

Ю. А. Шустов

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ
ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ
ЛОСОСЕВЫХ РЫБ
В РЕЧНЫХ
УСЛОВИЯХ**



ВВЕДЕНИЕ

Вопросы адаптации животных и растений к окружающей среде привлекают постоянное внимание биологов практически всех дисциплин — генетиков и биохимиков, физиологов и этологов, экологов и эволюционистов. При исследовании экологических аспектов поведения рыб мы имеем дело, следуя терминологии Б. П. Мантейфеля (1980, 1987) и Д. С. Павлова (1979), с „поведенческими адаптациями” и „поведенческими адаптационными системами”, где изучение экологических аспектов поведения позволяет установить роль поведения в адаптации к среде как условию благоприятного выживания, размножения и расселения рыб (Мантейфель и др., 1980).

Известно, что проблема поведения рыб необычайно сложна и многогранна, так как предполагает выявление связей между поведением и различными событиями и процессами, протекающими вне и внутри организма. Причем наиболее удивительным явлением в поведении рыб следует признать явление миграции. Так, например, установлено, что атлантический лосось поднимается для нереста по бурным рекам, преодолевая пороги и водопады, на сотни километров, а молодь лосося после ската из реки мигрирует в море и нагуливается в Атлантическом океане, уходя из родной реки на тысячи километров. В р. Камчатка чавыча достигает верхних притоков, проделывая путь свыше 700 км, а нерка в р. Юкон мигрирует на расстояния даже в 3.5 тыс. км.

Несомненно, что в этом плане наибольший интерес представляет семейство лососевых рыб *Salmonidae*. Полиплоидные по своему происхождению, обладая огромной пластичностью, лососевые в процессе эволюции образовали от единого тетраплоидного предка весьма различные в экологическом отношении формы — не только проходные, но и жилые — озерные и речные (Никольский, 1971, 1974а; Баранникова, 1975; Смирнов, 1975; Леванидов 1976; Hutchings, Morris, 1985; Thorpe, 1988; Павлов, 1989; Савваитова, 1989). Можно сказать, что единая в эволюционном плане группа рыб — семейство лососевых — образовала сложную систему поведенческих адаптаций рыб к речным условиям.

Анализ литературы показал, что изучению экологии и поведения молоди лососевых рыб посвящено большое количество исследований; опубликованы и специальные обзорные работы (Hoar, 1956; 1976; Митанс, 1971, 1973; Шустов, 1983; Гриценко и др., 1987; Thorpe, 1988, и др.). Естественно, что имеются сведения и о миграционном поведении рыб во время катадромных миграций, а также объяснения причин и механизмов этих миграций (Гербильский, 1965; Баранникова, 1975). И все же анализ литературы свидетельствует о том, что не все механизмы инверсии поведения молоди лососевых по отношению к речному потоку воды выяснены. Почему молодь одних видов практически сразу мигрирует в море, а у других успешно приспосабливается к обитанию в условиях постоянного воздействия сильного потока воды на длительный период жизни — годы? Почему в некоторых случаях наблюдается „сбой” в генетически запрограммированном механизме поведения рыб в речных условиях? Так, например, имеются сведения о том, что молодь горбуши, акклиматизированная на Кольском п-ове, может задерживаться на несколько месяцев в реке (Смирнов, Камышная, 1965; Камышная, 1967; Смирнов, 1975; Кузьмин, 1981), а молодь кеты в своих родных нерестовых водоемах остается на зимовку (Волобуев, 1984; Гриценко и др., 1987; Штундюк, 1987). Атлантический лосось образует жилые речные популяции (Берг, 1948; Mac Crimmon, Gots, 1979), а смолты кумжи по некоторым сведениям могут мигрировать вверх по реке в озера на нагул (Дирин, 1985; Валетов, 1988).

Поэтому нас интересовали вопросы: каковы причины задержки миграции молоди из реки. И наоборот, в чем заключаются „пусковые” механизмы ската? Как влияет на инверсию поведения, т. е. на переход от оседлого образа жизни к миграционному состоянию, соотношение между физиологическим состоянием рыб и экологическими условиями речной среды обитания?

Анализ литературы также показал, что недостаточный уровень теоретических знаний поведения лососевых в речных условиях, как следствие, приводит к несовершенству практических разработок и большому народнохозяйственному ущербу. Качество заводской молоди лососевых, система ее выпуска и транспортировки оставляют желать лучшего, так как большая часть рыб гибнет вскоре после выпуска в естественные водоемы. Задача состоит в том, чтобы на основе знания экологических основ поведения молоди лососевых найти пути дальнейшего совершенствования биотехники выращивания рыб в заводских условиях (Митанс, 1973; Бакштанский, 1980; Бакштанский и др., 1980, 1981; Казаков, 1981а, 1981б, 1982, 1990; Канидьев, 1982; Шустов, 1983; Лещева, Жуйков, 1989).

Проблема поведения рыб в экосистемах, а в нашем случае — в лососевых нерестовых реках, имеет и еще один аспект — экологический. Причем, по мнению Ю. С. Решетникова (1986), в настоящее время экосистемный подход в решении основных проблем экологии рыб становится главным. Известно, что экосистемы малых рек очень чувстви-

тельны к антропогенному воздействию. Следует также учитывать, что лососевые, как типичные представители северных экосистем, могут, как совершенно справедливо указывает К. А. Савваитова (1989), служить индикаторами их состояния и объектом экологического мониторинга. Поэтому анализ поведенческих адаптаций молоди лососевых к абиотическим и биотическим факторам речной среды необходим не только для изучения механизмов поведения рыб в реке, но и для ранжирования факторов, лимитирующих продукцию лососевых в реке.

Целью работы являются изучение экологических аспектов поведения молоди лососевых в речных условиях и разработка обобщенной концепции поведения рыб в речном потоке воды, а практическим выходом исследований по этой проблеме можно считать разработку биологических обоснований, направленных на повышение эффективности естественного и искусственного воспроизводства лососевых рыб.

Исследования экологических аспектов поведения молоди лососевых рыб в речных условиях были выполнены автором как лично, так и с помощью коллег из речной группы лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии Карельского научного центра РАН. Исследования в основном проводились на лососевых рыбах, обитающих в лососевых нерестовых реках Карелии и Кольского п-ова. Часть исследований с заводской молодью была выполнена на лососевых рыбоводных заводах Ленинградской и Мурманской областей, а также в Карелии. В экспериментах и полевых работах исследовалась молодь лососевых на разных стадиях развития — от выхода личинок из нерестовых гнезд и до миграции смолтов из реки в море.

Автор выражает сердечную признательность акад. РАН Д. С. Павлову и д-ру биол. наук Ю. С. Решетникову за ценные советы и критические замечания, которые были сделаны в процессе работы; моему коллеге канд. биол. наук И. Л. Шурову, с которым в течение многих лет поддерживаются плодотворные контакты при проведении полевых и экспериментальных исследований, а также всем сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных за оказанную помощь. Автор глубоко признателен коллективам лаборатории проходных лососевых рыб ПИНРО и ГосНИОРХ за участие в нашей работе, и в первую очередь О. Г. Кузьмину и д-ру биол. наук Р. В. Казакову, а также сотрудникам Тайбольского, Кандалакшского, Князегубского, Кемского и Выгского рыбоводных заводов за оказанную помощь при проведении экспериментов.

Глава 1. МЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД К АНАЛИЗУ МАТЕРИАЛОВ

Выше мы отмечали, что в процессе эволюции у лососевых рыб семейства Salmonidae выработались различные формы адаптационного поведения молоди к речным условиям. Так, если у горбуши личинки практически сразу после выхода из нерестовых гнезд начинают скатываться в море, то у молоди ручьевой форели катадромная миграция отсутствует, и этот вид лососевых рыб практически всю жизнь проводит в родной нерестовой реке. Для многих видов (атлантического лосося, кумжи, кижуча, чавычи и др.) также характерен длительный период речной жизни молоди, составляющий обычно несколько лет, и только после этого периода на стадии так называемой „смолтификации” молодь мигрирует из реки.

Таким образом, можно считать, что у лососевых, как единой систематической группы, в течение эволюции сформировалась сложная поведенческая адаптивная система к обитанию молоди в речных условиях, а для каждого вида лососевых выработался наследственно закрепленный комплекс поведенческих адаптаций к абиотическим и биотическим факторам речной среды.

Для того чтобы получить более четкое представление о поведенческой адаптационной системе молоди лососевых к речным условиям, мы решили для анализа собственных и литературных материалов применить определенный методический прием, заключающийся в переходе от анализа на видовом уровне к анализу данных на уровне экологических групп. С этой целью мы объединили лососевых семейства Salmonidae (а точнее, только трех родов — *Oncorhynchus*, *Salmo* и *Salvelinus*) по отношению их молоди к потоку воды и длительности речного периода жизни в три экологические группы (рис. 1).

В первую группу вошли лососевые — горбуша ((*Oncorhynchus gorbusha* (W.)), кета ((*Oncorhynchus keta* (W.)) с коротким периодом жизни молоди в речных условиях, у которых молодь либо сразу скатывается в море, либо задерживается в реке на небольшой срок (недели, месяцы). Во вторую группу были объединены следующие виды — атланти-

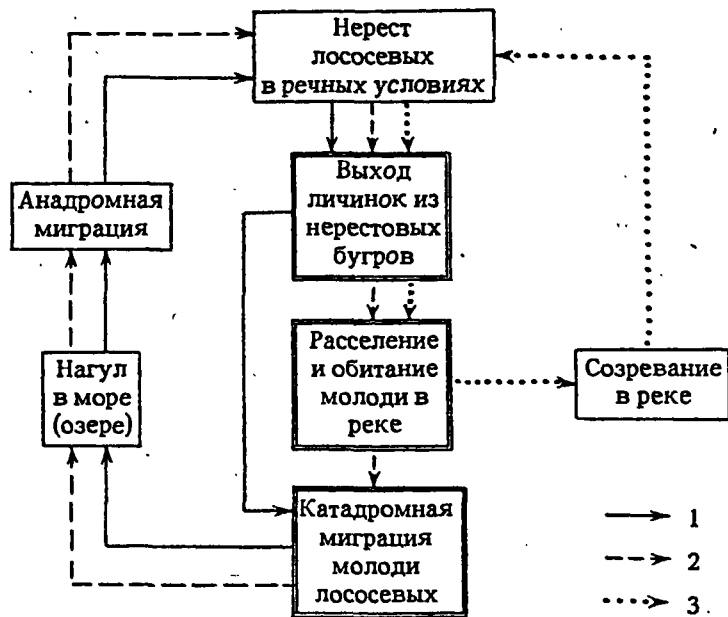


Рис. 1. Классификация лососевых рыб по отношению их молоди к потоку воды и длительности периода речной жизни.

1 — рыбы с коротким речным периодом жизни; 2 — рыбы с длительным речным периодом жизни; 3 — жилые речные формы лососевых.

ческий лосось (*Salmo salar* L.), кумжа (*Salmo trutta trutta* L.), кижуч (*Oncorhynchus kisutch* (W.)), чавыча (*O. tshawytscha* (W.)), сима (*O. masu* (Br.)), нерка (*O. nerka* (W.)), которые имеют достаточно длительный речной период жизни (от 1 до 8 лет) и у которых молодь только при достижении определенных размеров и физиологического состояния мигрирует из реки. В третью группу были выделены жилые речные формы лососевых — радужная форель (стальноголовый лосось) (*Salmo gairdneri* R.), лосось Кларка (*Salmo clarki* R.), американский голец (американская палия) (*Salvelinus fontinalis* (M.)), весь жизненный цикл которых проходит в родных реках.

Естественно, что и до нас уже были классификации лососевых по степени связи с водоемами суши и сроками пребывания молоди в пресной воде. Так, например, согласно Р. С. Семко (1954), молодь лососевых образует две значительно отличающиеся друг от друга экологические группировки — „более пресноводные” и „менее пресноводные”; В. Я. Леванидов (1976) разделяет дальневосточных лососей на виды с „длительным” и „кратким” пресноводным периодом. К. А. Савваитова (1962) для молоди озерно-речных голец *Salvelinus alpinus* L. Камчатки выделяет несколько этапов обитания рыб: „этап обитания на нерестилищах”, „этап расселения по ключу”, „этап заселения реки и озера”. А. И. Смирнов (1975) в монографии, посвященной биологии и развитию тихоокеанских лососей, для малькового периода развития кижуча выделяет „этап нагула на мелководных участках” и „этап нагула мальков в приглубых участках”.

Мы считаем, что наш методический прием, а именно переход на систематизацию и анализ данных о поведении молоди лососевых в речных условиях с видового уровня на более обобщенный — групповой, дал нам следующие преимущества. Во-первых, наш подход не требовал в качестве обязательного условия непременно анализа поведения отдельно каждого вида лососевых рыб, особенно в тех случаях, когда между некоторыми видами рыб не было принципиальных различий в поведении. Так, например, большое сходство в поведении существует между молодью атлантического лосося и кижучем, несмотря на то что они обитают на различных участках земной суши и в разных океанах. Поведенческие параллели можно провести между ручьевой форелью и ручьевой формой гольца. Во-вторых, несмотря на то, что объем фактического материала по отдельным видам рыб распределялся крайне неравномерно — для одних видов с избытком, например для молоди кижуча, кумжи, атлантического лосося, а для других имелись лишь отрывочные сведения (для севанских форелей и т. д.), данный методический прием позволил более уверенно систематизировать сведения о поведении рыб разных экологических групп, выделенных нами. Мы считаем, что в итоге такой подход к анализу материалов позволил получить более четкое представление о поведении молоди лососевых в речных условиях. Р. Хайнд (1975) в капитальной монографии о поведении животных считает, что обобщения, обоснованные на сравнительных исследованиях поведения более чем одного вида животных, в итоге дают более ценный материал, в том числе и для анализа эволюции поведения.

Естественно, что классификация лососевых (именно видов) на экологические группы довольно условна, так как каждое локальное стадо, или популяция рыб, имеет свой определенный набор поведенческих адаптаций к речным условиям, и, в зависимости от этих конкретных условий, один и тот же вид можно выделить либо в одну, либо в другую экологическую группу. Так, например, хорошо известно, что для таких рыб, как кумжа, голец, радужная форель и другие рыбы, наряду с проходными, характерны и жилые речные формы. У многих видов лососевых (атлантический лосось, кижуч, нерка, чавыча) встречаются карликовые самцы, которые не скатываются в море, а созревают в речных условиях и наравне со взрослыми самцами участвуют в нересте. Сложные формы поведения характерны для молоди нерки, нерест производителей которой проходит как в самих озерах, так и в притоках, расположенных выше и ниже озер.

В связи с этими особенностями лососевых рыб, наряду с анализом поведения молоди лососевых на уровне трех экологических групп, мы решили выделить иные формы поведения рыб в реке (не укладываемые в эти три „прокрустова ложа“) в отдельные разделы под рубрикой „аномалии“ в поведении рыб. С нашей точки зрения, анализ „аномальных“ ситуаций в поведении молоди лососевых как теоретически возможных, так и реально существующих в природе позволил нам не только лучше уяснить себе механизмы инверсии поведения

рыб в реке по отношению к потоку воды, но и более четко представить себе их поведенческие реакции на действие того или иного абиотического или биотического фактора речной среды, и как следствие — более надежно установить ранжирование факторов, лимитирующих продукцию популяций лососевых рыб на ранних стадиях развития — от личинок до смолтов.

Для исследования экологических аспектов поведения молоди лососевых в речных условиях из всех родов семейства Salmonidae мы решили остановиться лишь на трех (*Oncorhynchus*, *Salmo* и *Salvelinus*), имеющих большое количество видов и большое разнообразие экологических форм — от проходных и до жилых речных форм, что вполне соответствовало нашим требованиям к необходимым для анализа материалам.

Глава 2. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ В НЕРЕСТОВЫХ РЕКАХ

Геоморфология и гидрологические условия. Известно, что лососевые семейства Salmonidae являются литореофилами, откладывающими икру на каменистом субстрате в реках, преимущественно на стремни-нах и перекатах. У лососей также эволюционно выработалось приспособление — а именно, откладывание и закапывание икры в так называемые нерестовые гнезда или бугры, в которых происходит ее развитие, а благодаря большому запасу желтка длительный период почти до малькового состояния (Никольский, 1971, 1974а; Смирнов, 1975; Соин, 1980, и др.). Молодь лососевых в течение речного периода жизни тоже преимущественно обитает на порогах и перекатах. Экстраполируя эти сведения, можно предположить, что независимо от географического положения, размера и индивидуальных особенностей все лососевые нерестовые реки должны иметь некоторое сходство в геоморфологии, гидрографии и гидрологии.

Термин лососевые реки давно и широко применяется в научной литературе, а сама лососевая река — это обычно горный или предгорный поток, с галечно-каменистым ложем и быстро текущей холодной водой (Леванидов, 1981). Так, например, установлено, что реки, где обитает атлантический лосось, характеризуются наличием длительных по протяженности участков, а скорость потока в них достигает 1 м/с и выше (Казачков, 1983). Продольный профиль в подавляющем большинстве случаев имеет ступенчатый вид с существенными падениями (20–40 м) на коротких отрезках пути (2–6 км) и высокими скоростями течения (2–3 м/с). Речной грунт на порогах и карежках каменисто-валунный, а на плёсовых участках преобладают песчаные и глинистые грунты (Грицевская, 1963). Так, многие реки бассейна Онежского оз., особенно небольшие, имеют почти горный характер (рис. 2). Им свойст-



Рис. 2. Характерный участок обитания молоди озерного лосося в р. Лижма (бассейн Онежского оз.).

венны значительные уклоны (среднее падение 0.001–0.007), каменистое слабо размываемое русло с многочисленными водопадами, порогами, перекатами (Смирнов, 1971). Долины рек Кольского п-ова связаны с впадинами тектонического происхождения, а пойменные террасы представлены полосами галечников песчано-галечного и песчаного аллювия (Баранов, Сурков, 1966). Многие лососевые реки Прибалтики текут по древним ледниковым долинам. Врезаясь в твердые горные породы, они образуют скалистые берега с обнажениями коренных девонских пород (Качалова, 1972). На Урале лососевые нерестовые реки – это преимущественно водотоки гор, предгорий и другого рода возвышенностей. Например, системы семужье-нерестовых рек находятся в пределах возвышенного рельефа, поднимающегося над уровнем моря до 1900 м (Соловкина, 1975).

Большинство рек Камчатки, в которых нерестятся лососи, в верховьях имеет горный характер, со значительными уклонами, быстрым течением и каменистыми грунтами (Куренков, 1964). Для нагула молоди лососей наибольшее значение представляют ключи, реки и озера определенных типов, причем по богатству ключами Камчатка не имеет себе равных районов (Остроумов, 1982). Донные грунты ключей, как правило, галечные, а скорость воды в них варьирует от 0.5 до 1.5 м/с. Сахалинские реки, в которых нерестится горбуша, можно разделить на две группы – небольшие реки длиной 20–80 км с чистой, прозрачной водой, долины которых образованы крутыми склонами сопков и обычно узкие, и относительно крупные реки, в толще потока которых постоянно несетя много взвесей (Воловик, 1967). Однако если общее

количество рек на о-ве Сахалине превышает 61 тыс., то 99 % из них приходится на малые реки (Гриценко и др., 1987).

Лососевые реки текут в твердых, трудно поддающихся водной эрозии породах. Для них характерны высокая прозрачность, крайне низкое количество взвесей и слабая минерализация. В то же время, например, большинство северных семужьих рек сильно гумифицированы, так как вытекают из болот и поэтому имеют коричневый оттенок воды.

Для лососевых рек характерно снегодождевое питание. В ходе сезонных и годовых изменений уровня режима в нем можно выделить 4 четко выраженные фазы: весеннее мощное половодье, летнюю межень, осенний паводок и зимнюю межень. Так, в реках Сахалина атмосферные осадки вызывают дружные и короткие паводки, являющиеся причиной размыва грунта и даже иногда смещения русла (Воловик, 1967). Крайне высокие весенний и осенний паводки и низкие уровни воды в летнюю и зимнюю межень несомненно ухудшают условия нереста и снижают выживаемость икры и молоди лососевых. В реках нередко происходит промерзание нерестовых бугров. Весной и осенью из-за сильной подвижки грунтов, как мы увидим далее, происходит значительный вынужденный скат молоди и гибель их большого количества. Так, например, в ручье Вэли (штат Миннесота) весной во время паводка наблюдается большая гибель икры и молоди американского гольца (Hanson, Waters, 1974). По данным А. Р. Митанса (1971), в реках Латвии зимой выживает около 50 % годовиков, 59 % двухгодовиков и 68 % трехгодовиков. Выживаемость молоди кумжи и радужной форели в небольшой реке Конвикт в шт. Калифорния в зимний период составила 64–89 % (Reimers, 1957).

Естественно, что и температурный режим лососевых рек в столь широком ареале неодинаков. Так, например, если на реках Кольского п-ова продолжительность ледостава до шести месяцев, то реки Англии и Шотландии из-за мягкого морского климата, а также ключевого характера питания не промерзают зимой и имеют охлажденные воды в летний период — т. е. наиболее благоприятный температурный режим для обитания молоди лосося (Allen, 1940; Thomas, 1962; Mills, 1964). Температурный режим в лососевых реках не только определяется климатическими особенностями данной местности, но и зависит от характера водосбора и гидрографии бассейна реки. Например, реки, вытекающие из крупных озер, благодаря запасу тепла, накопленного за время летнего прогревания, охлаждаются значительно медленнее. За счет этого явления удлиняется вегетационный период, а следовательно увеличивается и рост молоди атлантического лосося (Шустов, 1983).

Кормовая база молоди лососевых. Особенности видового состава, динамика численности зоопланктона и зообентоса реки на отдельных ее участках — горных, предгорных и равнинных — определяются гидрологическим и гидрохимическим характером соответствующих биотопов (Жадин, 1950; Жадин, Герд, 1961). Молодь лососевых обитает

преимущественно на порогах и перекатах рек. Естественно, что нас в первую очередь интересовали данные о кормовых ресурсах порожистых участков лососевых рек.

Зоопланктон. Большинство форм и видов зоопланктона (коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные) ведут свободноплавающий образ жизни. Они характерны именно для планктических комплексов озер, водохранилищ и больших равнинных рек. Поэтому наибольшим видовым разнообразием, а также довольно высокой численностью и биомассой зоопланктона отличаются лососевые реки с большой площадью водосбора и высокой озерностью (Круглова, 1981). В этих реках он безусловно является дополнительным источником корма для личинок и мальков лососевых рыб (Nilsson, 1957; Lillehammer, 1973; Рослый, 1975; Круглова, Шустов, 1976, и др.).

И все же планктосток большинства лососевых нерестовых рек чрезвычайно беден и поэтому крайне редко встречается в питании молоди рыб.

Зообентос. Основным фактором, влияющим на распределение донных организмов в реке по биотопам, является течение. Именно течение формирует фракционный состав речных грунтов, а также видовой состав, численность и биомассу речных биоценозов в них (Жадин, 1950).

На участках рек, подверженных прямому воздействию речного потока, т. е. на порогах и перекатах, освобождаемых течением от налетов или наносов песка, формируется литореофильный биоценоз — донное сообщество каменистого дна. Организмы литореофильного биоценоза и служат основной пищей для молоди лососевых рыб. Генеральные пищевые связи в экосистеме лососевой реки просты — молодь лососей питается, главным образом, донными беспозвоночными, а они в свою очередь потребляют растительную пищу — водоросли, детрит и т. д. (Леванидов, 1981).

В процессе естественного отбора наиболее успешно к воздействию течения приспособились насекомые, поэтому в литореофильном биоценозе из всех систематических таксонов (моллюски, черви, ракообразные, насекомые) явно доминируют представители класса Insecta — хирономиды и мошки, поденки и веснянки, ручейники. Установлено, что видовой состав донной фауны большинства лососевых рек крайне разнообразен. Такие сведения имеются для притоков Онежского оз. (Хренников, 1978), притоков Печоры (Заболоцкий, 1959; Шубина, 1986), рек Амура (Леванидова, 1964), а также для рек Западного Уэльса и Шотландии (Thomas, 1962; Mills, 1964). Так, по данным В. В. Хренникова (1978), в состав литореофильного биоценоза лососевых рек Онежского оз. входят гидробионты 17 систематических групп; зообентос водоемов бассейна семушьей р. Щугор (приток Печоры) насчитывает 25 различных групп водных беспозвоночных, относящихся к пяти типам животных (Шубина, 1986), а всего в бентосе водоемов Северного Урала выявлено 565 видов животных. И. М. Леванидова (1964) установила, что группа амфибиотических насекомых по бассейну Амура составляет около 600 видов, в том числе насчитывается

Таблица 1

Количественные показатели литореофильного биоценоза лососевых рек в летний период

Река, район	Место отбора проб	Численность, тыс. экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Источник сведений
Порья, Кольский п-ов Печорская Пижма, Коми АССР Щугор — приток Печоры, Коми АССР Подчерем — приток Печоры, Коми АССР Верхняя Печора и Ильч, Коми АССР Притоки Онеж- ского оз. КАССР	Пороги и перекаты	2.0—5.0	3.0—10.0	Хренников и др., 1977
	Камни и галька с обрастанием	109.0—126.0	30.0—72.0	Соловкина, 1964
	Крупная и средняя галька	6.0—7.0	2.0—3.0	Тот же
	Пороги и перекаты	—	0.6—1.02	Корнилова, 1967
	Галечно-валунный грунт	12.0—70.0	2.1—5.6	Шубина, 1979
		1.0	3.6	Заболоцкий, 1959
	Камни	—	2.3—2.6	Никольский и др., 1947
	Галька с крупными камнями	—	1.2	Тот же
	Пороги и перекаты малых рек	6.5—15.7	6.1—11.9	Хренников, 1978
	Пороги и перекаты оз.-речн. систем	21.3—33.2	12.3—33.9	Тот же
Гауя, Латв. ССР Даугава, Вента, Лиелупе, Латв. ССР Тайфи, Зап. Уэльс Бран, Англия Хор, Иман, Бира — притоки Амура, Предгорье Кину Гава, Япония Притоки оз. Иссык- Куль, Кирг. ССР Ключи Камчатки	Пороги.	До 7.0	—	Пареле, 1979
	Каменистые перекаты и пороги	1.3—3.3	20.0—100.0	Качалова, 1972
	Пороги	0.3—1.1	—	Jones, 1975
	Пороги и перекаты	0.3—0.85	—	Mills, 1964
	Перекаты, камни	—	18.78	Леванидов, 1969
	„ „	—	13.42	Тот же
	„ „	—	2.81	„ „
	Камни, песок	—	2.0—8.0	Танака, 1966
	Каменистый грунт	3.0—12.6	3.6—18.9	Кустарева, Иванова, 1980
	„ „	—	30.0—40.0	Куренков, 1964
Кола (Кольский р-он) Сомнительная (о. Врангеля)	„ „	—	3.4—6.65	Чебанова, Николаева, 1981
	„ „	3.0—10.0	1.5—9.0	Комулайнен и др., 1985
	„ „	—	4.32	Макарченко, Макарченко, 1981
	„ „	—	—	—

145 видов хирономид, свыше 200 видов ручейников, около 80 видов поденок.

Известно, что наибольшая плотность популяций донных беспозвоночных приурочена к сообществам перекаатов; песок и ил при прочих равных условиях представляют собой наименее благоприятный тип дна (Одум, 1975). Однако в целом для количественных показателей зообентоса литореофильного биоценоза, а следовательно, и кормовой базы молоди лососевых рыб характерны довольно большие различия. И все же для оценки обилия корма на порогах и перекатах значения этих показателей, по-видимому, можно условно разбить на три диапазона: низкий уровень корма — при численности зообентоса менее 1 тыс. экз./м² и биомассе 2 г/м²; средний — до 10 тыс. экз./м² и 10 г/м²; высокий — более 10 тыс. экз./м² и 10 г/м² (табл. 1). Подобный анализ для оценки кормности лососевой р. Бран выполнил Милс (Mills, 1964). Так, например, согласно нашей классификации, лососевые ключи Камчатки, где биомасса бентоса составляет в среднем около 30–40 г/м² (Куренков, 1964), безусловно следует отнести к высокопродуктивным с точки зрения обилия корма.

Таким образом, не зоопланктон, а именно водные реофильные насекомые являются основой кормовой базы молоди лососевых в лососевых нерестовых реках.

Дрифт донных беспозвоночных. Представители литореофильного биоценоза — типично реофильные формы — имеют целый ряд адаптивных признаков (морфология, поведение), позволяющих им удерживаться на субстрате, несмотря на постоянное сильное воздействие потока. Большинство донных беспозвоночных, обитающих в реке, морфологически приспособлены к защите от сноса потоком воды (спинно-брюшная уплощенность; выровненная нижняя поверхность тела; увеличенная площадь примыкания к грунту хвостовыми нитями, жаберными листочками; развитые приспособления краевого контакта; органы прикрепления — крючки, шипы, щетинки; органы присасывания — присоски, присасывающие поверхности ног; органы приклеивания; подвижные тяжелые домики; неподвижные, прикрепленные домики; отсутствие у многих видов плавательной способности; движение по типу пластунского ползания) (Жадин, 1950; Hynes, 1970).

Однако, несмотря на это, почти все донные организмы сносятся потоком. Дрифт беспозвоночных наблюдается постоянно и является характерной чертой для рек любого типа (Müller, 1954; Hynes, 1970), в том числе и лососевых рек (Horton, 1961; Elliott, 1967; Mundie, 1970; Шустов, 1977; Леванидов, Леванидова, 1981; Богатов, 1983, 1984; Шубина, 1986, и др.).

Условно все дрейфующие в реке организмы можно разделить на две фракции: „водную“, состоящую из активно мигрирующих и пассивно сносимых в толще воды водных донных беспозвоночных, и „воздушную“ — из имагинальных стадий водных насекомых, а также наземных и воздушных форм насекомых, сносимых на поверхности воды.*

Основу „водной” фракции составляют личинки и куколки хирономид, личинки мошек, нимфы поденок и веснянок, т. е. плавающие формы насекомых. Доля „воздушной” фракции довольно значительна, а иногда даже преобладает по численности и биомассе над „водной”. По нашим данным, она составляет не менее 30 % от общего количества дрифта. Много насекомых встречается весной и летом на участках с богатой растительностью по берегам (Bailey, 1966). В связи с этим выявляется еще одна важная роль водоохраных лесных полос по лососевым нерестовым рекам — они не только препятствуют эрозии берегов и стабилизируют водный режим (Сирин, 1981), но и в значительной степени определяют непосредственное формирование кормовой базы для молоди лососевых рыб.

Установлено, что в светлое время суток, при высокой освещенности, численность дрифта сравнительно постоянна, ночью — резко увеличивается в основном за счет таких групп, как мелкие ручейники, мошки и хирономиды, а также поденки. По мнению большинства исследователей, резкое повышение численности дрифта беспозвоночных связано с увеличением активности животных (Леванидова, Леванидов, 1965; Bishop, Hynes, 1969; Hynes, 1970). В то же время в период летних светлых ночей („полярный день”), характерных для северного района, суточная ритмика выражена весьма слабо. Исследования других авторов также показали, что в лунные ночи наблюдается понижение максимума дрифта (Hynes, 1970).

Несомненно, что массовые ночные миграции беспозвоночных способствуют их меньшему выеданию рыбами и тем самым большей выживаемости, однако вполне возможно допустить, что ночной скат беспозвоночных, как и скат личинок лососевых с нерестилищ, вызван потерей или уменьшением ориентации животных в потоке воды в темное время суток. Автор данной работы придерживается этой точки зрения.

Особенности пищевого поведения молоди лососевых в реках, а именно питания рыб преимущественно мигрирующими организмами зообентоса из толщи и поверхности воды, требуют наравне с изучением зоопланктона и бентоса рек проводить исследования дрифта донных беспозвоночных. Анализ литературы показывает, что обилие последнего в лососевых реках, сезонная и суточная динамика определяют обеспеченность молоди лососевых кормом в реке (Elliott, 1967; Mundie, 1970; Шустов, Хренников, 1976, и др.).

Конкуренты и хищники. Известно, что в реках горного типа наряду с лососевыми обитают и другие речные рыбы, часть из которых по отношению к молоди лососевых является либо конкурентами за пищу и пространство, либо хищниками (Никольский и др., 1947; Кохменко, 1965; Allen, 1969a, 1969b; Смирнов, 1975; Gibson, 1988, и др.).

* В биологии приняты термины „автохтоны” и „аллохтоны”. Несмотря на некоторую условность, здесь будет более правильным употребление терминов „воздушная” и „водная” фракции, так как „воздушная” фракция включает в себя имаго водных насекомых и не может определяться термином „аллохтоны”.

Естественно, что в разных регионах сложились различные речные комплексы рыб. Так, например, в семужьих реках Европейского Севера на порогах и перекатах обычно обитают следующие виды рыб: хариус, молодь кумжи, бычок-подкаменщик, голец усатый, молодь налима, гольян, где наиболее конкурентоспособным видом для молоди семги оказывается хариус (Никольский и др., 1947; Владимирская, 1957; Заболоцкий, 1959; Соловкина, 1975; Мартынов, 1983; Шустов, 1983, и др.). Из рыб молодь атлантического лосося поедают щука, налим, кумжа, окунь, голавль, угорь; из птиц — крохаль, чайка и оляпка; из млекопитающих — выдра, норка (Соловкина, 1975). Например, наши расчеты показали, что в р. Порье (Кольский п-ов) на участке, где нижнее течение реки представляет собой разделенный на рукава плёс длиной 2 км, с густыми зарослями хвоща вдоль берегов, щуками уничтожается порядка одной трети всей мигрирующей молоди семги (Смирнов и др., 1977). Расчеты Линдрота (Lindroth, 1955) продемонстрировали, что в р. Индалселвен, расположенной на севере Швеции, два вида крохалей — *Mergus mergans* и *M. serrator* могли истребить 350 тыс. экз. десятиграммовых пестряток лосося и кумжи.

Молодь кумжи и ручьевой форели тоже питается преимущественно реофильными донными беспозвоночными, а также воздушными и наземными насекомыми (Frost, Brown, 1967; Horton et al., 1968). Однако ее нельзя отнести к серьезному конкуренту молоди атлантического лосося, так как эти виды рыб предпочитают более мелкие ручьи и притоки лососевых рек, в самих лососевых реках численность их незначительна. Такие сведения, например, известны для рек Норвегии (Lillehammer, 1973), Швеции (Karlström, 1977).

На Дальнем Востоке в реках материкового побережья Охотского моря основными видами рыб, уничтожающими молодь тихоокеанских лососей, являются хариус, голец, кумжа, причем в отдельных желудках у гольца отмечено до 330, а у хариуса до 150 экз. молоди (Волобуев, Кузицин, 1988). Так, на р. Челомджа (бассейн р. Тауй) хариус выедает до 12.1 % от общего количества молоди, скатившейся с подконтрольных лососевых нерестилиц (Головченко, 1983). Установлено, что мальков горбуши во время ската в реках Камчатки уничтожает молодь кижуча и гольца (Семко, 1948), на о-ве Сахалин в наибольшей степени горбуша подвержена элиминации кумжей, гольцом и симой (Хоревин и др., 1981), в Приморье — гольцом и кумжей (Василенко-Лукина, 1962), наряду с вышеперечисленными видами ею также может питаться и сима (Тагмазян, 1972а, 1972б).

Ихтиофауна небольших кумжевых и лососевых рек также может существенно отличаться друг от друга. Так, исходя из данных, полученных при облове бассейна лососевой реки Салаца (Латвия) мальковым неводом, можно заключить, что в уловах по численности преобладают малоценные виды рыб — укляя, пескарь, елец, гольян, быстрянка и горчак (Звиргздс, 1987). Мортенсен (Mortensen, 1977) в небольших форелевых речках Дании с помощью электролова собрал следующие виды рыб: кумжу, радужную форель, американского гольца, а также

плотву, голяна, окуня, угря, трехиглую и девятииглую колюшку, речную камбалу.

В реках Северной Америки установлены четкие конкурентные отношения между речным американским гольцом и радужной форелью. Так, например, в одном из притоков оз. Верхнего американский голец, когда-то изобиловавший в этой реке, вытесняется со своих участков интродуцированной радужной форелью (Rose, 1986). В реках Британской Колумбии зимой, когда уровень агрессивности молоди кижуча и радужной форели незначительный, рыбы оккупируют одни и те же участки рек, летом — из-за высокой конкуренции молодь этих видов рыб распределяется неодинаково (Hartman, 1965). Известны сведения о конкурентных отношениях между молодь кижуча и лососем Кларка (Glova, 1984, 1986), между кумжей и речным гольцом (Fausch, White, 1981), молодь атлантического лосося и арктическим гольцом (Gibson, 1966) и т. д.

Довольно сложные взаимоотношения гольцов — мальмы и кумжи с молодь тихоокеанских лососей в реках бассейна Амура (Кохменко, 1965), с одной стороны, некоторое совпадение пищевых спектров и выедание молоди горбуши и кеты во время их ската, с другой — „поедая многочисленных сорных рыб, они ослабляют напряжение пищевых отношений между молодь лососей и пресноводной ихтиофауной”. Имеются сведения о том, что в реках материкового побережья Охотского моря стайки кижуча иногда смешиваются с одноразмерной молодь арктического гольца и кумжи или держатся в стаях совместно с трехиглой, девятииглой колюшками, голянном и хариусом (Волобуев, Рогатных, 1982). С другой стороны, по мнению О. Я. Байковой (1954), амурский голяк может быть серьезным конкурентом в питании молоди амурской кеты.

По-видимому, межвидовые отношения между молодь лососевых и другими видами рыб в речных условиях определяются многими факторами: общими запасами пищи и пригодной территории, численностью рыб и уровнем их агрессивности и т. д.

Таким образом, можно сделать вывод, что после выхода из нерестовых гнезд молодь лососевых попадает в довольно жесткие условия, так как в течение всего речного периода жизни подвергается постоянному воздействию потока воды. Как следствие, все поведенческие реакции молоди лососевых, в том числе и в системе триотрофа (Мантейфель, 1970), формируются с учетом и под непосредственным влиянием течения воды. В зависимости от конкретных условий поведенческие реакции рыб на абиотические и биотические факторы речной среды неоднозначны.

