.2	83.2
2009	15	36	26.2	28.8	50.2	21.0
2001–2009	10	37	27.9	15.6	38.5	45.9

Во второй половине августа-первой половине сентября с усилением Камчатско-Курильского течения и течения Ойясио сайра начинает смещаться в юго-западном направлении. При этом сайровые косяки продолжают нагул, формируя скопления промыслового характера.

Косяки, формирующие скопления у южных Курильских островов, с водами первой (прибрежной) ветви Ойясио смещаются на небольшом удалении от берегов, где облавливаются российскими и японскими судами. Во второй половине октября преимущественная часть сайровых косяков оказывается у побережья о. Хоккайдо, где формирует плотные скопления, облавливаемые японским флотом. В дальнейшем значительная часть этой рыбы попадет в районы основных нерестилищ популяции тихоокеанской сайры, находящиеся в субтропических водах течения Куросио у побережья о. Хонсю. Примерно в этот же период (октябрь – декабрь) сайровые косяки, нагуливающиеся у центральных и северных Курильских островов, формируют очень плотные скопления в районе второй и третьей ветвей Ойясио (между 149° и 155° в.д.). Сайровые косяки,



составляющие эти скопления, с водами этих ветвей смещаются в юго-западном, южном и юго-восточном направлении, отдаляясь от побережья на значительное расстояние. При этом преимущественная часть косяков из этих скоплений не сможет попасть в прибрежную часть о. Хонсю, где находится исходный район воспроизведения популяции тихоокеанской сайры. Минимальное расстояние от района скоплений сайры до района основных нерестилищ составляет не менее 600 миль. Чтобы попасть в него к концу последнего пика нереста популяции (апрель) потребуется двигаться со скоростью до 20 миль в сутки, не обращая внимания на течения и гидрологические фронты. Такого стремительного перемещения косяков сайры, тем более стремления покинуть районы нагула и скапливания, ни в ноябре, ни в декабре не наблюдается. Очевидно, что эта часть популяции будет продолжать нагул в водах ветвей Ойясио и субарктических океанических водах до полного созревания гонад, которое наступит ориентировочно в феврале-апреле. В зоне смещения субарктических и субтропических вод произойдет их нерест. Значительная часть потомства этой сайры, вероятно, выселится в еще более удаленные от берега океанические районы и пополнит популяцию, обитающую в центральной части Тихого океана. Именно за счет такого выселения существует популяция, обитающая в центральной и восточной части Тихого океана. Не исключено, что какая-то ее часть все-таки сможет вернуться и попасть в зону вод Ойясио и пополнить скопления сайровых косяков, нагуливающихся у Курильских островов. Однако, исходя из имеющихся наблюдений за течениями, вероятность такого перемещения очень мала.

Многолетние исследования динамики океанологических образований, сукцессии планктонного сообщества в водах с различной термоструктурой, биологии сайры, поведения сайровых косяков и распределения их скоплений позволили выяснить следующие моменты:

- В течение всего периода, когда происходит формирование скоплений сайровых косяков, происходит нагул сайры.
- Основное потребление пищи происходит в вечерние сумерки и перед рассветом, когда мигрантные формы зоопланктона поднимаются в поверхностные воды. В дневное время сайра формирует стаи, спасаясь от хищников (кальмары, лососи, акулы и т.д.).
- В течение всего периода нагула, а также начала нерестового периода, сайровые косяки положительно реагируют на искусственные источники света. Положительность реакция на свет зависит в первую очередь от степени накормленности рыбы (более голодные рыбы лучше привлекаются светом).
- Несмотря на разнонаправленные и порой протяженные (более 10 миль) перемещения косяков в масштабе суток, задержка и их накап-



ливание происходит в местах, характеризующихся повышенным содержанием кормового зоопланктона в верхнем квазиоднородном слое.

- Появление и исчезновение комплекса благоприятных для нагула сайры условий происходит при смене естественного синоптического периода (3–15 суток), который обычно определяется динамикой приземных барических образований.
- Сайровые косяки и их скопления смещаются вместе с водами, в которых происходит нагул, независимо от направленности общего пути миграции.
- Формирование, распределение и динамика смещения участков с благоприятными для нагула сайры условиями зависят от сезонного хода океанологических процессов в данном районе.
- Образование скоплений происходит как в районах, откуда косяки попадают в места основного воспроизводства, так и вне их.
- Часть генерации сайры, попавшая в зону прибрежной ветви течения Ойясио, продолжая нагул, с ее водами неизбежно попадает в районы, где происходило воспроизводство ее предыдущих поколений. Остальная часть, нагуливающаяся вне зоны прибрежной ветви Ойясио, выселяется в океанические районы. В целом выселению подвергается большая часть генерации сайры.
- Таким образом, процесс миграций (перемещений сайры) не имеет определенного направления (случай) в масштабе суток и синоптического периода, но закономерен и имеет определенную направленность в сезонном масштабе.
- Сходным образом происходит процесс миграций других видов пелагических планктоноядных рыб (сардина, скумбрия, анчоус) и пелагических видов кальмаров (тихоокеанский, Бартрама), молодь и взрослые особи которых в значительных количествах встречаются в открытых океанических водах за пределами путей миграций основной части популяции.



КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ ПОДХОДЫ К ВОПРОСАМ РЫБОЗАЩИТЫ НА УКРАИНЕ

Л.П. Фильчагов¹, С.И. Алымов², И.Н. Мельничук³

¹Институт «Укррыбпроект», Киев, Украина

²Учреждение Украинской академии аграрных наук

Институт агроэкологии, Киев, Украина

³Национальный университет водного хозяйства и природопользования,
Ровно, Украина, melnichuk-in@yandex.ru

Ежегодно на нужды пользователей из внутренних вод изымается более 30 млн. м³. Для гарантированных условий подачи требуемых объемов ресурсов потребителям практически все реки в государстве зарегулированы, что коренным образом изменяет гидравлико-гидрологический, термальный, химический режимы в водоемах и особенно поведение гидробионтов [1, 2]. Значительная доля в этих изменениях принадлежит эксплуатационным водозаборным устройствам и заключается в том, что при отборах воды в водозаборы заносится огромное количество гидробионтов и особенно молодь рыб так, как более 95% этих объектов не оборудованы средствами рыбозащиты, что наносит значительный ущерб как окружающей среде, так и рыбной отрасли.

Отметим, что в настоящее время практически отсутствуют рыбозащитные устройства, которые эффективно могли бы решить проблему защиты мигрирующей молоди рыб, особенно в крупных и мощных водозаборах. Рекомендуемые СНиПом 2.06.07-87 [3] рыбозащитные устройства, могут быть применены на водозаборах небольшой производительности и при этом показатели эффективности их работы желают быть лучшими. Одновременно стоимость таких устройств велика, что сдерживает их широкое применение.

Мы считаем, что решить проблему эффективной защиты рыб на водозаборных сооружениях можно при условии использования на них комплексных рыбозащитных устройств, куда входят технически простые элементы, выполняющие определенные функции во времени и пространстве.

Нами предлагается конструкция рыбозащитного устройства для крупных водозаборов, берущая воду из рек и каналов – плавучая запань с условием рыбоотвода (рис. 1).

Рыбозащитное устройство типа плавучая запань лишено сетчатых и других элементов, которые быстро кальматируются и имеет простую конструкцию. Такое устройство сооружено на Главном Каховском магистральном канале с водозабором в Сирогозкий канал. Запань может быть успешно использована лишь в комплексе с другими устройствами,



например, с воздушно-пузырьковой завесой (ВПЗ). В этом случае открывается возможность поэтапной защиты рыбы: вначале с помощью ВПЗ, затем запанью. При этом воздушная завеса выполняет одновременно и роль препятствия на пути миграции рыбы и роль эрлифта, переводящего рыбу с нижних горизонтов потока в верхние, где происходит растекание вертикального воздушного факела с выводом малька за пределы сечения водозабора.

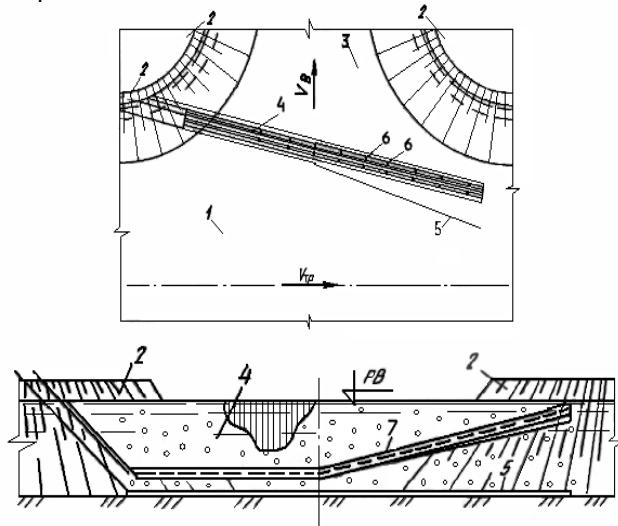


Рис. 1. Схема РЗУ типу плавучая запань: 1 – водоток; 2 – входной оголовок; 3 – водозабор; 4 – забральная стенка (экран); 5 – устройство для создания ВПЗ; 6 – кронштейны; 7 – рыбоотводный лоток

Самая ответственная деталь сооружения – это экран. Экран лучше всего делать наплавным. Экран, в отличие от множества других конструкций, должен быть непроницаемый для потока, а значит и для рыбы. Учитывая, что любая конструкция фильтрующего экрана усложняет изготовление и эксплуатацию РЗУ то, это будет слабым местом, и такой экран будет требовать частых ремонтов. Для ремонта необходимо будет выводить РЗУ из эксплуатации, что неизбежно приведет к существенному снижению расчетного коэффициента надежности защиты рыбы. Такие заграждения подвергаются быстрой кальматации, засорению, обрастают водной растительностью, не пропускают проектного расхода воды и создают перепады уровней воды. Очень сложной и практически невыполнимой задачей для таких крупных РЗУ является очистка ячеек фильтру-



ющего экрана от плавающего мусора, особенно в условиях круглогодичной эксплуатации. Вряд ли можно серьезно надеяться на промывку ячеек или самоочищения посредством изменения контура экрана в пространстве для производственных условий.

Поскольку экран проектируется непроницаемым, то для отбора расчетного расхода с главного канала нужен вырез. Учитывая, что РЗУ должен защитить молодь рыбы, которая большую часть времени находится в верхних (более прогретых) слоях потока от попадания в насосную станцию, то этот вырез необходимо устраивать в нижней части экрана – при дне.

Попадая в зону действия водозаборного канала, рыба держится вдоль забральной стенки экрана и мигрирует по пограничным течениям в сторону концевой части экрана, т.е. за пределы влияния водозабора.

В конструкции РЗУ необходимо использовать элементы, которые позволяют сократить попадание рыбы в водозабор через вырез в экране. Это прежде всего ограничение скорости отбора в вырезе экрана. Кроме того, весьма целесообразно в площасти экрана использовать воздушно-пузырьковую завесу для механического воздействия на молодь, с целью принудительного переноса ее в верхние слои потока главного канала, где экран непроницаемый.

Предполагая, что часть малька поднятого воздушно-пузырьковой завесой с донных слоев потока может потерять на некоторое время способность к самостоятельной ориентации, а возможно и просто ослабеет так, что не сможет сознательно перемещаться, то над вырезом по непроницаемому экрану монтируется рыбосборный лоток. Чтобы сделать этот лоток и рыбоотводящим, по его дну монтируют потокообразователь (гидроускоритель), который будет транспортировать попавший в лоток малек и мелкий мусор в концевую часть экрана, т.е. за пределы зоны действия водозабора.

Конструкция рыбозащитного устройства типа плавучая запань закреплена рядом исследователей авторским свидетельством на изобретение [4].

Нами был разработан метод гидравлического расчета данного устройства, который основан на уравнении истечении из-под щита и дифференциальном уравнении со сменной массой, с помощью которого можно рассчитать все параметры экрана с разными соотношениями расходов в главном канале и в водозаборе [5].

Литература

Фильчагов Л.П. Охрана рыбы при интенсификации. – К.: Урожай, 1986. – 192 с.



Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоках воды. – М.: Наука, 1979. – 320 с.

СНиП 2.06.07-87. – Подпорные стены, судоходные шлюзы, рыбопропускные и рыбозащитные сооружения. – М.: Стройиздат, 1987. – 35 с.

Рыбозащитное устройство водозаборного сооружения. А.с. 1521814. СРСР. МКИ Е 02 В 8/08/ Р.Н. Кравчук и др. – № 4432671/29-15; Заявл. 24.03.88; Опубл. 20.05.90, Бюл. № 10.

Рогалевич Ю.П., Мельничук И.М. Гідравлічний розрахунок рибозахисної споруди типу «плавучий за плавень» для крупних водозаборів // Вісник НУВГП: Зб. наук. праць. – Рівне, 2007. – Вип.4(40). – С. 93–100.



СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ ОСЕТРОВЫХ КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА И МЕРЫ ПО ИХ СОХРАНЕНИЮ

Р.П. Ходоревская, А.Д. Власенко, Г.А. Судаков

*Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
ФГУП «КаспНИРХ», Астрахань, Россия
chodor@mail.ru*

Популяции осетровых, обитающих в Каспийском море, на протяжении многих веков были самыми многочисленными на планете.

Расцвет добычи осетровых в Каспийском бассейне пришелся на период речного рыболовства с XVII по XIX столетия. В это время уловы осетровых достигали 50 тыс. т. На протяжении многих десятилетий запасы осетровых в Каспийском море и их уловы составляли более 90% мировых показателей. Если в начале XX столетия здесь вылавливалось более 39 тыс. т., то в начале XXI века – не более 0.6 тыс. т. Показатели вылова снизились в 65.

При общем снижении численности произошли значительные изменения распределения осетровых в Каспийском море. На традиционных местах скопления плотность их концентраций в течение последних лет значительно снизилась, в отдельных участках до величин, когда рыбу нельзя учесть с помощью применяемых методов. Наблюдаемые изменения в распределении осетровых в Каспийском море вызваны не изменением локализации их концентраций, а снижением общей численности исследованных видов.

По результатам траловых учетных съемок, наиболее высокой численности в Каспийском море осетр и севрюга достигали в конце 60-х годов прошлого века, составляя 113.2 и 90.0 млн. экз., что подтверждает положительное влияние запрета морского промысла на запасы осетровых. Резкое сокращение численности осетровых началось после распада Советского Союза и продолжается по настоящее время. Анализ данных многолетних исследований показывает, что численность осетровых в Каспийском море сократилась в 3 раза.