Глава 3. ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДИ ПРОХОДНЫХ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ В РЕКЕ С КОРОТКИМ РЕЧНЫМ ПЕРИОДОМ ЖИЗНИ

Приступая к анализу поведенческих адаптаций дикой и заводской молоди лососевых рыб к абиотическим и биотическим факторам речной среды обитания, нам хочется отметить следующие обстоятельства.

Во-первых, мы решили проводить анализ поведенческих реакций молоди лососевых по „классической” схеме, принятой ведущими экологами и этологами (Никольский, 1974а; Дажо, 1975; Одум, 1975; Павлов, 1979, и др.), т. е. воздействие факторов на рыб анализировали, согласно их иерархии (рис. 3), от первичных периодических факторов (свет, температура) к вторичным (скорость потока, колебания уровня воды) и далее к биотическим (трофический фактор, конкуренты, хищники) несмотря на то, что поток воды – основной фактор, определяющий поведение рыб в реке.

Во-вторых, учитывая, что поведенческая адаптационная система животных рыб теснейшим образом связана с другими адаптационными системами – морфологической, физиологической и биохимией обмена (Никольский, 1974а; Мантейфель, 1980, 1987; Мак-Фарленд, 1988, и др.), исходя из диалектического единства формы и функции, единства организмов вида и среды, „для того чтобы достаточно хорошо понять особенности поведения животных, необходимо знать его общую биологию, физиологию, экологические особенности и морфологию” (Мантейфель, 1987, с. 3). Д. С. Павлов (1979) также отмечает, что изучение поведения рыб в потоке воды связано не только с экологией, но и с другими научными дисциплинами – физиологией, морфологией, зоогеографией и т. д., поэтому этим вопросам в работе также следует уделять внимание. Г. В. Никольский (1953), исследуя основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны, приходит к выводу, что скорость течения в значительной степени определяет не только характер распределения, но и морфологию рыб. Веб (Webb, 1984а, 1984б) приводит сведения о тесной связи между формой тела, развитием плавников и типом плавания у рыб с различной экологией, и таких примеров можно привести очень много.

В связи с этим при анализе поведенческих адаптаций молоди лососевых к речным условиям в начале каждой из четырех глав (главы 3–6), мы решили дать характеристику морфологических и физиологических особенностей исследуемых нами рыб.

3.1. Морфологическая и физиологическая характеристика смолтов

Известно, что у рыб в процессе естественного отбора выработался целый ряд морфологических приспособлений к обитанию в той или иной водной среде (Никольский, 1974а). Так, если пелагические рыбы

Рис. 3. Последовательность анализа абиотических (А) и биотических (Б) факторов речной среды обитания, воздействующих на молодь лососевых рыб.

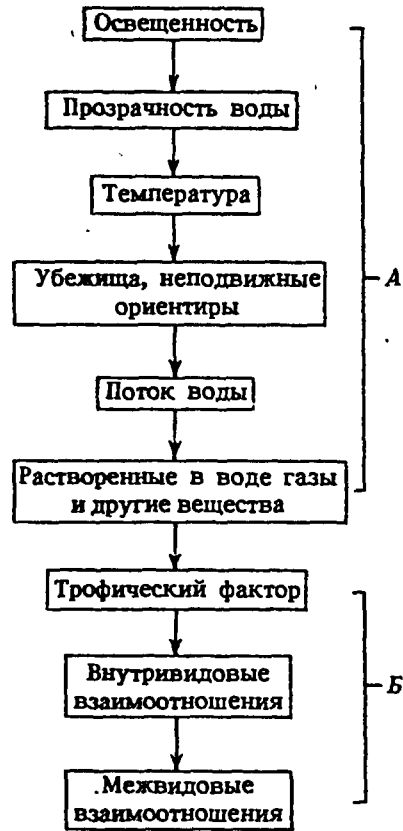
имеют прогонистое тело с серебристой окраской, то донные рыбы при совершенно разных формах тела нередко обладают покровительственной окраской, аналогичной цветовой гамме дна водоема.

Покровительственная так называемая „пестряточная“ окраска характерна и для многих видов молоди лососевых, длительное время обитающих в речных условиях (см. главы 4.1, 5.1). Совершенно иные морфологические особенности, в том числе и окраску тела, имеют мальки горбуши, которые по своим экстерьерным характеристикам можно отнести к типичным „смолтам“, т. е. рыбам, для которых характерно мигрирующее состояние, а не оседлый образ жизни. Так, например, К. Д. Зуева (1965) пришла к выводу, что у горбуши процесс смолтификации наступает при отсутствии стадии „пестрятка“.

Ее исследования показали, что если у кеты и семги в начале развития скопления пигментных клеток вдоль боковой линии приводят в дальнейшем к формированию „пестряточной“ окраски, то у горбуши дальнейшее развитие меланинового слоя прекращается в связи с ранним посеребрением тела.

По-видимому, не только слабое развитие парных плавников, но и наличие у части скатывающейся молоди горбуши и кеты желточного мешка явно не способствуют успешному противостоянию рыбками потоку воды. Так, Н. М. Кинас (1988) в период покатной миграции горбуши в р. Утка (западное побережье Камчатки) выделяет три группы: молодь горбуши с желточным мешком больше 3% (от массы тела), молодь горбуши с желточным мешком меньше 3% и молодь горбуши без желточного мешка. К. А. Кашкин с соавторами (1988) молодь кеты, скатывающуюся в конце июня из р. Барашевка (Южное Приморье), объединяет в три размерные группы, одна из которых имеет размеры всего 31–40 мм.

К концу пребывания в нерестовых гнездах личинки кеты и горбуши, выйдя из грунта, поднимаются к поверхности воды, заглатывают пузырьки воздуха, заполняющего плавательный пузырь и приобретают способность устойчивого поведения в толще воды (Смирнов, 1975). Причем, как показали эксперименты В. Е. Каевой (1988), дикая молодь горбуши мгновенно ориентируется в потоке и с видимой



легкостью противостоит течению, хорошо реагирует на испуг, в гидродинамическом лотке при скорости течения 0.369 м/с горбуша может противостоять потоку в среднем 42.3 мин.

Иными словами, несмотря на то что после выхода из нерестовых гнезд молодь горбуши практически сразу начинает скатываться по реке, сеголетки обладают определенной плавательной способностью, позволяющей им в достаточной мере ориентироваться в потоке воды во время ската. „Некомфортность” речной среды обитания и предпочтение морской среды, скорее всего, вызваны физиологическими особенностями молоди горбуши, которая, обитая еще в нерестовых буграх, по состоянию щитовидной железы уже находится на стадии смолтификации (Зуева, 1965). Имеются сведения, что у различных видов лососевых этот процесс формирования осморегуляторной функции протекает за различный период времени (Баранникова, 1975; Краюшкина, 1983). Если у атлантического лосося наиболее эффективной осморегуляторная система становится у смолтов в возрасте как минимум года, то у смолтов горбуши значительно раньше — уже у скатывающихся сеголеток (Штерман, 1976). Таким образом, лососевым, молодь которых развивается в пресноводных условиях достаточно короткий период, также свойствен процесс смолтификации (Краюшкина, 1988). Как мы увидим далее, есть лососевые рыбы, молодь которых в возрасте до одного года не способна выжить при прямом переводе из пресноводной воды в морскую.

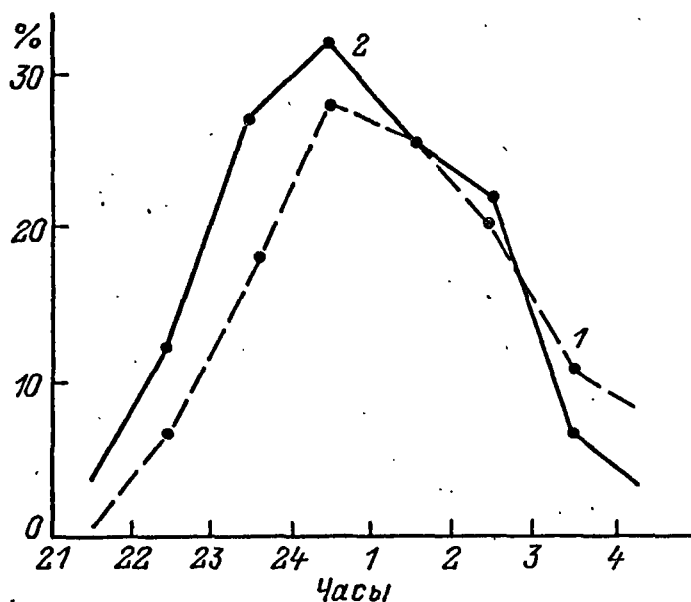
3.2. Поведенческие адаптации молоди к речным условиям

Освещенность. Хорошо известно, что свет является одним из основных экологических факторов, оказывающих на рыб как прямое, так и косвенное воздействие (Никольский, 1974а; Павлов, 1979; Гирса, 1981, и др.). Влияя на многие физиологические процессы, протекающие в организме животного, свет регулирует такие биологические ритмы поведения, как суточный и сезонный (Дажо, 1975; Одум, 1975; Хайнд, 1975; Мантейфель, 1980, 1987; Мак-Фарленд, 1988). Поведенческие реакции в системе триотрофа также во многом определяются интенсивностью и продолжительностью солнечной радиации (Мантейфель, 1980).

Относительно смолтов горбуши и кеты о влиянии освещенности на поведенческие реакции рыб в речных условиях в научной литературе имеются следующие сведения. Анализ литературы показал, что в большинстве случаев для мигрирующей молоди горбуши и кеты характерна четкая суточная ритмика — максимальный скат рыб с нерестилищ наблюдается в ночные часы (рис. 4). Наиболее ярко она проявляется в небольших реках полугорного типа или в верховьях крупных рек, где ночью молодь скатывается, а днем укрывается на дне реки среди гальки (Ноар, 1956; Али, Ноар, 1959; Есаулов, Федотова, 1963; Воловик,

Рис. 4. Суточный ритм ската мальков горбуши в р. Улике (Приморский край) (по: Пушкарева, 1967).

1 — 1963 г.; 2 — 1964 г.



1967; Пушкарев, 1967; Тагмазьян, 1972а, 1972б; Смирнов, 1975; Чупахин, 1975; Шершнев, Жульков, 1979; Волобуев, 1984; Гриценко и др., 1987). Причем чем темнее ночь, тем больше скатывается молоди, тем выше улов ловушкой; при ярком

лунном свете интенсивность миграции снижается (Воловик, 1967; Тагмазьян, 1972а; Смирнов, 1975; Штундюк, 1982; Гриценко и др., 1987; Кашкин и др., 1988).

Так, например, максимум ската горбуши в р. Улике (Приморье) приходится на период времени между 23 и 2 ч ночи (Пушкарева, 1967); аналогичный суточный ритм молоди горбуши в реках Оле и Курилке (Южные Курилы) наблюдал В. М. Чупахин (1975); по данным В. В. Волобуева (1984), в течение суток наибольшее количество молоди кеты в бассейн р. Тауй (Североохотоморское побережье) скатывается в темное время с 0 до 3 ч ночи. З. И. Тагмазьян (1972а, 1972б) определил, что молодь горбуши скатывается в полной темноте, и лишь незначительная часть попадает под слабое освещение в начале и конце ската, обычно скат прекращается при освещенности речного дна 0.4 лк и выше.

Наблюдается миграция молоди горбуши и кеты и в дневное время, но это происходит в основном в крупных реках, особенно при мутной воде (Есаулов, Федотова, 1963; Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987). Например, в отличие от нерестовых притоков, где скат проходит в темное время суток, основная масса молоди в русле Амура и эстуарии мигрирует днем (Рослый, 1974). И. П. Есаулов и Л. Н. Федотова (1963) отмечают следующие особенности ската горбуши в реках Сахалина: если в небольших реках горного типа с чистой прозрачной водой и небольшими глубинами молодь скатывается ночью с пиком в 23–24 ч, то в крупных, мутных реках круглосуточно с пиком в светлые часы. С. П. Воловик (1967) установил четкую корреляцию между прозрачностью воды и интенсивностью ската молоди горбуши — чем меньше прозрачность воды, тем больше находится в потоке покатной молоди в дневное время. В пасмурные дни скат днем также увеличивается (Волобуев, 1984); в нерестовых реках, вода которых постоянно имеет низкую прозрачность, скат происходит как днем, так и ночью (Воловик, 1967).

Однако не во всех случаях наблюдается такая четкая картина

динамики ската молоди горбуши и кеты в дальневосточных реках. Не всегда при анализе научной литературы нам удалось установить причины ритмики миграции рыб из реки. Так, например, мы не нашли объяснения, почему, по данным А. П. Шершнева и А. И. Жулькова (1979), если в начальный период скат молоди горбуши в небольшой р. Приторной на Сахалине приходился на первую половину ночи, то в дальнейшем он смещался к утренним часам. Почему наиболее интенсивный скат молоди кеты в р. Нарва в Южном Приморье в мае 1981 г. наблюдался не только ночью, а с 18 до 20 часов и с 24 до 06 часов, а в 1983 г. — в дневное время (Микулич, Гавренков, 1986), объяснений у авторов мы не нашли. О. В. Василенко-Лукина (1962), установив на р. Улике (Приморье) серию ловушек в 4 км от ее устья, обнаружила, что особенностью данной реки является то, что скат молоди горбуши происходит днем — причины данного явления в статье не объяснялись. Не совсем понятные объяснения суточной динамики ската молоди кеты в реках южного Приморья представлены в тезисах доклада К. А. Кашкина с соавторами (1988), где отмечается, что в этих реках скат может проходить как в темное, так и в светлое время, а на общую интенсивность ската большое влияние оказывают паводки и лунные фазы.

По-видимому, объяснить эти факты можно следующим образом. Известно, что по характеру покатные миграции рыб в реке могут быть пассивными, пассивно-активными и активными (Павлов и др., 1981), где молодь рыб во время ската, в зависимости от ее размеров, развития и физиологического состояния, ведет себя в потоке воды неодинаковым образом. Эти выводы имеют непосредственное отношение и к покатной молоди лососевых рыб. Так, например, анализируя сведения Н. М. Кинаса (1988) о гетерогенном характере молоди горбуши р. Утка (Камчатка) во время покатной миграции, можно предположить, что если полностью сформировавшиеся ее мальки будут сноситься потоком воды только в ночное время, то личинки, имеющие большой желточный мешок — из-за их слабого физического развития, — могут вовлекаться течением практически в любое время суток. Различные комбинации в соотношении численности этих двух (физиологически разных в своем развитии) групп рыб могут дать любую картину суточной динамики ската молоди горбуши — от четкой суточной ритмики с ночным пиком (если в скате преобладают полностью сформировавшиеся мальки) и до равномерного ночного и дневного ската (для личинок горбуши с большим желточным мешком). Необходимо также помнить, что и другие абиотические факторы речной среды обитания, как мы увидим далее, влияют на суточную ритмику ската молоди горбуши и кеты. Например, в дни с повышенным уровнем воды в реке при усилении размыва грунта возрастает интенсивность ската молоди горбуши в дневное время суток (Воловик, 1967).

Объяснению механизма влияния освещенности на поведенческие реакции молоди горбуши в речных условиях способствуют эксперименты, выполненные рядом исследователей в лабораторных условиях.

Годин и Гаи (Godin, Guy, 1980), исследуя в аквариуме с помощью видеотехники двигательную активность и вертикальное распределение личинок и мальков горбуши, установили, что в процессе выклева у личинок отрицательная фотореакция заменяется на положительную, и с этого времени мальки как днем, так и ночью предпочитают подниматься к верхним горизонтам воды, где большая освещенность. На основании экспериментов по влиянию освещенности на миграционное поведение молоди горбуши и физиологию рыб (исследовали ретину глаз) Эли и Хор (Ali, Hoar, 1959) пришли к выводу, что независимо от характера ската, где молодь либо просто пассивно сносится течением, либо активно мигрирует вниз по реке, у рыб явно нарушается зрительный контакт с окружающей средой, поэтому они предпочитают в темноте подниматься в верхние горизонты, где большая освещенность. Д. С. Павлов (1970а, 1979 и др.) в серии экспериментов установил, что в случае большой мутности воды оптомоторная реакция у рыб отсутствует в связи с малой дальностью видения.

Суммируя эти сведения, можно сделать вывод, что освещенность влияет на поведение в реке молоди лососевых рыб с коротким речным периодом жизни следующим образом. После выхода из нерестовых гнезд при высокой освещенности в дневные часы мальки, обладая достаточно хорошими плавательными способностями, оптомоторной и реореакцией, все же имеют шансы укрыться на нерестилищах среди камней, поэтому скат в дневное время обычно отсутствует. Ночью зрительный контакт с окружающей средой резко уменьшается или полностью прекращается, и в результате мальки горбуши легко „выбиваются” пульсирующим потоком воды и сносятся течением вниз по реке. Положительная фотореакция и стремление молоди при снижении освещенности перемещаться в более верхние слои воды также, по видимому, способствуют вовлечению молоди в миграционное состояние. Во время миграции в крупных реках (обычно с мутной водой и большими глубинами) из-за нарушения оптомоторной реакции скат молоди проходит практически круглые сутки, а положительная фотореакция мальков способствует скату рыб в верхних горизонтах воды.

Таким образом, полученные результаты легко интерпретировать, если предположить, что поведенческие реакции молоди горбуши и кеты на освещенность носят достаточно четкий и не сложный характер — уменьшение освещенности вызывает массовый скат рыб по реке.

Температура. Если освещенность непосредственно определяет поведение рыб, то температура, как и у всех пойкилотермных животных, в первую очередь влияет на обменные процессы, протекающие в организме рыб (Строганов, 1962), а через них и на поведенческие реакции (Никольский, 1974а), в том числе и на реореакцию (Павлов, 1979).

Если базироваться на имеющихся в нашем распоряжении данных, то в отношении влияния температуры на поведенческие реакции молоди горбуши и кеты можно сказать следующее. Во-первых, установлено, что температурный режим лососевых рек определяет скорость

эмбрионального развития лососевых в нерестовых буграх и, как следствие, неравномерности и большие различия в выходе личинок из бугров (Смирнов, 1975). Так, например, поздний нерест кеты в реках может вызвать продолжительный выход личинок из нерестовых бугров, о чем свидетельствует наличие у части молоди желточного мешка даже в сентябре (Штундюк, 1987), причем не исключено, что инкубация икры происходит также под воздействием холодных вод подруслового потока (Волобуев, 1984). Естественно, что поведенческие адаптации молоди горбуши и кеты, поздно выклюнувшейся и вышедшей из нерестовых гнезд, будут отличаться (см. раздел 3.3) от нормально развивающейся молоди.

Совокупность приведенных вышеупомянутых данных говорит о том, что катадромная миграция молоди лососевых с коротким речным периодом жизни происходит ранней весной и заканчивается в начале лета (Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987, и др.). Так, в реках Южного Приморья скат молоди кеты продолжается с середины марта при температуре воды 0 °С и до конца июня при +19 °С, наибольшей интенсивности скат достигает при 5–8 °С (Кашкин и др., 1988). На Сахалине скат горбуши начинается при температуре воды 1–2 °С, пик его отмечен при 10–11 °С, после чего скат быстро завершается (Гриценко и др., 1987). М. С. Камышная (1974), исследуя динамику ската молоди горбуши, акклиматизируемой в Заполярье, отмечает, что личинки горбуши выходят из бугров вскоре после вскрытия реки; при повышении температуры до 7 °С количество горбушат в реке резко возросло, а наиболее массовый скат отмечен при температуре 9–11 °С.

Анализируя зависимость интенсивности ската молоди горбуши от температурных условий, С. П. Воловик (1967) приходит к выводу, что „за все годы наблюдений в сахалинских реках четко проследить эту зависимость не удалось”. И все же, по-видимому, более справедливы выводы О. Ф. Гриценко с соавторами (1987) о том, что интенсивность ската горбуши четко определяется температурой – „практически каждое повышение или понижение температуры сопровождается увеличением или уменьшением количества мигрантов” (рис. 5).

К сожалению, кроме этих сведений общего характера о влиянии температуры на картину ската молоди горбуши мы не нашли экспериментальных данных о поведении молоди кеты и горбуши в потоке воды при разных температурных режимах. И здесь вполне справедливо привести замечание Д. С. Павлова (1979, с. 101) о том, что „общеизвестен факт тесной связи общей активности рыб как животных холоднокровных с температурой. Однако ее влияние на ориентацию в потоке ранее практически никем не исследовалось”.

Суммируя данные о морфологических и физиологических особенностях молоди горбуши и кеты, а также сведения о характере суточной покатной миграции рыб, мы приходим к следующей схеме поведенческих реакций рыб на увеличение температуры окружающей среды. Если днем, за счет повышения физической выносливости рыб, у молоди горбуши появляется больше возможностей противостоять

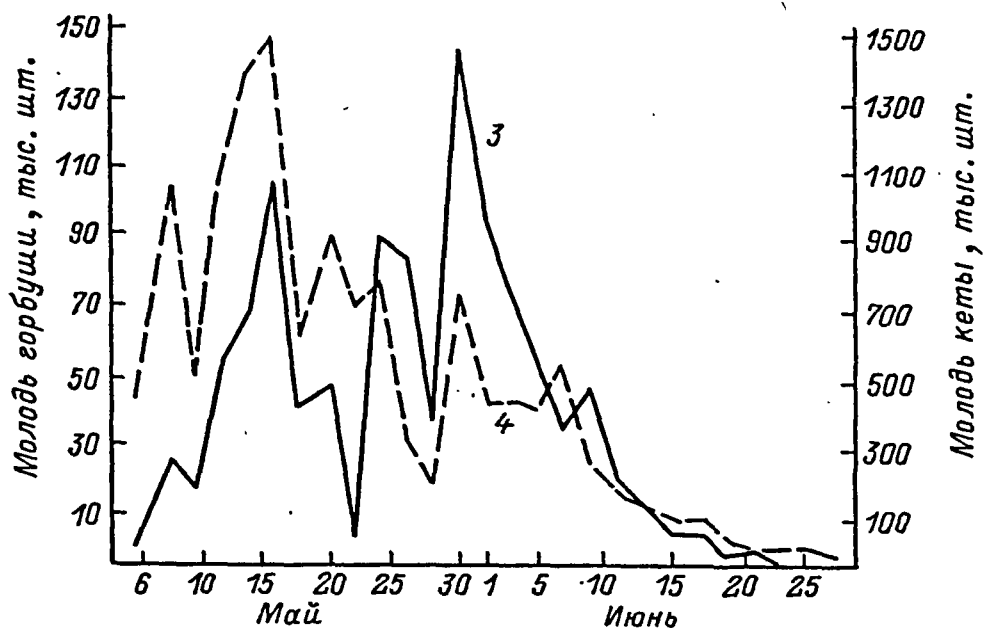
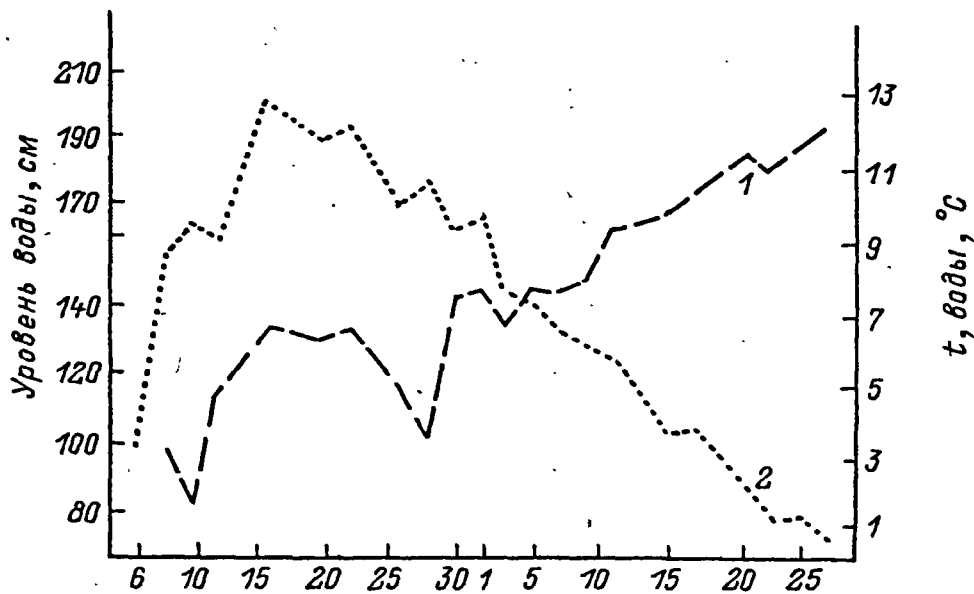


Рис. 5. Скот молоди горбуши и кеты в р. Тымь (о-в Сахалин) (по: Гриценко и др., 1987).

1 — температура воды, °C; 2 — уровень воды, см; 3 — молодь горбуши, тыс. шт.; 4 — молодь кеты, тыс. шт.

потоку воды и укрываться на нерестилищах среди камней, то в ночные часы увеличение подвижности („беспокойства”) рыб будет, наоборот, способствовать активному вовлечению молоди в поток воды. В целом же, по-видимому, без большой натяжки можно утверждать, что для смолтов горбуши и кеты, предпочитающих морскую среду пресноводной, увеличение температуры воды способствует не только смолтификации, но и более активному миграционному поведению молоди.

во время ската, т. е. более активному поиску „комфортной” среды обитания.

Убежища, неподвижные ориентиры. Установлено, что убежища, укрытия для многих морских и пресноводных рыб – необходимый атрибут в их жизни, способствующий повышению выживаемости (Никольский, 1974а; Мантейфель, 1980, 1987; Мочек, 1987, и др.). Некоторые речные рыбы, обитая в потоке воды, также используют различного рода убежища, защищаясь от хищников и конкурентов, при этом проявляют агрессивное и территориальное поведение (Павлов, 1979).

Естественно, что в первые моменты речной жизни, связанные с выклевом и выходом личинок горбуши и кеты из нерестовых гнезд, для них характерна тесная привязанность к нерестилищам. Поэтому речной грунт (галька и гравий) служит надежным убежищем для молоди этих видов рыб, правда, в основном только в светлое время суток (Воловик, 1967; Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987), когда у рыб проявляется четкая оптомоторная реакция на зрительные ориентиры в потоке воды. В дальнейшем, во время покатной миграции, молодь горбуши, по-видимому, убежищ не имеет, так как обычно скатывается в толще воды, в верхних горизонтах.

Поток воды. В реках, берущих начало с гор, основным фактором, определяющим поведение и распределение рыб, является течение (Никольский, 1974а). Наиболее интересная этологическая адаптация речных рыб заключается в том, что они имеют врожденный характер ориентированно двигаться против течения, т. е. обладают так называемой реореакцией. Эта реореакция свойственна большинству речных рыб, в том числе (как мы увидим далее) и молоди лососевых рыб, и все другие поведенческие реакции разворачиваются на фоне и с участием именно этой специфической реакции (Павлов, 1986), которая поэтому имеет не частное значение, а отражает суть поведенческих адаптаций рыб к потоку воды (Павлов, 1979).

Воздействие потока воды на молодь лососевых рыб прослеживается в течение всего речного периода жизни – от выхода личинок из бугров и до ската смолтов в море. С одной стороны, поток воды является „агрессивным” фактором (вынуждает рыб затрачивать энергию на сопротивление ему и на стабилизацию местоположения), с другой – оказывает положительное влияние (поставляет пищу, уменьшает число хищников и конкурентов и служит своеобразным „транспортным средством” доставки рыб к морю).

На разных этапах развития рыб влияние потока неоднозначно, а следовательно, и поведенческие реакции рыб, имеющих короткий или длительный период речной жизни, формируются по-разному (см. главы 3–5). Естественно предположить, что молодь горбуши и кеты в большей степени, чем другие лососевые, подвержена воздействию течения и имеет наименее эффективную поведенческую адаптационную систему по отношению к потоку воды. Исследования ската молоди горбуши и кеты в реках Дальнего Востока убедительно свидетельствуют о том, что стимулирующим фактором, определяющим

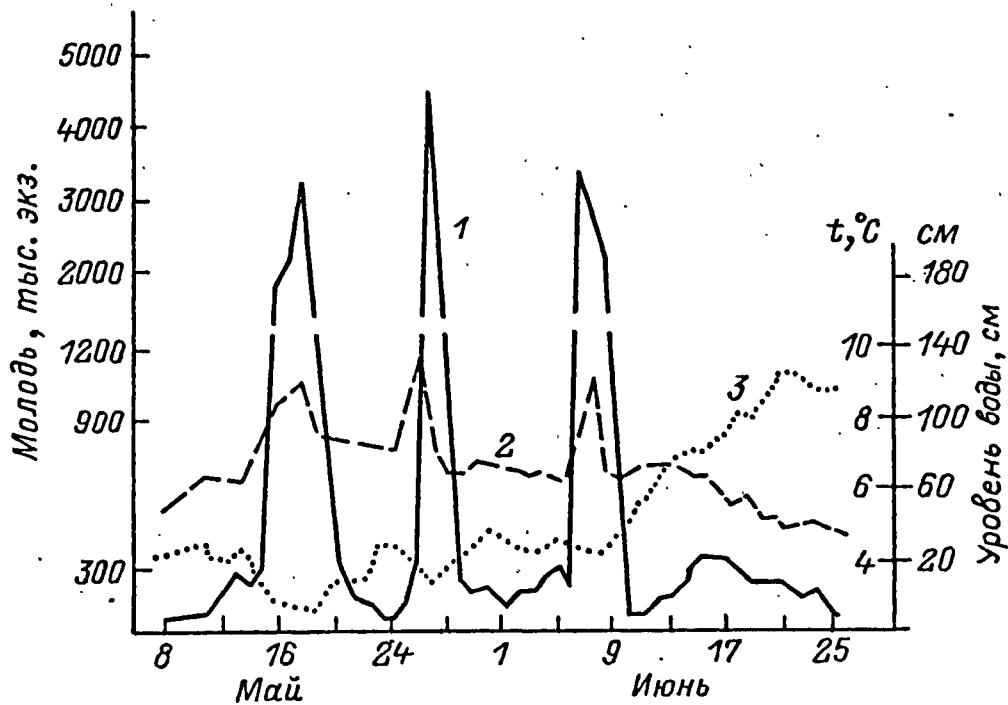


Рис. 6. Динамика ската молоди горбуши (1) из р. Курилки и колебания уровня воды (2) и температуры (3) в период ската (по: Чупахин, 1975).

миграционное поведение рыб, являются подъем уровня воды (рис. 6) и увеличение скорости течения (Воловик, 1967; Пушкарева, 1967; Смирнов, 1975; Чупахин, 1975; Волобуев, 1984; Гриценко и др., 1987; Тиллер, Введенская, 1988).

Обычно начало ската молоди горбуши и кеты совпадает с наступлением весеннего паводка, причем в условиях аномально высоких паводков происходят размыв и смещение верхнего слоя грунта на нерестилищах и скат физиологически неподготовленных к скату личинок с нерассосавшимся желточным мешком (Пушкарева, 1967; Чупахин, 1975). Так, скат молоди кеты в р. Ола (Тауйская губа) в 1978 г. в условиях необычайно высокого паводка привел к выносу в эстуарий около 10 % личинок кеты с нерассосавшимся желточным мешком (Фроленко, 1983). Во время высокого паводка на р. Курилке 10–12 мая 1970 г. В. М. Чупахиным (1975) было учтено 54 % молоди горбуши с желточным мешком, составляющим в среднем 35 % массы тела малька. С другой стороны, как показали исследования Ю. В. Штундюка (1982), у молоди кеты из р. Анадырь при низком уровне воды проявляется замедленный скат.

Известно, что горбуша нерестится на участках реки с наибольшей скоростью течения — иногда свыше 1 м/с, поэтому у личинок горбуши достаточно много шансов перейти в миграционное состояние после выхода из нерестовых гнезд, расположенных, как правило, на перекатах и фарватерной части реки на плесах, где течение не менее 0.7 м/с (Соин, 1953). Вовлекаясь в поток воды, мальки горбуши обычно придерживаются в основном верхнего слоя воды с наибольшей скоростью

течения в местах с большей глубиной (Воловик, 1967; Пушкарева, 1967; Гриценко и др., 1987), причем, как показали исследования ряда авторов, и при высоком, и при низком уровне воды в реке, скорость, с которой скатывается молодь горбуши, оказалась равной средней скорости течения реки (Тагмазьян, 1972а; Гриценко и др., 1987). З. И. Тагмазьян (1972а, с. 122) приводит следующие слова: „... такой способ миграции молоди горбуши, на наш взгляд, выработался в процессе эволюции, как наиболее экономичный с точки зрения затраты энергии на передвижение в водной среде. Действительно, если бы скорость движения молоди была бы больше или меньше скорости потока, возникла бы необходимость затраты дополнительной энергии на преодоление сопротивления воды, а миграционный путь может иметь значительную протяженность (на Сахалине до 300 км)”.

И все же мы не совсем согласны с точкой зрения З. И. Тагмазьяна о полной пассивности ската молоди горбуши, полностью зависящего от скорости течения. Так, согласно исследованиям С. П. Воловика (1967), мальки горбуши скатываются в реке активно, так как ориентируются относительно потока воды и реагируют на встречные препятствия, в дневное время суток прячутся среди гальки, коряг и других укрытий. Ю. С. Рослый (1974) при помощи мечения молоди кеты витальным красителем установил, что скорость ската рыб в русле Амура может составлять от 69.4 до 127.2 км в сутки, и если одна часть молоди активно движется в потоке, то другая скатывается медленнее, так как откочевывает в ночное время к берегам. По наблюдениям работников Тепловского рыбоводного завода, скат молоди амурской кеты также происходит медленно (Дисслер, 1954); так, путь в 1 км по протоке, соединяющей теплое озеро с р. Бирой, отдельные стайки проходят за несколько дней.

Согласно исследованиям Д. С. Павлова, по характеру передвижений рыб „формы покатных миграций могут быть различными: пассивные — снос рыб течением в неориентированном по отношению к потоку воды состоянии; активные — активные движения вниз по потоку; активно-пассивные — когда рыбы ориентированы головой против течения и, слабо сопротивляясь ему, сносятся потоком” (Павлов и др., 1981, с. 3). В соответствии с вышеупомянутыми представлениями приведенные нами материалы дают основание утверждать, что для молоди лососевых с коротким речным периодом жизни в реке характерна активно-пассивная форма покатных миграций, причем пассивный снос свойствен в большей степени части молоди, сносимой весенними паводками и физиологически не подготовленной к миграциям, а более активные миграции наблюдаются у сформировавшихся смолтов горбуши и кеты. Поток воды, наряду с освещенностью, является одним из основных абиотических факторов речной среды обитания — определяющим поведение рыб в реке и вызывающим их скат.

Растворенные в воде газы и другие вещества. В естественном состоянии лососевые нерестовые реки в эстетическом отношении представляют собой одни из самых красивых и живописных мест на земном

шаре. Вода в реках прозрачная и чистая, образует потоки, буруны, всевозможные течения и протекает с непрекращающимся гулом либо среди нагромождений валунов и крупных камней, либо формирует плавные перекаты на участках с речным дном, состоящим из гальки и гравия.

Благодаря небольшой глубине, значительному поверхностному контакту воды с воздухом, постоянному турбулентному движению и перемешиванию слоев лососевые и форелевые нерестовые реки обильно снабжены кислородом, содержание которого в реке можно считать практически неизменным фактором (Одум, 1975, и др.). С другой стороны, реофильные рыбы, в том числе и молодь лососевых, являясь оксифильными и обладающими узким диапазоном толерантности к кислороду, крайне восприимчивы к любым типам органических загрязнений, резко уменьшающих содержание кислорода. Поэтому даже незначительное понижение концентрации кислорода вызывает стресс у рыб и их последующую гибель от асфиксии. Так, например, С. Г. Соин (1953) отмечает, что если молодь кеты может довольно часто обитать в отшнуровавшихся мелких водоемах с низким содержанием кислорода, то молодь горбуши там быстро погибает.

Можно привести множество примеров гибели молоди лососевых в результате хозяйственной деятельности человека, и в первую очередь загрязнения рек: лесная и сельскохозяйственная мелиорация, отвод в реки хозяйственно-бытовых и промышленных стоков и проч. Различные формы человеческой деятельности можно отнести к третьей группе факторов, к которым у животных отсутствуют адаптивные реакции, поэтому, не изменяя ни ареала, ни жизненного цикла, они, как правило, резко снижают численность популяций (Дажо, 1975). По-видимому, молодь лососевых не сможет также выработать поведенческие адаптивные реакции и на изменения pH водной среды. Известно, что в результате „кислотных дождей” некоторые лососевые реки, например в Швеции и Норвегии, стали практически стерильными.

На Дальнем Востоке уровень развития промышленности и хозяйственной деятельности человека не такой высокий, как в Европе, и поэтому в литературе встречается крайне мало сведений о гибели лососевых рыб из-за загрязнения нерестовых рек. Однако не исключено, что в будущем проблема по сохранению лососевых нерестовых рек, именно от такого рода деятельности человека, может возникнуть и в этом регионе (чего, естественно, мы не желаем).

Трофический фактор. Хорошо известно, что биомасса рыбного населения водоемов в очень большой степени зависит от обеспеченности популяции рыб пищей (Никольский, 1974в). Однако кормовая база рыб — это сложное биологическое явление, в котором потребитель и пища связаны сложной системой отношений (Никольский, 1974б) так называемой системой триотрофа (Мантейфель, 1980).

После выхода из нерестовых гнезд, распределения рыб в районе нерестилищ и во время ската молодь горбуши и кеты начинает питаться внешним кормом, в основном мелкими беспозвоночными: планк-

тонными ракообразными, личинками хирономид, поделок, веснянок, а также имаго различных двукрылых. В одних случаях у рыб обнаружен большой процент пустых желудочно-кишечных трактов (Леванидов, Леванидова, 1957) и низкие индексы наполнения (Фроленко, 1970); в других, наоборот, молодь во время ската интенсивно питалась (Камышная, 1974; Рослый, 1974, 1975; Микулич, Гавренков, 1986). Так, например, после выхода из гнезд предпокатная молодь кеты в бассейне р. Тауй (Североохотоморское побережье) интенсивно питалась — средние индексы наполнения составляли 223–356 ‰, а максимальный — 688 ‰ (Волобуев, 1984). Наши исследования питания мальков лососевых рыб, выловленных И. Н. Гринюком в бассейне р. Поной (Кольский п-ов), показали, что сеголетки-покатники горбуши питались главным образом бентическими насекомыми, а индексы наполнения были достаточно высокие, в среднем 406 ‰ (Гринюк, Шустов, 1977).