Состояние запасов осетровых рыб в Каспийском море определяется и речным периодом их жизни. Произошло резкое сокращение численности мигрирующих производителей в Волгу и, как следствие, снижение их биомассы. Биомасса нерестовых частей популяций осетровых за последние 10 лет уменьшилась: осетра – с 15.0 до 2.45 тыс. т, севрюги – с 8.3 до 0.76, белуге – до 0.38 тыс. т.

В нерестовом стаде отмечено преобладание впервые созревающих особей. Процент самок осетра в нерестовой части популяции снизился.



Воспроизводство осетровых лимитируется численностью производителей на местах нереста и гидрологическим режимом в реках бассейна. Пропуск производителей на волжские нерестилища в среднем составлял около 322 тыс. экз. В 1996 г. он снизился до 161.4 тыс. экз., а в 2001–2006 гг. не превышал 50.0 тыс. экз.

Такое резкое уменьшение пропуска производителей самым неблагоприятным образом оказывается на масштабах пополнения запасов осетровых Каспийского моря, а в дальнейшем и на уловах. Эффективность нереста осетровых за последние 40 лет сократилась более чем в 10 раз.

В целях компенсации потерь естественного воспроизводства с 1954 г. начало развиваться промышленное осетроводство. Увеличение масштабов заводского воспроизводства играет положительную роль в формировании промысловых запасов каспийских осетровых.

За последние 50 лет в бассейне Каспия построены и функционируют 23 осетровый рыбоводный завод (ОРЗ), из них в России – 10, в Республике Азербайджан – 4, в Казахстане – 2, в Иране – 7. Кроме того, в России лицензии на искусственное воспроизводство осетровых имеют и другие предприятия различных форм собственности. Объектами искусственного воспроизводства осетровых являются белуга, русский осетр, персидский осетр, севрюга, шип и стерлядь. За весь период существования промышленного осетроводства на бассейне (начиная с 1954 г.) в Каспий выпущено около 3 млрд. заводской молоди осетровых. При этом на рыбоводных заводах России выращено более 2.2 млрд. экз. различных видов, что составляет 73% от общего количества по бассейну (до 1990 г. эта величина составляла 90%). Следует отметить высокую эффективность пополнения популяций осетровых особями от искусственного рыборазведения. В настоящее время доля рыб заводского происхождения в промышленных уловах России составляет у белуги 99%, осетра – 66%, севрюги – 41%.

Расчетная приемная мощность моря по кормовой базе позволяет увеличить выпуск молоди осетровых всеми прикаспийскими государствами до 150 млн. экз. Для оптимального использования кормовой базы Каспийского моря, рекомендуется следующее соотношение выпускаемой молоди осетровых: осетра – 55%, севрюги – 25%, белуги – 15%, шипа – 5%.

В целях сохранения и более рационального использования запасов белуги в 2000 г. в Российской Федерации был прекращен ее промысел, а с 2005 г.–осетра и севрюги. Производители осетровых вылавливаются в России только для целей воспроизводства и проведения исследований.

Одним из органов сотрудничества России с прикаспийскими государствами в области сохранения и управления биоресурсами Каспия является Комиссия по водным биоресурсам Каспийского моря (далее – Комиссия),



созданная в декабре 1992 года в городе Астрахани полномочными представителями рыбохозяйственных организаций Азербайджанской Республики, Республики Казахстан, Российской Федерации и Туркменистана.

Несмотря на межведомственный статус Комиссии, выполняемые данным органом функции, включают широкий спектр вопросов: от принятия решений по практическому регулированию рыболовства на Каспии и до рекомендательных мер по вопросам управления, сохранения и воспроизводства биоресурсов. Неоднократно заседания Комиссии заканчивались подписанием обращения к Президентам и Правительствам прикаспийских государств.

В 2002 г. в состав Комиссии вошли и представители Исламской Республики Иран.

Начиная с 2003 г. представители Российской Федерации настаивают на прекращении промысла осетровых в Каспийском море. Эти предложения основаны на современном критическом состоянии запасов естественных популяций осетровых в Каспийском море, вызванном резким сокращением масштабов пополнения от естественного и промышленного воспроизводства, наличием браконьерского промысла, загрязнением среды обитания. Предлагается объем вылова для каждого прикаспийского государства определять в зависимости от вклада в сохранение и воспроизводства осетровых.

Таким образом, формирование и рациональное использование биологических ресурсов Каспийского бассейна определяется следующими важнейшими факторами:

- природно-климатическим, под воздействием которого формируется водно-солевой баланс, уровень моря, величина пресного стока и, в конечном итоге, продукционный потенциал водоема;
- антропогенным – проявляющимся во внутrigодовом регулировании стока, величиной безвозвратного отъема воды из рек бассейна моря, загрязнении бассейна за счет поступления токсикантов техногенного происхождения.

Сохранение естественных популяций осетровых Каспийского бассейна возможно при условии выполнения следующих мероприятий:

- подписание пятью прикаспийскими государствами Соглашения о сохранении и рациональной эксплуатации водных биоресурсов Каспийского моря;
- принятие всеми прикаспийскими государствами мер по предотвращению загрязнения моря при разведке и добыче углеводородного сырья, а также создание международной инспекции для контроля по этим работам;
- усиление контроля над популяциями осетровых на местах нагула в



море, в период нерестовой миграции, нереста и ската производителей и личинок;

- увеличение объемов выпуска молоди рыбоводными предприятиями и создание для этой цели единого воспроизводительного комплекса;
- инициировать создание заповедной зоны на акватории Северного Каспия (Россия, Казахстан);
- продолжить проведение межгосударственных всекаспийских экспедиций по оценке состояния запасов водных биологических ресурсов, а также пространственно-временного распределения гребневика мнемиопсиса на акватории Каспия с целью разработки мероприятий по снижению его влияния на экосистему моря.
- на ближайшие годы объемы коммерческого вылова осетровых прекратить, используя производителей всех видов осетровых преимущественно для целей воспроизводства и выполнения научно-исследовательских работ;

Только совместные действия всех прикаспийских государств позволят сохранить осетровых, обитающих в Каспийском море.



СОВРЕМЕННЫЙ АНАЛИЗ ЭКОЛОГИИ БЕЛУГИ (*HUSO HUSO L.*) В ВОЛГО-КАСПИЙСКОМ БАССЕЙНЕ

Р.П. Ходоревская, В.А. Калмыков

Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
ФГУП «КаспНИРХ», Астрахань, Россия
chodor@mail.ru

Строительство гидростанций на Волге, развитие промышленности, создание сети водохранилищ и безвозвратное водопотребление нанесли ущерб воспроизводству белуги *Huso huso L.* В целях компенсации потерь потомства от естественного нереста с 1954 г. начало стремительно развиваться промышленное осетроводство.

В настоящее время доля рыб заводского происхождения, выпускаемая на нагульные пастбища Каспийского моря, составляет более 99%. В связи с этим представляет особый интерес изучение закономерностей распределения белуги в Каспийском море, её поведенческих особенностей при нагульных миграциях, условий формирования преднерестовых концентраций и механизмов анадромной миграции производителей в условиях зарегулирования стока Волги.

Цель настоящей работы – выявить особенности экологии белуги (распределение, миграции, поведение), выращенной на осетровых рыбоводных заводах России, в Волжско-Каспийском рыбопромысловом районе. Основное внимание в работе уделено влиянию различных факторов на распределение белуги по кормовым биотопам в различные сезоны года, образованию её преднерестовых концентраций и условий осуществления анадромной миграции.

Основой работы послужили многолетние материалы (1980–2009 гг.), полученные в результате морских траловых съемок. Всего с начала 80-х гг. до настоящего времени осуществлено 11976 тралений, выловлено 3067 экз. белуги.

Распределение стандартной заводской молоди (3–5 г) по кормовым биотопам Каспийского моря – это первое звено миграционного цикла белуги, от которого в основном зависит масштаб и характер нагульных, преднерестовых концентраций и нерестовых миграций в последующие периоды жизни. Средняя продолжительность нагульных миграций от малька до первого созревания в море достигает 10–16 лет, а межнерестовые интервалы, которые позволяют производителям накопить энергетические запасы, достаточные для анадромной миграции и нереста – 4–6 лет.

По результатам мечения молоди белуги с волжских осетровых рыбоводных заводов, установлено, что сразу после выпуска лишь небольшая



её часть мигрирует вдоль западного и восточного побережья в Южный Каспий и там задерживается на длительный период. Вторая – большая по численности группа рыб, в течение всего морского периода жизни нагуливается до половозрелого состояния в северной части моря. В первую очередь молодью осваиваются распреснённые участки моря вдоль предустьевого пространства Волги, тем не менее, через 30 дней белуга начинает встречаться при солёности 4–6‰, и к концу лета солевой раствор уже не лимитирует её распределение по всей акватории Северного Каспия. Максимальные концентрации молоди белуги наблюдались на мелководных банках (3–10 м) центральной и западной частей водоёма.

В первый год жизни сеголетки на морских пастбищах питаются ракообразными (гаммариды, мизиды), моллюсками (метилястер, дрейссена) и рыбами (молодь бычков, кильки, сельди, карповых). На втором году жизни белуга почти полностью переходит на хищный образ жизни. Темп линейного и весового роста белуги весьма интенсивен: в течение первого месяца пребывания на нагульных пастбищах она увеличивает исходную массу в среднем в 23 раза.

Материалы траловых съёмок (1990–2006 гг.) по количественной оценке неполовозрелых особей белуги в различных частях Каспийского моря совпадают с пространственным распределением рыб на первом году жизни. Наибольшее количество белуги непромысловых размеров (49.4–62.3%) осваивало нагульные биотопы северной части моря. Немаловажное значение для нагула имеют и южные районы моря (22.1–36.8%), где, по всей вероятности, происходит аккумуляция незрелых рыб по мере их поступления с выше расположенных нагульных площадей. Белуга, достигшая промысловых размеров, отдавала предпочтение нагульным пастбищам, расположенным в северных и средних районах моря, где содержание её в улове варьировало от 29.6 до 59.3%. Молодь и взрослые особи в период нагула не образуют пространственно обособленных скоплений и совместно осваивают нагульные пастбища Каспийского моря.

Исследования показали, что белуга использует для нагула практически всю акваторию моря, но по численности, разнообразию возрастного состава приоритет принадлежит северным и средним районам водоёма, где общий вылов белуги в 1990–1994 гг. превышал те же значения на юге в 1.4 и 1.8 раз соответственно. В 2002–2006 гг. в условиях мощного антропогенного воздействия на популяцию доля взрослых рыб в улове по отношению к 1990–1994 гг. сократилась в северной части Каспийского моря в 6 раз, средних и южных районах моря – в 17.4 и 25.3 раз соответственно.

Распределение и плотность концентраций белуги в Каспийском море не остаётся постоянной и изменяется в течение года в зависимости от её



сезонных нагульных перемещений. Многолетний экологический мониторинг, охватывающий различные периоды года (весна, лето, осень), когда белуга совершает нерестовые, нагульные и зимовальные миграции, позволил наиболее верно отразить представление о закономерностях её миграций и особенностях сезонного распределения.

Весной отмечается подход белуги из южных районов в прибрежную зону северной части Каспийского моря, куда она мигрирует вслед за кормовыми объектами (сельдью, кильками, карповыми). Максимальные плотности её скоплений в последние годы отмечены на свале глубин вблизи острова Чечень – 0.83 экз./10000 м³. Белуга встречалась и в районе устья Куры, и на восточном шельфе моря, где плотность концентраций составляла 0.19–0.34 экз./10000 м³. Летом, по мере прогрева прибрежных вод (с глубинами от 3 до 50 м), максимальные концентрации белуги, равные весенним, наблюдались в северной части моря на мелководье. В средней и южной частях моря белуга также равномерно рассредоточивалась на местах откорма, не образуя значительных скоплений, плотность которых, как правило, составляла от 0.05 до 0.58 экз./10000 м³.

Осенью в северной части Каспийского моря отмечалось резкое сокращение площади нагула у всех возрастных классов. В сентябре – ноябре, по мере охлаждения прибрежных вод, белуга перемещалась в более южные, глубоководные районы. Зимой в средней части Каспийского моря максимальные концентрации белуги наблюдались на пространстве от о. Чечень до траверза Сулакского маяка, где их плотность достигала 3.33 экз./10000 м³. Устойчивые скопления белуги отмечались в районе г. Махачкалы и вдоль западного побережья от Дербента до Кильязинской косы (0.13 до 0.16 экз./10000 м³). Южнее – до мыса Буйнак, плотность скоплений не превышала 0.048–0.24 экз./10000 м³. От мыса Буйнак вдоль западного побережья средней части моря до г. Баку и г. Астары в южной части моря белуга отсутствовала. На востоке южной части моря зимой концентрация белуги была меньше, наиболее плотные скопления здесь наблюдались на свалах глубин банок Ульского (0.14 экз./10000 м³) и Грязный вулкан.

Рассматривая динамику экологических факторов в местах вылова белуги, необходимо отметить, что весной белуга нагуливалась при температуре воды в море от 2 до 22 °С, причем половозрелые особи предпочитали низкую температуру воды – от 2 до 16 °С, неполовозрелые – наиболее прогретые участки (от 7 до 22 °С). Корреляция плотности скоплений белуги и температуры воды наблюдалась только у половозрелых рыб весной (корреляционное отношение $\eta = 0.58$).

Летом при температуре воды 20–31 °С белуга равномерно распределялась в северной части моря. Половозрелые белуги предпочитали температуру воды не более 30 °С. Осенью максимальное число особей отме-



чалось на участках с температурой воды от 8 до 15 °С. Пороговая температура воды, при которой белуга осенью начинает мигрировать из северной части моря в среднюю, не установлена. Вероятно, белуга задерживается в северном районе моря до ледостава, возможно, и подо льдом, в зависимости от мест концентраций карповых, бычков и судака.

Весной белуга нагуливалась на участках моря с соленостью от 0.1 до 15.0‰, летом – от 0.1 до 11.0‰ и осенью – от 0.1 до 13.15‰, предпочитая опресненные зоны моря с соленостью от 0.1 до 3.5‰. Прозрачность воды на протяжении всего сезона наблюдений варьировала от 0.5 до 8 м. Белуга встречалась в основном на участках с прозрачностью воды от 1 до 5 м. Корреляционные отношения между солёностью и прозрачностью с плотностью скоплений белуги не установлены.