Несмотря на то что в некоторых случаях пищевые отношения между дикой молодью лососевых в нерестовых реках могут быть сложными и напряженными (Леванидова, 1964), а объем пищевой конкуренции, вычисленный по методу А. А. Шорыгина (1952), может быть весьма высоким (Кохменко, 1964), нам кажется, что можно сделать вывод, что сам по себе трофический фактор, т. е. возможность рыб питаться в речных условиях, навряд ли является причиной покатной миграции молоди горбуши и кеты, которые за сравнительно короткий срок обычно покидают нерестовые реки, даже если интенсивность их питания достаточно высокая (например, как в реках Кольского п-ова).

Полученные результаты легко интерпретировать, если допустить, что одной из причин предпочитания миграционного состояния оседлому образу жизни, свойственному, например, сеголеткам-пестряткам атлантического лосося, кижуча, ручьевой форели и другим рыбам (см. разделы 4.2 и 5.2), является отсутствие у молоди горбуши и кеты адаптационного пищевого поведения, характерного для речных рыб, длительное время обитающих на порогах и перекатах лососевых рек в условиях постоянного воздействия потока воды.

Мы уже упоминали о том, что рыбы, живущие в реках на стремни-нах и перекатах, питаются не столько организмами, обитающими на субстрате (зообентосом), сколько так называемым дрифтом донных беспозвоночных, так как большинство донных организмов подвержено постоянному воздействию потока воды, в результате которого часть беспозвоночных вынуждена мигрировать в толще воды. Эта особенность донных беспозвоночных, служащих основным кормом речным рыбам, выработала у последних своеобразную пищевую поведенческую адаптацию, заключающуюся в том, что речные рыбы предпочитают не совершать кормовые миграции в поисках пищи (как в стоячих водоемах — озерах, прудах, морях), а, наоборот, ожидать сносимый потоком корм.

Именно такое пищевое поведение характерно для молоди лососевых с длительным речным периодом жизни в реке или для молоди

жилых речных форм лососевых рыб. Обычно пищевое поведение этих рыб стереотипно. Благодаря своеобразным морфологическим и физиологическим адаптациям к речным условиям они свободно держатся в зоне своей излюбленной позиции и с нее совершают частые стремительные броски в толщу и к поверхности воды за сносимыми беспозвоночными. Причем эти морфологические, физиологические и поведенческие адаптации позволяют дикой молодежи лососевых при минимальных затратах энергии эффективно питаться в условиях постоянного воздействия потока воды. Именно оптимальное пищедобывательное поведение, направленное на максимизацию энергетической рентабельности, которое обеспечивает животному получение наибольшего количества энергии на единицу энергии, затраченной на добывание пищи, — одно из характерных явлений экологической адаптации и результат эволюции (Мак-Фарленд, 1988). По-видимому, иное и не такое „экономное” и совершенное, пищевое поведение характерно для смолтов горбуши и кеты. Не обладая достаточно надежным набором морфологических и физиологических особенностей, свойственных типично речным рыбам, горбуша и кета во время питания на потоке расходуют значительно больше энергии, чем ее получают с кормом. Так, например, как мы выяснили, такое же „неэкономное” поведение характерно для заводской молодежи лососевых, выпущенных в реки (см. раздел 6.2). В результате рыбы, не обладая достаточными силами и энергией на противодействие потоку воды, вынуждены скатываться и вести поиск более пригодных в кормовом отношении участков.

Внутривидовые взаимоотношения. Характер внутривидовых взаимосвязей вырабатывается у животных, в том числе у рыб, в процессе видообразования и направлен на обеспечение существования вида в тех условиях, в которых он возник и живет (Никольский, 1974в), причем особое значение поведенческая адаптационная система приобретает при биотических взаимоотношениях, при взаимодействиях животных друг с другом, которые отличаются повышенной сложностью и изменчивостью (Мантейфель, 1980).

Как известно, все или почти все мигрирующие виды рыб во время миграций объединяются в стаи, многообразное биологическое значение которых заключается прежде всего в их защите от врагов, а также в облегчении поиска и нахождения миграционных путей. Такая общественная или групповая жизнь представляет собой одну из адаптаций животных на надорганизменном уровне (Мантейфель, Радаков, 1960; Радаков, 1972; Никольский, 1974в; Павлов, 1979; Мантейфель, 1980, 1987).

Для молодежи горбуши и кеты также установлено, что эти рыбы во время покатной миграции образуют стаи (Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987). Так, например, наблюдения В. В. Волобуева (1984) показали, что молодь кеты в бассейне р. Тауй (Североохотоморское побережье) после выхода из грунта держится на мелководных участках нерестилищ и образует стаи, занимающие площадь около 1.5–2.5 м². В р. Утка (Камчатка) — типичном нерестовом водоеме горбушачьего типа — в неко-

торые годы на нерест заходит несколько млн производителей, а плотность стай молоди горбуши во время катадромной миграции составляет нередко выше $200 \text{ экз./м}^3 \cdot 100$ (Добрынина и др., 1988). Во время ската молоди горбуши в реках Заполярья после выхода из бугров личинки образуют стайки численностью 3–11 особей, а с повышением температуры их количество возрастает до 50–80 особей (Камышная, 1974). Численность мальков кеты на нерестилищах может достигать 250 экз./м^2 (Леванидова, 1964).

По-видимому, именно неспособность молоди горбуши и кеты постоянно противостоять потоку воды и поэтому чувствовать себя достаточно „комфортно” на нерестилищах после выхода из нерестовых гнезд приводит к формированию у рыб стайного и миграционного поведения, так как для более приспособленных видов лососевых к речным условиям, как мы увидим далее, характерно диаметрально противоположное поведение – агрессивность и защита индивидуальных территорий (главы 4 и 5). Тем не менее направленное ориентирование рыб в потоке воды и образование стай во время покатных миграций, а не одиночное и хаотичное движение, безусловно являются показателем определенных поведенческих адаптаций молоди горбуши и кеты к речным условиям – условиям, явно не достаточно „комфортным” для этих видов рыб.

Межвидовые взаимоотношения. Согласно точке зрения Б. П. Мантейфеля (1980, с. 20), „совершенно очевидно, что внутри- и межвидовые отношения в природе обычно теснейшим образом связаны между собой, и, рассматривая их порознь, не следует забывать об этой связи ... Без этого останется неясной адаптивная сущность наблюдаемых закономерностей поведения”.

Естественно ожидать, что если во время пассивно-активного ската у молоди лососевых с коротким речным периодом жизни выработались некоторые поведенческие адаптации на поток воды (ориентирование, стайное поведение), то, по-видимому, должны быть поведенческие реакции и на присутствие хищников и конкурентов. По этому вопросу в научной литературе имеются следующие сведения.

Обеспеченность пищей популяций рыб лучше всего оценивать по состоянию самих рыб: их росту, упитанности, жирности, разнокачественности особей в популяции и другим показателям (Никольский, 1974б). К сожалению, нам не удалось найти надежных сведений и дать ответ на то, как конкуренция за пищу и пространство влияет на молодь горбуши и кеты; какие поведенческие реакции проявляют эти виды рыб по отношению к другим рыбам. Сведения о том, что коэффициенты трофического сходства у молоди лососевых (сима, мальма, кета, горбуша) и других жилых рыб (сиг, ленок, хариус, красноперка) в притоках Амура довольно высокие (Кохменко, 1964), а степень сходства питания гольяна и амурской кеты составляет 53% по весу (Байкова, 1954), по-видимому, не дают ответа. Можно только предположить, что при высокой численности конкурентов обеспеченность пищей молоди кеты и горбуши будет снижаться, что в свою очередь

должно усиливать стремление рыб к поиску более пригодных мест обитания (Канидьев, Жуйкова, 1971).

Независимо от того, считать ли покатную миграцию горбуши и кеты в ночное время активным процессом или пассивным сносом, в любом случае – это приспособление, повышающее выживаемость рыб, так как в темные часы при низкой освещенности молодь менее заметна для хищников. В годы с продолжительным паводком и повышенной мутностью воды доля молоди тихоокеанских лососей в пищевом спектре хищников также снижается, а увеличивается значение в питании бентоса (Волобуев, Кузицин, 1988). Из литературы известно, что молодь горбуши и кеты уничтожают многие хищные рыбы – хариус, голец и кумжа (Волобуев, Кузицин, 1988); кумжа, мальма и сима (Тагмазьян, 1972а); голец и кумжа (Василенко-Лукина, 1962); сима, голец и кумжа (Хоревин и др., 1981); молодь кижуча и голец (Сёмко, 1948); микижа, кумжа, корюшка, камбала и голец (Добрынина и др., 1988), а в реках Заполярья – щука (Камышная, Цепкин, 1973). Причем там, где скат рыб проходит днем, воздействие хищников на них довольно значительно (Василенко-Лукина, 1962). Так, например, в год обильного ската в дневное время суток среднее содержание молоди горбуши в желудках взрослого проходного арктического гольца р. Хайлюля (Камчатка) достигало 180 экз. (Тиллер, Введенская, 1988).

Исследования влияния обилия и размеров покатной молоди на степень их выедания рыбами показывают, что независимо от численности и размеров жертвы хищники предпочитают питаться более слабой в физиологическом отношении молодь – с большим количеством желточного мешка (Fresh, Schroder, 1987). Поэтому в наибольшей степени элиминации подвержена горбуша, скатывающаяся в период прохождения паводковых вод и физиологически не подготовленная к скату (личинки с желточным мешком) (Хоревин и др., 1981). Если сравнить смолтов горбуши и кеты, то, по-видимому, кета, имеющая более длительный период жизни в реке, обладает более четкими поведенческими реакциями на хищников по сравнению с горбушей, практически сразу скатывающейся в море и, весьма вероятно, не имеющей достаточно надежных поведенческих реакций к хищникам. Во всяком случае эксперименты в морских садках показали, что кижуч более успешно поедает именно молодь горбуши, даже в тех случаях, когда мальки кеты были меньше размеров и более многочисленны (Hargreaves, Le Brasseur, 1985).

Таким образом, приведенных примеров достаточно, чтобы убедиться, что у молоди этих видов рыб во время покатной миграции отсутствуют надежные поведенческие реакции на хищников. И все же выживанию рыб во время ската в море в наибольшей степени способствует такая поведенческая адаптация рыб, как миграция в ночные часы, независимо от того, активный это процесс или просто пассивный вынос молоди.

3.3. „Аномалии” в поведении молоди

В главе 1 „Методический подход к анализу материалов” мы подробно разбирали причины выделения некоторых особенностей поведения молоди лососевых в отдельные разделы под рубрикой „аномалии в поведении молоди. Главное, как мы считаем, такой подход позволил автору более четко понять механизмы поведения рыб в речных условиях.

При анализе поведения молоди проходных лососевых рыб, у которых процесс естественного отбора проходил в направлении сокращения речного периода жизни, теоретически можно допустить следующие „аномалии” в поведении:

– после выхода из нерестовых гнезд активное продвижение личинок и мальков вверх по реке с последующим длительным нагулом в речных или озерных условиях (ситуация 1);

– задержка молоди в реке в районе нерестилищ на более длительный срок, даже возможно с зимовкой (ситуация 2).

Первая ситуация, а именно активное продвижение личинок вверх по реке (что, например, свойственно молоди 2-й и 3-й экологическим группам), по-видимому, может быть реализована только лишь при наличии у молоди достаточно высоких физических возможностей, которые позволяют рыбам не только активно противостоять потоку, но и успешно продвигаться против течения.

Анализ научной литературы о поведении молоди горбуши и кеты убедительно показал, что ситуация 1 реально существовать в природе не может – во всех случаях личинки и мальки этих видов рыб не могут достаточно эффективно противостоять потоку воды, что в свою очередь говорит о том, что уровень морфологических, физиологических (хотя сама по себе плавательная способность рыб может быть высокая) и поведенческих адаптаций рыб к речным условиям у этой экологической группы проходных лососевых крайне низкий.

Вторая, теоретически допустимая нами ситуация со значительной задержкой смолтов горбуши и кеты в реке, по-видимому, возможна лишь при появлении каких-либо достаточно серьезных отклонений в естественной среде обитания рыб, например в аномально холодные годы, когда развитие личинок резко замедляется или, наоборот, вследствие каких-либо благоприятных факторов.

Приведенный материал показывает, что случаи задержки молоди лососевых с коротким речным периодом жизни в реке на длительный срок и даже на зимовку вполне реально встречаются в природе. Так, например, по наблюдениям Ю. В. Штундюка (1987), в р. Анадырь маловодная осень привела к обсыханию выходов из нерестилищ ключевых проток, и скат молоди кеты стал возможным только на следующий год со второй декады мая при подъеме уровня воды; крупные покатники кеты при этом отличались высокотелостью, серебристым оттенком покровов и не имели темных „мальковых” пятен. В. В. Волобуев (1984)

наблюдал задержку и зимовку молоди кеты в родных нерестовых водоемах в бассейне р. Тауй (Североохотоморское побережье), вызванные крайне поздним вылуплением и выходом личинок из бугров, не в феврале–марте, как обычно, а в мае. В результате осенний скат запоздавшей в развитии молоди, по-видимому, не проходил из-за ее физиологической неподготовленности (низкий уровень активизации Na^+ , K^+ , АТФазы жабр молоди) и отсутствия факторов, определяющих скат. Осенью и зимой стайки кеты от 5–10 до 50–100 экз. постоянно держались на незамерзающих участках ключевой притоки до конца марта и активно питались.

Интересно поведение молоди акклиматизированной горбуши в семужьих реках Заполярья (Бакштанский, 1970; Смирнов, Камышная, 1965; Камышная, 1967, 1974; Кузьмин, 1981, и др.), нерест которой в отдельные годы проходил довольно успешно. Исследования этих авторов показали, что молодь горбуши от естественного нереста, в отличие от мальков семги, расселявшихся в районе нерестилиц, практически сразу на мальковой стадии развития начинала скатываться стайками в несколько десятков экземпляров вниз по рекам, причем, как правило, скат проходил круглосуточно с небольшим усилением в ночные и утренние часы. Отличительной особенностью ската молоди горбуши в семужьих реках Заполярья от рек Дальнего Востока является его крайне замедленный характер – мальки медленно перемещаются вниз по реке, активно питаются как на плесах и заводях, так и на перекатах. Так, по данным О. Г. Кузьмина (1981), в р. Варзине в 1978 г. активный период ската молоди горбуши наблюдался более месяца. Задержка ската молоди горбуши в реках Заполярья, несомненно, в первую очередь вызвана высокой круглосуточной освещенностью (полярным днем) – мальки отлично ориентируются в потоке воды как днем, так и ночью. Не исключено также, что гидрологический режим семужьих и горбушачьих нерестовых рек также существенно различается. Если в родных нерестовых реках, где нерестилища горбуши расположены в зоне высоких скоростей течения (Соин, 1953) и грунт состоит только из сплошного галечника, молодь горбуши в значительной степени подвержена скату, то семужьи реки, состоящие из чередования порогов и перекатов с крупными валунами и большим количеством плесов, имеют большее количество укрытий от воздействия потока воды.

И все же можно с уверенностью сказать, что даже в случае вынужденной задержки ската молоди в реке, вызванной какими-либо аномальными явлениями среды обитания (засуха, холод), или, наоборот, задержки рыб из-за действия благоприятных факторов среды (полярный день), молодь лососевых с коротким периодом речной жизни проявляет во всех случаях поведенческие реакции, свойственные не пестряткам, а именно смолтам (стайность, миграционное поведение и т. д.). Вполне справедлива точка зрения А. И. Смирнова и М. С. Камышной (1965) о том, что „миграция из рек в море до перехода к мальковому периоду развития есть генетическая стойкая видовая особенность биологии горбуши, сохраняющаяся и в новых условиях”.

Глава 4. ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДИ ПРОХОДНЫХ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ В РЕКЕ С ДЛИТЕЛЬНЫМ РЕЧНЫМ ПЕРИОДОМ ЖИЗНИ

4.1. Морфологическая и физиологическая характеристика пестрятки

Ранее мы установили, что по своим морфологическим особенностям (окраска и форма тела, развитие грудных плавников и т. д.) и физиологическому состоянию молодь горбуши и кеты можно отнести к типичным смолтам, т. е. к рыбам, для которых характерен не оседлый образ жизни, а миграционное поведение.

Совершенно иные морфологические и физиологические характеристики имеет молодь лососевых на стадии пестрятки, ведущая оседлый образ жизни, с набором ярко выраженных черт агрессивного и территориального поведения. Во-первых, у рыб, приспособившихся к активному образу жизни в потоке воды, в том числе и у молоди проходных лососевых с длительным речным периодом жизни, тело в поперечном разрезе почти круглое, а не сжатое с боков, как у рыб в спокойных водах. Во-вторых, такие рыбы имеют хорошо развитые грудные, спинной и хвостовой плавники, а также высокие плавательные характеристики и отличную маневренность в потоке (Никольский, 1953; 1974а; Павлов, 1979; Webb, 1984а, 1984b).

Так, например, грудные плавники, являющиеся рулями глубины и поворотов у рыб, обитающих в реках с быстрым течением, располагаются под углом, позволяющим наилучшим образом использовать течение для образования усилия, прижимающего рыбу к речному дну (Yazdani, 1984). Наши исследования показали, что сеголетки и пестрятки атлантического лосося могут достаточно длительное время держаться на одном и том же месте при воздействии потока воды до 0.3–0.5 м/с, прижимая свое тело к верхней стороне камней (рис. 7) и создавая за счет хорошо развитых грудных плавников так называемый эффект „прилипания” к речному грунту. Сеголетки и пестрятки часто опираются грудными плавниками на излюбленный камень, откуда и совершают частые и стремительные броски за пищей в толщу воды. По мнению Д. С. Павлова (1979), такое поведение характерно для многих речных рыб и такая гидродинамическая адаптация (использование пограничного слоя воды, где скорость течения понижена) имеет важное значение. За счет тесного контакта с речным грунтом такие речные рыбы практически не испытывают отрицательного воздействия потока воды, а следовательно, не затрачивают никаких усилий и энергии на стабилизацию своего местоположения на порогах и перекатах.

Большинство речных рыб имеет также высокие плавательные характеристики, которые в комплексе с другими физиологическими и морфологическими данными позволяют таким рыбам, как молодь атлантического лосося, кумжи, кижуча, чавычи, активно противо-



Рис. 7. Характерная поза пестрятки семги в речном потоке воды (съемки под водой, р. Кузрека, Кольский п-ов).

стоять потоку, эффективно „управлять” движением и координацией тела, интенсивно питаться сносимыми в толще и на поверхности воды кормовыми объектами, защищать свою „охотничью” территорию от конкурентов и врагов. Так, например, наши эксперименты в гидродинамическом лотке показали (табл. 2), что в условиях довольно значительного потока воды (0.35 м/с) дикие пестрятки семги могут обычно, в норме, активно плавать против течения до 30 мин, а некоторые особи свыше часа (Щуров, Шустов, 1982). В нашей экспериментальной установке „Спринт рыб” в летнее время пестрятки семги, например из р. Печенга, длиной порядка 12 см, развивали тяговое усилие около 80 г (табл. 3). Исследователи знают о том, как трудно удержать в сжатом кулаке дикую пестрятку атлантического лосося, а тем более ручьевой форели или кумжи, пойманную в реке.

Естественно, что, обитая в одной и той же реке и вступая в конкурентные отношения за пищу и пространство, молодь лососевых в течение эволюции выработала разные морфологические адаптации, снижающие напряженность взаимоотношений между видами. Так, например, если более „речная” форма тела пестряток атлантического лосося и большие грудные плавники (Вернидуб, 1977; Сидоров и др., 1977), по сравнению с молодью кумжи, позволяют первым лучше адаптироваться к более высоким скоростям течения, то пестрятки кумжи имеют более „агрессивное” поведение и могут выбирать более спокойное течение (Lindroth, 1956; Kalleberg, 1958; Jones, 1975; Karlström, 1977). Сравнительное изучение физических способностей молодежи атлантического лосося и кумжи, отловленной нами в некоторых реках Карелии и Кольского полуострова (Щуров, Шустов, 1989), также показало, что

Таблица 2

Плавательная способность дикой и заводской молоди семги при стандартной скорости течения 0.35 м/с (по: Щуров, Шустов, 1983)

Происхождение молоди, время проведения опыта	Возраст	Длина тела (ас), см (пределы колебаний)	Плавательная способность, м		Коэффициент вариации, %	Критерий t Стьюдента раз- личий между смежными группами	Количество измерений
			пределы колебаний	средняя и ошибка средней			
Дикая, р. Лувеньга, июль 1979 г.	2+	9.6–11.7	18.5–61.0	35.2 ± 1.26	28.6		65
Заводская, сразу после выпуска в р. Лувеньгу, июль 1979 г.	2+	9.4–11.4	0.5–43.5	15.0 ± 1.35	72.8	11.04	65
Заводская, через год после выпуска в р. Лу- веньгу, июль 1980 г.	3+	9.8–12.0	17.4–60.5	33.8 ± 1.62	38.5	8.92	65
Дикая, р. Лувеньга, июль 1980 г.	2+, 3+	9.8–12.1	18.0–59.5	34.6 ± 1.44	33.5	0.37	65

Таблица 3

Физические способности дикой и заводской молоди атлантического лосося (Кольский п-ов, август 1985 и июль 1986 гг.)
(по: Shustov, Shchurov, 1988)

Место проведения опыта	Экологические условия (скорость течения, м/с)	Происхождение молоди	Коэффициент корреляции между длиной и силой тяги у рыб	Уравнение регрессии, где X — длина рыб (см), Y — сила тяги (г)	Кол-во рыб в опыте
Реки					
Печенга	Плавный пережат (0.3–0.5)	Дикая	0.757	$Y = 93.7 - 17.10X + 1.30X^2$	48
Умба	Мощный порог (0.8–1.5)	„	0.844	$Y = 19.7 - 8.95X + 1.27X^2$	40
Кица	Пережат (0.3–0.5)	Заводская, через месяц после выпуска	0.869	$Y = 47.3 - 11.6X + 1.15X^2$	49
Рыбоводный завод					
Тайбольский	Ферелевая канава (0.05–0.1)	Заводская	0.864	$Y = -145 + 26.0X - 0.689X^2$	50
Княгубский	То же	„	0.867	$Y = -20.3 + 2.91X + 0.380X^2$	50
Кандалакшский	Насыпной пруд	„	0.924	$Y = -35.2 + 5.23X + 0.17X^2$	50

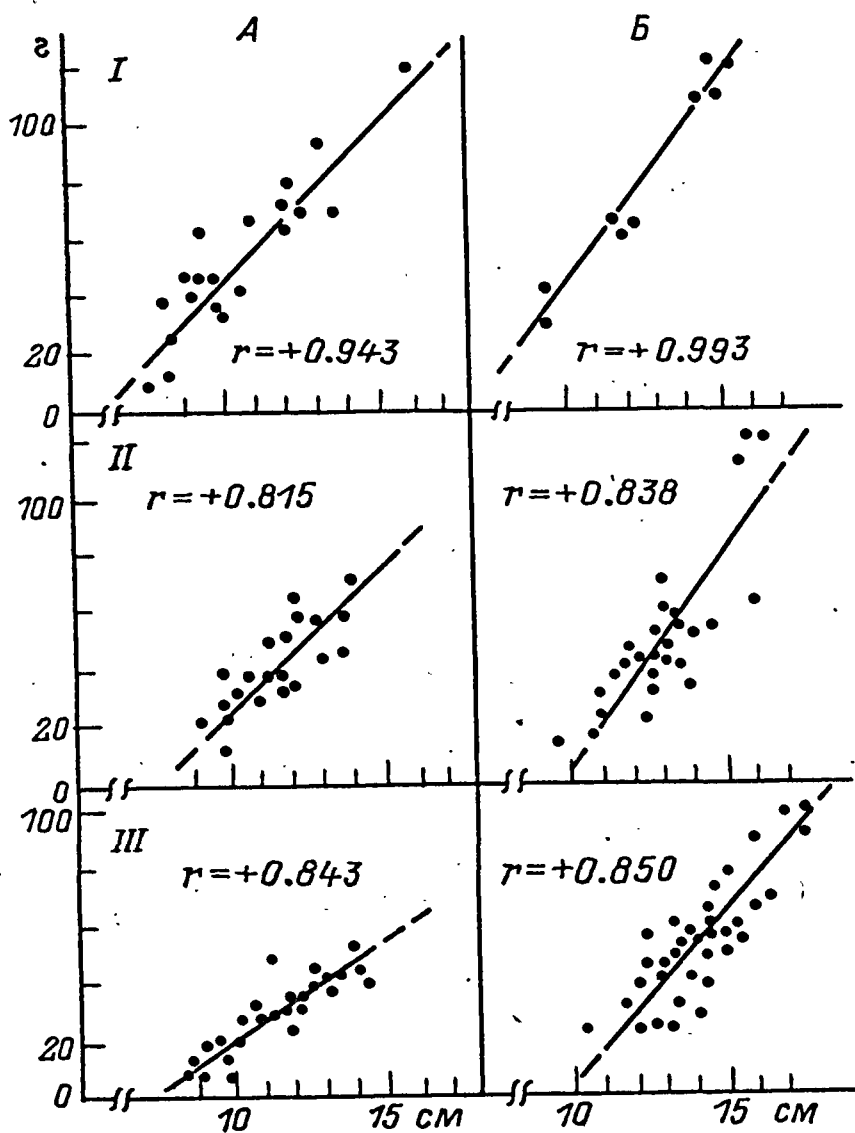


Рис. 8. Физические способности дикой молодежи лосося (А) и кумжи (Б) в речных условиях (по: Щуров, Шустов, 1989).

По оси абсцисс — длина тела (ас), см; по оси ординат — тяговое усилие, г; I — реки Колвица, Лувеньга (Кольский п-ов), август 1984 г.; II — р. Лижма (бассейн Онежского оз.), сентябрь 1986 г.; III — там же, ноябрь 1986 г.

кумжа обладает более высокими физическими способностями (рис. 8). У молодежи атлантического лосося, выловленной в верхних притоках реки Мирамичи (Канада, провинция Нью-Брансуик) с высокой скоростью течения, значительно больше по площади парные плавники и более прогонистое тело, чем в нижнем притоке, где скорость течения слабее (Riddell, Leggett, 1981).

К морфологическим адаптациям можно также отнести наличие у пестряток лососевых плотного кожного покрова с окраской, аналогичной цвету дна водоема. Так, например, такая окраска характерна для ручьевой форели — рыбы имеют пятна на теле различной формы

и цвета (от желто-коричневых и до красных), что отлично камуфлирует молодь, которая практически неразличима на фоне речного дна. Причем, как показывают исследования, агрессивность рыб и их интенсивность окраски четко коррелируют друг с другом (Kalleberg, 1958). Так, например, эксперименты в аквариуме с молодью симы показали, что особи, имеющие пятна по бокам тела, характеризовались ярко выраженным территориальным поведением в отличие от других рыб (Hidaka, Maeda, 1983). Тэйлор (Taylor, 1988), исследуя в лабораторных условиях агрессивное поведение личинок чавычи от двух чисто речных и двух проходных популяций, установил, что наиболее агрессивна молодь чавычи из ручья Слим, постоянно обитающая в речных условиях.

Наличие у пестряток лососевых плотного кожного покрова (Казанков и др., 1984), выполняющего множество функций (Строганов, 1962), по-видимому, в речных условиях способствует в первую очередь защите внутренних органов и тканей от воздействия неблагоприятных факторов внешней среды. Известно, что, обитая на порогах и перекатах, сеголетки и пестрятки лосося в силу ряда причин (снижение освещенности, нападение хищников, зимовка и т. д.) вынуждены искать убежище среди камней и валунов, где они подвергаются сильному механическому воздействию — придавливанию камнями, ударам тела потоком воды о камни, постоянному „бомбардированию” сносимыми потоком песчинками. Возможно, что недостаточная плотность кожных покровов молоди лососевых на стадии смолта — это тоже следствие вынужденного ската рыб по реке, так как постоянные, непрекращающиеся удары сносимых потоком песчинок по телу рыб вызывают у них стрессовое состояние. Однако это пока только наше предположение, так как такие эксперименты на сегодня нам неизвестны.

После выхода из нерестовых бугров личинки лососевых утрачивают светобоязнь и положительно реагируют на освещенность. Эта физиологическая реакция свойственна, по-видимому, всем лососевым рыбам, закапывающим свою икру в речной грунт. Такие экспериментальные данные мы приводили для личинок горбуши (Godin, Guy, 1980). По сведениям А. И. Смирнова (1975), выходу личинок нерки из нерестовых бугров „предшествует утрата светобоязни и положительной тактильной реакции”. По наблюдениям М. Л. Крыхина (1962), за личинками симы в аквариуме или питомнике рыбозавода на стадии выхода из нерестовых бугров „последние меняют отношение к свету и становятся светолюбивыми, правда избегают прямого солнечного света”. У молоди атлантического лосося к началу перехода на смешанное питание фотонегативная реакция ослабевает и личинки начинают проявлять фотопозитивное отношение к свету (Мельникова, 1986). По-видимому, такое отношение к свету предшествует появлению у рыб, наряду с реореакцией, и оптомоторной реакции. Установлено, что „у всех исследованных рыб, кроме осетровых, при наличии условий для работы всех основных механизмов ориентации зрительный механизм является ведущим” (Павлов, 1979).

Несомненно, что отличная зрительная ориентация позволяет пестряткам и покатникам лососевых рыб довольно успешно ориентироваться в условиях постоянного воздействия потока воды в речной среде. Выполненные нами эксперименты по изучению оптомоторной реакции диких пестряток семги в р. Лувеньга показали, что у них рефлекс следования за ширмой в экспериментальной установке возникал практически сразу (2–5 с) от момента начала ее вращения, что соответствовало по шкале, разработанной Д. С. Павловым (1970а) для различных видов рыб, самой высокой оценке реакции 5 ++++. В опыте рыбы совершали полные круги и активно следовали за ширмой, даже несмотря на жесткость условий: слабая освещенность в установке (менее 0.5 лк) при большой скорости вращения ширмы (более 0.4 м/с), когда для нашего зрения черные и белые полосы уже сливаются (Щуров, Шустов, 1982).

Естественно, что наряду с четким проявлением реореакции и оптомоторной реакции у молоди проходных лососевых с длительным периодом жизни в реке на стадии пестрятки в процессе эволюции выработались и другие физиологические адаптационные особенности на действие освещенности, температуры и т. д., способствующие успешному обитанию рыб в условиях длительного и постоянного воздействия потока воды. Что касается солеустойчивости, то имеются данные о том, что в отличие от личинок горбуши личинки семги и кумжи в воде с морской соленостью погибают, так как получают осмотический стресс (Talbot et al., 1982).

4.2. Поведенческие адаптации пестряток к речным условиям

Освещенность. Обитая достаточно длительное время (годы) в речных условиях, молодь лососевых 2-й выделенной нами экологической группы рыб испытывает влияние освещенности не только в суточном, но и в сезонном аспекте.

Во время выхода личинок из нерестовых гнезд и перехода на экзогенное питание фотонегативное отношение у них ослабевает и личинки становятся светолюбивыми (Крыхтин, 1962; Смирнов, 1975; Godin, Guu, 1980; Мельникова, 1986), хотя в ночное время, как показали наблюдения за личинками атлантического лосося, они предпочитают прятаться в укрытиях среди камней (Kalleberg, 1958; Гринюк, 1971; Веселов, 1989). И все же, по-видимому, выход из грунта и начало расселения в зоне нерестилищ даже у этой группы рыб – эволюционно запрограммированной на оседлый образ жизни, на этом этапе развития носит довольно напряженный характер, так как часть личинок сносится потоком вниз по реке (Beall, Marty, 1983; Barreau et al., 1987; Moore, Scott, 1988).

Очень часто исследователи, в том числе и автор данной работы,

судят о суточной динамике поведения и активности рыб по такому косвенному показателю, как суточные изменения интенсивности питания, а точнее по степени наполнения желудка (‰). Анализ наших материалов свидетельствует о том, что пищевая активность молоди лососевых, а следовательно, и поведение рыб в течение суток зависят от освещенности (Шустов, 1983). Установлено, что молодь лососевых в нерестовых реках питается в течение суток, но наиболее активно в утренние и вечерние часы. Ночью накормленность рыб сильно падает, днем тоже несколько снижается. Исследуя суточную ритмику питания сеголеток балтийского лосося, А. Р. Митанс (1973) установил, что у сеголеток имеется утренний подъем интенсивности питания, в течение которого у рыб наблюдаются максимальные индексы наполнения желудков, причем пищевые объекты находятся в неперевааренном состоянии.

Большинство исследователей считает, что основным фактором, определяющим суточный ритм пищевой активности рыб, является изменение освещенности. В северных реках в период светлых летних ночей молодь лосося в ночные часы питается достаточно интенсивно, что приводит к более равномерному потреблению пищи в течение суток (Шустов, 1983). Более того, в р. Алта (Северная Норвегия) у молоди атлантического лосося в июле и августе максимальные индексы наполнения и наибольшее количество потребляемых пищевых объектов приходятся именно на ночные часы, когда ночи достаточно светлые (Nugli, 1986). Дженкинс (Jenkins, 1969) экспериментально установил, что при яркой луне и звездах молодь кумжи и радужной форели питается более интенсивно, чем в темные ночи.

Некоторые исследователи высказывались, что снижение интенсивности питания рыб в полдень может быть вызвано или сильным прогреванием воды на порогах (Hoar, 1942), или появлением у молоди отрицательной реакции на избыточную освещенность, т. е. депрессивным состоянием (Hoar, 1942; Pinhorn, Andrews, 1963, 1965; Мельникова, 1980). Так, Ньюман (Newman, 1956), изучая пищевое и территориальное поведение молоди речного гольца и радужной форели в реке и в аквариуме, установил, что в середине дня подвижность и количество пищевых бросков у рыб значительно уменьшаются и возрастают только к вечеру.

Прямые натурные наблюдения за суточной динамикой активности и подвижности молоди лососевых в речных условиях также свидетельствуют о том, что наиболее подвижными пестрятки становятся при достаточно высокой освещенности. Так, например, В. Д. Нестеров (1985) методом визуальных наблюдений с наблюдательных вышек определил, что пестрятки семги кормились или перемещались на своих индивидуальных территориях в основном с 4 до 20 ч; в пасмурные дни, когда уровень освещенности не превышал 8 тыс. лк, продолжительность их активности сокращалась до 2.5 ч. В период пониженной активности пестрятки семги чаще всего находились в укрытиях под камнем или в траве (Бакштанский, Нестеров, 1983б).

Исследований о том, каким образом прозрачность и цветность воды влияют на поведение молоди лососевых в естественных условиях, крайне мало. Можно только предположить, опираясь на эксперименты Каллеберга (Kalleberg, 1958) с пестрятками атлантического лосося и кумжи в речных аквариумах, что повышение цветности воды должно приводить пестрятку к более тесному контакту с речным субстратом, а также затруднять обнаружение и добычу пищи, сносимой в толще воды. Возможно, что дистанция реагирования на хищников и конкурентов также будет уменьшаться. Во всяком случае, в реке Кузрека с темной болотной водой нам удавалось подплывать к сеголеткам и пестряткам семги на более близкое расстояние, чем в р. Печенга — с прозрачной водой.

Таким образом, для молоди проходных лососевых рыб на стадии пестрятки действие солнечной радиации вызывает следующие определенные реакции: при достаточно сильной освещенности активное территориальное поведение и интенсивное питание в пределах избранного индивидуального участка реки; низкая освещенность и, как следствие, малая подвижность и пищевая активность с одновременным усилением непосредственного тактильного контакта с речным грунтом.

Температура. В процессе речной жизни молодь проходных лососевых рыб с длительным речным периодом испытывает воздействие как крайне низких температур (около 0 °С), так и очень высоких (свыше 25 °С), вызывающих у рыб асфиксию и гибель.

В предыдущей главе мы уже кратко рассматривали влияние температуры на поведение молоди горбуши и кеты. Можно считать доказанным, что у рыб как пойкилотермных животных температура определяет в первую очередь скорость биохимических процессов, протекающих в организме, а через уровень обменных процессов и физиологических реакций температура оказывает действие на поведение рыб (Строганов, 1962; Павлов, 1979; Мантейфель, 1980, и др.).

Экспериментальными работами установлено, что температура окружающей среды четко определяет плавательные способности пестрятки лососевых рыб (Brett et al., 1958; Rimmer et al., 1985; Шустов, 1987; Шустов и др., 1989; Shustov, Shchurov, 1990). Так, например, максимальную критическую скорость плавания молодь нерки развивает при температуре в 15°, а молодь кижуча в 20 °С (Brett et al., 1958). По данным Риммера с соавторами (Rimmer et al., 1985), зимой критическая скорость плавания молоди атлантического лосося на 22–50 % ниже, чем летом. Наши эксперименты по оценке влияния температуры на физические способности молоди озерного лосося убедительно показали (Шустов и др., 1989), что если в пределах температур от 3.5 до 16° идет резкое увеличение физических способностей пестрятки лосося, то далее с повышением температуры сила рыб остается практически одинаковой (табл. 4). Отмеченные факты хорошо укладываются, если предположить, что максимальные физические способности рыб реализуются и соответствуют их температурному оптимуму, который,

Таблица 4

Физические способности дикой молоди озерного лосося, оцениваемые в эксперименте по регистрации тягового усилия рыб, г (р. Лижма, бассейн Онежского оз., ноябрь 1986 г.) (по: Шустов и др., 1989)

Температура, °С	Сутки проведения эксперимента			Число рыб в опыте
	2-е	3-и	4-е	
	средняя величина тягового усилия рыб, г			
3.5 (естественная)	—	30.6 ± 1.7	—	30
8.0	42.6 ± 2.1	46.3 ± 2.5	46.0 ± 2.3	25
12.0	45.0 ± 3.6	52.2 ± 3.8	56.4 ± 4.4	25
16.0	74.5 ± 3.5	74.1 ± 3.4	74.0 ± 4.4	25
20.0	76.0 ± 5.9	72.7 ± 4.5	67.5 ± 4.5	25

по данным Л. Ю. Бугрова (1985), для годовиков атлантического лосося составляет 16.5 °С. Интересно отметить, что и наши эксперименты показали, что и скорость переваривания пищи молодью лосося также наиболее высокая именно в этих летних диапазонах температур (Шустов, 1976).

Осенью физические способности пестряток существенно снижаются (рис. 9). Так, например, эксперименты Ванковского (Wankowski, 1981) в проточных лотках с молодью атлантического лосося длиной в 5–9 см показали, что к осени поведенческие реакции рыб выражены явно слабее, чем летом: на 40 % снижается максимальное расстояние добычи корма из дрефта и на 80 % — реакция реагирования на подвижный корм.

По-видимому, именно данная физиологическая реакция вынуждает рыб в этот период в большей степени предохраняться от воздействия потока воды (Павлов, 1979). Так, например, пестрятки атлантического лосося и его озерной формы (рис. 10) в зимний период укрываются на порогах и перекатах среди камней (Saunders, Gee, 1964; Митанс, 1973; Karlström, 1977; Cunjak, 1988; Веселов, Шустов, 1991), причем в небольшой реке Нова Скотиан (Ньюфаундленд, Канада) многие пестрятки лосося прятались в пределах нерестовых бугров (Cunjak, 1988). Если в верховьях р. Печоры места зимовок молоди семги ямы и плесы — со слабым течением (Владимирская, 1957; Соловкина, 1975), то зимние места обитания молоди озерного лосося характеризуются следующими параметрами: дно галечниково-валунное, незаиленное, много камней-глыб, глубина порогов до 0.5–0.7 м, скорость течения от 0.5 до 1.5 м/с. Сохраняется характерное для лета распределение: сеголетки (0+) и двухлетки (1+) держатся в мелких местах у берега (глубина около 10–20 см), более крупные пестрятки — ближе к середине русла (максимальная глубина 0.5–0.7 м). По данным Каньяка (Cunjak,

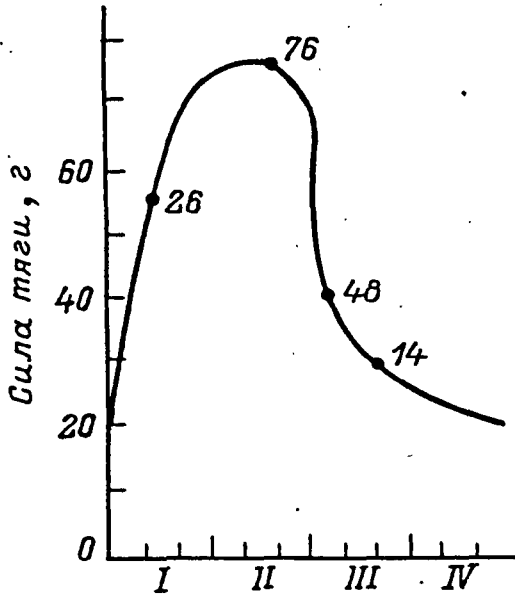


Рис. 9. Сезонная динамика физических способностей дикой молоди лосося (ас – 12 см).

I – весна; II – лето; III – осень; IV – зима; цифры на кривой – количество рыб.

1988), в Канадской реке пестрятки атлантического лосося постоянно были обнаружены на порогах под камнями диаметром 16.8–23.0 см, где средняя глубина была 40.9–48.9 см и скорость течения 38.7–45.7 м/с.

В обзорной статье Аллена (Allen, 1969b) снег и лед названы в качестве возможных причин гибели молоди лососевых. Поэтому нет ничего

удивительного в том, что молодь атлантического лосося предпочитает держаться зимой на порогах. По-видимому, укрытие рыб под крупными камнями – лучшая защита от воздействия льда, шуги, особенно во время зажоров, характерных для северных лососевых рек (Needham, Jones, 1959).

И все же даже такое поведение молоди лососевых в зимних условиях не напоминает анабиоз, свойственный некоторым другим животным. Так, например, иногда в этих же местах под камнями мы отлавливали также лягушек, находящихся в явном анабиозе, они практически не подавали никаких признаков жизни и еле шевелились. Установлено, что в зимний период молодь многих видов лососевых продолжает питаться (Шустов, 1983).

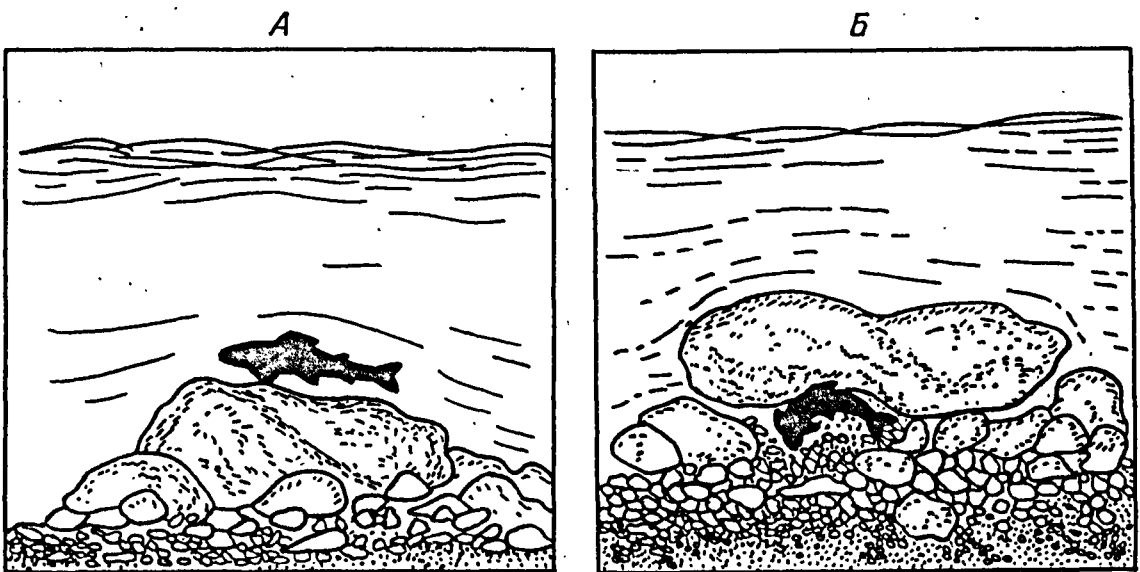


Рис. 10. Характерные позы обитания молоди озерного лосося в летний (А) и зимний (Б) периоды в р. Лижма (по: Веселов, Шустов, 1991).

В зависимости от видовых морфологических и поведенческих особенностей молодь лососевых некоторых видов не остается зимовать на порогах и перекатах, а уходит на зимовку на более глубокие участки плеса, заводи и даже озера. Так, например, молодь кижуча в зимний период может либо прятаться под нависающими берегами с корнями от деревьев и кустарников (Bustard, Narver, 1975), либо встречаться на незамерзающих участках нерестилищ (Рогатных, 1987); уходить на зимовку на ямы (Волобуев, Рогатных, 1982; Swales et al., 1986) или даже в озера, где держатся около береговой линии (Swales et al., 1988). Молодь чавычи зимой встречается в основном на закоряженных глубоководных участках рек (Swales et al., 1986), так же как молодь симы (Смирнов, 1975) и мальмы (Семенченко, 1977), где, вероятно, имеются места выхода родников и вода теплее. О. Л. Христов (1982) обнаружил, что на Кольском п-ове молодь кумжи в возрасте от 1+ до 41 мигрирует из ручьев Чупинской губы Кандалакшского залива Белого моря на зимовку в озера в конце сентября—октября и вновь выходит в ручьи с наступлением весны.

Приведенных примеров достаточно, чтобы убедиться в том, что в любом случае — зимует ли молодь лососевых на стадии пестрятка на нерестилищах под камнями и корягами или уходит на ямы и в озера — это поведенческая адаптация молоди, направленная на выход из-под воздействия потока воды, вызванная не повышением миграционного состояния (как у смолтов горбуши и кеты), а, наоборот, резким снижением плавательных способностей рыб в этот неблагоприятный период года и стремлением к оседлому образу жизни и укрытиям.

Из сводок общего характера следует, что постоянное движение воды в реке приводит к выравниванию ее температуры во всей толще (Дажо, 1975), поэтому температура воды в лососевых реках в течение суток обычно меняется незначительно. Сведения о том, как суточные изменения температуры влияют на поведение пестряток лососевых, практически отсутствуют. Известно только, что резкие подъемы или понижения температуры за сравнительно небольшой период (часы, сутки) приводят в первых случаях к температурному шоку рыб или поиску участков с более низкой температурой, во-вторых, к снижению подвижности и пищевой активности. Так, например, на р. Пяльма (бассейн Онежского оз.) летом 1972 г. мы наблюдали гибель молоди озерного лосося, вызванную резким подъемом температуры воды до 28.2 °С, пестрятки лосося при этом имели пустые желудки (Шустов, 1983). Молодь американского гольца и атлантического лосося в реках Канады (Нью Врансвик) при прогревании воды в основном русле реки более 22 °С уходит в ручьи, где температура не превышала в этот период 17 °С (Gibson, 1966). Молодь кижуча в одной из речек в штате Орегон при резком увеличении температуры в летний период мигрирует из реки в холодные притоки (Stein et al., 1972), а при температуре выше 20 °С снижает интенсивность питания (Mundie, 1970). Аналогичное пищевое депрессивное состояние, вызванное высокой летней температурой воды, наблюдал Хор (Hoar, 1942) у молоди атлантического

лосося и кумжи. В. Г. Мартынов и С. В. Кулида (1977) указывают на снижение интенсивности питания молоди семги в верховьях Печоры в июле, вызванное, с их точки зрения, сильным прогревом воды в это время. К. Н. Докукина (1968) наблюдала снижение потребления пищи у пестрятки печорской семги в конце июля—начале августа, вызванное низким уровнем воды и высокими температурами ($> 20^{\circ}\text{C}$). Учитывая, что температурные оптимумы молоди лососевых лежат в основном в диапазоне $15\text{--}20^{\circ}\text{C}$, все выше перечисленные примеры — примеры угнетения рыб, вызванные температурным шоком.

Резкое похолодание речной воды в летний период также вызывает определенные поведенческие адаптации молоди лососевых, направленные на снижение пищевой активности рыб и их укрытия среди камней. Так, например, на р. Кузрека (Кольский п-ов) в августе 1977 г. в результате резкого похолодания в течение суток молодь семги внезапно исчезла из поля зрения. Возможно, что пестрятки семги мигрировали на более глубокие участки реки (Шустов и др., 1980а) либо, по мнению Э. Л. Бакштанского и В. Д. Нестерова (1983б), укрылись среди камней. В августе при резком похолодании пестрятки семги, активно хватяющие корм, подвешенный к леске удочки на крючок, практически переставали „клевать”.

Таким образом, в соответствии с вышеразвитыми соображениями автор считает, что температура окружающей среды вызывает у молоди проходных лососевых рыб с длительным периодом речной жизни четкие поведенческие реакции, направленные на стадии пестрятки на оседлый образ жизни как в летний, так и в зимний периоды.

Убежища, неподвижные ориентиры. Согласно „Словарю терминов и понятий, связанных с охраной живой природы” (Реймерс, Яблоков, 1982), „УБЕЖИЩЕ — укрытие, позволяющее особям избежать неблагоприятных воздействий абиотической и/или биотической среды (скрыться от хищника, укрыться от холода и т. п.)”. Многие рыбы, в том числе и те, которые обитают в потоке воды, используют всевозможные убежища (Павлов, 1979).

Закапывание лососевыми рыбами икры в речной грунт — также важная защитная функция лососевых. Поэтому уже на самых ранних стадиях развития — от икры и до выхода личинок из нерестовых гнезд — убежища играют главную роль в защите эмбрионов от воздействия потока воды и хищных рыб.

Если для личинок горбуши и кеты необходимость в наличии убежищ возникает только лишь в небольшой период времени (во время выклева личинок и превращения их в смолтов), то для второй экологической группы лососевых рыб, ведущей не только оседлый, но и, как мы увидим далее, территориальный образ жизни со всем набором необходимых реакций для агрессивного поведения, наличие индивидуального участка с убежищами играет первостепенное значение в их жизни.

Многочисленными экспериментами, а также путем подводных наблюдений установлено, что молоди многих видов лососевых рыб

в речных условиях свойственно так называемое территориальное поведение, т. е. в условиях постоянного воздействия потока каждая особь имеет индивидуальный участок, в пределах которого осуществляет поиск пищи и который охраняет и защищает от конкурентов и хищников.

Тщательно этот вопрос был изучен на примере молоди атлантического лосося. Наблюдая за молодой лосося, можно видеть, что рыбы „рассеяны” по речному дну, а каждая особь занимает определенный участок и активно охраняет его от других рыб. Испуганные пестрятки прячутся под камнями или быстро уплывают, но затем возвращаются на свой участок. Метод мечения рыб показал, что на своей индивидуальной территории пестрятки могут находиться в течение нескольких недель и даже месяцев (Шустов, 1983).

Площадь индивидуальной территории пестряток лососевых соответствует их энергетическим возможностям (Kalleberg, 1958; Allen, 1969b; Dill, 1978; Pickett, Dill, 1985) и, в зависимости от размера самой особи, обычно варьирует от нескольких квадратных дециметров до метра и более. Размеры индивидуального участка можно приблизительно определить визуально, наблюдая за поведением рыб в реке или в экспериментальной установке и отмечая дистанции между рыбами при агрессивном поведении, расстояние бросков за пищевыми объектами и т. п. А. Р. Митанс (1973) отмечает, что площадь для малька балтийского лосося — 0.02 м^2 , для сеголетки до 0.1 м^2 . По данным Милса (Mills, 1964), территория, занимаемая дикой сеголеткой атлантического лосося в р. Бран (Англия), в среднем равна $0.15\text{--}0.17 \text{ м}^2$. Каллеберг (Kalleberg, 1958) экспериментально установил, что участок сеголетки атлантического лосося равняется нескольким квадратным дециметрам, пестрятки могут иметь индивидуальную площадь более 1 м^2 . Аллен (Allen, 1969a) выявил четкую корреляцию между длиной рыб и размерами индивидуальной площади молоди лососевых. Наши исследования показали, что в зависимости от веса (размеров) молоди рассчитанные нами „по корму” размеры индивидуальной площади изменяются от 0.04 м^2 (для возраста 0+) до 0.76 м^2 (для возраста 3+) (Шустов, 1983).

На таком индивидуальном участке, охраняемом от других рыб, пестрятка имеет излюбленные позиции и убежища от воздействия хищных рыб и птиц и других неблагоприятных факторов (например, от потока воды во время паводка). Обычно пестрятка занимает определенную позицию, где проводит большую часть времени, иногда часами не меняя положения, и куда возвращается после броска за пищевым объектом или другого движения. Такая позиция представляет собой участок на камне, лимитированный несколькими сантиметрами. При слабом течении — верхняя сторона камня, в сильном потоке — более „укромное” место за камнем или у его боковой стороны. Наблюдения А. Р. Митанса (1963) показали, что мальки балтийского лосося держатся в небольших углублениях дна или за камнями, но так, чтобы хорошо наблюдать за „охотничьим участком”.

Ночью сеголетки и пестрятки лососевых прячутся между камнями на дне реки и не охраняют свою территорию. Такое поведение, а именно необходимость в убежище, связано с вынужденным уходом рыб от воздействия потока воды при уменьшении зрительной ориентации рыб в темное время суток.

Большие различия в предпочтении мест обитания и выборе убежищ и зрительных ориентиров имеются среди рыб разного размера и возраста. Так, например, наши исследования показали, что если сеголеткам атлантического лосося длиной в 5–7 см для обитания достаточны убежища величиной в 5–10 см, т. е. галька, то крупные пестрятки предпочитают расселяться на участках реки, где много глыб, крупных камней и валунов. Карлстром (Karlström, 1977), изучая плотность расселения молоди балтийского лосося в реках Швеции, установил, что, зимую на порогах, пестрятки сохраняют четкую привязанность к крупному валунному грунту и обитают в основном под крупными камнями. При этом плотность расселения молоди на валунном грунте в зимний период была даже выше, чем летом.

Естественно, что каждый вид проходных лососевых рыб, в зависимости от своих морфофизиологических и поведенческих особенностей, выдвигает свои требования к местам обитания и убежищам. Так, например, кумжа не имеет такого тесного контакта с речным дном, как пестрятки атлантического лосося, и активно плавает против течения. Молодь нерки после выхода из речного грунта мигрирует и нагуливается в озерах, кижуч предпочитает иногда не только чистые мелководные участки, но также затоны, завалы из затопленных деревьев, нависающие подмытые берега и т. д.

Исследования показывают, что не во всех реках молоди лососевых свойственна привязанность к одним и тем же местам обитания. Так, например, подводные наблюдения в р. Щугор (приток р. Печоры) за поведением пестряток семги показали, что у молоди отсутствуют постоянные „охотничьи“ точки и рыбы свободно перемещаются во всех направлениях на 5–10 метров с промежуточными остановками через 1–2 м (Орлов, 1987). По данным А. Р. Митанса (1963), пестрятки балтийского лосося время от времени меняют место, но далеко все же не уходят. И все же большинство исследователей отмечают высокое постоянство мест обитания, во всяком случае молоди атлантического лосося. В. В. Азбелев (1960, с. 12) пишет следующее: „... в течение лета молодь, по-видимому, не совершает значительных перемещений. В жаберную сеть в первые сутки всегда попадает больше молоди, чем в последующие. В некоторых случаях сетка уже на третьи сутки оказалась пустой, и для того, чтобы восстановилось первоначальное положение, должно пройти не менее недели. При постоянном передвижении молоди такие случаи, вероятно, не наблюдались бы“. Сондерс и Джи (Saunders, Gee, 1964) обычно вылавливали меченных ими в небольшой реке в Канаде сеголеток и пестряток атлантического лосося там же, где и выпускали, только единицы из них мигрировали вверх и вниз по реке на расстояние до 200 м.

В свою очередь наличие у молоди проходных лососевых рыб на стадии пестрятки четких поведенческих реакций, направленных на поиск необходимых убежищ и укрытий, а не миграцию, требует при проведении мелиоративных работ на лососевых реках обязательного соблюдения этих требований. В одних случаях это должны быть пороги и перекаты с достаточным количеством как гравия, так и крупных камней, для других рыб необходимо строить укрытия из бревен и т. п.

Поток воды. Приступая к анализу материалов по этому вопросу, вне всяких сомнений мы уже заранее можем сказать, что у молоди проходных лососевых рыб столь длительное время (годы) подвергающейся постоянному воздействию сильного потока воды, наряду с морфологическими и физиологическими адаптациями, в процессе естественного отбора должна была выработаться очень надежная система поведенческих реакций, сводивших риск и возможность пассивного ската из реки к минимальному.

Уже практически с первых страниц четвертой главы мы начали анализировать систему поведенческих адаптаций молоди лососевых к потоку воды, так как воздействие практически любого фактора внешней среды обитания (освещенность, температура и т. д.) разворачивается на фоне и с непосредственным участием реореакции (Павлов, 1979). Далее, в процессе анализа литературных и собственных материалов, мы выясним, как реагирует молодь на действие и других факторов абиотической и биотической речной среды, здесь же нам хочется остановиться на следующих моментах.

По-видимому, в каждой конкретной реке для каждого конкретного вида лососевых рыб свойствен свой диапазон предпочитаемых молодью скоростей течения, однако необходимо также учитывать и возрастной состав молоди. Так, по данным Г. П. Сидорова с соавторами (1977), если трехлетки и четырехлетки в р. Щугор (приток Печоры) преимущественно обитают на участках со скоростью течения от 1.2 до 0.6 м/с, то сеголетки концентрируются в узкой прибрежной полосе, где скорость течения не превышает 0.2 м/с. Зона распределения сеголеток, как правило, не превышает 10 м по ширине, а глубина колеблется от 0.2 до 1 м (Мартынов, 1983). Торп и Ванковский (Thorpe, Wankowski, 1979), выполняя эксперименты с молодью атлантического лосося в проточных установках, определили, что предпочитаемой для развития молоди скоростью нужно считать скорость в 8 длин тела в секунду.

Наши исследования, выполненные на реках Кольского п-ова (Шустов и др., 1980а; Шустов, 1983; Shustov, 1990), показали, что скорость потока в первую очередь определяет пригодность участка для обитания молоди семги. Независимо от глубины молодь избегает зон с большими скоростями течения в придонном слое. Наши измерения с применением гидрологической вертушки ГР-55 (с довольно большим диаметром винта в 5 см) показали, что эта скорость составляет в среднем около 0.2–0.3 м/с, в дальнейшем, применяя более совершенную конструкцию гидрологической микровертушки Х6М, Э. Л. Бакштанский и В. Д. Нестеров установили, что скорость течения в стартовых

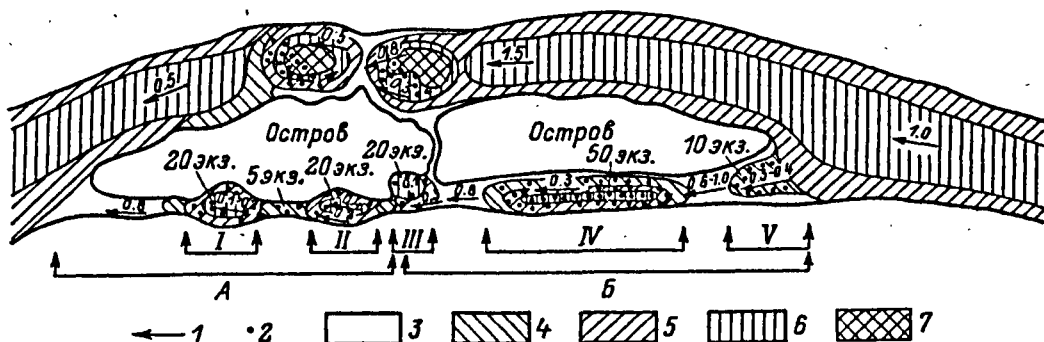


Рис. 11. Распределение молодей семги в р. Кузреке (Кольский п-ов) (по: Шустов и др., 1980).

А — нижний участок протоки; Б — верхний участок протоки. I, II, III, IV, V — отдельные участки протоки, 1 — направление течения и скорость, м/с; 2 — места обитания семги; глубины, см: 3 — 0–15, 4 — 15–30, 5 — 30–50, 6 — 50–100, 7 — 100 и более.

точках пестряток семги даже ниже и для сеголеток размером 3–5 см длиной составляет в среднем 0.075 м/с, а для более крупных пестряток длиной от 6 до 11 см — 0.152 м/с (Бакштанский, Нестеров, 1983а).

Типичные участки обитания пестряток семги, обеспечивающие наиболее оптимальный гидрологический и кормовой режим, — это зоны с пониженными скоростями течения (0.2–0.3 м/с) выше и ниже порогов-водосливов (рис. 11). Именно для таких участков характерна наивысшая плотность расселения пестряток семги, например в р. Кузреке (Кольский п-ов). Расположены они в основном не в главном русле реки, имеющем высокую скорость течения, а в рукавах и протоках (рис. 11), где течение замедленное.

Таким образом, резюмируя этот раздел, мы в соответствии со взглядами, развиваемыми Д. С. Павловым (1979), также отмечаем, что поток воды — это основной фактор, определяющий практически все поведенческие реакции молоди лососевых рыб в речных условиях и в первую очередь реореакцию.

Растворенные в воде газы и другие вещества. Все возрастающее антропогенное воздействие на пресноводные экосистемы (Соколов и др., 1983) вызывает необходимость экологического прогнозирования этих последствий (Решетников, 1986). Учитывая, что экосистемы лососевых рек очень чувствительны к различного рода хозяйственной деятельности человека, а также то, что молодь лососевых, являясь оксифилами, крайне восприимчива к любым типам загрязнений и не может выработать поведенческие адаптивные реакции на их воздействие, следует, к сожалению, ожидать, что даже при незначительных дозах этих веществ последствия будут весьма печальными.

Так, например, в Канаде в провинции Новая Шотландия, там, где значение pH в лососевых реках опускалось ниже 4.7, вся молодь атлантического лосося погибла (Lacroix, Townsend, 1987). Сеголетки американского гольца в воде с pH до 4.53 погибали в связи с сильной потерей организмом Na (Gagen, Sharpe, 1987), некоторые горные ручьи ФРГ из-за периодического снижения pH до 4.0–5.0 (влияние кислотных дождей) практически оставались без ручьевого форели, а там, где она

еще обитала, встречались особи с повреждением плавников, кожи, жабр, печени (Marthaler et al., 1989).

Естественно, что разные рыбы лососевых неадекватно реагируют на повышение кислотности водоемов. Так, по-видимому, многие виды форелей в отличие от благородного лосося менее прихотливы к условиям обитания. Например, в р. Викадаль на юго-западе Норвегии из-за подкисления воды численность популяции лосося значительно сократилась, а численность кумжи, наоборот, даже возросла (Hesthagen, 1986). Уже давно отмечено, что озерная форель более вынослива в условиях низких рН, чем лосось. Так, наименьшие величины рН, при которых лосось живет, — 5.0–5.5; у морской кумжи — 4.5–6.0; у озерной форели несколько ниже — 4.5 (Jensen, Snekvik, 1972). И все же имеются сведения о том, что многие лососевые и кумжевые реки Швеции, Норвегии и Канады стали из-за воздействия кислотных дождей абсолютно стерильными. Известкование этих рек дает свои результаты (Andersson et al., 1984), однако, по-видимому, экономически нерентабельно (Watt, 1986, 1987).

Воздействие стоков бумажного производства приводит к тому, что личинки и мальки кумжи не только отстают в росте, но имеют также слабую пигментацию, пониженную скорость развития плавников и т. д. (Vuorinen, Vuorinen, 1986). Повышенная мутность воды, вызываемая взвесьями, ухудшает физиологическое состояние молоди кижуча — она прекращает защищать индивидуальный участок, а частота движения жабр становится максимальной (Berg, Northcote, 1985).

Правда, имеются сведения о том, что внесение биогенов в лососевые реки на участках, расположенных в зоне сельскохозяйственной деятельности человека (пастбища, возделываемые поля), способствует повышению продуктивности рек и увеличивает численность молоди атлантического лосося и кумжи (Hesthagen et al., 1986).

И все же приведенных примеров достаточно, чтобы убедиться в том, что влияние человека на лососевые реки и лососевую молодь, к сожалению, на сегодня носит практически всегда отрицательное действие.

Трофический фактор. Многочисленными исследованиями установлено, что основу рациона молоди проходных лососевых рыб с длительным периодом жизни в реке составляют личинки, куколки и взрослые формы амфибиотических насекомых, моллюски, а также воздушные, наземные насекомые и мелкие рыбы. Морфологические особенности молоди лососевых (большая ротовая полость, объемистый желудок, малое число жаберных тычинок) позволяют рыбам питаться не только крупными формами донных беспозвоночных, но и успешно переваривать организм с довольно твердыми покровами — воздушных насекомых, личинок ручейников, моллюсков.

Таким образом, следует отметить, что пестряткам лососевых свойственна высокая пластичность в питании — практически все виды донных беспозвоночных отмечены в рационе рыб. Иными словами, можно сказать, что тот корм, который сносится потоком всды или находится на субстрате в пределах индивидуального участка, используется молодь лососевых.

Эффективность питания молоди лососевых в речных условиях будет определяться следующим балансом: затратами энергии при поимке добычи, количеством и дальностью бросков за пищей с учетом скоростного режима потока воды и поступлением энергии, зависящей от концентрации кормовых объектов и их калорийности. Естественно, выбирая оптимальную позицию, пестрятка стремится питаться наиболее крупными для своих размеров пищевыми объектами. А. Р. Митансом (1975) установлено, что средний вес личинок насекомых из желудков двухлеток лосося р. Даугавы значительно выше, чем из желудков сеголеток. Именно этим объясняются различия в средних размерах нимф поденок *Baetis bicaudatus*, обнаруженных Алланом (Allan, 1978) в желудке у кумжи, речного гольца и в дневных и ночных пробах дрефта в горной реке штата Колорадо в США.

Такое соответствие между размерами рыбы и размерами добычи, естественно, приводит к качественным изменениям пищевого спектра, что четко установлено для молоди многих видов лососевых. В свою очередь существующие различия в питании сеголеток и более крупной молоди — пестрятки ослабляют пищевые конкурентные отношения между рыбами и позволяют им полнее использовать кормовые ресурсы реки.

В предыдущих главах и разделах, посвященных пищевому поведению молоди лососевых в речных условиях, мы уже упоминали о том, что главной характерной особенностью поведения рыб является питание сносимым кормом. Многочисленные наблюдения за поведением молоди лососевых, выполненные как непосредственно в реке, так и в экспериментальных проточных аквариумах, убедительно показали, что сеголетки и пестрятки лососевых, обитая в реке на пороге, перекатах и стремнинах, предпочитают питаться организмами, сносимыми потоком воды.

Кормовые объекты, перемещающиеся на грунте, также выедаются, но весьма редко. Так, подводные исследования пищевого поведения диких пестрятки атлантического лосося в р. Тилт (Шотландия) показали, что из дрефта извлекается 75 % пищевых объектов, в то время как из субстрата только 25 % (Stradmeyer, Thorpe, 1987). Аналогичные результаты получены не только путем визуальных наблюдений, но и с помощью косвенных методов, например сравнения состава пищи и интенсивности питания рыб с количеством и составом бентоса и дрефта в реке. Исследование пищедобывательного поведения молоди онежского лосося подобным методом позволило нам установить, что сеголетки лосося и более крупная молодь (1+ — 3+) — пестрятки в летний период питаются преимущественно мигрирующими в толще воды кормовыми объектами. Осенью, при снижении обилия дрефта, пестрятки вынуждены переходить на частичное питание донными организмами с грунта и, вероятно, прикрепленными к водной растительности личинками ручейников и моллюсков, доминирующих в это время года в составе бентоса (Шустов, Хренников, 1976).

Сравнение суточных и сезонных изменений качественного состава

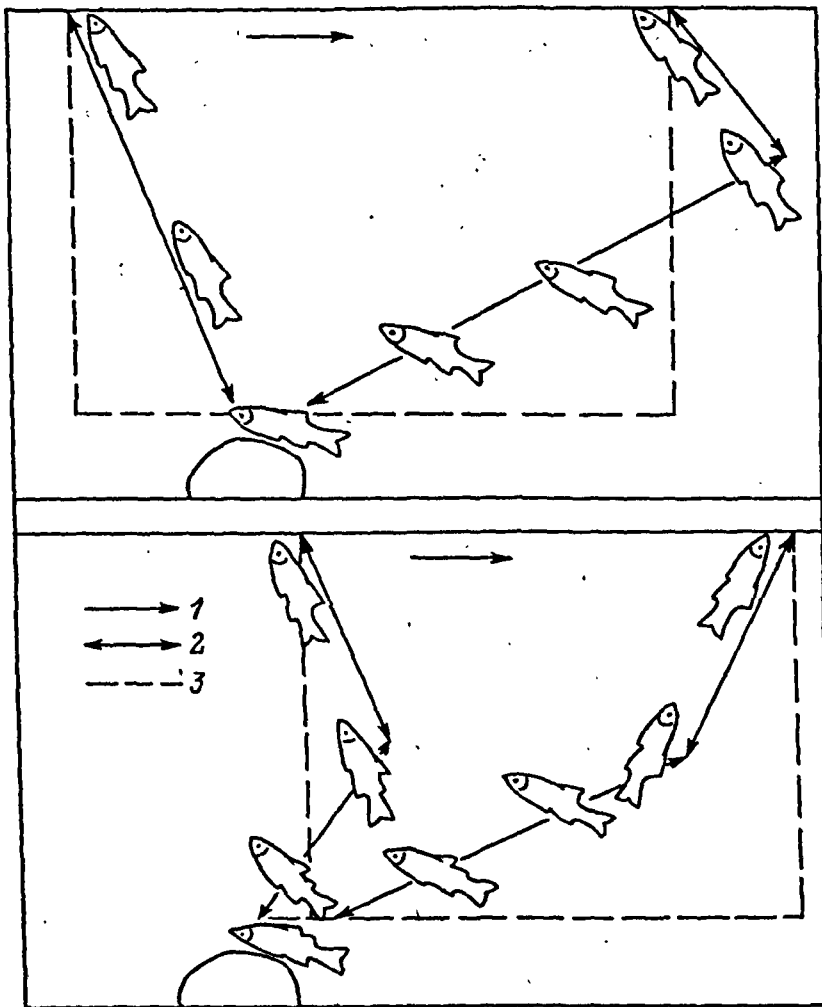


Рис. 12. Схема пищевых бросков молоди атлантического лосося в речном потоке воды (по: Stradmeyer, Thorpe, 1987).

1 — направление течения; 2 — схема проведения пищевых бросков; 3 — вертикальная и горизонтальная дистанции бросков.

пищи и интенсивности питания рыб в зависимости от динамики дрефта и бентоса позволило ряду исследователей выявить наличие тесной связи между дрефтом и характером пищи молоди лососевых. Например, Эллиот (Elliott, 1970) установил, что увеличение численности мигрирующих донных беспозвоночных в вечерние часы приводит к возрастанию накормленности молоди кумжи.

Отличная реореакция и оптомоторная реакция, а также острое зрение позволяют сеголеткам и пестряткам лососевых, фиксируясь в условиях течения около каких-либо зрительных ориентиров, успешно питаться сносимыми кормовыми объектами. Зрение играет ведущую роль у рыб, питающихся сносимыми объектами (Протасов, 1968), а основными признаками при выборе пищевых объектов молоди лосося и форели являются характер движения и величина пищевых объектов (Лабас, 1959). Анализ проб по дрефту донных беспозвоночных, выполненный нами для рек Онежского озера, показал, что пищевые

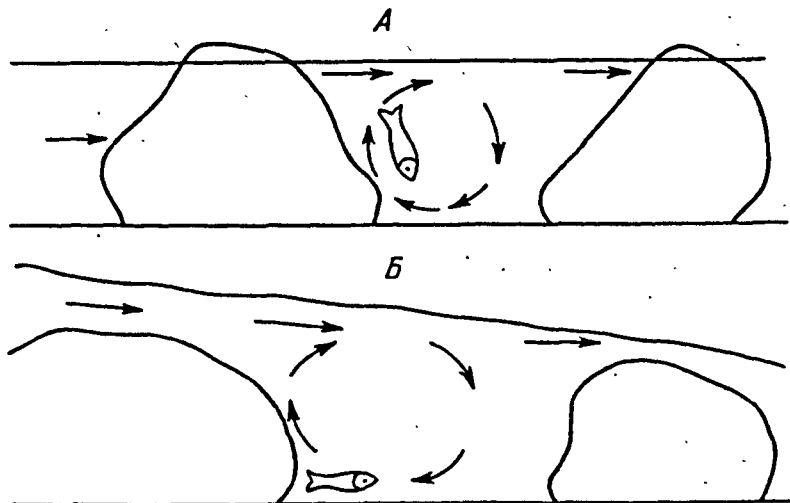


Рис. 13. Позы молоди атлантического лосося (серебристой пестрятки) в речном потоке воды (по: Сафонов и др., 1985).

А — при питании в вертикальном потоке; Б — при питании в горизонтальном потоке; стрелки — направление потока воды.

объекты, мигрирующие в толще воды, составляют от всех сносимых частиц (чехлики водных насекомых, кусочки растений и т. д.) довольно незначительную часть (Шустов, 1983), тем не менее в желудках дикой молоди лосося такие непищевые частицы (в отличие от заводской молоди) почти не встречаются. А. Р. Митанс (1963), исследуя питание молоди балтийского лосося в реках Латвии, также указывает на то, что рыбки активно избирают пищевые объекты; растительность встречается редко, но иногда имеются песчинки. Возможно, что последние необходимы рыбам для перетирания в желудке пищи с твердым хитиновым покровом.

Хорошая острота зрения и отличная реакция на пищевые объекты позволяют рыбам свести к минимуму „ложные“ броски и тем самым экономно расходовать энергию при питании кормовыми объектами, сносимыми в толще воды. В большинстве случаев реакция на пищу у пестрятки стереотипна (рис. 12). Особь постоянно держится у дна на своей излюбленной позиции, затем изменяет положение тела, поворачиваясь головой к пищевому объекту, быстро проплывает дистанцию до корма, схватывает его и также быстро возвращается на свое место. Здесь корм окончательно заглатывается или иногда „выплевывается“, если это был „ложный“ бросок за непищевым объектом. Корм со дна выедается очень редко и в основном около постоянного места обитания пестрятки. В зависимости от скорости потока, глубины, а также рельефа дна участки, избираемые молодь лосося, могут быть очень разнообразными (Веселов, Шустов, 1991). Так, согласно подводным наблюдениям Н. В. Сафонова, некоторые серебристые пестрятки семги в р. Лувеньга (Кольский п-ов) могут питаться буквально „стоя на голове“ (рис. 13) или в горизонтальном положении, почти не перемещаясь в вихревом потоке; еще более экономичный способ питания отмечен,

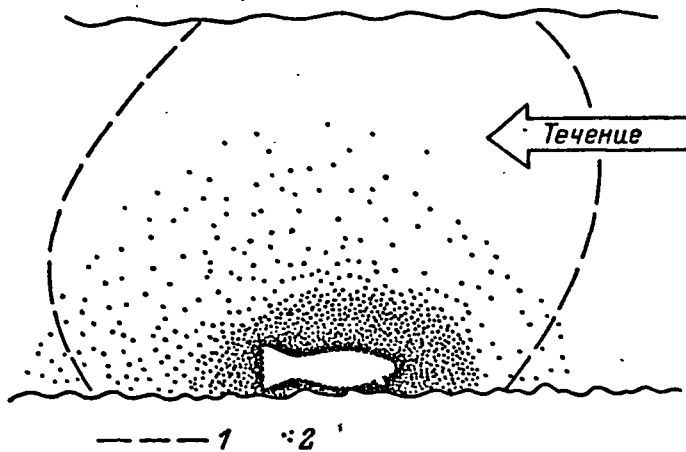


Рис. 14. Границы индивидуальной территории (1) молоди атлантического лосося, дистанция и частота бросков (2) за пищей (по: Kalleberg, 1958).

когда пестрятка „лежала с широко раскрытым против течения ртом, фильтруя пищу подобно моллюскам” (Сафонов и др., 1985).