В последние годы численность белуги в Каспийском море резко сократилась. Начиная с 2004 г., практически на всей площади средней и южной части Каспийского моря (на азербайджанском шельфе и у иранского побережья), обследуемых при помощи траловых съемок, белуга в уловах отсутствовала или встречалась единичными экземплярами. Изменилось соотношение взрослых рыб и молоди белуги. Процент взрослых рыб не превышает 14.8% и продолжает снижаться, что является доказательством негативного влияния промысла и браконьерства на популяцию этого вида.

Таким образом, на основании проведённого анализа можно сделать вывод, что основные черты поведения белуги на нагульных пастбищах Каспийского моря, выращенной на волжских рыбоводных заводах, не отличаются от рыб прошлых генераций от естественного нереста. Для нагула белуга также использует всю акваторию Каспийского моря, совершая сезонные миграции, направленные осенью из северной части моря в ее среднюю и южную части, а весной, наоборот, из южной и средней частей моря на север. Распределение белуги характеризуется стабильной локализацией мест её концентраций в различных частях Каспийского моря, хотя и меньшей плотности, зависящей от изменения численности популяции, которая на протяжении последних 15 лет катастрофически снижалась.

Белуга относится к анадромным видам и использует для размножения наиболее крупные реки Каспийского бассейна. По утверждению З.Н. Рудина (1966), белуга не размножается в реках Ирана (Сефидруд, Горген) в связи с их сильным обмелением. В конце XIX века белуга в больших количествах мигрировала в Куре, Терек, в настоящее время её там практически не ловят. В Урале нерест сохранился в низовьях и среднем течении (район г. Уральска). До зарегулирования стока Волги протяженность нерестовой миграции белуги была наибольшей среди всех видов осетровых: она поднималась до Калинина, а по Каме – до её верховьев. После зарегулирования Волги плотиной Волгоградского гидроузла



размножение белуги ограничено пределами нижнего бьефа этой плотины. Таким образом, для анадромных мигрантов из перечисленных выше рек естественный нерест сохранился только в рр. Волга и Урал.

Белуга имеет сложную форму нерестовой миграции, так как в пределах вида мигранты подразделяются на биологические яровые и озимые расы. Принимая во внимание наличие сезонных рас и протяжённость нерестовой миграции до зарегулирования реки Волги, можно сказать, что белуге были свойственны одношаговые и двухшаговые анадромные нерестовые миграции (Ходоревская и др., 2007).

Одношаговая миграция яровой белуги происходит в сжатые сроки (март-апрель) непосредственно с нагульных площадей Каспийского моря до нерестилищ. Уже в местах преднерестовых концентраций корреляция плотности скоплений белуги и температуры воды наблюдалась только у половозрелых рыб (корреляционное отношение $\eta = 0.58$). При максимальных температурах воды производители белуги в уловах в дельте реки практически не встречались. Поскольку температура воды напрямую связана с солнечной радиацией, то повышение последней вызывает снижение анадромной миграции. Весной производители яровой белуги совершают миграцию в те же сроки, при тех же гидрологических условиях, характеризуются одинаковым биологическим состоянием (IV стадия зрелости, истощение запасом энергетических веществ), что и особи озимой части популяции на втором этапе миграции. Отличие между двумя расами на данный период заключается лишь в различной протяжённости нерестовой миграции к местам размножения (при условии отсутствия плотины Волгоградского гидроузла).

Протяжённость одношаговой миграции может осуществляться в полном объёме (например, из средней части Каспийского моря), и производители способны осваивать все оставшиеся нерестилища нижнего течения реки Волги.

Двухшаговая миграция белуги отмечается в Волге с начала июня, встречаются так называемые «озимые» производители белуги с гонадами на III стадии зрелости и большим количеством жира в гонадах и мышцах. Эти рыбы будут нереститься лишь весной следующего года, так как на завершение созревания половых продуктов требуется один вегетационный период. Нерестовая миграция белуги в летне-осенний период является двухшаговой и протекает в два этапа.

Протяжённость двухшаговой миграции озимой белуги полностью ограничена плотиной Волгоградского гидроузла, и её нерест возможен только на нерестилищах в районе бьефа Волгоградского гидроузла или на ниже расположенных нерестовых грядах при условии блуждающей миграции производителей по руслу реки в поисках нерестилищ.



На основании вышеизложенного следует, что в период нерестового хода у белуги наблюдается дифференциация нерестовой части популяции на яровые и озимые расы, чего нельзя сказать об обособленности мест нереста для каждой из этих форм производителей. Места размножения яровой и озимой рас белуги в полной степени перекрываются и их производители на протяжении 50 лет, с момента зарегулирования Волги плотиной Волгоградского гидроузла, во время нереста используют одни и те же нерестовые гряды.

Таким образом, проведённое комплексное исследование поведенческих особенностей белуги на нагульных пастбищах Каспийского моря в период нерестовой миграции свидетельствует о высокой экологической пластиичности данного вида. Можно ожидать, что при снижении антропогенных нагрузок, организации мер охраны, создании условий для сохранения естественного размножения и увеличении масштабов искусственного воспроизводства возможно восстановление численности белуги Каспийского бассейна.



ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СКУМБРИИ И СЕЛЬДИ В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКЕ ЛЕТОМ – ОСЕНЬЮ 2009 Г.

М.К. Циекалс, Д.Н. Клочков

ООО «Научно-производственная компания «Морская информатика»
Мурманск, Россия, morinfo@nw-region.ru

Атлантическая скумбрия (*Scomber scombrus*, *L*) и норвежская весенне-нерестящая сельдь (*Clupea harengus harengus*, *L*) являются важными объектами рыбохозяйственной деятельности отечественного флота, поэтому исследование их поведения, в частности, распределения и характера миграций в доступных для российских судов акваториях, имеет важное прикладное значение.

Наблюдения за распределением и размерно-весовым составом этих промысловых видов проводились в период рейса промыслового траулера К-1965 «П. Батов» в июле – октябре 2009 г.

Известно, что сроки, направления и скорость нагульных и возвратных миграций из года в год могут варьироваться в широких пределах, что определяется характером биопродукционных процессов в конкретном году. Претерпевают также изменения и биологические характеристики изучаемых рыб.

В 2009 г. в открытой части Норвежского моря (ОЧНМ) севернее 68°с.ш., где традиционно проходят нагульные миграции наиболее крупной и ценимой на рынке скумбрии, доля рыбы длиной 35 см и более колебалась от 13–22% в первой пятидневке июля и до 8–15% во второй пятидневке (рис. 1).

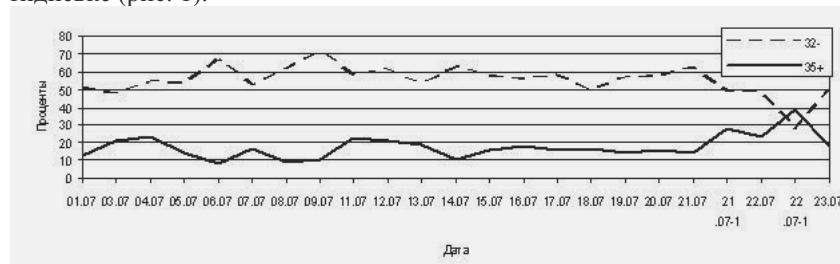


Рис. 1. Процентное соотношение скумбрии длиной 35 см и более и 32 см и менее в уловах К-1965 «П. Батов» в июле 2009 г. в ОЧНМ.

Причем, рыба в этом районе мигрировала с востока на запад в довольно узком коридоре между 68° и 69°с.ш., где в это время наблюдались наиболее плотные поля кормового зоопланктона. Здесь средний вес



скумбрии равнялся 372 г. В начале третьей пятидневки южнее этого коридора доля скумбрии 35+ см составляла 20–23%, а в конце ее только 10–15% (рис. 2). При этом средний вес рыбы составил 381 г. Западнее этой акватории в следующей пятидневке доля рыбы 35+ см лежала в диапазоне 13–19%. В то время, как доля рыбы длиной 32 см и менее колебалась от 47 до 64%, и лишь на севере этого района доходила до 71%, а средний вес в этом районе достигал 385 г.

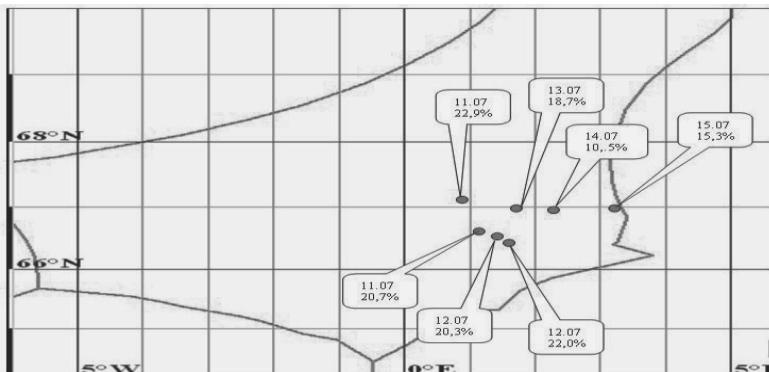


Рис. 2. Распределение скумбрии длиной 35 см и более в уловах К-1965 «П. Батов» в период 11–15.07.2009 г. в ОЧНМ.

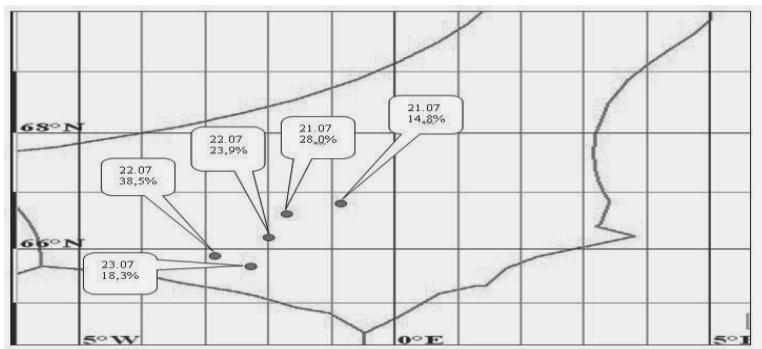


Рис. 3. Распределение скумбрии длиной 35 см и более в уловах К-1965 «П. Батов» в период 21-23.07.2009 г. в ОЧНМ.

В пятой пятидневке июля от района со средними координатами 66°54' с.ш./01°00' з.д. в юго-западном направлении доля скумбрии длиной 35 см



и более увеличивалась от 14.8% до 38.5%, а затем резко уменьшилась до 18.3%, что было связано с дальнейшей нагульной миграцией крупной скумбрии дальше на север (рис. 3). На этой акватории средний вес рыбы достигал 411 г. На северо-западе Фарерской экономической зоны в конце июля крупная скумбрия составляла 14–20%, в начале августа уже 24–25% (рис. 4), при этом средний вес составил 377 и 405 г. соответственно.

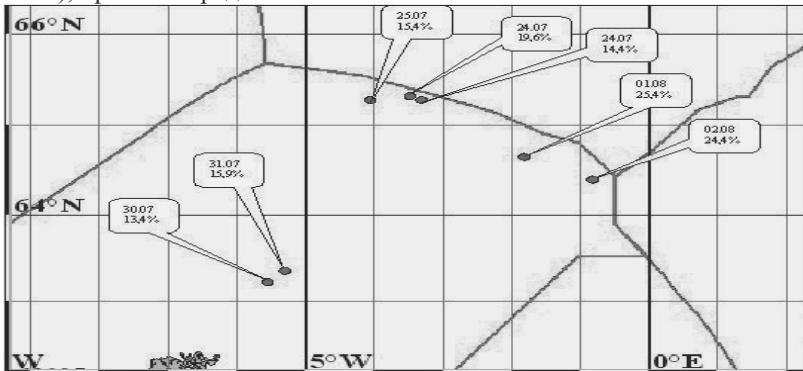


Рис. 4. Распределение скумбрии длиной 35 см и более в уловах К-1965 «П. Батов» в период 24.07-02.08.2009 г. в ФЭЗ.

Анализ распределения крупной скумбрии в третьей декаде июля – начале августа к западу от нулевого меридиана показал, что к началу этого периода часть мигрирующей на зимовку рыбы находилась в средних координатах 66° с.ш./ $2^{\circ}20$ з.д. и обратная миграция проходила в направлении района со средними координатами 64° с.ш./ $0^{\circ}30$ з.д.

К особенностям 2009 г., по сравнению с несколькими предыдущими годами, можно отнести значительные колебания доли крупной скумбрии в северной части нагульного ареала и ее небольшое количество по сравнению с более южными районами акватории промысла. Эти процессы являются следствием, с одной стороны, изъятия промыслом крупной скумбрии старших возрастных групп, а, с другой стороны, вступлением в промысловую часть стада рыбы урожайных поколений последних лет.

Анализ этих колебаний позволяет определять сроки и направления возвратных миграций и правильно ориентировать промысловый флот на оптимальную реализацию выделенных квот.

Сравнение распределения сельди различных размерно-весовых категорий также позволяет уточнить пути миграций различных группировок ее популяции в период нагула.



В августе-начале сентября проведены промеры и взвешивание сельди, выловленной в зоне о. Ян-Майен, и примерно в одном широтном коридоре ОЧНМ и зоны о. Шпицберген (рис.5).

В зоне о. Ян-Майен средний вес сельди лежал в интервале 336–349 г, средняя длина – 32.83–33.70 см. С 8 по 27 августа в ОЧНМ средний вес колебался в диапазоне 286–338 г, средняя длина – 31.05–32.60 см. В зоне о. Шпицберген в конце августа – начале сентября средний вес изменялся от 296 до 335 г, средняя длина – от 31.49 до 32.23 см. Эти характеристики уменьшались по мере продвижения на восток, т.е. значительная часть крупной сельди старших возрастных групп, завершающей нагул и выходящей из зоны о. Ян-Майен не проходила далеко на восток, а поворачивала в южном, юго-восточном направлении, что подтверждалось дальнейшими наблюдениями.

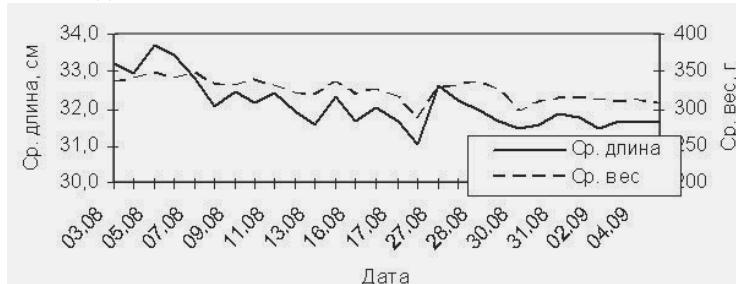


Рис. 5. Изменение средних длины и веса сельди в уловах К-1965 «П. Батов» за период с 03.08 по 05.09.09г.

Со второй пятидневки сентября и до 25 октября была промерена и взвешена сельдь в ОЧНМ и в конце указанного периода в Норвежской экономической зоне (НЭЗ) (рис.6).

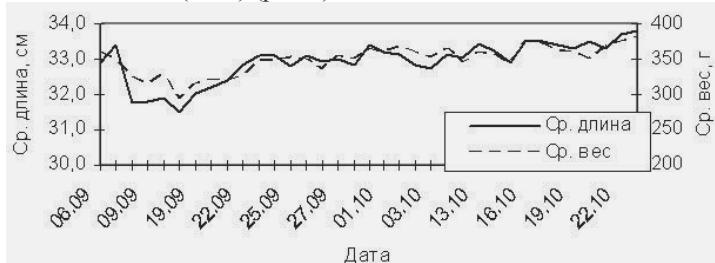


Рис. 6. Изменение средних длины и веса сельди в уловах К-1965 «П. Батов» за период с 06.09 по 24.10.09г.



В ОЧНМ во второй половине первой декады сентября средний вес изменялся от 293 г до 359 г, средняя длина – от 31.51 см до 33.39 см. Оба этих параметра имели тенденцию к уменьшению при смещении промысла с запада на восток, поскольку на западе и севере Норвежского моря нагуливается, как правило, более крупная рыба старших возрастных групп. В конце второй декады сентября восточнее 07°00 в.д. вдоль Шпицбергенской зоны средний вес сельди лежал в диапазоне 316–320 г, средняя длина – 32.04–32.38 см, в третьей декаде сентября между 05°00 в.д. – 07°00 в.д. – 326–364 г и 32.79–33.40 см соответственно, причем оба параметра возрастили по мере смещения промысла в этом коридоре с севера на юг, а в начале октября западнее 05°00 в.д. – 352–368 г и 32.76–33.16 см.

В начале второй декады октября южнее 70°с.ш. средняя длина сельди лежала в диапазоне 32.92–33.54 см, средний вес – 344–376 г, наибольших значений достигая во второй половине декады на северных позициях работы судна. В конце второй декады октября и первой половине третьей в НЭЗ средние размеры лежали в диапазоне 33.29–33.79 см, средний вес – 351–379 г, обе характеристики имели тенденцию к возрастанию, что говорит о появлении в уловах крупной сельди, закончившей нагул на западе и севере Норвежского моря.

Биологические анализы уловов сельди показали, что в августе рыба лучшего ассортимента облавливалась в начале августа в зоне о. Ян-Майен (сельдь весом 300+ г составляла более 90%), в первой – второй декадах в ОЧНМ севернее 72° с.ш. и западнее 08°00 в.д. крупной сельди было более 80%, за исключением участков, прилегающих к зоне о. Шпицберген.

В сентябре в ОЧНМ в первой декаде наилучшие уловы по ассортименту были получены севернее 72°с.ш. и западнее 06°50 в.д. – доля сельди 300+ более 90%, во второй и третьей декадах – между 71°–73°с.ш. и 05°00–06°00 в.д. – 300+ более 83%.

В первой–второй декадах октября в ОЧНМ и во второй половине месяца на прилегающих участках Норвежской экономической зоны практически во всех уловах доля крупной сельди превышала 87%, что говорит о завершении периода нагула большей части промыслового стада.

Подводя итоги исследований сельди летом – осенью 2009 г., можно констатировать, что состояние запасов сельди находится на вполне удовлетворительном уровне и перспективы ее промысла, по крайней мере, на ближайшие 2–3 года отечественным флотом благоприятны.



ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ВНУТРИРОТОВЫХ ВКУСОВЫХ РЕЦЕПТОРОВ ФОРЕЛИ *ONCORHYNCHUS MYKISS*

Л.С. Червова

Государственное учебно-научное учреждение Биологический факультет
Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова,
Москва, Россия, lily_chervova@mail.ru

Вкусовая система у большинства видов рыб подразделяется на две подсистемы: экстраоральную, представленную вкусовыми почками на голове, туловище и плавниках и опосредуемую лицевым нервом, и интраоральную, представленную вкусовыми почками в ротовой полости и опосредуемую лицевым, блуждающим и языкоглоточным нервами. Первая из них ответственна за поисковое пищевое поведение и локализацию потенциально съедобных объектов в окружающей среде. Информация от второй является решающей для заключительных фаз пищевого поведения, связанных с оценкой вкусовых свойств добычи и её пригодности в качестве кормового объекта, для запуска реакции глотания или отвергания (Павлов, Касумян, 1990; Kasumyan, Doving, 2003). Как известно, у представителей лососёвых рыб нет наружной вкусовой рецепции, но имеется множество вкусовых почек в орофарингеальной полости. Немногочисленные электрофизиологические исследования активности внутриротовых вкусовых рецепторов форели показали, что они воспринимают аминокислоты, в частности, расчитанные пороговые концентрации составляли для пролина 10^{-7} М и для фенилаланина 10^{-4} М (Marui et al., 1983)

Целью нашей работы являлось исследование пороговой чувствительности к аминокислотам и классическим вкусовым веществам интраоральных вкусовых рецепторов радужной форели *Oncorhynchus mykiss* в различных зонах ротовой полости. Жабры рыбы, закреплённой в станке, перфузировали проточной водой (18–20 °C) со скоростью 150 мл/мин. Анестетики и миорелаксанты не применяли. Иммобилизация обеспечивалась большой скоростью воды, протекающей через жабры (Wells, 2005). Регистрацию медленных электрических потенциалов в различных участках эпителиальной поверхности рта в ответ на местное предъявление раствора стимулирующего вещества осуществляли с помощью разработанной в лаборатории электрофизиологической установки, включающей компьютер с авторскими управляющими программами. Подробно методика была описана ранее (Chervova, Lapshin, 2005; Червова, 2005). В качестве тестовых химических стимулов использовали растворы аминокислот цистеина, гистидина, фенилаланина и пролина, а также растворы классических вкусовых веществ лимонной кислоты, хлористого кальция, хлористого натрия и сахарозы, приготовленных на воде из того же



резервуара, из которого, орошались жабры; эту же воду предъявляли в качестве контроля.

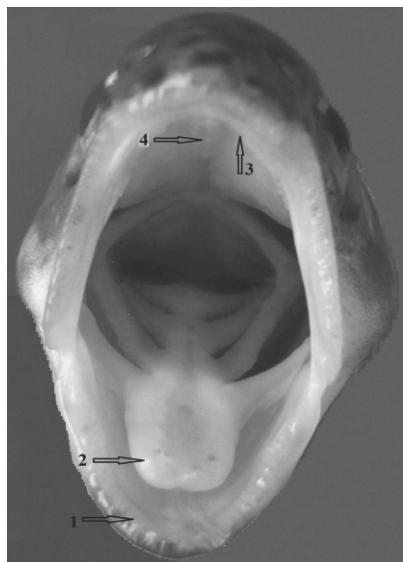


Рис. 1. Орофарингеальная полость форели *Oncorhynchus mykiss*. Стрелками обозначены зоны регистрации электрической активности. Нумерация зон в соответствии с табл. 1.

Полученные данные показали, что в исследованных зонах ротовой полости радужной форели цистеин был наиболее эффективным стимулом во всех точках отведения. В различных зонах ротовой полости форели пороги чувствительности к веществам различались в 1–2 порядка. Из таблицы видно, что максимальная чувствительность к химическим стимулам зарегистрирована в дентальной области и по краевому гребню языка. По критерию чувствительности к цистеину, исследованные зоны можно ранжировать в следующей последовательности: дентальная область > краевой гребень языка > середина верхней губы > максиллярная зона > твёрдое нёбо. Из классических вкусовых веществ лимонная кислота была наиболее эффективным стимулом. Соли вызывали наименьшие ответы, а сахароза не вызывала реакции. Полученные результаты о величинах пороговой чувствительности в различных зонах коррелируют с данными о распределении и плотности вкусовых почек в орофарингеальной полости форели (Meyer-Rochow, 1981; Ezeasor, 1982; Девицина, Головкина, 2010), а данные о наиболее предпочтительных вкусовых стиму-



лах коррелирует с данными о вкусовых предпочтениях, показанных для молоди кумжи (Касумян, Сидоров, 2005) .

Табл. 1. Средние значения порогов чувствительности (M) интраоральных хеморецепторов радужной форели к химическим стимулам в четырёх зонах ротовой полости

Зоны Стимулы	Дентальная область 1	Краевой гребень языка 2	Максиллярная область 3	Твёрдое нёбо 4
Цистеин	10^{-7}	10^{-6}	$10^{-5.3}$	$10^{-4.7}$
Фенилаланин	10^{-5}	10^{-5}	10^{-4}	$10^{-4.1}$
Гистидин	10^{-5}	10^{-5}	10^{-4}	10^{-4}
Пролин	10^{-4}	10^{-4}	10^{-3}	10^{-3}
Лимонная кислота	10^{-4}	10^{-3}	$10^{-3.7}$	10^{-3}
Кальций хлори- стый	$10^{-2.8}$	$10^{-2.8}$	10^{-3}	10^{-3}
Натрий хлористый	$10^{-3.6}$	10^{-3}	$10^{-4.3}$	10^{-3}
Сахароза	10^{-1}	10^{-1}	10^{-1}	10^{-1}

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 08-04-00729а (2009–11), гранта Ведущие научные школы НШ-3231.2010.4 (2010–11), гранта ФАНИ (госконтракт 02.740.11.0280) и Программы «Университеты России».

Литература

Девицина Г.В., Головкина Т.В. 2010. Вкусовой аппарат ротовой полости у молоди радужной форели *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* Walb. // Вопр. ихтиологии. 2011, Т. 51, 1.

Касумян А.О., Сидоров С.С. 2005. Вкусовые предпочтения кумжи *Salmo trutta* трёх географически изолированных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 1. С. 117–130.

Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т.30. Т. 5. С.720–732.

Червова Л.С. 2005. Пороги чувствительности кожных хеморецепторов карпа // Поведение рыб. Матер. докладов Международной конф. М.: Издательство «АКВАРОС». С.551–555.

Chervova L.S., Lapshin D.N. 2005. The sensitivity of external chemoreceptor thresholds in carp *Cyprinus carpio* to amino acids and classical gustatory



substanses // J. Ichthyology. V. 45, N 8. Suppl. 2. P. S307-S314.

Ezeasor D.N. 1982. Distribution and ultrastructure of taste buds in the oropharyngeal cavity of the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // J. Fish. Biol. .V. 20. P. 53–68.

Kasumyan A.O., Doving K. 2003. Taste preferences in fish // Fish and Fisheries. London: Chapman and Holl. P. 79–102.

Marui T., Evans R. E., Zielinski B., Hara T.J. 1983. Gustatory responses of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) palate to amino acids and derivatives // J. Compar. Physiol. V. 153, N 4 . P.423–433.

Meyer-Rochow V.B. 1981. Fish tongues – surface fine structures and ecological considerations // Zoological J. of the Linnean Society. V. 71, N 4, P. 413–426

Wells, R. M. G, McNeil H., MacDonald J. A. 2005. «Fish hypnosis»: Induction of an atonic immobility reflex // Marine and Freshwater Behav. and Physiol. V. 38. N 1. P. 71–78.



АНАЛЬГЕТИЧЕСКИЙ ЭФФЕКТ ХЛОРАЛГИДРАТА ДЛЯ РЫБ

Л.С. Червова¹, Д.Н. Лапшин²

¹ Государственное учебно-научное учреждение Биологический факультет
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, lily_chervova@mail.ru

² Учреждение Российской академии наук Институт проблем передачи
информации имени А.А. Харкевича РАН, Москва, Россия, lapshin@iitp.ru

В последние десятилетия идеи гуманного отношения к животным завоевывали умонастроения научного сообщества. В частности, при использовании в качестве подопытных животных млекопитающих выработаны высокие требования к методике проведения экспериментов. В то же время по отношению к низшим позвоночным, а, тем более, к беспозвоночным, аналогичные требования либо намного мягче, либо не сформулированы вообще. Между тем, наши эксперименты показали (Червова, Лапшин, 2000), что рыбы не только чувствуют боль, но и имеют сходные с млекопитающими биохимические механизмы модуляции ноцицептивной (болевой) чувствительности. Отсутствие чётких законодательных требований к эксперименту с низшими позвоночными и, в частности, с рыбами, отнюдь не снижает актуальности разработки методов эффективного обезболивания при хирургическом вмешательстве или иных действий, активизирующих ноцицептивную систему подопытных животных.

Цель наших исследований – определить для рыб адекватные дозировки обезболивающих средств широкого применения.

Общее количество работ, посвящённых изучению рецепции болевых стимулов у рыб, структуры ноцицептивных рецепторов, восприятию и ощущению боли, а также фармакологических средств обезболивания незначительно (Червова, 1997; Червова, 2002; Newby et al., 2009; Stevens, 2009). Из-за сложности выработки адекватных методических приёмов, позволяющих дозировать и измерять ноцицептивные стимулы, а также количественно оценивать величину ответа, изучение болевых реакций и влияние на них анальгетиков у рыб технически трудно осуществимо. Широко применявшимися ранее обезболивающие средства (например, кетамин), в настоящее время законодательно запрещены к использованию. Поэтому исследование возможности применения других анестезирующих средств при работе с рыбами представляется необходимым.

С помощью разработанной нами методики, в которой оценочной единицей является дискретный поведенческий акт – отклонение хвостового стебля (начальный элемент реакции избегания), мы регистрировали ответы рыб на околопороговые болевые стимулы. Болевую стимуляцию осу-



ществляли сериями из 24 импульсов электрического тока, действовавшими на нервные окончания в хвостовом плавнике. Временные диаграммы стимулов и схема выходных цепей стимулятора приведены на рис. 1. Формирование серий токовых импульсов и регистрацию двигательной активности рыб производили с помощью разработанной в лаборатории аппаратуры под управлением авторской компьютерной программы. Величину нарастания и последующего спада эффекта анальгезии (A) рассчитывали как отношение измеренных в опыте ноцицептивных порогов после введения анальгетика (измеренных через каждые 5 мин) к средней величине порога до его введения $A = I_i/I_f$, где I_i – пороговая амплитуда импульсов стимулирующего тока на фоне действия анальгетика, а I_f – пороговая амплитуда импульсов, вызывавших у рыбы начальные реакции избегания до введения вещества.