Для более экономного расходования энергии рыба предпочитает схватывать корм с близкого расстояния, а не с дальнего (рис. 14), поэтому дистанция бросков за пищей обычно у молоди лосося ограничена. Так, с помощью покадрового фотографирования пищевого поведения молоди атлантического лосося в экспериментальной проточной установке Ванковский (Wankovski, 1979) определил, что у пестрятки длиной 8.6 см дистанция бросков за пищей редко превышает 1 м и определяется в первую очередь такими факторами, как острота зрения рыб, оптические свойства воды и размеры пищевых частиц. Наиболее мелкий, как и самый крупный, корм схватывается на близком расстоянии. Дил (Dill, 1978) также установил, что агрессивное поведение молоди кижуча в речных условиях носит энергетический характер, так как у рыбы элементы защитного поведения (преследование, боковые демонстрационные позы) начинают проявлять только с определенного расстояния. В дальнейшем этот же исследователь с соавт. (Pickett, Dill, 1985), анализируя особенности территориального поведения молоди кижуча (энергетические затраты на питание, защита территории и т. д.), сделал вывод, что при территориальном поведении происходит снижение энергетических затрат (по сравнению с нетерриториальными рыбами) на поиск корма, погоню за добычей и антагонистические отношения.

Таким образом, приведенные соображения позволяют считать, что в процессе эволюции у молоди проходных лососевых рыб выработалась своеобразная поведенческая реакция – не активный поиск пищи, а ее „ожидание”. Эта адаптация позволяет речным рыбам при минимальных затратах энергии эффективно питаться в условиях постоянного воздействия потока воды.

С энергетической, „кормовой” точки зрения, наиболее удобными будут такие позиции, где рыба, не затрачивая больших усилий на

сопротивление потоку воды, будет при минимальных тратах энергии иметь возможность потреблять достаточное для ее пищевых потребностей количество сносимых в толще и на поверхности воды кормовых объектов. Однако, по-видимому, в условиях действия турбулентного потока и различного по своему фракционному составу речного грунта (галка, гравий, валуны и крупные камни разнообразной формы) не все особи занимают наиболее оптимальные участки, несмотря на то что индивидуальное поведение любой особи всегда носит оптимальный характер. Именно одни пестрятки вынуждены держаться за большим камнем, предохраняясь от воздействия сильного потока воды, другие — даже висеть головой вниз, а третьи — не имеют возможности совершать броски за пищей в толщу воды и вынуждены постоянно „лежать” на камне. Естественно, что и условия добычи пищи у рыб будут сильно различаться, и, как следствие этой „потереи”, одни пестрятки будут иметь желудки, плотно наполненные пищей, а другие практически пустые, поиск же новых участков обитания, по-видимому, сопряжен с дополнительными тратами энергии, да и не всегда может принести успех.

И все же анализ достаточно больших как собственных, так и литературных материалов по питанию молоди лососевых в речных условиях убедительно показывает, что большая часть пестряток интенсивно питается в реке, что в свою очередь говорит о наличии у рыб надежных пищевых поведенческих адаптаций, выработанных этими видами лососевых в процессе эволюции.

Внутривидовые взаимоотношения. Наличие индивидуальных территорий у пестряток проходных лососевых рыб с длительным периодом речной жизни, а именно питание и охрана этой территории — это своеобразная поведенческая адаптация, направленная в конечном счете на увеличение шансов выжить в реке благодаря разграничению пищевых ресурсов и убежищ, т. е. пищи и пространства. Согласно исследованиям А. А. Даркова (1980), „агрессивно-оборонительные реакции и связанные с ними изменения во внешнем облике рыбы (окраске, позах и характерных движениях) проявляются как во внутри-, так и в межвидовых отношениях и имеют двойное проявление — предупреждения и бегства”. Характер этих реакций довольно сходен и в основном проявляется в „напряжении плавников, раздвижении жаберных крышек, открывании рта и волнообразное (бьющее) движение спинного и хвостового плавников” (Дарков, 1980, с. 55).

Экспериментальные работы, выполненные рядом исследователей с использованием речных (проточных) аквариумов, а также подводные наблюдения в реках убедительно свидетельствуют о том, что пестрятки таких видов лососевых, как атлантический лосось, кумжа, кижуч, чавыча, имеют целый набор поведенческих реакций, направленных на защиту собственной территории, — это всевозможные „угрожающие” позы, удары, пощипывания, драки и прочие атрибуты агрессивного поведения (Kalleberg, 1958; Chapman, 1962, 1966; Keenleyside, 1962; Keenleyside, Yamamoto, 1962; Mason, Chapman, 1965; Symons, 1968,

1969, 1976; Митанс, 1973; North, 1979; Dill et al., 1981; Kennedy, Strange, 1982; Taylor, 1988, и др.).

По-видимому, защита индивидуальной территории и агрессивное поведение у мальков лососевых появляются с момента начала их активного питания в реке. Так, Мейсон и Чепмен (Mason, Chapman, 1965) экспериментально в речных аквариумах установили, что агрессивность у мальков кижуча начинает проявляться уже в течение первой недели после выхода из нерестового бугра.

В естественных условиях трудно в деталях выявить всевозможные конфликты, которые встречаются между рыбами, имеющими индивидуальные территории, и установить их конкретные причины. Однако общие черты агрессивно-оборонительного поведения для молоди лососевых известны, они находят свое выражение в появлении „угрожающих” поз (фронтальная и боковая позы), атакывании, покусывании, преследовании противника и обычно заканчиваются бегством нарушителя границы. Так, например, Кенлисайд (Keenleyside, 1962) установил, что когда пестрятка — „нарушитель” проплывает на территории другой пестрятки — „резидента”, то последняя поднимается со своей территории, находящейся у дна, и изгоняет „нарушителя”. Обычно нарушающие границу пестрятки быстро отступают и, отогнав „нарушителя”, „резидент” возвращается на свою старую позицию, если „нарушитель” ретируется медленно или если угрожает „резиденту”, то между ними может возникнуть борьба (нападения, покусывания, удары), которая обычно кончается победой „резидента” и изгнанием „нарушителя”.

Наблюдая за поведением молоди атлантического лосося в естественных и лабораторных условиях, Кенлисайд и Ямамото (Keenleyside, Yamamoto, 1962) установили, что у пестряток во время защиты территории проявляются шесть четких реакций: атакывание, покусывание, преследование, фронтальная и боковая позы и бегство. В аквариуме при конфликтных ситуациях у молоди кумжи наблюдается агрессивное поведение, состоящее в оттопыривании плавников, дорсовентральном изгибе тела, которое проявляется в течение 0.8–1.5 с и оказывает „умиротворяющее” воздействие на партнера (North, 1979).

В большинстве случаев агрессивное поведение рыб ограничивается „угрожающими” позами, причем каждая поза означает свою степень агрессивности. Выяснено, что такие позы и движение рыб при агрессивно-оборонительных отношениях имеют в первую очередь сигнальное значение, и их можно рассматривать как одну из форм эволюции пищевого поведения рыб (Протасов, Дарков, 1970).

В естественных условиях, при нормальной плотности молоди лососевых, между занимаемыми рыбами участками остается некоторое свободное пространство, поэтому агрессивное поведение наблюдается весьма редко (Keenleyside, 1962). Значительное увеличение численности молоди приводит к возникновению конкурентных отношений у рыб за пищу и пространство, что в свою очередь вызывает некоторое сжатие и частичное перекрытие участков за счет усиления агрес-

сивности и соперничества рыб. В результате конкуренции часть рыб (наиболее мелких и слабых) вытесняется и мигрирует с этого участка реки, а у оставшихся рыб происходят рассредоточение и ослабление пищевых отношений (Charman, 1962, 1966; Symons, 1968, 1969).

Например, исследования показали, что у голодной молоди кижуча (Dill et al., 1981) и кумжи (Symons, 1968) агрессивность резко усиливается, что в свою очередь способствует увеличению площади индивидуальных территорий рыб и является причиной вытеснения части молоди из реки. Кеннеди и Стрейндж (Kennedy, Strange, 1982) считают, что между сеголетками лосося и более крупными пестрятками имеются конкурентные отношения, приводящие к разделению мест обитания рыб. Во время полевых работ на р. Печенга (Кольский п-ов) в июле 1980-го и августе 1985 гг. нами были обнаружены пестрятки семги на типичном плесе, на глубине нескольких метров (Щуров, Шустов, 1988). Возможно, это была вынужденная мера, так как выше плеса, на порогах и перекатах реки плотность расселения молоди семги достигала значительной величины – одна пестрятка на 1 м², и обнаруженные нами на плесе пестрятки вынуждены были мигрировать в результате внутривидовой конкуренции с более сильной молодью, возможно даже уже на стадии сеголетки. Так, например, В. В. Азбелев (1960) наблюдал сеголеток семги в летние месяцы в прибрежной части плесов на каменистых участках рек Кола и Колвица со сравнительно тихим течением. На материале, собранном из трех озер западного побережья Ньюфаундленда (Канада), Перрер с соавт. (Perreer et al., 1985) исследовал возможность использования молодью атлантического лосося стоячих водоемов как выростных площадей для естественных популяций и пришел к выводу, что пестрятки лосося возрастом 3+ и 4+ и численностью от 55 до 63 пестряток на 1 га могут обитать в озерах, где слабый пресс хищников. Кстати, мы также на плесе р. Печенга не обнаружили щук – потенциальных хищников молоди семги.

По-видимому, наличие территориального поведения и, как следствие, агрессивного поведения молоди по отношению друг к другу – это атрибут поведенческих адаптаций лососевых рыб, направленных на более эффективное использование пищевых и территориальных ресурсов лососевых рек, а значит и на повышение выживаемости рыб на этих стадиях развития.

Межвидовые взаимоотношения. Несомненно, что в процессе становления фаунистических комплексов в лососевых нерестовых реках, впрочем как и в других водоемах и реках (Никольский, 1953, 1974а), между рыбами складываются определенные взаимоотношения. Исследования конкурентных отношений между видами животных (Мантейфель, 1980, 1987), а также экологической ниши (Джиллер, 1988) составляют одну из основных проблем общей биологии (Дажо, 1975).

Известно, что на порогах и перекатах лососевых нерестовых рек обитает довольно большой набор лососевых и прочих речных рыб – „потенциальных” конкурентов друг другу за пищу и пространство.

Так, например, в лососевых реках европейского Севера России

на порогах и перекатах обычно обитают следующие виды рыб: хариус, молодь кумжи, бычок-подкаменщик, голец усатый, молодь налима и гольян.

Одной из мелких, но самых многочисленных рыб, встречающихся на порожистых участках лососевых рек, является гольян. В пище гольянов, наряду с низшей водной растительностью (нитчатые водоросли, мелкие колонии сине-зеленых и диатомовых водорослей), преобладают мелкие формы донных беспозвоночных — личинки хирономид и ручейников, нимфы поденок и веснянок (Никольский и др., 1947; Заболоцкий, 1959; Михин, 1959; Шустов, 1983), т. е. именно те организмы, которые составляют основу питания мальков и сеголетков лосося. Встречаясь в большом количестве на порожистых участках с ослабленным течением, гольяны несомненно конкурируют с молодь атлантического лосося за пищу и пространство.

Конкуренция бычка-подкаменщика, гольца усатого, молоди налима с молодь лосося явно незначительна, несмотря даже на совпадение спектров питания и совместное обитание на одних и тех же порогах. Дело в том, что численность этих рыб на порогах и перекатах рек обычно низкая (Заболоцкий, 1959; Михин, 1959; Митанс, 1975; Шустов, 1983).

Как мы выяснили ранее, молодь кумжи тоже питается преимущественно реофильными донными беспозвоночными, а также воздушными и наземными насекомыми, однако места их обитания различаются — кумжа предпочитает более мелкие ручьи и притоки лососевых рек, в самих лососевых реках численность кумжи незначительна. Гибсон (Gibson, 1966) подводными наблюдениями установил, что места распределения американского гольца и молоди атлантического лосося в реках Канады также различаются — первый предпочитает затишные участки. С другой стороны, например в небольшой реке в штате Мичиган, экспериментально доказано, что кумжа может вытеснять американского гольца с более благоприятных мест обитания (Fausch, White, 1981).

В северной части ареала атлантического лосося — в реках Карелии, Мурманской, Архангельской областей и Республики Коми — наиболее конкурентоспособным видом для молоди семги оказывается хариус. Спектр питания хариуса (донные беспозвоночные, а также воздушные и наземные насекомые, падающие в воду) во многом соответствует составу пищи молоди семги. В. Н. Шубина (1986), исследуя питание хариуса и молоди семги в североуральских реках, определила, что состав доминирующих видов ручейников в пище обоих видов сходен — коэффициент сходства пищи по ручейникам может достигать даже 93.

Таким образом, хариус определенно является конкурентом за пищу и пространство для молоди атлантического лосося. И все же, по-видимому, не следует спешить с „обвинениями” в адрес этой рыбы, помня хотя бы о том, что молодь семги способна питаться мальками хариуса. При выяснении напряженности пищевой и территориальной

конкуренции необходимо обращать внимание на численность хариуса и молоди лосося в реке и на факторы, лимитирующие их численность.

Так, в реках, где численность хариуса низкая (относительно размеров нерестово-выростных угодий), эти виды будут конкурировать между собой незначительно, даже при всем сходстве пищи, так как пригодных мест обитания обоим видам будет вполне достаточно. Например, такая ситуация складывается в притоках одной из самых крупных семуужьих рек – р. Печоры. В связи с этим вполне справедливы и обоснованы все доводы в „защиту” хариуса, высказанные рядом исследователей. „Нам представляется, что существование хариуса на Печоре, наряду с молодью семги, вполне допустимо, и уничтожение его как конкурента последней не может принести большой пользы. В то же время уничтожение рыбы, служащей основным объектом местного рыболовства, может принести большой вред” (Владимирская, 1957). „Главное же – нет никаких данных о том, что пестряткам из-за хариусов не хватает корма. Наоборот, у тех и других в пище всегда преобладают те беспозвоночные, которые в это же время преобладают и в бентосе. Часть хариусов покрупнее уходит по рекам выше мест нагула молоди семги. Так что голословно утверждение некоторых защитников семги, ратующих за истребление хариуса в ее нерестовых реках на том основании, что он якобы подрывает кормовую базу молоди. Никто ни по одной семуужье-нерестовой реке Республики Коми не предъявил еще доказательств в пользу подобного уничтожения, и хариуса нельзя ловить неразумно, без оглядки, лишая водоем этой прекрасной рыбы” (Соловкина, 1975).

Однако, обитая на порожистых участках небольших по размеру лососевых реках и достигая в некоторых случаях весьма высокой численности, хариус, по-видимому, может вытеснить часть молоди атлантического лосося с нерестово-выростных площадей. Например, в притоках Онежского озера, где хариус с молодью пресноводного лосося имеют сходный состав пищи, а также в некоторых реках, где хариус превышает в несколько раз по численности пестрятки лосося, он будет являться достаточно серьезным конкурентом за пищу и пространство. И все же его уничтожение может быть оправдано лишь в том случае, если на какой-либо реке будет создано культурное лососевое хозяйство, в котором выростная площадь реки полностью использовалась бы для выращивания молоди лосося с высокой плотностью ее расселения, как например в хозяйстве типа полуестественного выростного канала для выращивания молоди кижуча в Канаде (см. раздел 8.3).

В своей обзорной статье, посвященной механизмам, регулирующим состав, популяционную структуру и продукцию лососевых рыб в нерестовых реках, Гибсон (Gibson, 1988) делает вывод, что межвидовые отношения лососевых определяются многими факторами и включают такие, как: скорость потока, доступность пищи, температурный режим, что в свою очередь влияет на уровень агрессивности рыб и, как следствие, на продуктивность рек.

Достаточно много примеров конкурентных отношений между

молодь лососевых рыб можно привести также для бассейна Тихого океана. Так, например, Л. В. Кохменко (1965) делает вывод о довольно сложных отношениях гольцов (мальмы и кумжи) с молодь тихоокеанских лососей в реках бассейна Амура. С одной стороны, мальма и кумжа, питаясь водными беспозвоночными, представляют собой потенциальных конкурентов для молоди лососей, а с другой — поедая многочисленных сорных рыб, ослабляют напряжение пищевых отношений. Хартман (Hartman, 1965) установил, что в реках Британской Колумбии в летний период из-за высокой конкуренции молодь кижуча и стальноголового лосося занимает разные участки реки: кижуч — заводи и затишные участки, а лосось — пороги; зимой же, когда уровень агрессивности рыб незначителен, — все рыбы обитают вместе в заводях. Глова (Glova, 1984, 1986), исследуя территориальные взаимоотношения между кижучем и лососем Кларка (*Salmo clarki clarki*), также установил, что если в зимний период молодь этих видов рыб обитает совместно на участках рек со спокойным течением, то летом места обитания рыб резко различаются из-за агрессивности и конкуренции рыб за пищу и пространство.

С другой стороны, В. В. Волобуев и А. Ю. Рогатных (1982), изучая экологию молоди кижуча в реках материкового побережья Охотского моря, пишут о том, что „стайки кижуча иногда смешиваются с одномерной молодь гольца и кунджи, довольно часто молодь кижуча держится в стаях с колюшками, гольяном и молодь хариуса”. И. И. Куренков (1964), исследуя кормовую базу молоди лососей во внутренних водоемах Камчатки, на основании данных о пищевых спектрах рыб приходит к выводу, что, наоборот, — именно в зимнее время при высокой численности рыб и ограниченности донной фауны как межвидовые, так и внутривидовые пищевые взаимоотношения должны возрастать по сравнению с летним обеспечением молоди лососей пищей. Нам думается, что И. И. Куренков делает не совсем правильные выводы, так как он не учитывает в своих рассуждениях ни сведения о поведении рыб (снижение плавательной активности), ни данные о пищеварении (снижение скорости переваривания пищи), а принимает во внимание только степень накормленности рыб в летний и зимний периоды.

Действительно, многими исследователями, в том числе и нами, установлено, что в зимний период молодь лососевых в реках продолжает кормиться, но интенсивность питания низкая. Так, например, В. Г. Мельянцева (1951, 1952) упоминает о питании ручьевой форели в реках Карелии зимой. По данным Мак-Кормака (McCormack, 1962), молодь кумжи питается при температуре воды ниже 6 °С. Зимой пища обнаружена у молоди кижуча, атлантического лосося и кумжи. По данным А. Ю. Рогатных (1987), в бассейне р. Тауй (северное побережье Охотского моря) для молоди кижуча зимой характерны узкий пищевой спектр и пониженная интенсивность питания. Исследования питания молоди пресноводного лосося, выполненные нами в реках Онежского озера (Смирнов и др., 1976), показали, что рыбы все-таки не-

сколько подвижны в зимний период и продолжают питаться, однако интенсивность потребления пищи крайне низкая, пищевые организмы встречаются в желудке единично, спектр питания узкий.

Фактические сезонные различия в интенсивности питания рыб (суточные рационы) будут значительно выше, чем это кажется из простого сопоставления сезонных изменений питания рыб по индексам наполнения желудков. Известно, что скорость переваривания пищи, а следовательно и суточные рационы в течение года, не одинакова и в прямой степени зависят от температуры (Пегель, 1950; Строганов, 1962). Так, исследование скорости пищеварения у молоди атлантического лосося, выполненное нами методом принудительного кормления рыб в естественных условиях (Шустов, 1976), показало, что в диапазоне 0.1–20 °С изменение температуры на 10° изменяет скорость переваривания в среднем в 2 раза.

Иными словами, мы считаем, что низкая интенсивность питания молоди лососевых в зимний период – это не результат усиления внутри- и межвидовых отношений, а следствие снижения поведенческой активности рыб из-за действия низких температур.

Установлено также, что хищники отрицательно воздействуют на все стадии развития молоди проходных лососевых рыб, но в большей степени на личинок с момента их выхода из нерестовых бугров и расселения по реке, а также на смолтов во время их миграции (см. раздел 4.2.2). Например, молодь атлантического лосося на стадии „пестрятка” из рыб поедают щука, налим, таймень, окунь, голавль, кумжа, из птиц – крохаль, чайка и оляпка, из млекопитающих – выдра, норка. Зимой пестрятки семги поедаются налимом и оляпкой (Владимирская, 1957), причем оляпки могут выедать рыб, укрывшихся даже под камнями (Hartman, 1965). Анализ желудков двух видов крохалей – *Mergus merganses* и *M. serrator* показал, что в р. Индалселвен, расположенной на севере Швеции, эти птицы питаются в основном пестрятками атлантического лосося, молодь кумжи и бычком-подкаменщиком. Из них два первых вида рыб составляют не менее 50 % рациона птиц (Lindroth, 1955). Расчеты Линдрота показывают, что, например, в 1954 г. популяции этих птиц могли истребить 350 тыс. экз. десятиграммовых пестряток лосося и кумжи.

Большой вред могут наносить таймень и налим (Боган, 1968). В составе летней пищи тайменя из р. Ильч (бассейн Печоры) пестрятки семги по весу составляли 62.5 % от съеденных рыб – усатого гольца, хариуса и бычка-подкаменщика, а в составе пищи налима в верховьях Печоры в зимнее время – 14.2 %. По данным М. Н. Владимирской (1957), зимой в семужских притоках Печоры налим питается молодь семги. Сеголетками лосося на порогах может питаться и окунь (Jones, 1959). У окуня весом 200 г, выловленного нами в мае на пороге р. Пяльма (бассейн Онежского озера), в желудке обнаружены три годовика лосося размером от 50 до 61 мм. Щука наносит большой вред стадам атлантического лосося.

Таким образом, между речными рыбами имеются не только кон-

курентные взаимоотношения, приводящие к вытеснению одних видов рыб другими, но и прямое хищничество и даже каннибализм — т. е. наивысшая степень конкурентных отношений. Вопрос этот далеко не простой. Вот, например, что по этому поводу пишет в своей монографии „Биология и размножение тихоокеанских лососей” А. И. Смирнов (1975, с. 284): „При анализе межвидовых и внутривидовых отношений внимание исследователей привлекает распространение среди молодежи лососей хищничества. Действительно, в желудках годовиков и двухгодовиков кижуча, симы, чавычи, нерки, гольцов и других видов иногда в значительном количестве встречается мелкая молодежь лососей, в том числе того же вида. В каждом случае важно проанализировать причины хищничества. При этом рассматриваются особенности режима водоемов, их населения, обеспеченности рыбы кормами, ... причины концентрации молодежи и потенциальных хищников. В противном случае могут складываться ошибочные представления о масштабах хищничества и каннибализма... Внимательный анализ биоэкологических отношений показывает, что в природе не так часто наблюдаются условия, приводящие к скоплению разновозрастной молодежи одного или нескольких видов”. Эти рассуждения А. И. Смирнова имеют прямое отношение и к оценке поведенческих реакций на хищников молодежи лососевых на стадии пестряток. Анализ материалов показывает, что, обладая надежной системой поведенческих адаптаций при индивидуальном образе жизни, на абиотические и биотические условия речной среды обитания, пестрятки лососевых имеют надежные механизмы защиты и от хищников — укрытия между камнями, отличная реакция на корм и других рыб и т. д. Так, например, Дил и Фрезер (Dill, Fraser, 1984) в лабораторных условиях, исследуя влияние хищника (фотография радужной форели, размещаемая около стенки аквариума) на поведение молодежи кижуча, установили, что последняя в присутствии модели хищника сокращает расстояние бросков за пищей, причем чем чаще появляется хищник, тем меньше это расстояние. Это, как нам кажется, яркий пример действия триотрофа (Мантейфель, 1980) в речных условиях.

Таким образом, наличие территориального поведения молодежи лососевых на стадии пестрятки со всеми вытекающими из этого поведения поведенческими реакциями на действие абиотических и биотических факторов речной среды, разворачивающимися на фоне и с непосредственным участием реореакции, несомненно можно считать надежной поведенческой адаптационной системой рыб на действие потока воды, выработанной в процессе эволюции у молодежи проходных лососевых рыб.

4.3. Морфологическая и физиологическая характеристика смолтов

Весной по достижении определенных размеров и возраста молодь проходных лососевых рыб с длительным периодом речной жизни завершает этот период и мигрирует из нерестовых рек в моря (морская форма) или озера (пресноводная форма).

Многочисленными исследованиями установлено, что в период, предшествующий миграции, у молоди лососевых рыб в процессе смолтификации происходят большие биохимические, морфологические и поведенческие изменения (табл. 5), связанные с подготовкой перехода к новым условиям обитания (Folmar, Dickhoff, 1980; Wedemeyer et al., 1980, и др.). Процесс смолтификации по своей глубине перестройки организма напоминает метаморфоз амфибий, однако не носит такой необратимый характер, так как при определенных условиях у рыб, оставшихся в пресной воде, наступает десмолтификация (Штерман, 1985).

Морфологические изменения затрагивают форму тела — увеличивается индекс удлинненности и уменьшается коэффициент упитанности, уменьшаются относительные длина и высота головы и удлиняется хвостовая стебель — последний становится более прогонистым, уменьшается относительная длина грудных и брюшных плавников. Вместо „пестряточной” окраски и толстой кожи у рыб наблюдается усиление „серебристости” за счет увеличения слоев гуанина и гипоксаптина на нижней стороне чешуи и в коже, т. е. идет процесс депигментации кожи. Наблюдается также снижение прочности кожного покрова. Все морфологические адаптации к речным условиям, имеющиеся у молоди проходных лососевых рыб на стадии пестрятки, в процессе смолтификации исчезают.

Физиологические изменения заключаются в приобретении смолтами способности к осморегуляции в гипертонической среде, в увеличении эндокринной активности, уровня Na^+ , K^+ , АТФ-азной активности, в содержании в жабрах микросом и проч. (Баранникова, 1975; Wedemeyer et al., 1980, и др.). У рыб происходят сложные биохимические изменения, повышается азотистый и жировой обмен, усиливается выделение жира и гликогена из печени, уменьшается минерализация (Баранникова и др., 1983).

Во время этапа смолтификации у рыб происходит подготовка к морской среде обитания, поэтому развитие осморегуляторных механизмов является одним из важных показателей смолтификации и возможности существования лососей в море. Развитие солеустойчивости связано с повышением активности СДГ (активность фермента сукцинатдегидрогеназы хлоридных клеток жаберного эпителия), а сама гипоосмотическая регуляция начинает функционировать у рыб еще в пресной воде (Черницкий, 1982) при развитии молоди от parr к smolt (Краюшкина, 1976). В итоге этих превращений, приводящих к повыше-

Таблица 5

Изменение физиологических, биохимических, морфологических показателей при смолтификации (по: Бакштанский и др., 1981, с изменениями)

Показатель	Характер изменения
Морфологические	
Серебристая окраска	Появляется
Коэффициент упитанности	Снижается
Физиологические и биохимические	
Активность эндокринной системы	Увеличивается
Дыхательный метаболизм	„
Жирность общая	Уменьшается
Содержание гликогена в крови	Увеличивается
Содержание глюкозы в крови	„
Солеустойчивость	„
Вариабельность концентрации натрия	„
Количество хлоридных клеток	„
Активность Na/K-АТФазы хлоридных клеток	„
Активность сукцинатдегидрогеназы хлоридных клеток	„
Гипоосмотический тип осморегуляции	Появляется
Поведение	
Стайное	Появляется
Территориальное	Исчезает
Двигательная активность в морской воде	Повышается
Предпочтение соленой воды	Появляется

нию солеустойчивости молоди, последняя начинает предпочитать соленую воду, а не пресную. Так, например, если у семги на стадии пестрятки преобладали реакции избегания воды с соленостью более 0.23 ‰, то серебристые пестрятки отдавали предпочтение солоноватой воде (Павлов, Трошичева, 1988). „Степень завершения смолтификации следует рассматривать как фактор, влияющий на выживание лососевых в период смены среды обитания”, где смолты лучше подготовлены к жизни в море по сравнению с пресмолтами (Варнавский и др., 1988).

В свою очередь смолтификация, являясь центральным и весьма существенным этапом индивидуального развития лососей, детерминирует миграционное поведение и переход молоди в море (Гербильский, 1965; Баранникова, 1975; Wedemeyer et al., 1980). Поведенческие изменения выражаются в прекращении защиты индивидуальной территории и снижении уровня агрессивности у покатников. У них появляется стайное поведение, рыбы начинают активно плыть по течению, а не против него. Так, например, по данным Смита (Smith, 1982), у молоди

Таблица 6

Плавательная способность пестряток и смолтов семги, отловленных в р. Лувеньга (июль, 1979 г., скорость потока в лотке 0.35 м/с; эксперименты И. Л. Щурова)

Стадия развития рыб	Длина рыб, * см	Плавательная способность, мин	Коэффициент вариации, %	Количество рыб в экспериментах
Пестрятки	$\frac{11.1}{9.1-13.1}$	$\frac{14.7 \pm 1.5}{0.5-43.3}$	78.7	65
Смолты	$\frac{12.6}{10.0-15.0}$	$\frac{2.9 \pm 0.3}{0.0-6.2}$	63.1	48

* Над чертой — средние данные (и ошибка), под чертой — минимальные и максимальные пределы колебаний.

кижуча в процессе перехода parr-smolt плавательная способность рыб снижается в 2 раза. Торп и Морган (Thorpe, Morgan, 1978), применяя сходную методику, определили, что если пестрятки атлантического лосося могут активно плавать при скорости потока, равной в 7 длин тела в 1 сек, то смолты могут противостоять только лишь потоку в 2 длины на 1 с. Анализ плавательных способностей пестряток и смолтов семги, выполненный совместно с И. Л. Щуровым (табл. 6) на р. Лувеньга, показал, что время удержания последних в гидрологическом лотке в потоке воды 0.35 м/с значительно меньше, практически в 5 раз.

И все же, несмотря на то что смолты лососевых не могут длительное время сопротивляться потоку воды, нельзя сказать, что рыбы становятся физически слабее. Измерения реальной физической силы смолтов семги с помощью нашей установки „Спринт рыб” показали, что у рыб в процессе роста происходит довольно интенсивное нарастание плавательных усилий — увеличение смолтов на 1 см дает прирост физической силы порядка 50 %.

Наши исследования показали, что характеристики оптомоторной реакции смолтов по сравнению с пестрятками семги также не становятся хуже — рыбы во время ската обладают отличным зрением, что в свою очередь позволяет им иметь четкие реакции на корм, хищников во время миграции по реке.

Полученные результаты легко интерпретировать, если предположить, что одной из причин миграции смолтов в море является снижение их плавательной способности, т. е. отсутствие у рыб способности на этой стадии развития активно и длительное время противодействовать потоку воды. Именно такую точку зрения высказывает Д. С. Павлов (1979) в своем фундаментальном труде „Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды” по поводу механизма миграции рыб в реке. Однако из анализа вышеупомянутых материалов можно сделать определенный вывод, что если глубокие морфологические, физиологические и биохимические превращения во время

перехода parr-smolt и направлены на уменьшение у рыб способности к обитанию в условиях потока воды и увеличению миграционного состояния, тем не менее не уменьшают у рыб остроту поведенческих реакций на корм, хищников, способность к ориентации в потоке воды.

4.4. Поведенческие адаптации смолтов к речным условиям

Многочисленные материалы показывают, что миграция смолтов проходных лососевых рыб происходит в весенний период, известно также, что и в осенний период наблюдается интенсивный скат молоди, однако, как мы увидим далее, он носит несколько иной характер (раздел 4.5).

Чаще всего продолжительность миграции составляет около месяца, но может меняться от 2 до 5 недель. Так, например, катадромную миграцию из рек юго-восточной части Кольского п-ова начинают смолты семги старших возрастных групп, а завершают младшие при общей продолжительности ската от 4 до 5 недель (Кузмин и др., 1988). В р. Лувеньга (также Кольский п-ов) продолжительность периода миграции смолтов семги и кумжи колеблется от 36 до 78 суток (Лоенко, Черницкий, 1986). Если в реках Латвии скат молоди атлантического лосося происходит в апреле-мае, в Карелии — мае-июне, то на Кольском п-ове только в июне и даже в июле. Однако в озерно-речных системах скат серебрянок и серебристых пестряток из озера в озеро происходит постепенно — в течение лета и осени (Смирнов, Первозванский, 1976).

Большинство исследователей главными из факторов внешней среды, вызывающих миграцию молоди лососевых, считают температуру воды и изменение уровня в реке. Так, например, начало миграции молоди атлантического лосося обычно наступает с повышением температуры воды, конкретные значения которой меняются по районам исследований, причем, по-видимому, температура воды больше влияет на сам процесс смолтификации, в первую очередь на состояние и подготовленность молоди к миграции. Однако, как показывают исследования, процесс катадромной миграции молоди проходных лососевых рыб носит довольно сложный характер и зависит от различных условий среды. Так, например, В. Д. Нестеров с соавт. (1985) с помощью метода множественного корреляционного анализа установил, что из семи лет наблюдений трижды наибольшее влияние на интенсивность миграции молоди семги в р. Сояне оказывало изменение уровня воды, дважды — изменение атмосферного давления. Как мы увидим далее, в одних реках молодь мигрирует только ночью, а в других — только днем. По данным Пиггинса и Милса (Piggins, Mills, 1985), в бассейне р. Банишул (Великобритания) смолты атлантического лосося в начале покатной миграции скатываются днем, а в конце — преиму-

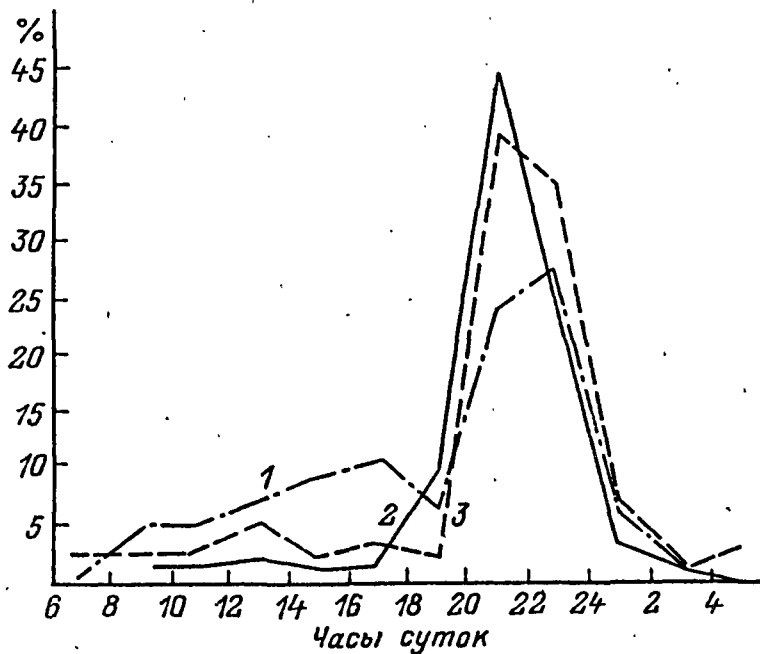


Рис. 15. Скат молоди из оз. Дальнего в течение суток (в % от общего количества в скате) (по: Крогиус, 1954).

1 — 1937 г.; 2 — 1938 г.; 3 — 1939 г.

щественно ночью. По этому вопросу правильную точку зрения выдвигает Э. Л. Бакштанский с соавт. (1976), считающий, что „динамика ската молоди атлантического лосося может зависеть от различных условий среды, вряд ли существует единый фактор, который мог бы во всех случаях определить динамику ската”.

И все же, несомненно, должны быть какие-то общие закономерности в поведении молоди проходных лососевых рыб во время ската катадромной миграции. Если у этих видов рыб в процессе эволюции, как мы выяснили ранее, выработалась довольно стройная поведенческая адаптационная система для стадии пестрятки, то и на стадии смолта у рыб должны быть вполне определенные реакции на действие абиотических и биотических факторов речной среды обитания, направленные в итоге на повышение выживаемости рыб во время ската, тем более что морфологические, физиологические и биохимические изменения во время перехода от „parr” к „smolt” не снижают остроту поведенческих реакций на корм, конкурентов, хищников, умение ориентироваться в потоке воды.

Освещенность. В большинстве случаев скат смолтов происходит преимущественно ночью. Так, например, по данным Ф. В. Крогиус (1954), скат молоди красной из оз. Дальнего на Камчатке происходит наиболее интенсивно между 20 и 2 часами ночи (рис. 15). Хартман с соавт. (Hartman et al., 1967) установил, что из озер Аляски смолты нерки скатываются по рекам в основном ночью, образуя стаи. А. И. Смирнов (1975) отмечает, что „массовое сплывание молоди кижуча по реке начинается обычно вечером, а максимальным бывает ночью”. Во многих лососевых реках молодь атлантического лосося

также мигрирует ночью. Такие сведения известны для молоди балтийского лосося р. Салацы (Митанс, 1967), молоди семги из рек Лувеньга (Лоенко, Черницкий, 1986), Солза (Казаков, Протопопов, 1988). Наши исследования суточной динамики миграции диких и заводских смолтов семги в р. Кереть (бассейн Белого моря) также подтверждают вывод о скате молоди в ночное время (Бугаев и др., 1987).

По-видимому, здесь, как и в случае с покатной молодью горбуши и кеты, ночное усиление интенсивности ската вызвано „пространственной дезориентацией” рыб при снижении освещенности. Если пестрятки проходных лососевых рыб в ночное время для предотвращения сноса могут успешно укрываться на дне среди камней, то смолты, „теряя” в процессе смолтификации на этой стадии развития достаточно надежные морфологические и физиологические адаптации к речным условиям обитания, при потере ориентации, вызванной темным временем суток, легко вовлекаются потоком воды в покатное состояние. Подтверждением этому выводу могут служить сведения об усилении ската молоди лососевых и в дневное время, вызванное интенсивной облачностью в туманную и дождливую погоду (Смирнов, 1975) или мутной водой и пасмурным небом (Митанс, 1967).

Дневной скат молоди лососевых может быть также вызван и другими факторами, а не только освещенностью. Так, например, Торп и Морган (Thorge, Morgan, 1978), обсуждая причины ската смолтов атлантического лосося в некоторых реках в дневное время, предполагают, что причина может быть в формировании у рыб стаи в это время суток. В ряде рек северного региона скат молоди семги может происходить преимущественно в дневное время и особенно активно в часы наибольшей солнечной радиации (Нестеров, 1985). Э. Л. Бакштанский и В. Д. Нестеров (1983б), изучая с помощью оригинальных экспериментов суточную активность щуки и поведение смолтов семги, установили, что в солнечную погоду, во время появления на воде солнечных бликов, у щуки ослабевает острота зрения и наблюдается наименьшая охотничья активность. В такую погоду смолты семги подходят к местам обитания щук намного ближе и в меньшей степени проявляют испуг. Нисколько не сомневаясь в правильности объяснения причины поведения щуки и молоди семги в солнечную погоду, мы все же считаем, что, возможно, и молодь семги при появлении солнечных бликов на воде также начинает плохо ориентироваться в пространстве, а поэтому и начинает более активно мигрировать по реке. Иными словами, основная причина ската смолтов как в ночное время, так и при яркой освещенности — „пространственная дезориентация” рыб.