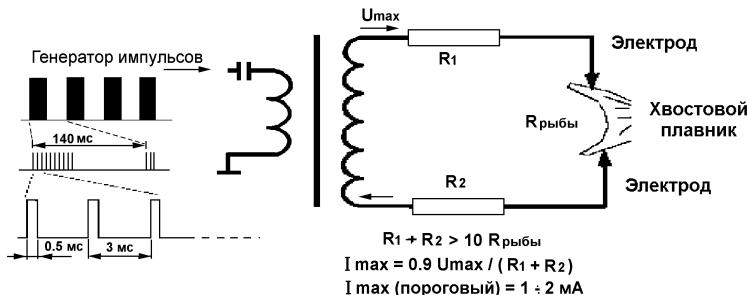


Рис. 1. Схема электрической стимуляции нервных окончаний плавника.

Опыты проводили на серебряном карасе *Carassius auratus*. Исследовали динамику изменения болевых порогов после применения различных доз хлоралгидрата. Хлоралгидрат является седативным гипнотическим наркотиком с большой степенью безопасности. Однако это слабый анестетик и при приеме внутрь в дозе наркоза продолжительность действия у людей весьма ограничена. Обезболивание и расслабление мышц слабое. В медицинской практике препарат вводится перорально и внутривенно, подопытным грызунам внутрибрюшинно и внутримышечно.

Хлоралгидрат вызывает дозозависимый седативный эффект благодаря своему церебральному депрессивному действию. Это вещество в настоящее время наиболее часто применяется для наркотизации млекопитающих, обычно в дозе 300 мг/кг веса животного при внутримышечном введении.

В наших опытах мы после установления болевого порога у



подопытной рыбы в норме вводили внутримышечно растворы хлоралгидрата и регистрировали изменение порогов болевой чувствительности во времени.

Как показали наши эксперименты, пороги чувствительности рыб к болевым стимулам повышались после применения хлоралгидрата примерно при тех же дозировках, что и у млекопитающих. В качестве побочного эффекта следует отметить покраснение и опухание участка кожи рыбы в области тела, куда был инъецирован хлоратгидрат. Других отрицательных воздействий отмечено не было. После опыта рыбы демонстрировали нормальное плавание и пищевое поведение.

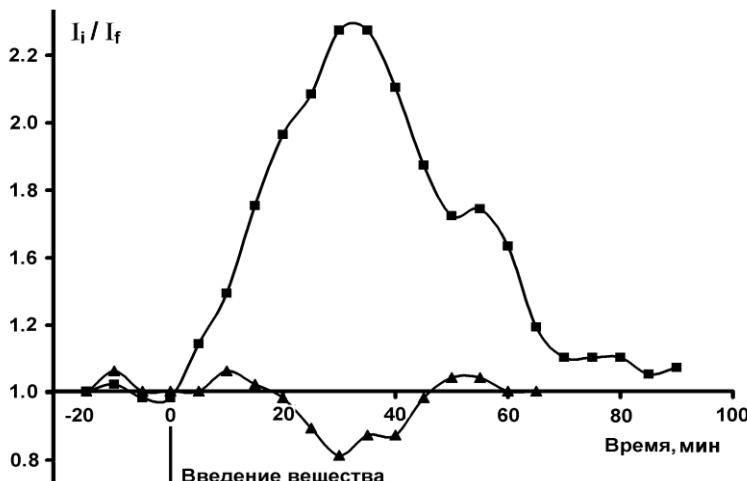


Рис. 2. Пример изменения порогов ноцицептивной чувствительности у серебряного карася после введения хлоралгидрата в концентрациях 650 нМ (верхняя кривая) и 350 нМ (нижняя кривая).

Из рис.2 видно, что на фоне действия анестетика (650 нМ) пороги возросли более чем в 2 раза, однако при пониженной концентрации (350 нМ) эффект инвертировался. Другими словами, болевая чувствительность при использовании низкой дозы вещества возросла. Это обстоятельство следует учитывать в практике применения хлоралгидрата.

Сравнение анальгетической эффективности хлоралгидрата с эффективностью применявшихся нами ранее опиоидов показало, что хлоралгидрат в качестве анальгетика заметно уступает ранее исследованным нами агонистам μ -, κ - и δ - опиоидных рецепторов (трамадол, DADLE, U-50488) (Червова, Лапшин, 2000): для достижения того же уровня анальгезии требовались меньшие дозы (50–100 нМ) этих



веществ, тогда как концентрация хлоралгидрата составляла 650–1800 нМ, действие опиоидов было более стабильным на протяжении 1–2 часов после введения.

Современные представления о болевой чувствительности рыб включают широкий диапазон мнений: от отрицания таковой (Rose, 2002) до существования у рыб осознанного восприятия боли (Sneddon et al., 2003). Можно ли говорить о боли у рыб? Безусловно, да. Гуманное отношение к рыбам также обосновано как и к другим животным, имеющим более сложную организацию головного мозга. У рыб нет слуховой коры, но они слышат, у них нет зрительной коры, но ни видят, у них нет обонятельной коры, но они чувствуют запахи. По этой же логике можно утверждать, что они также чувствуют болевые стимулы, хотя у них нет коры головного мозга. Возможно им недоступны многие переживания, свойственные человеку, но они также испытывают боль, запускающую сходные с человеческими рефлексы избегания. Такой защитный механизм возник у наших общих предков, и это даёт нам право сопоставлять реакции животных на боль с собственными реакциями.

По нашему убеждению следовало бы ввести понятие “принципа презумпции боли” у животных и, в частности, у рыб. То есть в тех случаях, когда мы не можем с уверенностью судить есть болевые ощущения у животного или нет, считать, что они есть.

До сих пор в существующих российских законах нет положений, детально регламентирующих условия содержания рыб. В Постановлении 1977 г. ничего не говорится о рыбах. В федеральном законе «О животном мире» провозглашаются, но не прописаны конкретно правила охраны и использования объектов животного мира, содержащихся в полувольных условиях или искусственно созданной среде обитания. В федеральный закон «Об аквакультуре» в раздел о способе содержания в искусственных, естественных и др. условиях следовало бы внести правила обращения с рыбами в условиях экспериментального и промышленного использования. Следует также рекомендовать применение обезболивающих средств при различных манипуляциях, которые (например, взятие икры у осетровых), могут причинять рыбам болезненные ощущения и вызывать у них стресс.

Работа выполнена при поддержке гранта Ведущие научные школы НШ-3231.2010.4 (2010), гранта ФАНИ (госконтракт № 02.740.11.0280) и Программы «Университеты России».

Литература

Червова Л.С. 2002. Поведенческие реакции рыб на болевые стимулы // Научная сеть. 15.11.2002. <http://www.nature.ru/db/msg.html?mid=1190920>.
Червова Л.С. Болевая чувствительность и поведение рыб // Вопр.



ихтиологии. 1997. Т. 37. № 1. С. 106–111.

Червова Л.С., Лапшин Д.Н. Опиоидная модуляция болевых порогов у рыб // Докл. РАН. 2000. Т. 375. № 5. С. 703–704.

Newby N.C., Wmkie M.P., Stevens E.D. Morphine uptake, disposition, and analgesic efficacy in the common goldfish (*Carassius auratus*) // 2009. V. 87. № 5. P. 388–399.

Rose J.D. The Neurobehavioral Nature of Fishes and the Question of Awareness and Pain // Rev. Fish. Science. 2002. V. 10. № 1. P. 1–38.

Sneddon L.U. Trigeminal somatosensory innervation of the head of a teleost fish with particular reference to nociception // Brain Res. 2003. V. 972. P. 44–52.

Stevens C.W. The evolution of vertebrate opioid receptors // Frontiers in Neuroscience. 2009. V. 14. P. 1247–1269.



ИЗМЕНЕНИЕ РЫБОВОДНО-БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ САМОК РУССКОГО ОСЕТРА В ПРОЦЕССЕ ИХ АДАПТАЦИИ К ИСКУССТВЕННЫМ УСЛОВИЯМ

В.Г. Чипинов

Учреждение Российской академии наук Южный научный центр РАН,
Ростов-на-Дону, Россия, vch_06@mail.ru

Использование маточных стад в осетроводстве в настоящее время достаточно распространено и находит все большее развитие во всем мире. Практически повсеместно для формирования репродуктивных стад используют рыб искусственной генерации, полученных на предприятиях аквакультуры, выращенных до определенной массы, и затем отобранных для воспроизводства. Задача упрощается тем, что большинство хозяйств, планирующих заняться выпуском икры, или желающих иметь полноценное производство обладают достаточным количеством товарной рыбы, из которой вполне возможно отобрать особей для репродукции. Применение теплой воды может в свою очередь значительно повлиять на скорость достижения половой зрелости, и при использовании технологии приживленного получения икры, на величину межнерестовых интервалов.

Принципиально иная ситуация сложилась на предприятиях по воспроизводству осетровых на Нижней Волге. Маточные стада здесь формировались от пойманных в естественных условиях половозрелых рыб, которые были адаптированы к прудовым условиям содержания. Эти работы проводятся уже более 10 лет, в последние годы продукция, полученная от маточных стад осетровых, имеет постоянную тенденцию к увеличению, в то время как количество молоди, полученной от «диких» производителей характеризуется непостоянностью значений (таблица 1).

Таблица 1. Выпуск молоди осетровыми рыбоводными заводами Астраханской области

Годы	Выпуск от заготовленных производителей*, млн. шт.	Выпуск от собственных маточных стад, млн. шт.
2004	33.4	1.5
2005	35.5	1.5
2006	48.7	2.3
2007	44.6	2.7
2008	40.7	5.2
2009	19.5	8.3

* значения с учетом посадочного материала, закупленного заводами у сторонних организаций



За указанный период времени удалось накопить материал об адаптации самок осетровых, в первую очередь русского осетра к условиям рыболовных заводов. На некоторых предприятиях, в частности Бертьельском осетровом рыболовном заводе, производители маточного стада помечены индивидуальными электронными метками. Это позволило проследить изменения сроков межнерестового интервала, интенсивность роста, количество и качество полученной икры.

Проведенные исследования позволили сделать вывод об интенсивности набора массы самками в течении нескольких лет содержания в искусственных условиях.

Характерным моментом практически для всех самок русского осетра является значительная потеря массы тела за год после первого получения икры. В этот период происходит первичная адаптация рыбы к питанию в изменившихся условиях новыми видами кормов. Уже на следующий год, после успешного перехода на питание, наблюдается прирост массы тела рыб, который, как правило, превосходит массу рыбы до проведения прижизненного получения икры.

Первый межнерестовый интервал у самок русского осетра в условиях рыболовного завода составляет от 4 до 5 лет, единичные особи созревают спустя 3 года. Последующие межнерестовые интервалы составляют в среднем 3 года, минимально 2 года, как исключение 4 года. Сокращение межнерестового интервала оказывает значительное положительное влияние на рыболовные результаты эксплуатации маточных стад.

Другой немаловажный в хозяйственном отношении фактор – выход овулированной икры в процентном соотношении с массой тела рыбы – также изменяется при повторных нерестах самок русского осетра в условиях рыболовных заводов. Этот показатель колеблется в значениях от 14 до 30 и выше процентов, в среднем составляя не менее 20 процентов овулированной икры от массы тела рыб. Для сравнения необходимо отметить, что средний процент массы икры от массы тела у диких производителей существенно ниже и составляет в среднем не более 14–15 процентов.

В ходе исследований была проанализирована масса овулированных икринок, полученных от самок, повторно созревших в условиях рыболовных предприятий. Количество икринок в одном грамме колебалось от 41 до 52, при среднем значении 45 штук. Эти показатели являются нормой для русского осетра в естественной среде обитания. На наш взгляд, сохранение индивидуальной массы икринок, при повышении общего количества икры в искусственных условиях является весьма интересным фактом, свидетельствующем об адаптации производителей к искусственным условиям, изменившим не только режим и качество их питания, но и, самым радикальным образом, условия водной среды. В течении всего



межнерестового интервала рыбы находились в пресной воде, температурный и гидрохимический режим которой существенно отличался от условий их нагула в естественных условиях. Не смотря на это, созревание произошло даже в более короткие сроки, чем в природе, существенно увеличилась индивидуальная плодовитость, что в конечном итоге не повлияло отрицательно на массу икринок, тем самым сохранилась их высокая способность не только к фертилизации, но и нормальному эмбриональному развитию.



МИГРАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ РЫБ В УСЛОВИЯХ ЗАМОРНОГО ВОДОЕМА (ОЗЕРО ЧАНЫ, ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

Е.Н. Ядренкина

Учреждение Российской академии наук Сибирского отделения

Институт систематики и экологии животных СО РАН,

Новосибирск, Россия, Yadr@eco.nsc.ru

По результатам изучения внутригодового цикла миграционной активности рыб в зоне слияния реки Каргат с солоноватоводным озером Чаны установлено, что в качестве факторов, дифференцирующих видовой состав и характер пространственного распределения рыб озерного и речного комплексов выступают различия гидрологического и гидрохимического режимов, а также динамика формирования заморной зоны, блокирующей возможность перемещения рыб подо льдом. Выявлено, что гибкое реагирование стад на флуктуацию внешней среды обеспечивает эффективное освоение пространства всего бассейна. Однако, по мере освоения водоема интродуцентами возникла угроза разрушения регуляторных механизмов пространственной организации популяций аборигенных видов: окунево-плотвичный тип населения рыб сменился карасевым, резко сократилась рыбопродуктивность водоема в целом.

Несмотря на жесткие климатические условия юга Западной Сибири водоемы региона характеризуются чрезвычайно высокими показателями продуктивности (по сравнению с аналогичными водными объектами европейской и восточно-сибирской территорий).