Температура. По-видимому, воздействие температуры на смолтов проходных лососевых рыб следует рассматривать в двух аспектах. Во-первых, весеннее повышение температуры должно способствовать превращению пестряток в смолты, и, во-вторых, температура определяет активность и уровень поведенческих реакций рыб на абиотические и биотические факторы среды. Однако В. Д. Нестеров с соавт. (1985), исследуя влияние абиотических факторов речной среды:

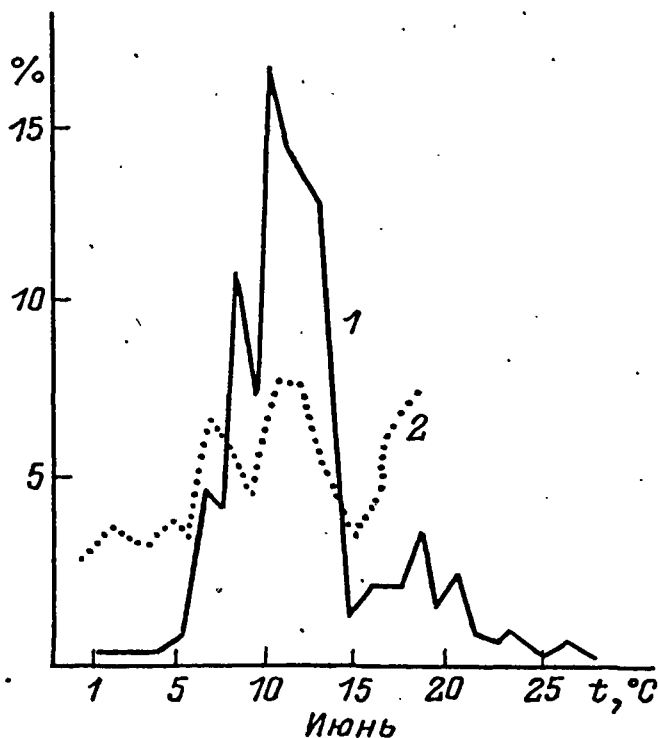


Рис. 16. Динамика миграции смолтов семги (1), % и температура воды (2), °C, в р. Солзе (по: Казаков, Протопопов, 1988).

обитания на динамику покатной миграции молоди семги, приходит к выводу, что изменение температуры воды незначительно влияет на динамику ската рыб, в то же время, являясь „пусковым механизмом” наряду с изменением продолжительности длины светового дня, определяет начало миграции смолтов.

С другой стороны, ряд исследователей считает, что между интенсивностью ската

смолтов и температурой имеется достоверная положительная корреляция (рис. 16). Например, в мелких, маловодных реках Восточного Мурмана динамика ската молоди семги в значительной степени обусловлена динамикой температуры воды в реке и море (Бочаров и др., 1985). Р. В. Казаков и Н. К. Протопопов (1988) установили, что дважды снижение температуры от 15–16 до 11–12 °C вызывало немедленную приостановку хода смолтов из р. Солза в Белое море, а следующие за похолоданием подъемы температуры приводили к возрастанию миграции рыб (рис. 16). По наблюдениям А. Р. Митанса (1967), в р. Салаца скат молоди балтийского лосося начинается после прогрева воды до 7 °C и выше, понижение же температуры в это время снова вызывает полное прекращение ската. Норвежские исследователи (Jonsson, Ruud-Hansen, 1985), анализируя динамику ската смолтов атлантического лосося в р. Имса (юго-запад Норвегии) за несколько лет с помощью множественного регрессионного анализа и построения модели, пришли к выводу, что именно температура воды — основной фактор ската рыб, хотя начало миграции не „запускается” какой-то определенной температурой или суммой градусо-дней.

Согласно исследованиям Н. В. Европейцевой (1957), температуры, необходимые для осуществления перехода молоди лосося в состояние, близкое к покатному, колеблются в пределах от 6–7 до 11–12 °C, однако наиболее интенсивный скат происходит в пределах температур от 10–11 до 15–16 °C, т. е. соответствует оптимуму физического состояния молоди атлантического лосося (Шустов и др., 1989), когда у рыб проявляются наиболее активные поведенческие реакции. К сожалению, в этом направлении как полевые наблюдения, так и экспериментальные работы практически отсутствуют. Единственные сведения,

которые мы можем привести в пользу данного тезиса – подводные наблюдения Н. В. Сафонова за поведением покатников семги в р. Лувеньга на Кольском п-ове (Сафонов и др., 1985). Он установил, что в 8 ч утра при суточном минимуме температуры воды время между пищевыми бросками диких серебрянок значительно увеличивается по сравнению с другими часами наблюдений, в то время как в теплые дни периодичность бросков в эти утренние часы даже несколько превышала суточную.

Таким образом, несмотря на довольно ограниченный объем материалов по этому вопросу, отмеченные факты хорошо укладываются в достаточно стройную схему, если считать, что температура не только способствует физиологическому созреванию рыб и переходу „рагг-смолт”, но и определяет миграционную активность и поведенческие реакции смолтов во время покатной миграции рыб в море.

Убежища, неподвижные ориентиры. Переход у смолтов проходных лососевых рыб от территориального поведения к стайному предполагает и несколько иное отношение к убежищам. Если пестрятки активно охраняют и защищают свои индивидуальные территории, то смолты, мигрируя вниз по реке, просто задерживаются на определенных участках реки на некоторое время, при этом либо затаиваются среди камней и растительности (Нестеров, 1985; Веселов, Кузьмин, 1989), либо активно питаются (Задорина, 1985а; Сафонов и др., 1985). Убежища для смолтов, по-видимому, это лишь временные участки, на которых рыба только отдыхает во время ската и формирования стай. Так, например, смолты кумжи могут задерживаться на одном и том же участке реки долгое время (Люенко, Черницкий, 1986). Дикие смолты семги могут в период массового ската сутки и даже более оставаться в предпочитаемых ими местах, ожидая дрейфующий корм (Сафонов и др., 1985). Смолты симы во время ската могут образовывать большие стаи в глубоких тихих участках (Смирнов, 1975). Защита территории у смолтов во время формирования стайного поведения, по-видимому, отсутствует. Так, например, В. Д. Нестеров (1985) наблюдал, как пестрятки семги, охраняя свои территории, нападают на покатников, поскольку большая часть их мигрирует у дна; нападения пестряток задерживали покатников, а также способствовали образованию и распадению стай.

Таким образом, наличие убежища, как необходимого атрибута территориального поведения пестряток лососевых рыб, у смолтов теряет свою необходимость.

Поток воды. Морфологические и физиолого-биохимические изменения в организме рыб во время смолтификации приводят к нарушению поведенческих адаптаций, направленных ранее у пестряток на активное противодействие потоку воды. В результате смолты лососевых рыб, по-видимому чувствуя постоянный „дискомфорт” речной среды обитания, вынуждены вовлекаться в поток и сноситься течением вниз по реке. Так, например, подводные наблюдения, выполненные А. Е. Веселовым и О. Г. Кузьминым (1989) на реке Варзуга, показали, что „молодь лосося возрастом 3+, 4+, обитающая на перекатах,

к моменту ската значительно чаще проявляет рыскающие движения, активно питается и в результате потери контакта с грунтом постепенно стягивается течением на границу переката с плесом, где образуется скопление рыб до 30–60 экземпляров”.

Во время миграции по реке смолты лососевых проходят различные по своим характеристикам участки рек – от мощных протоков и водопадов до плесов и озер, причем, как высказывались многие авторы, во всех случаях для рыб характерно довольно сложное поведение, что говорит об активной миграции смолтов этой экологической группы. Четко продемонстрировать этот момент можно исследованиями Соломона (Solomon, 1978), который путем мечения телеметрическими метками смолтов лосося в р. Пидл (Англия) установил, что скорость ската диких покатников значительно ниже, чем скорость течения воды. Выводы автора данного исследования показали, что скат смолтов лосося это не просто пассивный вынос из реки течением, а активный процесс миграции рыб с учетом окружающей среды. Тайтлер (Tytler et al., 1978), наблюдая за миграцией рыб в двух реках Шотландии, этими же методами установил, что дикая и заводская молодь лосося перемещается в реке короткими „перебежками” с длительными остановками и скорость ската довольно незначительна (табл. 7).

Во время движения рыбы ориентируются различно по отношению к течению. Так, на р. Печоре молодь семги идет вниз по течению головой вперед (Владимирская, 1957). Смолты нерки скатываются по рекам вниз головой (Hartman et al., 1967), используя самый максимальный поток воды. Ориентация рыб может меняться и зависит от характера конкретного участка реки – в опасных местах мигранты идут головой по течению, на спокойных участках скатываются головой против течения (Бакштанский и др., 1980).

Таблица 7

Скорость миграции покатников атлантического лосося (по: Tytlet et al., 1978, с изменениями)

Река	Расстояние, км	Скорость ската, км/день		Размеры покатников, см	Максимальная продолжительность ската, ч/сут
		средняя	максимальная		
Норт Эск	13	1.3–2.2	12.8	13.7	13.0
Крак					
Логи	3	0.9	3.2	12.8	3.5
Мирамичи	38	4.2	9.0	14.6	9.0
Турсо	35	0.2–2.0	6.2	17.5–13.9	6.2–6.9
Ди	82	4.3	5.4	10.8	6.9
Таммел	16	0.9	5.3	12.5	5.9
Зран	20	0.5–2.0	4.1	11.8–12.3	4.6–4.8

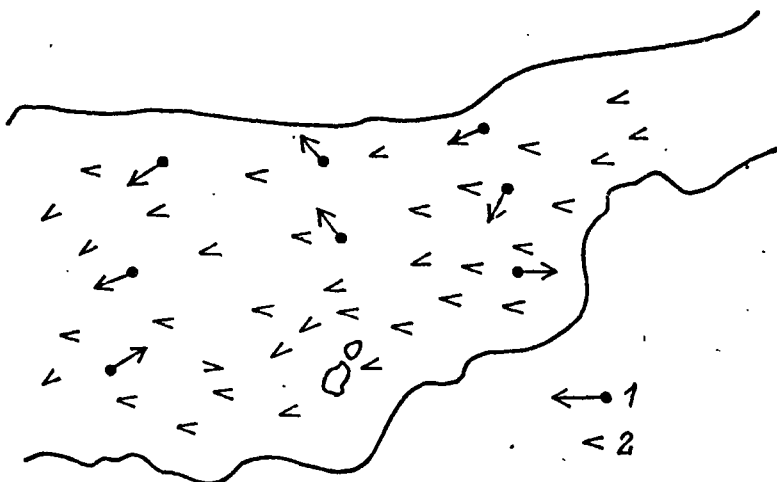


Рис. 17. Ориентация мигрирующих стай нерки в озере (по: Johnson, Groot, 1963).

1 — направление течения; 2 — ориентация стай нерки.

Интересны особенности покатной миграции смолтов в озерах, где течение воды практически отсутствует. Исследования Джонсона и Грота (Johnson, Groot, 1963) показали, что миграционное поведение смолтов нерки через серию озер в Британской Колумбии (Канада) носит не случайный характер, а вполне „осмысленное” сложное поведение — ориентируясь не на течение, а на небесные ориентиры, смолты всегда выбирают кратчайший путь (рис. 17) пересечения озер.

Суммируя полученные в этом разделе материалы, можно утверждать, что смолты проходных лососевых рыб во время покатной миграции демонстрируют довольно сложное поведение, в том числе и по отношению к потоку воды — ориентация рыб всегда направлена на активное преодоление различных по своим характеристикам участков рек.

Растворенные в воде газы и другие вещества. Независимо от стадии развития молоди лососевых рыб, действие различного рода вредных веществ, снижающих качество речных вод, всегда однозначно — „стресс” и гибель рыб (см. разделы 3.2, 4.2, 5.2, 6.2). Так, например, у особей атлантического лосося, находящихся на стадии завершения процесса смолтификации, 76-дневное содержание при рН, равной 4.7 по сравнению к контролем (рН 6.5), обнаружены явные нарушения энергетического обмена и процесса смолтификации — прекращение роста рыб, снижение концентрации АТФ в мышцах и т. д. (Naya et al., 1985).

Трофический фактор. Активный процесс покатной миграции молоди проходных лососевых рыб предполагает также наличие у рыб в системе триотрофа четких поведенческих реакций на корм, конкурентов и хищников. Проиллюстрировать этот тезис можно следующими материалами.

Многочисленными исследованиями установлено, что рыбы во время ската продолжают интенсивно питаться, причем по сравнению с пестрятками у смолтов увеличивается доля „воздушной” пищи. Так, например, по данным В. М. Задориной (1985б), воздушные насекомые

у смолтов семги в р. Коле составляли 94 % массы всей пищи, а в р. Порье — 92.3 %. В устье р. Богатой (о. Сахалин) смолты симы и кижуча интенсивно питались в темное время суток бокоплавами, поднимающимися в толщу воды в это время (Жульков, 1974).

И все же, несмотря на то что смолты проходных лососевых рыб продолжают интенсивно питаться в реке, наличие миграционного состояния и замена территориального поведения на стайное, говорят о том, что рыбы на этой стадии развития не обладают надежным пищевым поведением. Возможно, что затраты энергии на поиск пищи у смолтов лососевых намного превышают энергию, получаемую с кормом, хотя последнего в реке достаточное количество.

Внутривидовые взаимоотношения. Анализ данных показывает, что в процессе смолтификации у молоди проходных лососевых рыб агрессивность по отношению друг к другу уменьшается и территориальное поведение постепенно заменяется на стайное. Так, например, молодь симы, ведущая до этого одиночный образ жизни, накануне ската, смещаясь на более глубокие места с относительно тихим течением, образует большие стаи (Смирнов, 1975). Молодь нерки скатывается из озер на юго-западе Аляски стаями (Hartman et al., 1967). У покатной молоди атлантического лосося в период миграции можно выделить два этапа — на первом особи мигрируют в основном поодиночке, а на 2-м покатники мигрируют в стаях (Нестеров, 1985). По данным А. Р. Митанса (1967), в период массового ската покатники балтийского лосося образуют стайки из 10–30 рыб. В момент формирования стай у рыб наблюдается период взаимного обучения (Бакштанский и др., 1980), причем „средний показатель относительной скорости движения молоди семги оказался самым большим у группы рыб, держащихся стаями по 8–35 экз., что тесно связано с ориентацией молоди, а наименьшим у рыб, мигрирующих по 2–4 экз.” (Бакштанский, Нестеров, 1983б). Известно, что такое стайное поведение мигрирующей молоди рыб, ведущей до этого одиночный образ жизни, имеет явно приспособительное значение, так как позволяет стае быстрее находить миграционные пути, легче обнаруживать те или иные ориентиры, успешнее обороняться от хищников (Радаков, 1972).

Межвидовые взаимоотношения. Исследования показывают, что у смолтов проходных лососевых рыб во время катадромной миграции снижается уровень агрессивности не только по отношению к особям своего вида, но и другим лососевым. Так, например, если в речных условиях пестрятки атлантического лосося и кумжи имеют разные биотопы, то во время ската молодь этих видов рыб может мигрировать совместно, образуя смешанные стайки, в которых лидером является крупная кумжа (Лоенко, Черницкий, 1982).

Несмотря на то что хищники оказывают значительно больший прессинг на смолтов проходных лососевых рыб по сравнению с пестрятками, можно с уверенностью сказать, что формирование стай во время миграции — поведенческая адаптация молоди лососевых, направленная на увеличение обороны рыб против хищников. Так,

наблюдения Э. Л. Бакштанского с соавт. (1980) показали, что перед опасным местом, где возможно обитание щуки, смолты семги начинают группироваться, и во время ската молодь, активно преодолевая препятствия, стремится избегать не только хищников, но даже условия, при которых хищники обычно охотятся. Именно этими поведенческими особенностями дикой молоди семги можно объяснить тот факт, что в желудках у щук дикие смолты по сравнению с заводской молодью составляют крайне незначительный процент (Первозванский и др., 1988).

Таким образом, можно сделать вывод, опираясь на исследования Р. В. Радакова (1972), что переход от территориального к стайному поведению у смолтов проходных лососевых рыб — это одна из поведенческих адаптаций, направленных на повышение выживаемости рыб во время миграции, а само явление миграции следует рассматривать как активный поиск более благоприятных условий обитания, так как после трансформации пестряток в смолтов последние уже не могут успешно адаптироваться к речным условиям.

4.5. „Аномалии” в поведении пестряток и смолтов

По сравнению с первой экологической группой, для которой характерен короткий речной период жизни и, как мы установили выше, количество вариантов „аномального” поведения крайне незначительно, набор вариантов „аномалий” для молоди проходных лососевых рыб с длительным периодом жизни в реке значительно шире. Теоретически, по аналогии с анализом, выполненным для первой экологической группы (раздел 3.3), для молоди лососевых, успешно адаптировавшихся к длительному обитанию на порогах и перекатах, можно предположить следующие „аномалии” поведения:

— по мере выклева и выхода из нерестовых гнезд миграция сеголеток и пестряток вверх по реке с последующим нагулом в верхних озерах (ситуация 1);

— массовый скат мальков, сеголеток и пестряток вниз по реке (ситуация 2);

— прекращение смолтификации, а также дальнейший нагул и нерест в речных условиях (ситуация 3);

— миграция смолтов проходных лососевых вверх по реке для нагула в верхних озерах (ситуация 4).

Рассмотрим возможность существования этих „теоретических” ситуаций в реальной жизни лососевых рыб.

Ситуация 1 (т. е. миграция сеголеток и пестряток вверх по реке) реально встречается у некоторых видов лососевых рыб. Так, например, К. А. Савваитова с соавт. (1973) отмечает, что весной у молоди камчатской семги в поведении наблюдаются две противоположные тенденции — часть молоди движется из основного русла в притоки и

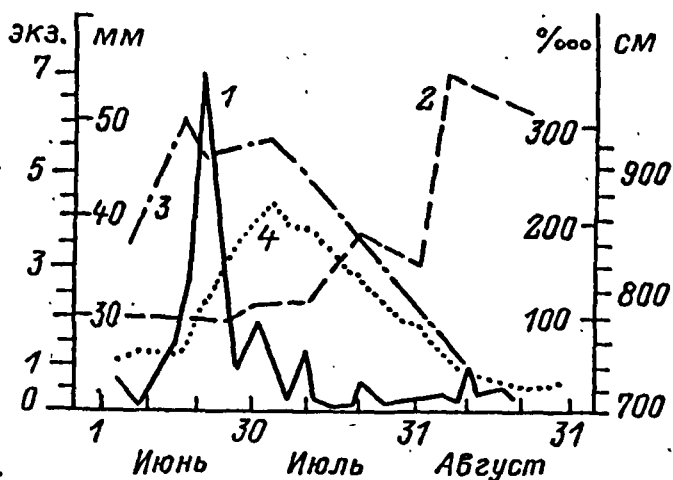
верхнее течение реки, а другая скатывается в море. На востоке Ньюфаундленда в озерно-речной системе Винг Брук (Канада) молодь атлантического лосося после выхода в середине июня из нерестовых бугров обычно остается на один год в реке, а далее, с мая по ноябрь при размерах от 40 до 140 мм, начинает мигрировать вверх по реке в два озера (Hutchings, 1986). Здесь молодь либо большей частью смолтифицируется и весной скатывается в реку, либо созревает как карликовые самцы и осенью уходит в реки на нерест. Мак Карт (McCart, 1967) наблюдал, что в реках Британской Колумбии сеголетки нерки ночью прятались у дна, а днем стаями у поверхности воды мигрировали вверх по реке, причем эти сеголетки были значительно крупнее тех, которые в этот же период скатывались вниз. Ралейг (Raleigh, 1967) экспериментально установил, что у личинок нерки в зависимости от происхождения молоди миграция может проходить как вверх, так и вниз по реке. Аналогичные сведения для молоди нерки и молоди кижуча приводит А. И. Смирнов (1975). Он пишет, что молодь нерки „к районам откорма может двигаться как по течению, так и против течения, если районы нагула находятся выше нерестилищ; у молоди кижуча миграция совершается не только вниз от нерестилищ, но нередко и против течения”. В. И. Грибанов (1948) не только приводит сведения о том, что вышедшие из грунта мальки кижуча длиной 38–45 мм могут преодолевать течение реки со скоростью не менее 0.3 м/с и двигаться вверх по реке на расстояние 10–15 км, но и высказывает, по нашему мнению, совершенно правильную точку зрения о том, что „это указывает на большую выносливость и на большую способность к передвижению молоди кижуча даже в столь ранний период ее жизни”. К сожалению, у нас отсутствуют экспериментальные данные, подтверждающие эту точку зрения, однако эти выводы безусловно справедливы – только физически выносливая молодь может двигаться вверх по реке, преодолевая сильное течение. Как мы установили ранее, подобные ситуации у молоди горбуши и кеты никогда не встречаются в природе (глава 3.3) – наоборот, горбуша может нереститься в прибрежной части моря на выходах пресных вод, и „у потомства же горбуши, нерестящейся в море, покатная миграция отсутствует совсем” (Гриценко и др., 1987, с. 53).

Характерной особенностью молоди проходных лососевых рыб с длительным периодом речной жизни является то, что массовая миграция рыб в море наблюдается обычно весной в период смолтификации (см. раздел 4.4). Однако анализ литературы, посвященный изучению поведения сеголеток и пестряток, выявил, что для молоди этой 2-й экологической группы рыб характерны иные случаи массового ската из реки (ситуация 2).

Во-первых, как показали исследования некоторых авторов, весной во время паводковых вод, наряду с молодь горбуши и кеты, активному сносу вниз по реке могут быть подвержены мальки многих видов дальневосточных лососевых рыб. Так, например, в реках Центрального Приморья одновременно с молодь кеты и горбуши наблю-

Рис. 18. Динамика миграции и накормленности сеголеток нерки в устье р. Камчатки (по: Бугаев, Карпенко, 1983).

1 — улов на замет, экз.; 2 — средняя длина сеголеток (ас), мм; 3 — накормленность сеголеток, ‰; 4 — уровень воды, см.



дается скат большого количества сеголеток симы и гольцов весом 0.2–0.63 г и 0.17–0.32 г соответственно, причем количество скаты-

вающих сеголеток прямо пропорционально уровню воды в реке (Парпура, Бокунь, 1988). В р. Скиина Ривер (Британская Колумбия) весной при скорости потока от 3 до 6 футов в сек (около 0.9–1.8 м/с) наблюдается одновременный скат личинок нерки, кижуча, горбуши и кеты (McDonald, 1960). Молодь кижуча может выходить в море сеголетками и даже личинками при наличии остатка желтка (Смирнов, 1975). Хартман с соавт. (Hartman et al., 1982) в небольшой прибрежной р. Карнейшн Крик (Британская Колумбия) с неустойчивым гидрологическим режимом весной наблюдал скат сеголеток кижуча длиной около 4 см, уровень миграции которых коррелировал с уровнем расхода воды (паводками); в ночи с повышенным расходом воды количество мигрирующей молоди также возрастало.

В р. Ракайя (Новая Зеландия) огромное количество личинок чавычи начинает мигрировать во время паводка из притоков в главную реку (Hopkins, Unwin, 1987). Реймерс (Reimers, 1968) в двух речках штата Орегон наблюдал интенсивный скат личинок чавычи в эстуарную зону с марта по июнь при размерах 37–42 мм. В реках Британской Колумбии часть молоди нерки — с нерассосавшимся желточным мешком — мигрирует вниз по реке (McCart, 1966). В. Ф. Бугаев и В. И. Карпенко (1983) уже ранним летом наблюдали личинок нерки длиной в 22 мм в устье р. Камчатки. По мнению авторов, этот скат вызван низкой обеспеченностью молоди пищей в бассейне р. Камчатки, хотя, как мы считаем (согласно рисунку из этой статьи), в это время наблюдается высокий паводок, а индексы наполнения желудков у рыб не такие уж и низкие (рис. 18). Эллиотт (Elliott, 1987), наблюдая в апреле и мае в небольшой речке (Англия) за расстоянием сноса личинок кумжи в зависимости от времени суток и скорости течения, установил, что дистанция миграции рыб прямо пропорционально коррелирует с увеличением потока воды и обратно пропорционально с уровнем освещенности.

Отмеченные факты хорошо укладываются в определенную систему, если ожидать, что, как и молодь горбуши и кеты, мальки других лососевых рыб будут подвержены сносу течением именно в ночное время, когда ориентация в пространстве у наиболее слабых и физиоло-

гически неразвитых особей становится минимальной или совсем исчезает, хотя, как показал наш предыдущий анализ, комплекс морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций позволяет большей части сеголеток успешно адаптироваться к речным условиям и противодействовать потоку воды. Так, например, Барроу с соавт. (Barreau et al., 1987), исследуя в большом искусственном канале с гравийным субстратом миграцию мальков атлантического лосося в течение первых двух недель после выклева рыб из искусственных нерестовых бугров, установил, что в условиях имитирования постоянной темноты скат мальков вниз по течению был отмечен как днем, так и ночью, в условиях освещения скат полностью ингибировался. Опыты в искусственном нерестовом канале с личинками атлантического лосося на р. Верхний Нивель показали, что массовый скат наблюдается в ночное время (99 % от скатившейся в сутки молоди); скат повышается, когда лунное освещение слабое, или совсем отсутствует (Beall, Marty). Мур и Скотт (Moore, Scott, 1988), используя подводную камеру очень большой чувствительности определили, что максимальный уровень всплытия в поток воды у личинок кумжи во время выхода из бугров наблюдается в период с 20.30 до 22.00, несмотря на то что личинки могли удерживать положение головы к течению.

Как известно, для лососевых нерестовых рек характерно наличие двух периодов паводковых вод – весеннего и осеннего, во время которых молодь лососевых рыб в большей степени подвержена риску сноса с порогов и перекатов рек действием мощного течения. Поэтому и в осенний период наблюдается скат молоди из реки, причем, по мнению Торпа и Моргана (Thorpe, Morgan, 1978), анализирующих периодичность и причины миграций молоди атлантического лосося на разных стадиях развития и в разные сезоны года, скат молоди осенью может быть вызван именно большим уровнем паводковых вод; скат пестряток кижуча осенью в море (Rodgers et al., 1987) – (рис. 19) увеличением паводка при снижении температуры воды, а следовательно, и снижении физической выносливости рыб, т. е. здесь наблюдается действие двойной комбинации отрицательных факторов – увеличение потока воды при снижении выносливости рыб.

Чаплинским и Хартманом (Tschaplinski, Hartman, 1983) было установлено, что вырубка леса в районе лососевых рек Канады приводит к резкому возрастанию скорости течения в местах обитания молоди кижуча, в результате чего пестрятки не остаются на зимовку в реке, а сносятся из нее течением.

Имеются сведения о том, что скат пестряток лососевых может наблюдаться не только осенью, но ранней зимой и весной, когда увеличивается речной сток, причем скат проходит обычно в ночное время и уменьшается в лунные ночи (Youngson et al., 1983). И все же, несмотря на то что в искусственных условиях регулированием освещенности и температуры можно получить у рыб повышение Na-K-АТФазной активности не только весной, но и осенью (Ewing et al., 1979; Thrush, Bromage, 1988), исследования ряда авторов показывают, что

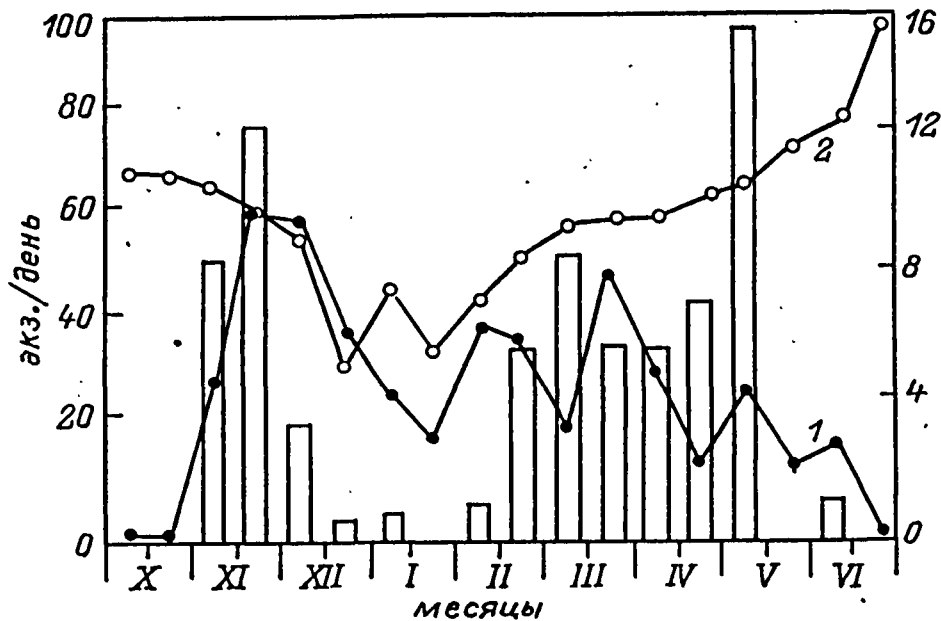


Рис. 19. Динамика ската пестряток кижуча (по: Rodgers et al., 1987).

1 — средний расход воды, м³/с; 2 — температура воды, °C.

осенний скат — это не миграция смолтифицирующейся молодежи, а вынужденный скат именно пестряток. Четко продемонстрировать этот момент можно исследованиями Роджерса с соавт. (Rodgers et al., 1987), который в одной из рек на побережье штата Орегон наблюдал два срока ската молодежи кижуча — в мае и ноябре, однако если в апреле у рыб наступала смолтификация (увеличение Na-K-АТФазной активности), то в ноябре различий между мигрирующей молодежью и оседлыми пестрятками лосося по этому показателю не было отмечено. Авторы делают вывод о том, что процессы „smoltification” и „migration” явно не всегда тождественны. Поддерживая данную точку зрения, я поэтому не согласен с суждениями О. Л. Христофорова (1982), который (если я правильно понял его мысль) считает причиной ската молодежи лососевых в осенний период также смолтификацию, по аналогии с весенней миграцией рыб.

Нам думается, что, скорее всего, пассивный скат части молодежи проходных лососевых рыб на стадии сеголетки и пестрятки, вызванный неблагоприятными условиями обитания, это своеобразный механизм, выработанный в процессе эволюции и направленный на „отбраковку” в популяциях лососевых рыб наименее жизнеспособной молодежи.

Подводя итог анализу причин возникновения в естественных условиях ситуации 2, т. е. скату сеголеток и пестряток лососевых из реки, вне всяких сомнений, становится очевидным, что это вынужденный скат, вызванный отсутствием у части рыб (наиболее слабой в физиологическом отношении) надежных защитных механизмов противодействия потоку воды (особенно во время паводковых вод и при низкой освещенности) и имеющий ряд принципиальных отличий от покатной миграции смолтов.

Приведенные материалы показывают, что для второй экологической группы лососевых рыб свойственна также и 3-я ситуация, когда у части (или у всех) рыб развитие молоди идет не по линии смолтификации, а по направлению созревания молоди уже в речных условиях. В первую очередь известно, что у многих видов проходных лососевых рыб имеются так называемые карликовые самцы, которые созревают в речных условиях и наравне с проходными взрослыми самцами участвуют в нересте. После зимовки они совместно со смолтами скатываются в море. Согласно представлениям В. П. Бушуева с соавт. (1988, с. 44), „карликовые самцы образуются у всех природных лососей с продолжительным пресноводным периодом жизни”, а «по современным представлениям роль карликовых самцов в естественных популяциях сводится к „подстрахованной функции”, т. е. они могут принимать участие в нересте с проходными самцами в случаях дефицита или отсутствия проходных самцов, не способных достичь мелководных нерестилищ из-за своих крупных размеров». Иными словами, половое созревание уменьшает вероятность миграции в море. Так, например, выпуск меченой молоди атлантического лосося и ее последующий вылов в р. Имса (Норвегия) и р. Лусса (Шотландия) показали, что карликовые самцы (и часть созревших самок) остаются в реке (Hansen et al., 1989).

Известны случаи, когда и самки лососевых созревают в речных условиях. Например, в декабре в одной из рек на севере Бретани (Франция) была поймана самка лосося, достигшая половой зрелости при весе 150 г и длине 22.5 см и возрасте 3 года (Prouzet, 1981). Выше перечисленные случаи раннего созревания самок атлантического лосося вызваны благоприятными условиями для популяции (Hansen et al., 1989). С другой стороны, известны ситуации, когда из-за суровых климатических условий у рыб не происходят процессы смолтификации и самки вынуждены созревать в речных условиях, например в самых северных реках Канады (Mac Crimmon, Gots, 1979; Berg, 1985). В р. Баруэльв (Сев. Норвегия) из-за действия низких температур у молоди атлантического лосося и кумжи даже не закладывается первое годовое кольцо (Jensen, Johnsen, 1984).

В р. Намсен в Норвегии в процессе естественного отбора сложились чисто речные популяции атлантического лосося (Vuorinen, Berg, 1989), причиной которого послужило деление реки большими водопадами (до 15 метров высотой) на отдельные части. На таких участках реки обитает половозрелый лосось длиной обычно менее 20 см, имеющий местное название „smäblank”. Естественно, что у этой популяции также отсутствует стадия смолтификации, так как материалы показали, что переход молоди со стадии „ragg” в стадию „smolt” вызывает у рыб комплекс изменений, направленных на полную утрату рыбами реакций к противостоянию потоку воды, и обязательно миграционное состояние. Раннее созревание рыб в речных условиях и отсутствие стадии смолтификации, несмотря на ряд биохимических изменений у них, „не подавляют” систему поведенческих адаптаций к речным

условиям. Так, например, исследуя физические способности пестряток и карликовых самцов осенью в р. Лижма, мы не обнаружили каких-либо различий между этими рыбами.

По-видимому, в связи с нашими представлениями об обязательной катадромной миграции смолтов из реки весьма проблематичным в реальных условиях может быть существование ситуации 4, т. е. активной миграции молоди лососевых на стадии развития „smolt” вверх по реке на нагул в верхние озера. Каких-либо четких сведений по этому вопросу мы не нашли. Правда, ряд исследователей на основании существования нерестовых миграций лосося и кумжи спускного типа (Мельянцев, 1951; Дирин, 1985; Валетов, Костылев, 1987; Валетов, 1988; Huusko, Van Der Meer, 1988), по-видимому, допускают, что такое поведение смолтов вполне возможно. Так, например, Д. К. Дирин (1985) в статье, посвященной миграциям смолтов лососей, приводит следующую фразу на с. 103: «...что же говорить о наблюдаемой миграции „покатников” вверх по течению вследствие того, что производители спускаются на нерест вниз по течению рек ...?».

Анализ „аномальных” ситуаций в поведении молоди показал, что у популяций проходных лососевых рыб в речной период жизни в процессе естественного отбора выработались различные варианты поведенческих адаптаций, направленных в любом случае на оптимальное использование жизненного пространства в зависимости от стратегии поведения рыб. В одних случаях сеголетки и пестрятки лососевых, обладая высокими физическими способностями, активно мигрируют по реке, используя для нагула верхние озера, в других, наоборот, скатываются вниз по реке. У таких рыб, как правило, система морфофизиологических и поведенческих адаптаций к речным условиям (т. е. активному противодействию потоку воды) явно нарушена, третьи, в силу ряда причин, могут созревать в речных условиях, не совершая миграций.

Суммируя полученные в этой главе материалы, посвященные поведению молоди проходных лососевых рыб, обитающих в реке достаточно длительный срок (годы), мы приходим к выводу, что у рыб как на стадии „raif”, так и на стадии „smolt” имеется целый комплекс морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций, способствующих повышению выживаемости молоди в речной период и сохранению популяций лососевых рыб. Однако если у пестряток лососевых рыб весь этот комплекс адаптаций направлен на детерминизм поведения в сторону активного противодействия потоку воды и сохранения оседлого образа жизни, то у смолтов, наоборот, в результате глубоких изменений в организме, вызванных процессом смолтификации, происходит „инверсия” поведения, так как нарушается „речной” комплекс адаптаций и рыбы переходят в миграционное состояние в поисках более комфортной среды обитания.

Глава 5. ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДИ ЖИЛЫХ РЕЧНЫХ ФОРМ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ В РЕКЕ

Приступая к анализу морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций молоди лососевых рыб, выделенных нами в 3-ю экологическую группу, нам хочется отметить следующие обстоятельства.

Во-первых, работа с литературой по этим вопросам показала, что по сравнению с первыми двумя экологическими группами молодь третьей группы лососевых рыб исследована значительно слабее. По многим интересующим нас аспектам экологии и поведения рыб мы не нашли необходимой информации.

С другой стороны, обладая уже достаточными знаниями о системе поведенческих адаптаций дикой молоди лососевых рыб на стадии пестрятки, ведущей оседлый образ жизни в речных условиях длительный период времени (годы), мы уже с достаточной уверенностью можем прогнозировать и систему поведенческих адаптаций молоди жилых речных форм лососевых рыб в реке.

5.1. Морфологическая и физиологическая характеристика рыб

В соответствии со взглядами, развиваемыми в предыдущей главе, логично предположить, что между молодью жилых речных форм лососевых рыб и пестрятками проходных лососевых рыб, приспособившимися длительное время обитать на порогах и перекатах, имеется много сходного как в морфологии, так и в поведенческих реакциях.

Т. Х. Краузе (1988) на основании сравнительного изучения 6 меристических и 15 пластических признаков двух- и трехлеток проходной кумжи и ручьевой форели из 15 рек Эстонии установил, что половозрелые ручьевые форели морфологически не отличаются от молоди проходной кумжи. В суровых условиях Новой Земли голец может образовывать несколько экоформ (Ермолаев, 1988), в том числе и речную форму весом около 0.2 кг с большой головой, худым телом и признаками пестряток. Ручьевой голец на о. Сахалине отличается от проходной формы более длинными плавниками, головой и челюстями, причем „морфологические особенности ручьевого гольца обусловлены образом его жизни. Они создают преимущества при обитании в небольших извилистых водоемах с частыми древесными завалами, где наиболее важна маневренность” (Гриценко, 1975).