Чаны—самое крупное озеро Западно-Сибирской равнины. По вектору пространственного перемещения—«река → оз. Малые Чаны → оз. Большие Чаны»—однонаправленный характер носят градиенты таких жизненно важных характеристик, как общая минерализация воды, pH, соотношение растворенных в воде газов — $O_2 \uparrow$, $CO_2 \uparrow$ и $CH_4 \uparrow$. Особенности гидрологического, гидрохимического и термического режимов, в свою очередь, отражаются на пространственном распределении, численности, биомассе, видовом составе гидробионтов и, в частности, —рыб (Ядренкина, 1992 а, 1992 б, 2002).

В осолоненных водах озера Большие Чаны из аборигенных видов размножаются только плотва *Rutilus rutilus* и окунь *Perca fluviatilis*, в опресненной части озера Малые Чаны и в речной системе — восемь видов (щука *Esox lucius*, язь *Leuciscus idus*, елец *L. leuciscus*, плотва *Rutilus rutilus*, золотой карась *Carassius carassius*, пескарь *Gobio gobio*, линь *Tinca tinca*, окунь *Perca fluviatilis*). При этом, нерестилища аборигенных видов озерного комплекса—язя, плотвы, окуня—приурочены к участкам речной



системы и озерной акватории, на которых общая минерализация воды не превышает 1.0 г/л, а места размножения интродуцентов (леща *Abramis brama*, сазана *Cyprinus carpio*, судака *Sander lucioperca*) ограничены слабоминерализованными участками озерной акватории (до 2.0 г/л) (Ядренкина, 2000 б; Ядренкина, Ядренкин, 2000). Обитатели реки (пескарь, елец, верховка *Leucaspis delineatus*, линь) являются реофилами с повышенным порогом чувствительности к дефициту растворенного в воде кислорода, и в течение всего года придерживаются речного русла (Ядренкина, 2001).

Согласно вышесказанному, на обширных заливах, соединяющих р. Каргат с оз. Малые Чаны, перекрываются места размножения и нагула рыб озерного и речного комплексов. Следовательно, она представляет собой транзитную область (*переходную зону*), где наиболее целесообразно осуществлять контроль за динамикой перемещения рыб между рекой и озером.

К настоящему времени наиболее полно изучены внутрисезонные миграционные циклы рыб в период открытой воды (Коноплев, 1969; Крайнов, 1978; Ядренкина, 1998; Ядренкина 2000 а, б и др.). В последнее десятилетие проводится изучение динамики перемещений рыб подо льдом.

Материалы и методы. Контрольная площадка по учету перемещающихся рыб расположена на приустьевых участках реки Каргат.

Поскольку в дополнение к ранее полученным данным по миграционным циклам рыб в период открытой воды основная задача исследования была направлена на выявление закономерностей динамики их перемещения подо льдом, в октябре 2007 г. на контрольной площадке установили вентерь с двумя ловчими конусами, направленными вверх и вниз относительно основного потока реки. Периодичность учета видового состава уловов в осенне-весенний период 2007–2008 гг. составляла 3–5 суток, что позволило оценить соотношение численности и видовой состав рыб, скатывающихся из реки в озеро и поднимающихся вверх по Каргату. Кроме того, в прибрежной зоне реки проводили отлов рыб с использованием ставных жаберных сетей.

Результаты и обсуждение. Результаты исследования показали, что активный выход рыб из речного русла в озерную акваторию начинается в период похолодания перед началом ледостава, он растянут во времени и продолжается после установления ледового покрова вплоть до развития заморных процессов в оз. Малые Чаны. Согласно полученным результатам, характер и динамика перемещений рыб по руслу реки определяется условиями конкретного года. В условиях мягких зим пик перемещение рыб вверх по реке смещен на декабрь и совпадает с началом развития гипоксии на участках нижнего течения (2000–2001, 2007–2008 гг.), при раннем фор-



мировании плотного ледового покрова (1999, 2002–2003 гг.) приходится на более ранние сроки. По данным учетных уловов 2007–2008 гг., основной скат рыб из речного русла имел место в начале ноября, а активный подъем – месяцем позже (декабрь) (рис. 1).

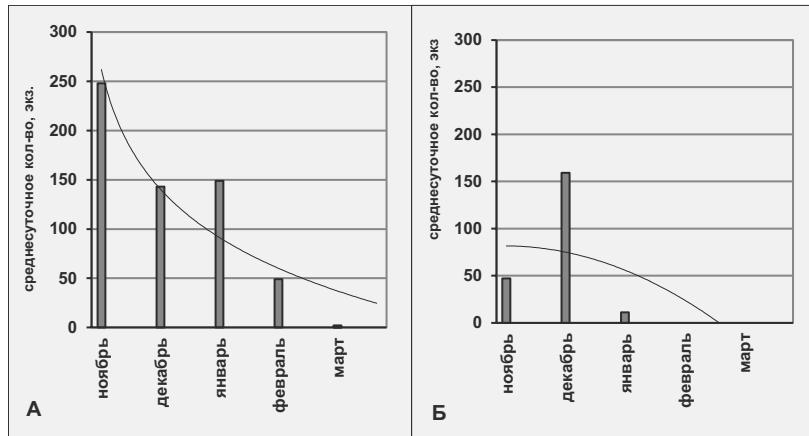


Рис. 1. Динамика численности рыб, мигрирующих в озеро (А) и поднимающихся вверх по течению р. Каргат (Б) в период ледостава, 2007–2008 гг.

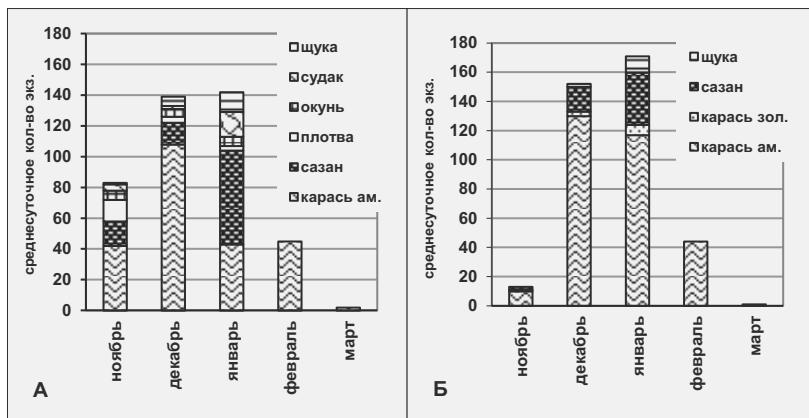


Рис. 2. Видовой состав рыб, скатывающихся в озеро (А) и поднимающихся вверх по реке Каргат (Б) в период ледостава, 2007–2008 гг.

Видовой состав рыб, «скатывающихся» в озерную акваторию представлен шестью видами, а поднимающихся вверх по течению – четырьмя. С ноября по январь по численности преобладали виды – интродуценты –



серебряный карась и сазан, а с февраля в уловах регистрировали только малочисленного карася. Полученные материалы отражают односторонний выход из речного русла язя, плотвы, леща и судака – представителей озерного комплекса (рис. 2). Таким образом, активный выход рыб с площадей переходной зоны в период ледостава способствует высвобождению этих участков для нерестовых стад язя и плотвы в весенний период.

Обобщая многоплановую информацию по временной динамике освоения рыбами площади бассейна, необходимо отметить равнозначность озерной и речной систем для успешной реализации жизненного цикла озерных рыб и обеспечения высокой ихтиомассы водоема в целом.

Все вышеизложенное касается регуляторных механизмов перемещений аборигенных видов рыб (их «вписанность» в сложную композицию разнокачественных параметров пространственно разобщенных участков).

Однако в фокусе данных последних трех десятилетий проявилась тенденция успешной натурализации чужеродных видов и возникла угроза разрушения сопряженности организации ихтиофауны с комплексом абиотических и биотических факторов среды (Ядренкина, Интересова, 2008). Если в 80-х годах в летний период на долю интродуцентов приходилось менее 10% общей численности рыб, к началу нового столетия доля амурской формы серебряного карася и сазана многократно увеличилась и превысила 50–60%. Казалось бы, что резкое увеличение численности популяции амурского карася на приусտьевых участках речного русла не может способствовать вытеснению аборигенных видов, поскольку в осенне-зимний период они уходят из переходной зоны на речные и озерные зимовали. Однако в многолетнем аспекте доминирующий комплекс, представленный в 80–90-х гг. окунем и плотвой, сменился карасевым, а доля аборигенных видов в составе рыб сократилась вдвое (рис. 3, 4). Данные промысловой статистики свидетельствует о резком падении рыбопродуктивности бассейна озера Чаны.

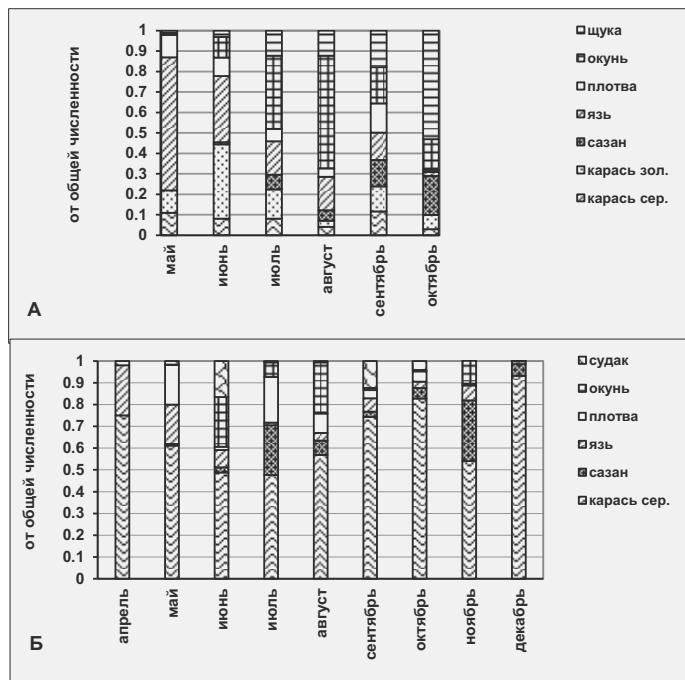


Рис. 3. Видовой состав рыб в переходной зоне (по численности): А – в 1984 г., Б – в 2000 г.

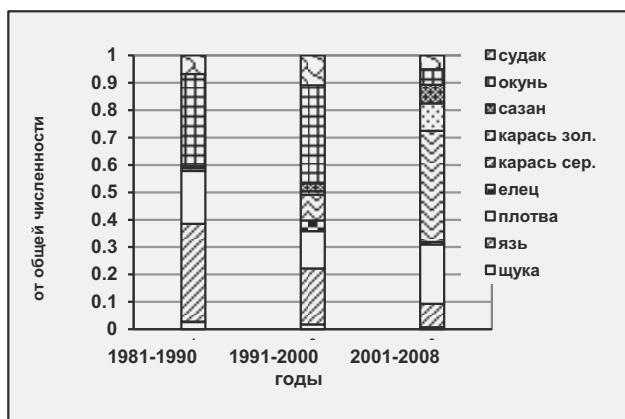


Рис. 4 Многолетняя динамика видовой структуры рыб на приусьевых участках реки Каргат в период открытой воды.



Таким образом, внутригодовая динамика перемещений рыб по бассейну Чаны рыбами сопряжена с группой факторов, лимитирующих пространственное распределение нерестовых, нагульных и зимовальных площадей озерного и речного комплексов рыб, а именно:

1. Вектор перемещений рыб к местам размножения и зимовки совпадает с градиентом распределения воды, внутригодовыми циклами гидрологического и термического режимов озерной и речной систем. В качестве факторов, дифференцирующих видовой состав и характер пространственного распределения рыб озерного и речного комплексов выступают:

- в период размножения – различия гидрохимического и гидрологического режимов озерной и речной систем;
- в период нагула – кормовые ресурсы озерных и речных биотопов;
- в период зимовки – формирование заморных зон, блокирующих возможность перемещения рыб подо льдом.

2. Сезонные различия видового состава рыб на разных участках акватории бассейна связаны с активным перераспределением стад, позволяющим поддерживать относительно высокую численность популяций массовых видов, несмотря на жесткие условия внешней среды.

3. Высокая миграционная активность рыб озерного комплекса, гибкое реагирование стад на флуктуации внешней среды обеспечивают эффективное освоение пространства и высокие показатели рыбопродуктивности водоема.

4. За последние 20 лет доля интродуцентов в составе ихтиофауны многократно увеличилась и превысила 50–60% общей численности рыб. По мере освоения водоема вселенцами возникла угроза разрушения регуляторных механизмов пространственной организации популяций аборигенных видов: окунево-плотвичный тип населения рыб сменился карасевым, резко сократилась рыбопродуктивность водоема в целом.

Автор выражает признательность сотрудникам Чановского стационара ИСиЭЖ СО РАН – Юрию Александровичу Щербакову, Александру Петровичу Щербакову и Анне Юрьевне Щербаковой за неоценимую помощь, оказанную при сборе и обработке материала.

Литература

Коноплев Е.И. Динамика численности основных промысловых рыб озера Чаны: Автореф. Дис...канд.биол.наук. Л., 1969. 23 с.

Крайнов В.М. К экологии нереста язя в озере Чаны // Продуктивность водоемов различных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. – Ч. 1. С. 96.



Ядренкина Е.Н. Распределение и внутрисезонные миграции рыб в ходе раннего онтогенеза по бассейну оз. Чаны (Западная Сибири) // Сибирский биологический журнал, 1992 а. – Вып. 2. – С. 55–63.

Ядренкина Е.Н. Распределение икры весенне-нерестующих карповых (сем. Cyprinidae) по площади нерестилищ (бассейн оз.Чаны) // Сибирский биологический журнал, 1992 б. – Вып. 1. – С. 73–77.

Ядренкина Е.Н. Суточная динамика покатной миграции личинок весенне-нерестующих карповых в речной системе бассейна озера Чаны // Матер. научно-практич. конф. «Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования». – Томск, 1998. С. 210–211.

Ядренкина Е.Н. О причинах пространственно-временной дифференциации нерестового стада язя *Leuciscus idus* в речной системе бассейна озера Чаны (Западная Сибирь) // Вопросы ихтиологии. – М., 2000 а. Т. 40. – № 4. – С. 486–491.

Ядренкина Е.Н. Экологические механизмы репродуктивной изоляции карповых рыб (сем. Cyprinidae) в бассейне озера Чаны // Матер. Междунар. конф. «Проблема вида и видообразования». – Томск, 2000 б. – С. 138–139.