Данные о физических способностях этих видов рыб в литературе отсутствуют, однако это должны быть сильные рыбы, способные активно противодействовать сильному потоку воды. Рыбаки-любители знают, что ручьевая форель — очень осторожная, пугливая и сильная

рыба. Во всяком случае наши сравнительные исследования физических способностей молоди атлантического лосося и кумжи (мы не исключаем, что в экспериментах участвовала и ручьевая форель) показали, что последняя значительно выносливее (рис. 8).

5.2. Поведенческие адаптации молоди к речным условиям

Освещенность. Для молоди жилых речных форм лососевых рыб свойственна четкая суточная ритмика поведения. Основываясь на данных о пищевой активности рыб, можно сделать вывод, что форели и гольцы наиболее активны в утренние и вечерние часы. Так, например, исследование Ньюманом (Newman, 1956) двух видов лососевых рыб – радужной форели и американского гольца показало, что рыбы активны весь день, однако вечером покидают свои пищевые территории и уходят в укрытия, в полдень количество пищевых движений уменьшается. Пищевая активность радужной форели (Bisson, 1978) и ручьевой форели (Elliott, 1970) ночью также снижается.

Температура. Известно, что горные ручьи и реки, где обычно обитают форели и арктические гольцы, даже в летний период имеют холодную воду. По-видимому, поэтому у нас отсутствуют сведения о том, как ведут себя эти виды лососевых рыб при высоких температурах.

В зимний период, как и пестрятки проходных лососевых рыб, молодь жилых речных форм резко снижает плавательную активность и уходит в укрытия. Например, в реках штата Айдахо зимняя локализация радужной форели и чавычи состоит в укрытии рыб между камнями (Edmundson et al., 1968). Выполняя подводные наблюдения за поведением сеголеток и двухлеток американского гольца и кумжи в реке Кредит (южный приток оз. Онтарио), Каньяк и Пауэр (Cunjak, Power, 1986) установили, что по сравнению с летом зимние места обитания рыб характеризуются более низкой скоростью течения, большими по размерам укрытиями – большинство рыб укрывается в местах крупных валунов и камней и выхода подземных вод, где температура воды выше. Хартман (Hartman, 1963), иммитируя в экспериментальной установке зимние условия, определил, что ручьевая форель предпочитает зимой более тесный контакт с укрытиями, а также меньшую скорость потока. Исследования показывают, что зимой перемещения радужной форели также резко ограничены (Ross, McCrimmon, 1974).

Убежища, неподвижные ориентиры. Анализ литературных данных убедительно показал, что для жилых речных форм лососевых рыб убежища – необходимый атрибут их жизни в реке не только в зимний, но и в летний период.

Во-первых, форели и гольцы обычно не совершают значительных перемещений, и для них характерна тесная привязанность к обитанию

на одних и тех же участках реки или ручья. Так, например, в небольшой речке в Южном Уэльсе 93 % меченых форелей возраста 1+ и старше вели оседлый образ жизни и перемещались обычно в пределах 15 м и редко свыше 50 м (Narcup et al., 1984). Меченная петерсеновскими подвесными метками молодь лосося Кларка практически находилась на одном и том же месте в небольшом ручье в течение нескольких лет подряд и здесь же нерестилась (Miller, 1957).

Несомненно, значение укрытий для этих рыб велико, так как установлена четкая корреляция между численностью рыб и количеством укрытий в реке. Так, численность американского гольца в горной речке в Южной Дакоте (США) положительно коррелирует с глубиной реки в русловой и прибрежной частях, с количеством укрытий и отрицательно с мощностью песчаных и илистых отложений (Modde et al., 1986). В форелевом ручье (штат Монтана) исследования на 14 экспериментальных участках взаимосвязи между наличием или отсутствием укрытий и численностью трех видов лососевых рыб – американским гольцом, радужной форелью и кумжи выявили четкую корреляцию (Boussu, 1954). Засорение из-за эрозии берегов илом вызвало резкое сокращение ручьевого гольца в одном из ручьев в Prince Edward Island (Saunders, Smith, 1965). Для жилой кумжи в бассейне р. Гудено (Дания) установлена четкая корреляция между площадью, приходящейся на разного рода укрытия (подмытые берега, нависшая береговая растительность, коряги, бревна, ветки и т. д.), и численностью рыб (Nielsen, 1986) – уничтожение укрытий на протяжении 110 м привело к резкому сокращению форели. На участках, богатых укрытиями, молодь американского гольца значительно ближе подпускает к себе наблюдателя (Grant, Noakes, 1987).

Поток воды. Укрытия рыбам в речных условиях необходимы не только для защиты от хищников и конкурентов, но также от воздействия потока воды. Всевозможного рода укрытия позволяют молоди лососевых выбрать наиболее оптимальный участок, с которого они совершают пищевые броски в толщу и к поверхности воды за пищей.

При отсутствии укрытий и усилении воздействия потока воды рыбы начинают мигрировать на другие участки рек, уменьшение стока также приводит к „дискомфорту” и вынужденному поиску новых участков. Исследования поведения сеголеток ручьевого форели показали, что при нормальном стоке воды сеголетки проявляют территориальное поведение; при уменьшении стока (вызванном большим забором воды на хозяйственные нужды) и снижении скорости течения, что в свою очередь приводит к обсыханию перекатов и образованию плесов, у рыб стало проявляться стайное поведение, а часть их покинула эту речку (Campbell, Scott, 1984).

Таким образом, по отношению к потоку воды у молоди жилых речных форм выработались четкие поведенческие реакции – либо территориальное поведение и оседлый образ жизни, либо поиск более подходящих условий.

Растворенные в воде газы и другие вещества. Действие вредных

веществ однозначно на лососевых рыбах – физиологический стресс и последующая гибель. Сеголетки американского гольца в воде с рН до 4.53 гибнут в связи с сильной потерей натрия (Gagen, Sharpe, 1987). Горные форелевые ручьи ФРГ, где рН периодически снижается до 4.0–5.0, практически стерильны (Marthaler et al., 1989). Низкие значения рН вызывают у ручьевого форели ухудшение состояния клеток жаберного эпителия, которое приводит к нарушению регуляции ионно-обменных процессов у рыб (Massabuau, 1985).

Трофический фактор. Установлено, что, как и пестрятки проходных лососевых рыб, молодь форелей питается сносимыми кормовыми объектами – донными беспозвоночными, а также воздушными и наземными насекомыми. Следует учитывать, что отношение прибрежной растительности по отношению к общей водной площади в мелких реках и ручьях значительно выше, чем в крупных реках. Это обстоятельство приводит к тому, что в питании форелей доля воздушных и наземных насекомых существенно больше, по сравнению с рыбами второй экологической группы. По данным А. К. Кублицкаса и В. Т. Сукацкаса (1973), сеголетки и 2-летние форели верхнего течения р. Упина (Литва) питаются в основном водными насекомыми и насекомыми суши.

С возрастом пищевой спектр рыб расширяется, а размеры пищи увеличиваются. Так, если в притоке р. Дуэрто (Испания) сеголетки питались главным образом поденками, то более взрослая молодь форели потребляла наземных насекомых и рыбу (Montanes, Lobon-Cervia, 1986). Бисон (Bisson, 1978), изучая пищевое поведение радужной форели, пришел к выводу о том, что предпочтение крупных форм дрифта донных беспозвоночных обусловлено тем, что на их поиск и захват тратится меньше энергии, чем при питании мелкими организмами дрифта. На основании экспериментов с 48 экз. лосося Кларка *Salmo clarki* длиной от 2.5 до 46 см Скинер (Skinner, 1965) установил четкую корреляцию между размерами пищевых объектов и размерами рыбы.

По-видимому, в малых речках и ручьях обеспеченность пищей рыб высокая и не является сама по себе лимитирующим фактором численности форелей в реке (в отличие от наличия убежищ). Согласно мнению испанских исследователей (Montanes, Lobon-Cervia, 1986), высокая продуктивность популяций форели в р. Дуэрто свидетельствует о том, что пищевая конкуренция, если она и есть, не оказывает влияния на структуру популяции форелей в этой реке. Алан (Allan, 1982) в течение 4 лет проводил интересный эксперимент по влиянию на биомассу и численность бентоса и дрифта в р. Колорадо (США) удаления электроловом американского гольца. Исследования показали, что 90–98 %-е изъятие молоди практически не влияло на показатели зообентоса и дрифта донных беспозвоночных. Поэтому мы не совсем согласны с выводами Г. П. Барача (1952, 1954) о том, что „выход в море части лососевого населения рассматривается нами, ... как вынужденный, обусловленный тем, что кормовые ресурсы реки недостаточны для

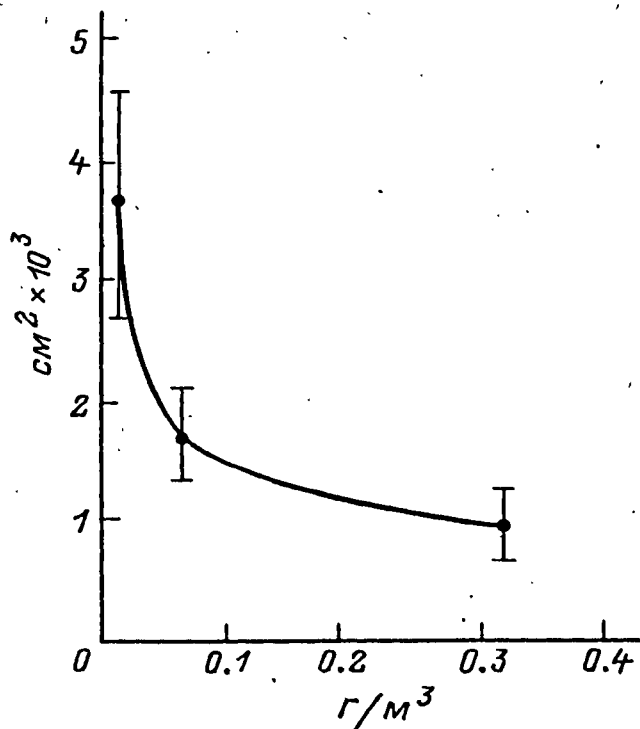


Рис. 20. Зависимость между обилием пищи (г/м³) и размерами индивидуальной территории (см² × 10³) сеголеток радужной форели (по: Slaney, Northcote, 1974).

всего населения. В реке остается столько, сколько она может прокормить”.

Скорее всего, и в этом случае численность форели в реке лимитировало наличие пригодных мест обитания, которых, как мы установили ранее, не всегда достаточное количество в лососевых и форелевых реках. С другой стороны, высокое обилие корма способствует уменьшению

дистанции бросков за пищей (какой смысл бросаться за пищей далеко, если она проплывает „под носом”), и, наоборот, сокращение дрефта может привести к увеличению площади индивидуальной кормовой территории. Так, например, для сеголеток радужной форели экспериментальным путем установлена четкая обратная корреляция (рис. 20) между обилием дрефта и размерами индивидуальной территории (Slaney, Northcote, 1974).

Внутривидовые взаимоотношения. Ранее мы установили, что появление у молоди проходных лососевых рыб на стадии „раг” индивидуальных участков и проявление агрессивного и территориального поведения есть четкий признак наличия у рыб надежных поведенческих адаптаций к речным условиям, направленных на оседлый образ жизни. Как показывают исследования и наблюдения (Newman, 1956; Edmundson et al., 1968; McNicol, Noakes, 1981; Campbell, Scott, 1984; Abbott, Dill, 1985), молодь жилых речных форм лососевых рыб также обладает территориальным поведением, причем не исключено, что агрессивность последних даже выше, чем у пестряток проходных лососевых рыб. Во всяком случае установлено, что кумжа (или ручьевая форель) значительно агрессивнее, чем пестрятки атлантического лосося (Lindroth, 1956; Kalleberg, 1958; Jones, 1975; Karlström, 1977; Щуров, Шустов, 1989).

Так, например, Эдмундсон с соавт. (Edmundson et al., 1968) установил, что в реках штата Айдахо радужная форель имеет индивидуальные участки, куда возвращается во всех случаях; обычно большая часть суточных движений составляла менее 6 м, из них 60 % — менее 3 м. Наблюдения в речном проточном аквариуме за молодь американского гольца и радужной форели показали, что каждая особь имеет свою территорию — более крупные форели обладают лучшими

участками, при отсутствии крупных рыб мелкие особи сразу же занимают эти вакантные территории (Newman, 1956). Мак-Никол и Ноакес (McNicol, Noakes, 1981), также применяя речные аквариумы, установили, что для американского гольца характерно индивидуальное поведение – особи-хозяева всегда стояли головой к течению, так как наибольшая площадь охраняемого участка находилась впереди рыбы, а наименьшая – позади; агрессивность рыб заключалась в угрожающих позах, нападении и покусывании. В результате столкновений у молоди радужной форели (удары, покусывания) можно наблюдать повреждения спинного плавника (Abbott, Dill, 1985).

Межвидовые взаимоотношения. Естественно, что защита собственной территории предполагает наличие агрессивного поведения и по отношению к другим видам рыб – потенциальным конкурентам за пищу и пространство.

В реках штата Айдахо (США) молодь американского гольца и лосося Кларка проявляет агрессивное поведение по отношению друг к другу (Griffith, 1972). Конкуренция между лососем Кларка и радужной форелью в реках юго-запада Британской Колумбии (Канада) приводит к тому, что первые доминируют в верховьях рек, а последние занимают нижнюю часть основной реки (Hartman, Gill, 1968). Исследования, выполненные в аквариумах при разных температурных режимах с молодью американской палии и радужной форели, показали, что палия явно доминирует при 8 и 13 °С, при 19 °С доминирование не установлено (Cunjak, Green, 1986). Возможно, поэтому палия заселяет участки рек с более спокойным течением, а радужная форель вынуждена „довольствоваться” более быстрым течением (Cunjak, Green, 1983). Правда, тогда не совсем понятно, почему на р. Гуле (приток оз. Верхнее) американская палия (голец), когда-то изобиловавшая в этой реке, вытесняется интродуцированной впоследствии радужной форелью (Rose, 1986).

Мы также не нашли сведений о том, какие поведенческие адаптации на действие хищников выработались в процессе эволюции у молоди жилых речных форм лососевых рыб. Единственно можно сказать, что ручьевая форель – очень осторожная и пугливая рыба, и поймать ее на удочку не всегда просто.

Таким образом, подводя итог этому весьма краткому обзору поведенческих реакций молоди форелей на абиотические и биотические факторы речной среды обитания, можно определенно сказать, что у рыб этой 3-й экологической группы в процессе естественного отбора сформировалась достаточно надежная поведенческая адаптационная система, позволяющая вести им активный образ жизни в речных условиях и успешно противостоять постоянному действию мощного потока воды.

5.3. „Аномалии” в поведении молоди жилых речных форм лососевых рыб

Для третьей, выделенной нами экологической группы лососевых рыб теоретически можно предположить следующие ситуации „аномального” поведения:

– пассивный снос молоди форелей, особенно в первые моменты активной жизни после выклева и выхода из нерестовых гнезд (ситуация 1);

– после выхода из нерестовых гнезд активные миграции молоди вверх по реке (ситуация 2);

– смолтификация и катадромная миграция из реки (ситуация 3).

По-видимому, ситуация 1, когда после выхода из нерестовых бугров какая-то часть молоди не может адаптироваться к речным условиям и пассивно сносится течением, не найдя пригодных для обитания участков, характерна для всех видов лососевых рыб без исключения. Правда, если для молоди горбуши и кеты, физиологически уже на стадии личинки и малька, приспособленной к жизни в морских условиях, скат молоди из реки – это безусловно эволюционно положительная особенность поведения рыб, то для личинок и мальков 2-й и 3-й экологических групп такое поведение нужно, по-видимому, рассматривать как естественный процесс „отбраковки” наименее приспособленной к речным условиям части молоди лососевых рыб.

Снос личинок форелей во время перехода на активное питание (табл. 8), особенно при увеличении потока воды и при снижении освещенности (ночью), установлен для ручьевой форели (Elliott, 1966; Mortensen, 1977; Ottaway, Clarke, 1981; Ottaway, Forrest, 1983), жилой формы микижи (Савваитова и др., 1973), лосося Кларка (Raleigh, 1971; Hartman, Brown, 1987) и радужной форели (Raleigh, 1971; Kelso, Northcote, 1981; Northcote, 1981, 1984; Hartman, Brown, 1987).

С другой стороны, ситуация 2, по-видимому, также довольно часто реализуется у молоди жилых речных форм в естественных условиях, так как эти виды рыб имеют отличные морфологические и физиологические характеристики и надежные поведенческие адаптации к речным условиям. Весенние активные миграции личинок и мальков вверх по реке известны для ряда популяций речного гольца (Hanson, Waters, 1974), лосося Кларка и радужной форели (Northcote, 1962; Raleigh, 1971; Kelso, Northcote, 1981; Hartman, Brown, 1987). Анализируя в одной из форелевых речек возрастную структуру ручьевой форели, Джаксон (Jackson, 1980) установил, что для этой реки характерны миграции сеголетков вверх по течению в небольшие притоки, хотя далее производители скатываются на нерест в основное русло реки. Более взрослая молодежь форелей также может совершать весенние миграции вверх по реке. Так, в одной форелевой речке в штате Миннесота после весенних паводков в местах изучения молоди появились годовики речного гольца, иммигрирующие из нижней части реки, которая раньше была изолирована из-за низкого уровня воды запрудами.

Таблица 8

Снос личинок кумжи (экз.) в реке, Англия
(по: Elliott, 1966, с изменениями)

Срок вылова	Время суток, ч							
	15	18	21	24	3	6	9	12
Март	0	0	30	10	10	8	3	0
Апрель	0	1	30	48	32	20	0	1

Вызывает интерес тот факт, что и в осенние паводки для многих популяций жилых речных форм лососевых рыб установлены активные миграции вверх по течению (Hulbert, Engstrom-Heg, 1982; Bagliniere et al., 1987; Hartman, Brown, 1987). Так, например, сеголетки ручьевой форели после осеннего выпуска обратно в реку за несколько дней поднялись вверх по реке (Hulbert, Engstrom-Heg, 1982). В одном из ручьев р. Скорф (Франция) в период с ноября по февраль у ручьевой форели идет анадромная миграция рыб, из которых только 22 % являлись половозрелыми особями (Bagliniere et al., 1987). Исследования динамики популяции молоди лосося Кларка и радужной форели в одной из рек на западном побережье Британской Колумбии показали следующие результаты — если с апреля по июнь личинки размерами в 20–29 мм обычно скатывались вниз по реке и только их небольшая часть все же мигрировала вверх по течению, то осенью с сентября по декабрь как сеголетки, так и более крупная молодь активно уходили в верхние притоки (Hartman, Brown, 1987). Эти факты безусловно свидетельствуют о наличии у рыб высоких физических способностей даже при резком снижении температуры в осенний период.

Не совсем ясен вопрос с ситуацией 3, а именно — смолтифицируется ли молодь речных форм лососевых рыб или катадромная миграция рыб происходит без превращения „раг” в „smolt”? Известно, что у форелей речные и ручьевые, озерно-речные и чисто озерные, а также морские проходные формы могут при соответствующих условиях переходить друг в друга (Никольский, 1971, 1974а). Для анализа этой ситуации мы имеем следующие материалы. Установлено, что в ручьях Шотландии сеголетки форели длиной в 6–9 см скатываются из ручьев в основном с октября по июль, причем уровень ската молоди коррелирует с уровнем расхода воды, а в апреле также коррелирует и с температурой (Agaomo, 1981). В одном из ручьев Англии сеголетки форели в первые шесть месяцев держатся вблизи нерестовых участков, а далее с октября начинают перемещаться вниз по реке, с возраста в 15 мес они уходят еще ниже (Solomon, Templeton, 1976). Лосось Кларка, обитающий в трех маленьких прибрежных речках штата Орегон, проводил на местах нереста только один год до размеров в 150 мм, а далее молодь скатывается на нагул в две более крупные реки —

максимальная миграция рыб происходила в апреле (Lowry, 1965). К. А. Савваитова с соавт. (1973, с. 76) приводит сведения о том, что „проведя в верховьях нерестовой реки Кишимшины более года, с момента выхода из бугров, молодь микижи скатывается в р. Камчатку. Это происходит, вероятно, поздней осенью или зимой. Таким образом, в нерестовой речке можно встретить молодь не более чем двух возрастных групп: 0+, 1+”. Джексон (Jackson, 1980) указывает на то, что старшая молодь форели из верхних притоков мигрирует в основное русло реки, где в последующем и происходит нерест рыб. К сожалению, мы не нашли в имеющейся у нас литературе надежных сведений о том, что у жилых речных форм лососевых рыб при определенных условиях речной среды может происходить смолтификация и молодь в качестве настоящих смолтов начинает мигрировать в море. Хотя, как нам думается, такая ситуация вполне реально может существовать в природе. Имеющиеся у нас сведения пока говорят в пользу того, что как миграция сеголеток и пестряток вверх по течению, так и скат молоди форелей вниз по реке – все это примеры активного расселения и поиска более комфортных условий молоди лососевых на стадии „раг”.

Глава 6. ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ЗАВОДСКОЙ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ В РЕЧНЫХ УСЛОВИЯХ

Известно, что наряду с естественным воспроизводством проходных и жилых форм лососевых рыб в мире широко распространено и искусственное воспроизводство многих видов лососевых. После отлова производителей, инкубирования икры и выращивания молоди в заводских условиях последнюю выпускают в естественные водоемы – нерестовые реки, эстуарные зоны морей.

Установлено, что чем выше адаптационные способности заводской молоди к естественным условиям, тем больше промысловый возврат. Поэтому знания особенностей поведения заводской молоди проходных и жилых форм лососевых рыб в речных условиях необходимы не только для решения чисто теоретических вопросов, но и для решения народнохозяйственных.

Наиболее прогрессивная технология выращивания молоди лососевых как в нашей стране, так и за рубежом на сегодня связана с выращиванием жизнестойкой молоди, автоматизацией процессов кормления и сортировки рыб. Обычно рыбоводы выпускают либо смолтов в эстуарные зоны морей и устья рек, либо зарыбляют сеголетками и пестрятками нерестовые реки. Естественно, что особенно в последней ситуации знания экологических основ поведения заводских рыб в речных условиях будут полезны рыбоводам, тем более что до сих

пор очень большое количество молоди из-за низких морфологических и физиологических характеристик гибнет после выпуска в естественные водоемы (Канидьев, 1982; Казаков и др., 1983; Шустов, 1983).

6.1. Морфологическая и физиологическая характеристики заводской молоди

Следует ожидать, что отличия в морфологии и физиологии заводской молоди от дикой – это в первую очередь следствие действия двух основных факторов. Во-первых, это отсутствие в заводских условиях естественного отбора. Если в реке всегда выживают только наиболее сильные, без морфологических дефектов особи, то на заводе среди рыб всегда достаточно большой процент рыб с различными морфологическими нарушениями, так как рыбоводы – от икры и до смолтов получают высокую выживаемость рыб.

Во-вторых, искусственные условия настолько отличаются от речных (отсутствие достаточно сильного течения, высокая плотность скопления рыб и т. д.), что это в свою очередь также заметно влияет на морфологические и физиологические особенности заводских рыб.

Исследования показали, что заводская молодь атлантического лосося отличается более низкими показателями, характеризующими биомеханические свойства каждого покрова, что в целом указывает на пониженную жизнестойкость молоди, выпускаемой рыбоводными заводами (Казаков, Минина, 1984). Относительная длина плавников у заводской молоди семги достоверно меньше, чем у дикой (Щуров, 1981). Общей чертой заводской молоди горбуши являются ее более мелкие размеры по сравнению с дикими покатниками (Каева, Тарасюк, 1988).

В результате дефицита в заводских условиях достаточно сильного течения, и как следствие детренированности рыб, заводская молодь по своим физическим кондициям значительно уступает своим диким родственникам. Так, например, эксперименты, выполненные совместно с И. Л. Щуровым, показали, что реореакция и поведение заводских пестряток семги в гидродинамическом лотке значительно отличаются от поведения дикой молоди (Щуров, Шустов, 1982). Заводская молодь, помещенная из пруда или бассейна в поток, долго не может сориентироваться в потоке, беспорядочно мечется по лотку и затем быстро сносится к задней стенке. Дикая молодь семги обитает в естественных условиях на порогах и перекатах, а поэтому отличается не только большой физической выносливостью, но и „экономным” поведением в потоке. Естественно, что и в гидродинамическом лотке дикие пестрятки принимают наиболее удобное положение относительно потока воды, а также выбирают энергетически наиболее „выгодные” участки. Аналогичные экспериментальные данные получены для молоди горбуши (Каева, 1988) – если дикая молодь мгновенно ориентируется

в гидрологическом лотке на поток воды, то заводские первые 20–60 сек двигаются хаотично, бросками, а сама плавательная способность заводских особей в 7 раз ниже, чем у дикой.

Наши эксперименты показали, что молоди семги свойственна хорошая оптомоторная реакция, и по силе ее дикая и заводская молодь отличаются незначительно друг от друга, однако существенные различия наблюдаются в характере проявления оптомоторной реакции. Направление движения дикой молоди всегда соответствует направлению движения ширмы. Заводская молодь также реагирует на движение ширмы, но пестрятки могут плыть в сторону, противоположную движению ширмы, часто меняют направление, делают остановки, двигаются беспорядочно (Щуров, Шустов, 1981). А. С. Лукьянов с соавт. (1988) установил, что у заводской молоди каспийской кумжи (правда, только у смолтов, а не у пестряток) „наблюдаются остановки и реверс, движение за ширмой у них менее равномерное”.

Сравнение плавательной способности диких пестряток и заводских, выпущенных в период проведения экспериментов в р. Лувеньгу, показало, что последние значительно слабее (табл. 2). Это и естественно, так как на Кандалакшском рыбоводном заводе, как и на всех остальных, кормление рыб пастообразными кормами всегда сопряжено с крайне слабой подачей воды в бассейны, в рыбоводных же прудах течение практически отсутствует. Дальнейшие эксперименты с оценкой физических способностей дикой и заводской молоди семги из рек и рыбоводных заводов Кольского п-ова (Shustov, Shchurov, 1988) показали, что наиболее слабой можно считать молодь из прудов (табл. 3).

По-видимому, во всех случаях, когда расход воды в бассейнах явно недостаточен для поддержания физической тренированности рыб, последние будут иметь низкие по сравнению с дикой молодь показатели выносливости. Грин (Green, 1964), используя тест на плавательную способность, установил, что дикая молодь ручьевой форели обладает более высокой степенью выносливости по сравнению с домашней. Бамс (Bams, 1967) определял жизнеспособность молоди нерки с помощью тестов на плавательную способность и на уязвимость молоди для хищников. Использовались четыре группы молоди: 1) молодь, выросшая в естественных условиях, 2) выращиваемая в естественных условиях со времени выклева, 3) содержавшаяся в естественных условиях в течение нескольких дней до миграции, 4) все время содержавшаяся в искусственных условиях. Эксперименты убедительно показали, что наилучшей жизнеспособностью обладали рыбы 1-й группы, далее 2-й, 3-й и затем 4-й. Несомненно, что более высокая выживаемость должна быть у молоди 1-й группы, т. е. выросшей в естественных условиях. В подтверждение этой точки зрения можно привести результаты Миллера (Miller, 1954) по выживаемости радужной форели. В небольшой ручей Джордж в июне и июле он выпускал сеголеток форели 1.3–6.4 г весом, имеющих различия в условиях обитания: а) заводскую молодь, выращиваемую в прудах, б) заводскую, выращиваемую в речных условиях, в) дикую, обитавшую в другой реке. Рыбы

группы „а” за первый и второй годы имели в реке очень низкую выживаемость – 4.9–3.1 %, группы „б” – значительно выше – 17.2 % и группы „в” наиболее высокую – 46.0 и 29.0 %. Риммер с соавт. (Rimmer et al., 1985) установил, что критическая скорость плавания у дикой молоди атлантического лосося на 25–84 % выше, чем у заводской. Исследования выносливости мышц при электростимулировании также показывают, что заводская молодь семги менее тренирована, чем дикая (Бакштанский и др., 1981).

По-видимому, для заводской молоди возможны и другие отклонения от нормы по физиологическим показателям. Так, например, имеются сведения о том, что дикая молодь кеты в предмиграционный период имеет более развитую осморегуляторную систему, чем заводская (Степанов и др., 1988). Заводская молодь семги по сравнению с рыбами, прожившими в реке год, в меньшей степени физиологически подготовлена к скату в морскую воду (Штерман, 1985). Развитие центральной нервной системы у дикой и заводской молоди атлантического лосося имеет явные различия (Жуйков, 1986).

Таким образом, можно сделать вывод о том, что технология выращивания молоди лососевых в заводских условиях приводит к значительным морфологическим и физиологическим отклонениям, снижающим в свою очередь, как мы увидим далее, адаптационные характеристики рыб в речных условиях.

6.2. Особенности поведенческих адаптаций заводской молоди лососевых к речным условиям

Анализ довольно значительной по объему литературы, посвященной поведению заводской молоди лососевых в речных условиях, убедительно свидетельствует о том, что там, где соблюдается принцип соответствия между экологическими требованиями заводских рыб и экологической ситуацией в реке во время выпуска рыб, последние успешно адаптируются к естественным условиям.

Имеются удачные примеры зарыбления рек заводской молодью лососевых рыб: личинками атлантического лосося (McCrimmon, 1954; Mills, 1964, 1971; Egglislaw, Shackley, 1980) и кумжи (Арман, 1976), пестрятками лосося (Elson, 1957a, 1957b; Symons, 1969; Митанс, 1970; Havey, 1973, 1974; Heggeberget, Hesthagen, 1979). В Канаде практикуется выпуск некондиционной молоди в нерестовые реки на дорастивание (Aldridge, 1976).

Сеголетки симы, выпущенные в мае в притоки р. Мен в Японии, активно распределялись по реке: большая часть шла вниз по течению, некоторые двигались вверх (до 8.8 км от места выпуска) и заходили в ручьи и притоки. Плотность рыб в конце июля была достаточно высокой и составила 0.49–2.6 экз./м² (Matsukawa et al., 1971; Tanaka, 1971).

Трембли (Trembley, 1943), выпуская осенью и весной в ручей (шт. Пенсильвания, США) заводскую форель трех видов, установил, что вся молодь распределялась равномерно вверх и вниз по реке, но не далее одной мили (1.6 км) от места выпуска. Личинки севанской форели, выпущенные в январе–феврале с рыбоводных заводов в притоки оз. Севан, держатся до апреля в местах выпуска (Пивазян, 1979). Осенний выпуск сеголеток ручьевого форели вызвал расселение рыб не вниз по реке, а, наоборот, активные миграции форели вверх по реке (Hulbert, Engstrom-Heg, 1982).

Интересные опыты с молодью атлантического лосося проводил Саймонс (Symons, 1969). Выловленных с помощью электролова диких пестряток и равное количество заводских рыб такого же размера он выпускал на три незнакомых для диких рыб участка реки, пригодных по своим характеристикам для обитания молоди лосося. Подводные наблюдения, выполненные спустя 1–2 нед, показали, что почти все заводские пестрятки остались на местах выпуска, дикие расселились несколько выше и ниже. В дальнейшем смертность заводских пестряток незначительно отличалась от таковой диких рыб.

Критерием успешной акклиматизации заводской молоди к речным условиям может явиться и тот факт, что темп роста заводских рыб в реке в последующем не отстает от роста диких (Петренко, 1964).

Данные о том, что заводская молодь явно „привязана” к участкам выпуска, известны также для балтийского лосося. А. Р. Митанс (1970) установил, что заводская молодь лосося рассредоточивается от места выпуска вверх по реке на расстоянии до 500 м. Аналогичные результаты получены Элсоном (Elson, 1957a) – основная доля заводских годовиков атлантического лосося, выпущенных в р. Мирамичи в Канаде, расселялась на 1/2 мили выше и ниже мест их выпуска. Однако, как считает сам Элсон, правильнее проводить выпуск более разреженно – на две мили, с учетом более широкого расселения всей молоди.

Исследования, выполненные совместно с И. Л. Щуровым на р. Куз-река на Кольском п-ове (Шустов и др., 1980a), показали, что заводские пестрятки семги могут довольно успешно адаптироваться к речным условиям – примерно через месяц со дня выпуска их пищевое и территориальное поведение не отличалось от поведения дикой молоди семги. Подводные наблюдения за поведением и расселением заводской молоди семги в р. Кола показали, что основная часть заводских пестряток, по-видимому, не скатывается в море в год выпуска, а расселяется, приобретает навыки дикой рыбы и зимует в реке и только после этого достигает стадии смолта (Смирнов и др., 1985).

Однако явная нехватка участков, пригодных для обитания пестряток, может явиться причиной вынужденного массового ската молоди из реки (Шустов и др., 1981). Опыт исследований показывает, что выпуск заводской молоди в реки на доразивание был не всегда успешным. Например, Г. И. Петров (1953), выпуская сеголеток семги в устье притока р. Пинеги на глубину 1 м, где скорость потока была высокой (0.5–1.0 м/с), к осени получал большой отход рыб. Гибель рыб

была неизбежной, так как сеголетки атлантического лосося (как мы уже выяснили ранее) предпочитают мелководные зоны реки с пониженными скоростями течения. В. А. Мовчан и А. В. Чеченков (1979) провели наблюдения за состоянием заводских трехлеток семги, выпущенных с Кемского рыбноводного завода в р. Шую (бассейн Белого моря). Исследуя участок реки длиной 50 км (от порога, расположенного в 1 км выше места выпуска, до устья), они установили, что за этот период хищниками – щукой и окунем – уничтожено более 70 % заводской молоди семги. К сожалению, авторы не приводят данных о характере реки, поэтому результаты можно интерпретировать по-разному. Но если этот участок реки представлен в основном плесами (иначе откуда высокая численность щуки и окуня?), то иного исхода трудно было ожидать.

Отрицательный результат получил также Миллер (Miller, 1952). На отгороженный участок небольшой, типично форелевой реки в пров. Альберта (ЮЗ Канады) он в июне–июле выпускал крупную заводскую молодь лосося Кларка. Трехлетки были длиной 30–37.5 см, двухлетки – 12.5–20 см. Река имела очень сильное течение – в мае и июне более 1.5 м/с, в июле около 0.6–0.8 м/с. Естественно, что заводская молодь, несмотря на крупные размеры, не могла противостоять такому потоку и гибла. Уже в первые две недели погибло 30 % трехлеток и 50 % двухлеток, несколько позднее – остальные.

Таким образом, имеются как примеры успешной адаптации заводской молоди лососевых к речным условиям, так и отрицательные, где практически вся заводская рыба после выпуска в неподходящие условия (или сроки) гибла. Рассмотрим более подробно механизмы адаптации заводской молоди лососевых к абиотическим и биотическим факторам речной среды обитания.

Освещенность. Ранее мы установили, что у дикой молоди лососевых рыб, независимо от их стадии развития – „parr” или „smolt”, – влияние солнечной радиации вызывает у рыб четкие, определенные реакции. На стадии пестрятки рыбы обычно предпочитают обитать как в дневное, так и в ночное время суток на одних и тех же участках реки; правда, если днем они активно питаются, то с понижением освещенности вынуждены прятаться среди камней. Смолты лососевых мигрируют из реки также в основном в ночное время, а днем скат замедлен.

Заводская молодь лососевых рыб, по-видимому, в первые моменты жизни в реке после выпуска не имеет достаточных навыков поведения к ориентированию в потоке воды и, обладая к тому же слабыми физическими способностями, сносится хаотично (без суточной ритмики) вниз по реке. Так, например, Э. Л. Бакштанский с соавт. (1981) установил, что „если в первые сутки наибольшее количество заводских покатников в р. Лувеньга скатывается в дневные часы, то в дальнейшем – ночью, когда в этой реке обычно скатывается дикая молодь”. Однако если динамика миграции заводской молоди семги, выпущенной в текущем году, не коррелирует с динамикой миграции

дикой молодежи, то у перезимовавшей молодежи миграционное поведение близко к нормальному (Черницкий и др., 1985). Многие поведенческие реакции заводских покотников (Бакштанский и др., 1986) неадекватны поведению диких смолтов, хотя в потоке воды ориентация заводских рыб все же происходит. Так, например, заводская молодежь кеты в р. Рязановке (юг Приморья) при скате ориентирована головой по течению, а в 30 м от моря уже на мелководном перекате разворачивается головой против течения (Золотухин, 1988).

Суточная динамика ската заводской молодежи кеты и горбуши в одних случаях соответствует динамике ската диких смолтов (Канидьев, 1966; Смирнов, Картавцев, 1988), а в других — отличается от диких (Тагмазян, 1972а; Золотухин, 1988), имея большую тенденцию к скату в дневные часы. По-видимому, правильную точку зрения по этому вопросу высказывает З. И. Тагмазян (1972а), который считает, что „можно утверждать, что молодежь искусственного воспроизводства абсолютно не обладает отрицательным фототаксисом... наличие даже невысокой освещенности в цехах рыбоводных заводов приводит к тому, что молодежь горбуши перестает бояться света, и именно это в дальнейшем, после выпуска в реку, обуславливает дневной скат”. Возможно, что все это так, однако не исключено, как мы считаем, что дневной скат (суточное отсутствие четкой суточной ритмики) — следствие более беспорядочного, хаотичного выноса молодежи потоком воды из реки, так как нерестовые реки „горбушачьего” типа имеют очень сильное течение (Смирнов, 1975; Соин, 1980; Гриценко и др., 1987).

С другой стороны, отсутствие существенной ритмики в силе освещенности в течение суток, а именно — влияние полярного дня, в некоторых случаях может, наоборот, замедлять скорость миграции заводских смолтов. Так, например, рядом исследователей было отмечено, что акклиматизируемая на Кольском п-ове горбуша, после выпуска в реки с рыбоводных заводов, значительно дольше задерживается во время ската в „белые ночи” по сравнению с тихоокеанским побережьем (Бакштанский, 1970; Смирнов, 1975, и др.). При этом нужно учитывать, что в отличие от дальневосточных рек семужьи Кольского п-ова имеют более благоприятный гидрологический режим с чередованием не только порогов и перекатов, но и озер, и плесов.