Ядренкина Е.Н., Ядренкин А.В. Динамика размножения весенне-нерестующих рыб в речной системе озера Чаны. Саморегуляция структуры ихиоценоза на нерестилищах//Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы. – Томск, 2000. – С. 226–227.

Ядренкина Е.Н. Эколого-популяционные исследования речных биоценозов бассейна оз.Чаны (Западная Сибирь) // Сб. Биологическая наука и образование в педагогических ВУЗах. Новосибирск, 2001.–С. 80–85.

Ядренкина Е.Н. Озеро Чаны как модельный водоем для изучения пространственной организации популяций рыб // Биологическая наука и образование в педагогических ВУЗах. Вып. 2. – Новосибирск, 2002. – С. 126–133.

Ядрёнина Е.Н., Интересова Е.А. Роль видов – акклиматизантов в структуре сообществ рыб малых и средних озер Обь-Иртышского междуречья // Материалы III Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». Пущино, 2008. С. 461–462.



ОГЛАВЛЕНИЕ

Богданов В.Д., Богданова Е.Н.

Использование факторов среды для оценки смертности личинок пеляди в условиях поймы Нижней Оби 5

Ващинников А.Е., Васильев А.А., Илюшин К.В., Шульгин В.Д.

Новые направления в разработке сетчатых рыбозащитных устройств 9

Вербицкий В.Б.

Двигательная активность *Daphnia magna* Straus, длительно находящихся в термоградиентной установке 14

Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И.

Термопреферендум *Daphnia magna* Straus, акклиматированных к постоянной температуре при длительном содержании в условиях термоградиента 20

Веселов А.Е., Ефремов Д.А.

Особенности сезонного распределения реофильных видов рыб в малых притоках Онежского озера 26

Гарина Д.В., Смирнов А.К.

Влияние серотонинтропного препарата флуоксетина на избираемые температуры молоди плотвы *Rutilus rutilus* L 32

Герасимов Ю.В., Лапшин О.М., Истомин И.Г.

Особенности поведения рыб в зоне действия ловушки в экспериментальных условиях 37

Голованов В.К.

Термоадаптации – критерии поведения и распределения рыб в естественной и экспериментальной среде 43

Голованов В.К., Смирнов А.К.

Особенности терморегуляционного поведения плотвы *Rutilus rutilus* L. в раннем онтогенезе в экспериментальных градиентных условиях 50

Груздева М.А.

Нерестовое поведение горбуши и кеты в бассейне реки Утхолок (Западная Камчатка) в годы высокой численности видов 57

Девицина Г.В., Головкина Т.В., Габитова О.В., Родькин М.М.

Видовая специфика зонального распределения вкусовых почек в орофарингиальной полости у рыб 61

Запруднова Р.А.

Роль ионов и катехоламинов в регуляции двигательной активности рыб при стрессе 64



Запруднова Р.А., Камшилов И.М.

Влияние стрессовых факторов на дыхание и двигательную активность рыб..... 69

Зворыкин Д.Д.

Влияние хищника на обеспечение потомства кормом у чернополосой цихлазомы *Amatitlania nigrofasciata* (Cichlidae) 74

Зданович В.В., Пушкарь В.Я.

Поведение и энергобюджет молоди рыб в термоградиентном поле ... 79

Зыкова А.В., Михеев В.Н.

Структура симбиотических ассоциаций и выбор колонии – хозяина у рыб – кораллобионтов *Dascyllus reticulatus* (сем. Pomacentridae).... 85

Извеков Е.И., Непомнящих В.А., Кутерницкая Е.А.

Связь между асимметрией разных поведенческих реакций у плотвы..... 91

Истомин И.Г., Татарников В.А., Лапшин О.М.

Особенности поведения сайды в зоне действия сортирующей системы на промысле путассу в рыболовной зоне Фарерских островов.. 96

Калмыков В.А., Ходоревская Р.П.

Миграции и адаптационные особенности нижневолжской популяции стерляди..... 103

Касумян А.О.

Пищевое поведение: оценка рыбами объектов питания внутриротовой рецепцией..... 108

Касумян А.О., Сидоров С.С.

Вкусовые предпочтения и пищевое поведение усатого гольца *Barbatula barbatula* 113

Кириллова Е.А., Кириллов П.И. , Павлов Д.С.

Трофические механизмы покатной миграции ранней молоди кижучи *Oncorhynchus kisutch* и микижи *Parasalmo mykiss*..... 118

Козлов В.И., Козлов А.В.

Современная классификация поведения рыб в период размножения 124

Коновалов А.Ф., Филоненко И.В., Борисов М.Я., Тропин Н.Ю.

Особенности распределения рыб по акватории Белого озера..... 128

Коноплева И.В.

Сезонное распределение русского осетра в северной и средней частях каспийского моря в 2007–2009 гг..... 133

Копориков А.Р., Богданов В.Д.

Влияние уровня воды р. Оби на пространственное и биотическое распределение ранней молоди полупроходного налима (*Lota lota* L.) в пойменной системе..... 138



Корляков К.А.

Внутрисезонное биотопическое распределение макрофитных рыб – малой южной колюшки, ротана – головешки, европейской шиповки 143

Коротков В.К. Особенности поведения перуанской ставриды по отношению к системе «судно – трап» в юго-восточной части Тихого океана 147

Коротовских А.И., Смирнов В.А., Аксенов В.А., Скоробогатов М.А., Ващинников А.Е., Илюшин К.В.

Результаты исследований эффективности рыбозащитного устройства Смоленской ГРЭС 152

Костин В.В.

Метод изучения мотивационной составляющей реореакции 157

Костицын В.Г.

Влияние уровненного режима водохранилищ на динамику рыбных сообществ и его оптимизация в целях соблюдения интересов рыбного хозяйства (на примере камских) 162

Кочет В.Н., Христов О.А.

Реакции рыб на воздействие промышленных электрических орудий лова в замкнутых водоемах Днепропетровской области (Украина) .. 166

Кузицин К.В., Груздева М.А., Малютина А.М., Павлов Д.С., Савваитова К.А.

Межвидовые репродуктивные отношения лососевых рыб в речной системе как пример комменсальных взаимодействий 173

Кузицин К.В., Груздева М.А., Малютина А.М., Павлов Д.С., Савваитова К.А.

О разнообразии нерестового поведения у кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) 178

Кузьмина В. В.

Серотонин. Роль в регуляции пищевого поведения рыб 183

Кузьмина В. В., Русанова П. В., Гавровская Л. К.

Влияние таурина на пищевое поведение карпа *Cyprinus carpio* L. 186

Кулиш Е.Ф., Савиных В.Ф., Орлов А.М., Попова Н.Р.

Особенности распределения катрана и тихоокеанской полярной акулы в северной части Тихого океана 190

Кучерявый А.В., Павлов Д.С., Савваитова К.А.

Нерестовое поведение у тихоокеанской миноги. Гетерогамия как фактор сохранения эволюционного стазиса 195

Лапшин О.М., Герасимов Ю.В., Малин М.И., Базаров М.И., Павлов Д.Д., Татарников В.А., Рой И.В.



Определение коэффициента уловистости учетного трала на основе использования поведенческой модели процесса уловистости.....	203
Маврин А.С., Голованов В.К., Кашай Д.С.	
Поведение и распределение обыкновенного гольяна <i>Phoxinus Phoxinus</i> L. в условиях градиента температур	209
Мамедов Ч.А., Касумян А.О.	
Реакция самцов осетровых рыб на половые феромоны самок	214
Маркевич А.И.	
Модификация социального поведения большеглазого бычка <i>Gymnogobius heptacanthus</i> в течение жизненного цикла.....	218
Мартемьянов В.И.	
Физиологическая основа терморегуляционного поведения рыб	224
Марусов Е.А., Касумян А.О.	
Поведенческий ответ на пищевые запахи у интактного и хронически аносирированного горчака <i>Rhodeus sericeus amarus</i>	229
Микряков В.Р., Голованов В.К.	
К возможности лечения и профилактики заболеваний рыб с использованием «поведенческой лихорадки».....	234
Микряков В.Р., Микряков Д.В., Степанова М.А.	
Оценка поведения рыб и моногенетических сосальщиков при гормониндуцируемом стрессе на примере системы карп <i>Cyprinus carpio – Dactylogyrus vastator</i>	239
Михайлова Е.С.	
Вкусовые предпочтения и пищевое поведение совместно обитающих близкородственных видов рыб	244
Михайлова Е.С., Исаева О.М., Касумян А.О.	
Динамика поведения тестирования вкусовых свойств искусственных пищевых гранул у рыб с разным типом питания.....	249
Михайлова Е.С., Касумян А.О.	
Оценка длительности внутриротового тестирования рыбами пищевых объектов.....	253
Михайлов Н.Н., Салиенко С.Н.	
Поведение рыб в зоне работы жалюзийных рыбозащитных устройств	258
Михеев В.Н., Пастернак А.Ф.	
Модификации поведения рыб-хозяев паразитами с разным типом жизненного цикла.....	264
Мишлович Г.М.	
Некоторые аспекты поведения рыб в неоднородном электрическом поле.....	271



Moller P., Walton A.G.

Maze learning in fish: a multisensory view 277

Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Павлов Д.С.

Распределение рыб на акватории русловых ям и сопредельных водоемов (р. Иртыш) 283

Нездолий В.К., Фам Хонг Фыонг, Нгуен Куок Khanь.

О дрейфе икры clupeiformes в р. Красной (Вьетнам) 290

Некрасова С.О., Васильева Л.М.

Определение начала кормления предличинок осетровых рыб по особенностям их поведения 292

Непомнящих В.А., Извеков Е.И.

Асимметрия поведенческих реакций рыб: современное состояние проблемы 296

Нигматуллин Ч.М.

Типы эколого-поведенческих стратегий и направления нектоногенеза эунектонных океанических рыб 301

Нигматуллин Ч.М.

Ошибки при реконструкции пищевого поведения океанических рыб по данным о составе пищи: траловая и транзитная пища и судовые отбросы 306

Новиков А.В.

О некоторых особенностях поведения рыб в периоды высокой численности популяций 311

Ольшанский В.М., Солдатова О.А., Нгуен Тхи Нга.

Ритуал спаривания клариевого сома *Clarias macrocephalus* 316

Ольшанский В.М., Подарин А.В., Касумян А.О.

Электрическая активность клариевого сома *Clarias macrocephalus* при различных формах поведения 320

Павлов Д.С., Костин В.В., Звездин А.О.

Тип реореакции у личинок и мальков плотвы (*Rutilus rutilus*) из лимнических и лотических местообитаний 325

Павлов Д.С., Костин В.В., Нечаев И.В.

Этологобиохимические механизмы ранней дифференциации молоди атлантического лосося *Salmo salar* 330

Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю.

Поведенческие механизмы пространственного разделения и выбора жизненной стратегии у заводской молоди черноморской кумжи 335

Пастернак А.Ф., Михеев В.Н.

Скопления планктонных копепод: механизмы формирования и роль в питании рыб 340



Пеленев Д.В., Савиных В.Ф., Байталиук А.А., Орлов А.М., Попова Н.Р.	
Сравнительная характеристика пространственного и вертикального распределения трехзубой и тихоокеанской миног в Северной Пацифике	347
Ружинская Н.Н., Девицина Г.В., Гдовский П.А.	
О различных функциях ацетилхолинэстеразы (АХЭ) в первичных хемосенсорных центрах некоторых пресноводных рыб.....	352
Сафаралиев И.А.	
Миграция и распределение персидского осетра (<i>Acipenser persicus</i>) в Каспийском море по результатам тралово-сетевых осетровых съемок в 2009 году.....	357
Сафаралиев И.А., Зыкова Г.Ф.	
Миграция и распределение севрюги (<i>Acipenser stellatus</i>) в Каспийском море по результатам тралово-сетевых осетровых съемок в 2009 году	361
Свирская А.Н., Иванова М.Н.	
Использование особенностей структуры осевого скелета щуки <i>Esox lucius</i> при изучении ее распределения в Рыбинском водохранилище	366
Селезнева М.В., Трифонова О.В., Дорогин М.А.	
Пространственно-временное распределение промысловых видов рыб в Новосибирском водохранилище	371
Силкина Н.И., Микряков В.Р., Микряков Д.В.	
Иммунофизиологическая характеристика поведенческих реакций рыб на разных стадиях лигuleзной инвазии	375
Смирнов А.К.	
Терморегуляционное поведение речного окуня <i>Perca fluviatilis</i> L. в условиях температурного градиента в зависимости от распределения корма	379
Смирнова Е.С., Герасимов Ю.В.	
Формирование пищевого и оборонительного поведения молоди рыб при искусственном воспроизводстве	384
Столбунов И.А., Нгуен Тхи Хай Тхань, Павлов Д.С.	
Особенности оборонительного поведения <i>Rasbora paviei</i> из различных местообитаний (Центральный Вьетнам)	390
Стрельникова А.П.	
Стратегия пищевого поведения молоди рыб и некоторые факторы, обуславливающие ее направленность	396
Субботкин М.Ф., Субботкина Т.А.	
Онтогенетическая изменчивость белков крови и эволюция поведения осетровых рыб	401



Татарников В.А., Истомин И.Г.

Особенности поведения минтая в зоне действия рыболовного трала
по результатам подводных наблюдений 407

Тинькова Т.В., Касумян А.О.

Вкусовые свойства некоторых пищевых объектов и других гидро-
бионтов для плотвы *Rutilus rutilus* 412

Филатов В.Н.

Случайность и закономерность в миграциях пелагических стайных
планктоноядных рыб на примере тихоокеанской сайры 417

Фильчагов Л.П., Алымов С.И., Мельничук И.Н.

Концептуальные подходы к вопросам рыбозащиты на Украине 422

Ходоревская Р.П., Власенко А.Д., Судаков Г.А.

Состояние запасов осетровых каспийского бассейна и меры по их
сохранению 426

Ходоревская Р.П., Калмыков В.А.

Современный анализ экологии белуги (*Huso huso* L.) в Волго-
Каспийском бассейне 430

Циекалс М.К., Клочков Д.Н.

Особенности распределения скумбрии и сельди в Северо-
Восточной Атлантике летом – осенью 2009 г. 436

Червова Л.С.

Чувствительность внутриротовых вкусовых рецепторов форели
Oncorhynchus mykiss 441

Червова Л.С., Лапшин Д.Н.

Анальгетический эффект хлорал-гидрата для рыб 445

Чипинов В.Г.

Изменение рыбоводно-биологических показателей самок русского
осетра в процессе их адаптации к искусственным условиям 450

Ядренкина Е.Н.

Миграционное поведение рыб в условиях заморного водоема (озе-
ро Чаны, Западная Сибирь) 453



CONTENTS

Bogdanov V.D., Bogdanova E.N.

The use of environmental factors for assessing mortality of peled larvae
in the Lower Ob high-water bed environment..... 5

Vaschinnikov A.E., Vasil'ev A.A., Ilyushin K.V., Shul'gin V.D.

New trends in development of fish-protecting mesh devices 9

Verbitsky V.B.

Long-term studies of the locomotor activity of *Daphnia magna* Straus in
the termogradient device 14

Verbitsky V.B., Verbitskaja T.I.

Temperature preferendum of *Daphnia magna* Straus acclimated to a
constant temperature 20

Veselov A.E., Efremov D.A.

Patterns of seasonal distribution of rheophilous fish species in small
tributaries of Lake Onega 26

Garina D.V., Smirnov A.K.

The effect of fluoxetine (selective serotonin reuptake inhibitor) on
selected temperatures of juvenile roach *Rutilus rutilus* L. 32

Gerasimov Yu.V., Lapshin O.M., Istomin I.G.

Patterns of fish behaviour in the effective area of the fish pot under
experimental conditions 37

Golovanov V.K.

Thermal adaptations as criteria for behaviour and distribution of fishes
in the natural and experimental environment 43

Golovanov V.K., Smirnov A.K.

Patterns of thermoregulatory behaviour of roach *Rutilus rutilus* (L.)
during early ontogenesis under experimental gradient conditions 50

Gruzdeva M.A.

The reproductive behaviour of pink salmon and chum salmon in the
Utkholok River, Western Kamchatka, in the years of their high
abundance 57

Devitsina G.V., Golovkina T.V., Gabitova O.V., Rodkin M.M.

Specific differences in the zonal distribution of taste buds in the
oropharyngeal cavity of fishes 61

Zaprudnova R.A.

The role of ions and catecholamines in the regulation of locomotor
activity of fishes under stress 64



Zaprudnova R.A., Kamshilov I.M.

The effect of stress factors on the respiration and locomotor activity of fishes 69

Zworykin D.D.

Influence of predator's presence on fin digging in the convict cichlid *Amatitlania nigrofasciata* (Cichlidae) 74

Zdanovich V.V., Pushkar' V.Ya.

Behaviour and energetic budget of fish fry in a thermal gradient field 79

Zykova A.V., Mikheev V.N.

The structure of symbiotic associations and choice of host corals by corallibiont fish *Dascyllus reticulatus* (fam. Pomacentridae) 85

Izvekov E.I., Nepomnyashchikh V.A., Kuternitzkaya E.A.

Interrelations among lateralities of different behavioural responses in the roach 91

Istomin I.G., Tatarnikov V.A., Lapshin O.M.

Behaviour of saithe in the action area of a sorting grid system in the blue whiting fishery in the Faroese fishing zone 96

Kalmykov V.A., Khodorevskaya R.P.

Migrations and adaptation patterns of sterlet population in the Lower Volga 103

Kasumyan A.O.

Feeding behaviour in fish: evaluation of food quality based on intraoral reception 108

Kasumyan A.O., Sidorov S.S.

Taste preferences and feeding behaviour in stone loach *Barbatula barbatula* 113

Kirillova E.A., Kirillov P.I., Pavlov D.S.

Trophic mechanisms of downstream migration in fries of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* and mykiss *Parasalmo mykiss* 118

Kozlov V.I., Kozlov A.V.

Current classification of fish behaviour during the period of reproduction 128

Konovalov A.F., Filonenko I.V., Borisov M.Ya., Tropin N.Yu.

The distribution of fishes in the Beloye lake water area 124

Konopleva I.V.

Seasonal distribution of Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii* B.) in the northern and middle parts of the Caspian Sea during 2007–2009 .. 133

Koporikov A.R., Bogdanov V.D.

Influence of the water level of the river Ob on the spatial and biotopical distribution of semianadromous burbot (*Lota lota* L.) larvae in the floodplain 138



Korlyakov K.A.

Intraseasonal biotopic distribution of plant-dwelling fishes (*Pungitis platigaster*, *Percottus glenii*, *Cobitis taenia*) 143

Korotkov V.K.

Peculiarities of the Peruvian horse mackerel behaviour with respect to the “ship-trawl” system in the Southeastern Pacific 147

Korotovskikh A.I., Smirnov V.A., Aksenov V.A., Skorobogatov M.A.,

Vaschinnikov A.E., Ilyushin K.V.

The results of assessing the efficiency of fish protective facilities of the Smolensk hydraulic electric power station 152

Kostin V.V.

A method for studying the motivation component of fish rheoreaction 157

Kostitsyn V.G.

The effect of the water level regime in reservoirs on the dynamics of fish communities and its optimization for compliance with the interests of fisheries (by the example of the Kama reservoirs) 162

Kochet V.M., Khrustov O.O.

Fish response to the influence of commercial electrical fishing gears in the isolated water bodies of the Dnepropetrovsk region (Ukraine) 166

Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Malutina A.M., Pavlov D.S.,

Savvaitova K.A.

Interspecific reproductive relationships of salmonid fishes in the river system as an example of commensalistic interactions 173

Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Malutina A.M., Pavlov D.S.,

Savvaitova K.A.

The diversity of reproductive behavior in chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) 178

Kuz'mina V.V.

Serotonin: the role in the regulation of fish feeding behaviour 183

Kuz'mina V.V., Rusanova P.V., Gavrovskaya L.K.

Effects of dietary taurine on the feeding behaviour of carp *Cyprinus carpio* L. 186

Kulish E.F., Savinyh V.F., Orlov A.M., Popova N.P.

Features of distribution of spiny dogfish and Pacific sleeper shark in the North Pacific Ocean 190

Kucheryavy A.V., Pavlov D.S., Savvaitova K.A.

Spawning behaviour of Arctic lamprey. Heterogamy as a factor of evolution stasis retention 195

Lapshin O.M., Gerasimov Yu.V., Malin M.I., Bazarov M.I., Pavlov

D.D., Tatarnikov, V.A. Roy I.V.



The assessment of catching efficiency of the survey trawl on the basis of behavioural model of the catching process	203
Mavrin A.S., Golovanov V.K., Kapshay D.S.	
Behaviour and distribution of common minnow <i>Phoxinus phoxinus</i> L. under conditions of temperature gradient.....	209
Mamedov Ch.A., Kasumyan A.O.	
Behavioural response of male sturgeons on sex pheromones of females....	214
Markevich A.I.	
Modification of social behaviour of <i>Gymnogobius heptacanthus</i> during its ontogenesis	218
Martemyanov V.I.	
Physiological basis of thermoregulatory behaviour in fishes	224
Marusov E.A., Kasumyan A.O.	
Behavioural responses to food odour in normal and chronically anosmic bitterling <i>Rhodeus sericeus amarus</i>	229
Mikryakov V.R., Golovanov V.K.	
An opportunity of treatment and disease prevention in fishes using “behavioural fever”	234
Mikryakov V.R., Mikryakov D.V., Stepanova M.A.	
Behaviour of fishes and monogenetic flukes under hormone-induced stress by the example of the system “carp <i>Cyprinus carpio</i> – <i>Dactylogyurus vastator</i> ”	239
Mikhailova E.S.	
Taste preferences and feeding behaviour in jointly dwelling and closely related fish species	244
Mikhailova E.S., Isaeva O.M., Kasumyan A.O.	
The dynamics of behaviour in fishes with various types of feeding specialization when testing artificial food pellets.....	249
Mikhailova E.S., Kasumyan A.O.	
Evaluation of intraoral food testing duration in fish.....	253
Mikhailov N.N., Salienko S.N.	
Fish behaviour in the operative area of louvered fish protection devices.....	258
Mikheev V.N., Pasternak A.F.	
Modifications of behaviour of the fish hosts by parasites with different types of the life cycle	264
Mishelovich G.M.	
Some aspects of fish behaviour in non-uniform electric field	271
Moller P., Walton A.G.	
Maze learning in fish: a multisensory view.....	277



Mochek A.D., Borisenko E.S., Pavlov D.S.

The distribution of fish in the waters of channel wells and the adjacent waters (Irtysh river) 283

Nezdolij V.K., Fam Hong Fuong, Nguen Kyok Khan

On the clupeiformes eggs' drift in the Red River (Vietnam) 290

Nekrasova S.O., Vasilyeva L.M.

Detection of the onset of feeding in paralarvae sturgeon by their behaviour 292

Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I.

Laterality of behavioural responses in fishes: the current state of the problem 296

Nigmatullin Ch.M.

Alternative directions of eunektonic oceanic fish evolution: behavioural aspects 301

Nigmatullin Ch.M.

The blunders during reconstruction of oceanic fish food behaviour by the data on food composition: trawl and transit food and ship's industrial waste 306

Novikov A.V.

Some features of fish behaviour during the periods of increase in the populations size 311

Olshanskiy V.M., Soldatova O.A., Nguen Thi Nga

Asian catfish *Clarias macrocephalus* mating ritual 316

Olshanskiy V.M., Podarin O.A., Kasumyan A.O.

Electrical activity in Asian catfish *Clarias macrocephalus* during different kinds of behaviour 320

Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O.

Type of rheoreaction in larvae and fry of roach (*Rutilus rutilus*) from limnetic and lotic localities 325

Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V.

Ethological and biochemical mechanisms of early differentiation in the juveniles of Atlantic salmon *Salmo salar* 330

Pavlov D.S., Kostin V.V., Ponomareva V.Ju.

Behavioural mechanisms of spacial separation and selection of life strategy in juveniles of hatchery black sea salmon 335

Pasternak A.F., Mikheev V.N.

Aggregations of plankton copepods: mechanisms of formation and the role in the feeding of fish 340

Pelenev D.V., Savinyh V.F., Baitaluk A.A., Orlov A.M., Popova N.P.

Comparative characteristics of spatial and vertical distribution of Pacific and Arctic lampreys in the North Pacific 347



Ruzhinskaya N.N., Devitsina G.V., Gdovskii P.A.	
Different functions of acetylcholinesterase (AChE) in the first order chemosensory centers of some freshwater fish species	352
Safaraliev I.A.	
Migration and distribution of Persian sturgeon (<i>Acipenser persicus</i>)	357
Safaraliev I.A., Zykova G.F.	
Migration and distribution of stellate sturgeon (<i>Acipenser stellatus</i>) in the Caspian Sea based on the results of trawl-and-net sturgeon surveys in 2009	361
Svirskaya A.N., Ivanova M.N.	
The use of axial skeleton structure characteristics of pike <i>Esox lucius</i> in the studies of its distribution in the Rybinsk reservoir	366
Selezneva M.V., Trifonova O.V., Dorogin M.A.	
Spatial and temporal distribution of marketable fish species in the Novosibirsk reservoir	371
Silkina N.I., Mikryakov V.R., Mikryakov D.V.	
The immunological and physiological characteristics of behavioural reactions in fish at the different stages of <i>Ligula</i> invasion	375
Smirnov A.K.	
Thermoregulation behaviour of European perch <i>Perca fluviatilis</i> L. in the thermal gradient relative to food distribution	379
Smirnova E.S., Gerasimov Yu.V.	
Formation of feeding and defensive behaviours in young fishes at artificial reproduction	384
Stolbunov I.A., Nguyen Thi Hai Thanh, Pavlov D.S.	
Patterns of defensive behaviour of <i>Rasbora paviei</i> from the different habitats (central Vietnam)	390
Strelnikova A.P.	
Strategy of fish fry feeding behaviour and some factors conditioning its direction	396
Subbotkin M.F., Subbotkina T.A.	
Ontogenetic variation of blood proteins and the evolution of acipenserids behaviour	401
Tatarnikov V.A., Istomin I.G.	
Underwater observations of the walleye pollack behaviour within the fishing trawl	407
Tinkova T.V., Kasumyan A.O.	
Palatability of some food organisms and other hydrobionts for roach <i>Rutilus rutilus</i>	412



Filatov V.N.

Randomness and regularity in the migration of schooling pelagic planktivorous fishes by the example of Pacific saury 417

Filchagov L.P., Alymov S.I., Melnychuk I.N.

Conceptual approaches to fish protection devices in the Ukraine 422

Khodorevskaya R.P., Vlasenko A.D., Sudakov G.A.

Condition of sturgeon stocks in the Caspian basin and means of their preservation 426

Khodorevskaya R.P., Kalmykov V.A.

Current analysis of beluga sturgeon (*Huso huso* L.) ecology in the Volga-Caspian basin 430

Tshiekals M.K., Klochkov D.N.

Distribution of mackerel and herring in the Northeast Atlantic in the summer and autumn of 2009 436

Chervova L.S.

Sensitivity of intraoral taste receptors of trout *Oncorhynchus mykiss* 441

Chervova L.S., Lapshin D.N.

The analgesic effect of chloral hydrate on fish 445

Chipinov V.G.

Changes in the fishery-biological indices of Russian sturgeon females during their adaptation to artificial conditions 450

Yadrenkina E.N.

Migration behaviour of fishes in an oxygen-deficient water body (Lake Chany, West Siberia) 453

Научное издание

**Поведение рыб. Материалы докладов IV Всероссийской конференции с
международным участием.
19–21 октября 2010 г., Борок, Россия.**

Редакторы *Ю.В. Герасимов, В.К. Голованов, Е.И. Извеков.*
(материалы публикуются с минимальными редакционными правками)
Оригинал-макет: *А.И. Цветков*
Оформление обложки и титульного листа: *Ю.В. Корнева*

Общероссийский классификатор продукции
ОК-005-93, том 2; 95300 – книги, брошюры

Издательство «АКВАРОС»

Издательство АКВАРОС
Почтовый адрес: 107140, г. Москва, а/я 111
Адрес электронной почты: info@aquaros.com
Телефон: (495) 721-5082, факс (499) 188-9369

Подписано в печать 21.09.2010 г. Формат 60×90/16.
Бумага офсетная. Гарнитура «Times New Roman».
Усл. печ. л. 30.3. Печ. л. 17.7.
Тираж 200 экз. Заказ от 21.09.2010.

Отпечатано в ООО «Принтхаус»
150000, г. Ярославль, ул. Свободы, д.126
(4852) 73-04-74, 30-49-80
e-mail: printhouse-yar@yandex.ru, print_house-06@inbox.ru