Температура. Мы уже упоминали о том, что имеются сведения об успешных осенних выпусках молодежи лососевых рыб в реки, когда рыбы (точнее, ручьевая форель) не скатываются по реке, а, наоборот, даже мигрируют вверх по реке (Hulbert, Engstrom-Neg, 1982). Заводская молодежь атлантического лосося и радужной форели после выпуска в притоки Уайт-Ривер (штат Вермонт) к поздней осени также имела поведенческие реакции, характерные для диких сеголеток — лосось предпочитает укрываться в районе порогов и перекатов, а радужная форель — в запрудах (Hearn, Kynard, 1986).

И все же, учитывая, что осенние выпуски заводской молодежи лососевых по сравнению с весенними дают более высокий отход молодежи

(Бакштанский и др., 1981; Aass, 1984; Gresswell et al., 1984, и др.), можно считать, что поведенческие адаптации заводских рыб к речным условиям при низких температурах (осень, зима) наименее успешные. Заводские особи, детренированные в заводских условиях, по сравнению с дикими рыбами в этот период будут иметь менее эффективные защитные механизмы приспособления к речной среде обитания, поэтому при осенних выпусках рыб возможен, по-видимому, более интенсивный пассивный скат молоди (и даже пестряток) из реки.

Убежища, неподвижные ориентиры. Анализ данных показывает, что территориальное поведение, выбор и защита собственной территории у заводской молоди лососевых (имеем ввиду пестряток) проявляются через определенный срок. По нашим с И. Л. Щуровым данным, для пестряток семги – это примерно месячный срок адаптации (Шустов и др., 1980а). Мы не исключаем, что месячный срок адаптации характерен именно для этого вида рыб и именно для этой широты, что для других рыб и в иных регионах он будет отличаться. Так, например, интенсивность питания пестряток атлантического лосося, выпущенных в Канаде в р. Мирамичи, была ниже, чем у дикой молоди в течение двух месяцев (Sosiak et al., 1979).

И все же, несмотря на то что в этот довольно значительный период адаптации (месяцы) заводская молодь лососевых рыб не имеет собственных индивидуальных территорий, необходимость в убежищах, в первую очередь от воздействия потока воды, возникает у рыб буквально с первых минут выпуска, по-видимому, имеет даже большее значение, чем для диких пестряток.

Так, нашими подводными наблюдениями в р. Лувеньга и в р. Канда (Кольский п-ов) установлено, что сразу после выпуска (участки глубиной 0.5 м, скорость потока не выше 0.3 м/с) заводские пестрятки немедленно ориентируются относительно потока – становятся головой против течения и держатся плотным скоплением в толще воды. В этот период они очень подвижны, пугливы, активно перемещаются относительно друг друга. Территориальное поведение у заводских рыб отсутствует, и мальки не проявляют агрессивности по отношению друг к другу. Однако, как показали подводные наблюдения, если в реке нет надежных убежищ и укрытий от потока воды (имеем в виду валуны, крупные камни), то пестрятки начинают постепенно стайей скатываться вниз по реке. Если в реке на участке выпуска заводской молоди семги имелись крупные камни, где скорость течения понижена, то заводские пестрятки предпочитали не скатываться, а укрываться, причем плотность расселения рыб в таких местах достигала весьма больших значений – до 20 экз./м² (рис. 21). Этот эффект, по-видимому, объясняется тем, что в данный период заводская молодь, имеющая по сравнению с дикой низкую физическую выносливость и интенсивность питания, менее агрессивна по отношению друг к другу. В дальнейшем в процессе пищевой и территориальной адаптации к речным условиям, по мере одичания, произойдет более рассредоточенное расселение заводских рыб на порогах. Аналогичные сведения

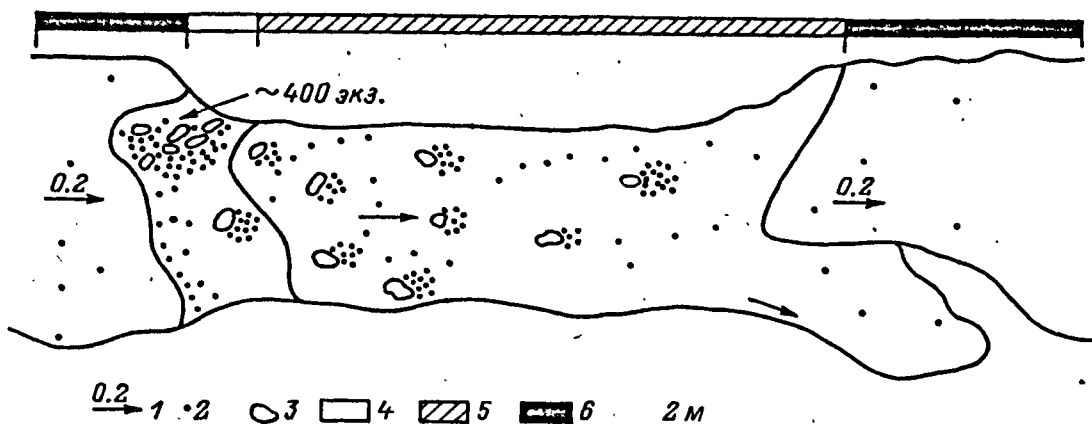


Рис. 21. Распределение заводской молоди семги в р. Лувеньга.

1 — направление течения и скорость, м/с; 2 — заводские пестрятки; 3 — валуны, глыбы, глубины; 4 — 30–50 см, 5 — 50–100 см, 6 — 1 м.

получены и для мальков балтийского лосося, которые все лето держались скученно в местах выпуска с каменистым дном, усеянным крупными камнями, за которыми мальки охотно прятались (Пищула, 1951).

В отношении покатной молоди можно сказать следующее. Миграция диких смолтов из реки — это не просто пассивный скат рыб. Известно, что во время миграции, особенно в дневное время, рыбы довольно часто делают „остановки”, продолжая интенсивно питаться на этих участках рек. Можно допустить, что и у заводских смолтов период адаптации к речным условиям будет протекать намного успешнее, если в реке будут участки с необходимыми для каждого конкретного вида лососевых рыб убежищами и укрытиями. К сожалению, по этому вопросу каких-либо описаний данных или полевых наблюдений нами в литературе не обнаружено.

Поток воды. В заводских условиях молодь лососевых обычно содержится при незначительных расходах воды и низких скоростях потока. Поэтому, после этих „тепличных” условий попадая в речные, заводская молодь в первую очередь подвергается воздействию мощного потока воды и, не обладая таким „экономным” поведением, как дикая молодь, сносится течением по реке.

Так, например, «если дикому покатнику семги для удержания на месте в турбулентном потоке достаточно было, мгновенно меняя угол атаки, „порхать”, лишь подрабатывая хвостом, то заводской покатник постоянно работал хвостовым стеблем с большой амплитудой отмашек» (Бакштанский и др., 1981). Некоторые исследования показали, что заводские смолты скатываются из рек значительно быстрее, чем дикие (Hansen et al., 1984), иногда этот скат может напоминать пассивный дрейф без суточной ритмики, проходящий со скоростью течения (McCleave, 1978).

Нами установлено, что в тех реках, где недостаточное количество пригодных для обитания участков с необходимым набором убежищ и оптимальными скоростями потока, при залповых выпусках больших по объему партий заводских пестряток, большая часть рыб вынуждена

скатываться из реки. Так, например, наши исследования на р. Канда дали следующие результаты. Через месяц после выпуска одной сотни тысячи пестряток семги на порог нами по всей реке были выполнены подводные наблюдения, а также контрольные обловы порогов и перекатов. Почти вся заводская молодь семги, продолжая оставаться на стадии пестрятки, мигрировала из реки в Кандагубу. Только десятки экземпляров (от выпущенных ста тысяч) удалось обнаружить на некоторых порогах в р. Канде ниже участка их выпуска. Пестрятки быстро покинули реку, но все же это, по-видимому, не было пассивное сплывание, напоминая дрейф заводских смолтов в реке, происходящий со скоростью течения (McCleave, 1978). Так, в конце июля, через неделю после выпуска, работники Мурманской рыбоинспекции наблюдали большие скопления заводской молоди в 6 км ниже участка выпуска (т. е. скорость миграции была примерно в 10 раз меньше, чем средняя скорость течения). В начале августа заводские пестрятки семги были обнаружены сотрудниками СеврыбНИИпроекта в районе протоки, соединяющей небольшое озеро с Кандагубой (в 15 км от устья р. Канда). Позднее, в сентябре, отдельные экземпляры заводской молоди, оставшиеся в этом районе, были отловлены рыбаками-любителями на удочку и переданы нам для анализа. Оказавшиеся в Кандагубе пестрятки семги, не приспособленные на этой стадии к жизни в море, в отличие от покатников, по-видимому, все погибли, чему могла способствовать и высокая численность щуки в кутовой части опресненной части Кандагубы и трески на остальной территории (Чеченков, 1981).

Быстрый уход заводской молоди семги из р. Канда не является нормальным скатом вследствие смолтификации. Данная река не пригодна для обитания большого количества молоди. Гидрологическая съемка показала, что русло реки на всем протяжении представлено в основном песчаными плесами протяженностью до 5 км с широкими отмелями в излучинах. Общая площадь порогов и перекатов — потенциальных выростных угодий для молоди семги — чрезвычайно мала. Быстрому уходу заводских мальков, несомненно, способствовал и летний паводок, вызванный при крайне слабой естественной зарегулированности водного режима р. Канда сильными дождями в июле 1978 г., и, наоборот, успешному расселению заводских пестряток в р. Лувеньга способствует характер реки, русло которой на всем протяжении представлено в основном порогами и перекатами с оптимальным скоростным режимом и достаточным количеством убежищ для молоди семги.

Таким образом, для успешной адаптации заводской молоди лососевых к речным условиям река должна иметь не только достаточное количество убежищ, укрытий, но и определенный гидрологический режим, позволяющий рыбам не только противостоять потоку воды, но и активно питаться сносимыми в толще и на поверхности воды донными беспозвоночными. В противном случае рыбы даже на стадии пестрятки вынуждены мигрировать из реки.

Трофический фактор. В искусственных условиях заводскую молодь лососевых рыб обычно кормят до полного насыщения либо пастообразными, либо гранулированными кормами, при этом рыбам практически не требуется совершать каких-либо значительных усилий на поиск и добычу корма. Иная ситуация складывается в речных условиях — после выпуска в реку заводская молодь должна вырабатывать навыки поведения на поток воды, подвижный корм, конкурентов и хищников. Естественно, что для этого требуется какое-то определенное время. Так, по нашим данным, пищевое поведение и интенсивность питания заводской молоди семги становятся адекватны показателям с дикими пестрятками только после срока месячной адаптации.

Наши подводные наблюдения показали, что буквально через некоторое время (часы) после выпуска пестрятки семги начинают реагировать на сносимые потоком различные частицы, проплывающие в толще и на поверхности воды, в том числе и на кормовые объекты. Однако интенсивность рыб в этот период крайне низкая, многие пестрятки имеют полностью пустые желудки, а у остальных, помимо кормовых объектов, много второстепенной пищи — кусочки растений, пустые чехлики водных беспозвоночных. Можно наблюдать, как мальки пробуют схватить пузырьки воздуха.

По данным С. Ф. Золотухина (1988), у заводской молоди кеты в р. Рязановка (юг Приморья) „реакция на корм в реке была отчетливо выражена: в светлое время молодь кеты активно бросалась на плывущие на поверхности воды крошки дерева, пух ивы”. Бакштанский с соавт. (1981) наблюдал, что „попав в реку, заводские покатники сначала хватают все сносимые объекты — кусочки древесины, обрывки макрофитов и редко — взрослых насекомых”. Выращенные на заводском питомнике годовики кумжи и выпущенные в один из притоков в Центральной Норвегии в начальный период потребляли большое количество растительной пищи, не свойственной дикой молоди, по мере „обучения” навыкам питания в речных условиях количество второстепенной пищи в желудке снижалось и рыба переходила на потребление естественных речных кормов (Johnsen, Ugedal, 1986).

Внутривидовые взаимоотношения. Установлено, что в первые моменты жизни в естественных условиях заводская молодь лососевых как на стадии пестрятки, так и на стадии смолта проявляет стайное поведение, которое в большей степени даже похоже на простую скученность рыб. Так, например, наши наблюдения за пестрятками семги показали, что после выпуска рыбы не проявляют агрессивности по отношению друг к другу, хотя очень подвижны, пугливы и активно перемещаются относительно друг друга (Шустов, 1983). По данным Ф. Н. Рухлова (1973), если дикие смолты горбуши скатываются с нерестилищ в основном разрозненно и в ночное время, то заводская молодь горбуши создает в реке большие скопления и на некоторое время задерживается на прилегающих к рыбоводному заводу участках реки. В первые сутки после выпуска заводская молодь кеты мигрирует одной стаей в виде сплошной ленты из рыб, со вторых суток

от „ленты” обособляются отдельные стаи в 30–1000 штук (Золотухин, 1988).

Фендерсон с соавт. (Fenderson et al., 1968) установил, что при совместном содержании в аквариуме заводской и дикой молоди лосося первая доминировала, так как агрессивность диких рыб была ослаблена содержанием в непривычных условиях. В то же время такое „агрессивное”, а точнее „не экономное”, поведение заводской молоди в реке, где рыбы затрачивают значительные усилия на „игры” и выяснения отношений друг к другу, является причиной высокой смертности заводской молоди в естественных условиях.

По мере „одичания” заводской молоди лососевых в речных условиях их внутривидовые взаимоотношения приходят в „норму”. Так, например, А. Р. Митанс (1970) установил, что если вначале для молоди балтийского лосося, выпущенной в р. Салацу, свойственно стайное поведение, то в последующем рыбы начинают рассредоточиваться и проявлять элементы агрессивного поведения как по отношению друг к другу, так и к диким пестряткам. В первое время можно было наблюдать, как заводские рыбы, проявляя соперничество и агрессивность (параллельное плавание, угрожающие позы и т. д.), отступали перед дикими рыбами. Наши подводные наблюдения за заводской молодью семги показали, что территориальное поведение у рыб со всеми необходимыми реакциями формируется не ранее месяца со дня выпуска (Шустов и др., 1980а; Шустов, 1983).

Таким образом, система поведенческих адаптаций и один из ее главных компонентов – территориальное поведение формируются у заводской молоди лососевых рыб через определенное, достаточно длительное время после выпуска в речные условия.

Межвидовые взаимоотношения. В свою очередь отсутствие надежных поведенческих реакций на абиотические и биотические факторы речной среды приводит к тому, что у заводских рыб, особенно в первые моменты жизни в реке, практически отсутствуют защитные механизмы и реакции на хищников. Как результат – это приводит к гибели большей части заводской молоди в речных условиях.

Имеются убедительные данные о том, что заводская молодь горбуши в значительной степени подвергается нападению хищников, которые не только поедают, но и травмируют рыб (Рухлов, 1973). Основная гибель заводской покатной молоди кеты вызывается действием хищных рыб – кумжей, мальмой и симой (Канидьев, 1966), причем, как показывают наблюдения С. Ф. Золотухина (1988), „у заводской молоди кеты отсутствовали элементы защитной реакции. При нападении стаи 5–10 покатников симы на скопление кеты последние лишь незначительно перемещались в сторону, не изменяя при этом формы скопления. При приближении наблюдателя стаи кеты медленно отходили в более глубокое место”. О. Ф. Гриценко и А. И. Ардавичус (1967), установив, что заводская молодь дальневосточных лососей, особенно в первые часы, подвергается действию хищников, предложили проводить выпуск молоди в часы наименьшей пищевой актив-

ности хищных рыб. По сведениям Дахла (Dahle, 1979), если ранее, 25 лет тому назад, в желудках желтого окуня в одной из рек Калифорнии не отмечено никогда дикой молоди чавычи (анализ 731 желудка), то в 1976 г. ниже рыбозавода Айрон Гейт — 80 % окуней питались заводскими сеголетками чавычи. Заводская молодь лосося Кларка, выпущенная в небольшой ручей в штате Альберта, весом 1.3–6.4 г, имела по сравнению с дикой молодью значительно низкую выживаемость (Miller, 1954).

В р. Эйра (Норвегия) покотники лосося при низкой воде выедаются птицами (*Mergus merganser* и др.) и ответственны за гибель 14 % (Reitan et al., 1987). Выпуск личинками лосося в речку в Шотландии был очень не эффективен, так как личинок интенсивно поедали угорь и форель — отлов этих рыб значительно увеличил выживаемость.

Щука наносит большой вред заводской молоди семги во время ее выпуска в реки, прямо пропорциональный численности популяции хищника.

Наши исследования на р. Кереть показали (Бугаев и др., 1986; Первозванский и др., 1988), что от 1/4 до 1/3 заводской молоди семги уничтожаются щукой, причем относительное потребление щукой, в основном не дикой, а заводской молоди семги, явно говорит о том, что реакция на хищников у последней практически отсутствует.

Таким образом, анализ многочисленной литературы, посвященной сравнительному изучению морфологических и физиологических характеристик дикой и заводской молоди лососевых рыб, а также поведенческих реакций рыб в речных условиях, убедительно свидетельствует о том, что в искусственных условиях у заводской молоди значительно снижаются адаптационные способности к обитанию в реке. Большая скученность рыб, слабая проточность выростных сооружений, избыток корма в заводских условиях приводят к тому, что заводская молодь лососевых — это, как правило, рыба слабая в физическом отношении, с морфологическими отклонениями и аномалиями и отсутствием надежных поведенческих реакций на подвижный корм, конкурентов и хищников, поток воды.

Заводская молодь лососевых, попав после выпуска в достаточно жесткие условия (постоянное действие мощного потока воды, подвижный корм, присутствие конкурентов и хищников) по сравнению с искусственными водоемами, в реке проявляет поведение, не свойственное дикой молоди лососевых. Заводские пестрятки вместо оседлого образа жизни начинают сноситься течением вниз по реке, скат заводских смолтов в большинстве случаев напоминает не активный поиск и миграцию более подходящих условий обитания, а хаотичный, пассивный вынос течением из реки.

Сроки адаптации заводских рыб к речным условиям достаточно значительны и, как показали исследования, составляют недели и даже месяцы, после которых у рыб формируются поведенческие адаптации к абиотическим и биотическим факторам речной среды, адекватные дикой молоди. Наиболее успешно адаптация рыб проходит тогда,

когда экологическая ситуация в реке соответствует экологическим требованиям молоди лососевых. Поэтому с целью управления поведением лососевых рыб в реке и повышения выживаемости заводской молоди лососевых в речных условиях необходимо проводить комплекс рыбоводно-мелиоративных мероприятий, направленных на повышение „качества” заводских рыб, совершенствование системы их выпуска и улучшение условий обитания для рыб.

Глава 7. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ В РЕЧНЫХ УСЛОВИЯХ

Согласно мнению Д. С. Павлова (1979), до сих пор „вопрос о причинах миграций выглядит порой еще весьма запутанным”, а „в вопросе о детерминизме миграционного поведения особенно интересно то, какие первичные условия запускают каждый раз всю цепь механизмов, приводящих в конечном итоге к миграции”.

Данная глава посвящена:

- оценке степени воздействия генетических и экологических факторов на поведение молоди лососевых в речных условиях;
- установлению ранжирования абиотических и биотических факторов, лимитирующих продукцию молоди лососевых в реках;
- выяснению механизмов инверсии поведения молоди лососевых по отношению к потоку воды;
- оценке адаптивного значения поведения молоди лососевых в речных условиях.

7.1. Факторы, определяющие поведение молоди лососевых в реке

Из классических работ отечественных и иностранных ученых известно, что поведение животных, в том числе и рыб, определяется действием двух основных факторов – генетического и экологического (Гербицкий, 1965; Баранникова, 1975; Хайнд, 1975; Павлов, 1979; Мантейфель, 1980; Мак-Фарленд, 1988), а сама поведенческая адаптационная система теснейшим образом связана с морфологией, физиологией и другими особенностями биологии животных (Мантейфель, 1980, 1987). В соответствии с вышеизложенными соображениями, основанными на анализе материалов по поведению молоди лососевых рыб в речных условиях, мы приходим к следующей схеме морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций рыб.

Из анализа опубликованных исследований по морфологии и физиологии молоди лососевых рыб следует, что каждый вид рыб имеет свои специфические особенности в морфологии и физиологии, комплекс которых позволяет одним рыбам активно мигрировать вверх по реке, другим — вести оседлый образ жизни на порогах и перекатах рек, а третьим — способствует активной миграции или вызывает пассивный скат по течению.

Для молоди лососевых, адаптировавшейся к воздействию потока воды настолько успешно, что рыбы могут совершать активные миграции вверх по реке с последующим нагулом либо в верховьях рек, либо в озерах, причем иногда в осеннее время (Hulbert, Engstrom-Heg, 1982; Bagliniere et al., 1987; Hartman, Brown, 1987), такое поведение свидетельствует о наличии у рыб высоких физических способностей даже при низких (осенних) температурах, когда молодь многих видов лососевых рыб либо уходит в укрытия, либо скатывается из реки.

Исследования ряда авторов указывают на генетическую природу такого типа миграционного поведения (Northcote, 1962, 1981; Raleigh, 1967, 1971; Kelso, Northcote, 1981; Taylor, 1988). Так, например, Тейлор (Taylor, Larkin, 1986; Taylor, 1988) установил, что личинки чавычи, встречающиеся в верховьях рек, значительно агрессивнее, чем личинки, которые обитают на участках рек, расположенных вблизи моря. Интересные опыты с радужной форелью были проведены Норткотом (Northcote, 1962, 1981; Kelso, Northcote, 1981), который получил партию искусственно выведенной молоди от производителей, пойманных на нерестилищах, расположенных ниже и выше одного из озер в Канаде. Опыты в проточном лотке показали, что мальки радужной форели, обитающей в реках, расположенных выше озера, обычно легко сносились течением, а мальки из нижних нерестилищ активно устремлялись по течению и были очень выносливы. Аналогичные эксперименты были выполнены Рэлейгом (Raleigh, 1967, 1971) с популяциями нерки, радужной форели и лосося Кларка. Исследуя в экспериментальном проточном лотке врожденные поведенческие реакции молоди, полученной от производителей, обитающих выше и ниже озер, он пришел к выводу, что поведение молоди имеет генетическую природу и что если из верхней реки только 1% личинок (длина 28–30 мм) мог двигаться вверх по лотку, то из нижней реки около 30% личинок активно мигрировали вверх по течению.

Таким образом, у некоторых популяций лососевых в процессе эволюции идет направленный естественный отбор на получение молоди с высокими физическими способностями и плавательными характеристиками.

Для молоди лососевых, успешно адаптировавшейся к длительному обитанию на одних и тех же участках рек в районе нерестилищ, также характерны „речная” форма тела с хорошо развитыми плавниками, отличные рео- и оптомоторная реакции, высокие физические способности. У некоторых видов рыб, например у молоди атлантического лосося, развитые грудные плавники позволяют сеголеткам и

пестряткам иметь надежный тактильный контакт с речным дном и таким образом экономить энергию на противодействие потоку воды. На этой стадии развития молоди лососевых так называемой „пестрятки – рагг” рыбы имеют окраску тела, имитирующую речное дно, кожа у них очень прочная и предохраняет от механических давлений (Казанков и др., 1984).

Скат молоди лососевых характерен практически для всех стадий развития рыб в речной период жизни, причем покатные миграции носят как пассивный, так и активный характер.

Многочисленными исследованиями установлено, что у многих видов лососевых рыб в период выклева и выхода из нерестовых гнезд личинки сносятся потоком воды. Причем очень часто, независимо от того, к какой экологической группе лососевых они принадлежат, снос личинок происходит вместе и в одно и то же время, что в какой-то степени указывает на единый характер таких миграций. Так, например, личинки кеты и горбуши могут мигрировать вместе с личинками симы и гольцов (Парпура, Бокунь, 1988), наблюдается одновременный скат личинок нерки, кижуча, горбуши и кеты (McDonald, 1960). Очень часто это особи с неразвитыми локомоторными органами и не полностью рассосавшимся желточным мешком.

Усиление ската личинок в ночное время (особенно в темные ночи), а также при увеличении паводка свидетельствует в пользу пассивного характера покатной миграции личинок, стайное поведение у рыб также практически отсутствует. Мы согласны с точкой зрения Эли и Хора (Ali, Hoar, 1959) о том, что даже независимо от характера ската „пусковыми” механизмами данного поведения молоди лососевых в речных условиях являются нарушения зрительного и тактильного контакта с окружающей средой, а в большей степени, по-видимому, пассивному скату должны быть подвержены наиболее слабые и физиологически неразвитые особи. Возможно, что это своеобразный процесс естественного отбора у популяций лососевых рыб, направленный на „отбраковку” наименее жизнеспособной части молоди.

Вынужденный скат пестряток лососевых во время осенних паводков также безусловно свидетельствует о том, что такое поведение характерно для наименее выносливой молоди. В результате внутривидовой и межвидовой конкуренции наиболее слабые особи вытесняются со своих участков и начинают мигрировать и расселяться вниз по реке, а у оставшихся рыб происходят рассредоточение и ослабление агрессивнотерриториальных отношений. Заводская молодежь лососевых по своим физическим и плавательным характеристикам значительно уступает своим диким сородичам, а в результате либо расселяется вниз по реке, либо выносятся из реки.

Таким образом, можно сделать однозначный вывод, что в наибольшей степени пассивному сносу течением подвержены наиболее слабые сеголетки и пестрятки лососевых, у которых отсутствуют либо ослаблены механизмы противодействия потоку воды, особенно в неблагоприятные моменты речной жизни (паводок, слабая освещенность, сильная внутри- и межвидовая конкуренция и т. д.).

Активные покатные миграции совершает молодь лососевых на так называемой стадии „смолта – smolt”. Это – явно эволюционно запрограммированное движение рыб именно вниз по реке, так как весь комплекс морфологических, физиологических и биохимических превращений пестряток в смолтов направлен на „отказ” противодействию потока воды и использование „транспортной силы” течения для поиска более комфортной среды обитания, а именно морских условий, причем у таких видов рыб, как горбуша, процессы смолтификации происходят уже на стадии развития личинок – в нерестовых гнездах (Зуева, 1965). Л. С. Смит (1986), развивая концепцию генерализованной стрессорной реакции (с. 114), где „любой фактор, нарушающий установившееся оптимальное равновесие в функционировании органов, является стрессом”, объясняет миграцию лососей как явление стресса и даже вводит термин „миграционное беспокойство” молодежи под влиянием увеличения содержания тироксина. Приемлем, с точки зрения экологов, этот термин или нет, но, по-видимому, смолтификация и оседлый образ жизни в речных условиях – это явно не совместимые, а взаимоисключающие процессы, так как в естественных условиях у смолтов можно наблюдать некоторую задержку покатных миграций, но никогда не активные миграции вверх по реке. Поэтому мы не согласны с точкой зрения ряда исследователей, допускающих возможность анодромных миграций молодежи лососевых на стадии смолта. Именно по этой причине смолтификация не должна быть свойственна и жилым речным формам лососевых рыб.

Несмотря на то что у смолтов по сравнению с пестрятками плавательная способность существенно снижается (табл. 6), у рыб продолжают оставаться неизменными высокая физическая выносливость, отличные реакции на течение, подвижный корм и хищников. Для рыб характерно стайное поведение, что в свою очередь свидетельствует об активном характере покатных миграций смолтов лососевых из реки (Павлов, 1979). По-видимому, требования к активному характеру миграций смолтов могут реализоваться только в весенний период, когда усиление солнечной радиации и повышение температуры воды способствуют процессам смолтификации и активности рыб, а весенний паводок – достаточно быстрой и гарантированной „транспортировке” смолтов к морю.

В осенний период у рыб также можно искусственным путем вызвать смолтификацию (Ewing et al., 1979), однако в естественных условиях смолтификация рыб, по-видимому, исключена, так как в это время низкие температуры воды явно не способствуют активности биохимических реакций, а также подвижности рыб, которые либо укрываются в это время, либо пассивно сносятся потоком воды на стадии пестрятки.

Таким образом, отмеченные факты хорошо укладываются в определенную концепцию, если сделать вывод, что в процессе эволюции у лососевых выработалась разная стратегия отношений к речным условиям, а детерминизм поведения молодежи лососевых по отношению

к потоку воды запрограммирован генетически и во многом определяется комплексом морфологических и физиологических особенностей рыб, и в первую очередь реореакцией и плавательными способностями. Сильные особи, умеющие активно противодействовать потоку воды, ведут либо оседлый образ жизни, либо могут мигрировать даже вверх по реке, слабые особи (некоторые личинки и мальки лососевых, заводские рыбы, смолты) совершают как пассивные, так и активные покатые миграции. Естественно, что при разработке экологических основ управления поведением молоди лососевых в речных условиях эти морфофизиологические особенности рыб необходимо обязательно учитывать (см. гл. 8).

Резюмируя материалы разделов 3.2, 4.2, 4.4, 5.2 и 6.2, посвященных анализу поведенческих адаптаций молоди лососевых к речным условиям, можно сделать следующие заключения.

Освещенность. Вне всякого сомнения, уровень освещенности определяет уровень зрительной ориентации молоди лососевых в речных условиях. Несмотря на то что сила оптомоторной реакции у молоди лососевых отличная, уменьшение силы света в ночные часы приводит к усилению непосредственного контакта с речным субстратом либо к возникновению у рыб покатоного состояния из-за действия „выбивающей” силы и пульсирующего потока воды при отсутствии зрительного и тактильного контакта с речным грунтом. Именно поэтому скат рыб усиливается в самые темные ночи и уменьшается при ярком лунном свете, причем в условиях имитации постоянной темноты можно вызвать скат рыб в любое время суток (Barreau et al., 1987). С другой стороны, скат молоди горбуши, акклиматизируемой на Кольском п-ове, из-за действия „полярного дня” явно замедляется.

Возможно, что пассивный скат молоди в связи с потерей зрительных ориентиров и „дезориентации” рыб в пространстве в какой-то мере и активный процесс, вызванный наличием у них положительной фотореакции. По-видимому, рыбы, имеющие слабый механический контакт с речным субстратом (либо его полностью утратившие), предпочитают в темноте подниматься в верхние горизонты, где ббльшая освещенность (Ali, Hoag, 1959; Гриценко и др., 1987), но и большее воздействие потока воды. Поэтому, совершенно не оспаривая адаптивное значение этих покатоных миграций, все же не совсем убедительны, с нашей точки зрения, аргументы тех исследователей, которые видят в этом процессе только активную сторону поведения рыб. Так, например, при всем моем уважении к Ирине Иосифовне Гирсе, я не совсем согласен с ее суждениями по поводу поведенческих механизмов покатоных миграций молоди лососевых (Гирса, 1981) — „молодь горбуши избегает света, но при низкой освещенности она поднимается к поверхности воды, что можно считать основным поведенческим механизмом в осуществлении покатоной миграции” (с. 53). Не совсем также справедливо ее суждение о том, что личинки кижуча не скатываются в темноте — „из четырех видов тихоокеанских лососей (горбуша, кета, кижуч, нерка), только молодь кижуча не увеличивает

активности в сумерки” (с. 53). Так, например, Мак-Дональд (McDonald, 1960) наблюдал одновременно скат личинок нерки, кижуча, горбуши и кеты. А. И. Смирнов (1975) указывает на то, что молодь кижуча может выходить в море сеголетками и даже личинками при остатках желтка. Хартман с соавт. (Hartman et al., 1982) изучал скат сеголеток кижуча длиной около 4 см, уровень миграции которых коррелировал с уровнем расхода воды (паводками), а ночью возрастал. По-видимому, более справедливы суждения Торпа с коллегами (Thorpe et al., 1988), который считает причиной ночного ската личинок атлантического лосося, при снижении их активности, просто уменьшение зрительной ориентации рыб.

С нашей точки зрения, требует дополнительных объяснений (а возможно, и новых экспериментов) поведение речных рыб в условиях яркой освещенности — в полдень. Возможно, что депрессивное состояние пестряток в полуденные часы (Hoar, 1942; Newman, 1956; Pinhorn, Andrews, 1963, 1965; Мельникова, 1980) и усиление миграционного состояния смолтов в некоторых реках (Нестеров, 1985) имеют одну и ту же природу, а именно — ослабление ориентации в речных условиях в результате действия „солнечных бликов”, которые снижают остроту зрения у щуки.

Таким образом, приведенных примеров вполне достаточно, чтобы убедиться, что освещенность — один из „пусковых” механизмов начала покатной миграции молоди лососевых. Отсутствие или ослабление зрительной ориентации рыб, вызванное либо крайне низкой освещенностью, либо излишней солнечной радиацией и появлением „солнечных бликов”, приводит к появлению у рыб миграционного состояния, характер миграций которых может протекать как пассивно (без формирования оборонительного комплекса поведенческих реакций), так и активно — используя во время ската все преимущества стайного поведения рыб в речных условиях.

Температура. Действие температуры на поведение молоди лососевых в речных условиях проявляется в первую очередь через их физиологическое состояние — физическую силу, плавательную способность и т. д.

Летние температуры (в пределах оптимума термопреферендума лососевых рыб) способствуют активному противодействию пестрятками потоку воды — расселению на порогах и перекатах, интенсивному питанию дрейфом донных беспозвоночных и защите индивидуальных территорий от конкурентов, хорошим реакциям на хищников (см. разделы 4.2 и 5.2). Снижение температуры в осенне-зимний период существенно уменьшает способность рыб сопротивляться потоку воды, а в результате рыбы либо прячутся во всевозможные укрытия, либо сносятся потоком вниз по реке на более затишные участки. Вероятно, именно по этой причине осенние выпуски заводской молоди лососевых в реки давали всегда меньший эффект по сравнению с весенними и летними выпусками.

В то же время, по-видимому, пестрятки жилых речных форм

лососевых менее подвержены действию осенних температур, так как могут даже в этот период совершать активные миграции вверх по реке (Hulbert, Engstrom-Heu, 1982; Bagliniere et al., 1987; Hartman, Brown, 1987), что безусловно говорит о более высоких адаптационных способностях к речным условиям обитания у третьей экологической группы лососевых рыб.

Из многочисленных исследований следует, что повышение температуры вызывает у смолтов лососевых рыб усиление покатной миграции. По-видимому, в этом случае действие температуры на поведение рыб проявляется следующим образом: в ночное время более подвижная молодь легче вовлекается в поток воды, а днем смолты ведут более активный поиск пригодных мест обитания и быстрее совершают покатные миграции.

Необходимо также учитывать влияние температуры на общее развитие и рост молоди лососевых в речных условиях. Если для первой экологической группы лососевых с коротким речным периодом жизни в аномально холодные годы может не только задерживаться выход личинок горбуши и кеты из нерестовых бугров, но даже осуществляться зимовка молоди в родных нерестовых реках (Смирнов, 1975; Волобуев, 1983, 1984; Штундюк, 1987), то для некоторых северных популяций атлантического лосося характерны прекращение смолтификации и образование жилых форм (Mac Grimmon, Gots, 1979; Berg, 1985).

Таким образом, температура в первую очередь определяет способность рыб оказывать достаточное сопротивление потоку воды, а в зависимости от физической силы и плавательных способностей их поведение на разных стадиях развития (пестрятки-смолты) и в разные сезоны года будет неодинаково.

Убежища, неподвижные ориентиры. В условиях весьма динамичной водной среды обитания, а именно постоянного воздействия сильного турбулентного потока воды, наличие в реке убежищ и неподвижных ориентиров оказывает на поведение молоди лососевых первостепенное значение.

Наличие убежищ позволяет пестряткам проводить выбор индивидуальных участков, в пределах которых осуществлять оптимальный поиск сносимых потоком кормовых объектов, „энергетически” более выгодно и легче оказывать активное сопротивление потоку воды, защищать свою территорию от конкурентов, при неблагоприятных условиях (паводок, снижение освещенности, понижение температуры, наличие хищников) надежно укрываться.

Отсутствие убежищ приводит к конкуренции и поиску рыбами более оптимальных участков обитания – миграциям как вверх, так и вниз по реке, а в результате продукция лососевых рыб в реке снижается. Поэтому этот фактор необходимо обязательно учитывать при проведении технических мелиоративных работ на лососевых нерестовых реках, общее направление которых представлено в разделе 8.3 данной монографии.

Поток воды. Практически весь речной период жизни – от выхода

из нерестовых гнезд и до ската смолтов лососевых в море — этот фактор оказывает непосредственное влияние на поведение рыб.

Установлено, что у речных рыб в процессе эволюции сформировалась так называемая реореакция (Павлов, 1979), т. е. определенная поведенческая реакция на действие потока воды, и все последующие реакции на абиотические и биотические условия речной среды определяются именно этой реореакцией.

Для молоди лососевых продемонстрировать поведенческие реакции рыб на действие потока воды можно следующим образом.

На стадии пестрятки, в зависимости от видовых особенностей, у рыб происходит расселение — на порогах и перекатах, в заводях, в ручьях или в основном русле реки. В любом случае каждый вид рыб имеет свой оптимальный режим скоростей течения (естественно, с оптимальным фракционным составом речного грунта). В противном случае рыбы осуществляют либо активный поиск более пригодных участков, распределяясь вверх и вниз по реке, либо, например во время весенних и осенних паводков, сносятся потоком воды из реки. Кроме теоретического аспекта вопрос о влиянии потока воды на поведение молоди лососевых имеет большое практическое значение, так как при грамотном сочетании рыбоводных и мелиоративных работ позволяет обеспечить высокую производительность нерестово-выростных угодий лососевых рек, т. е. выход смолтов с единицы площади реки (раздел 8.3).

Интересно поведение молоди лососевых во время совершения ими как пассивных, так и активных покатных миграций. Молодь лососевых на стадии смолта практически уже подготовлена к пелагическому образу жизни и совершает активные миграции на выход из реки, формируя при этом стаи. Хорошо известно, что именно стайное поведение смолтов является критерием активного характера данного поведения (Мантейфель, Радаков, 1960; Радаков, 1970, 1972; Павлов, 1979), так как у рыб в стае формируются сложные оборонительные реакции на поток воды, корм, хищников. Так, например, в зависимости от гидрологических условий и рельефа дна поведение смолтов на поток воды проявляется по-разному — на участках с достаточно быстрым течением рыбы мигрируют на самой большой струе, используя транспортную силу потока; озера и длинные плеса пересекают по самому кратчайшему пути, ориентируясь на небесные ориентиры (Johnson, Groot, 1963). Обычно скат смолтов не напоминает пассивный скат по течению, а носит сложный характер.

По-видимому, и во время пассивных покатных миграций, когда молодь лососевых по какой-то причине „выбивается” потоком с речного дна и вовлекается в дрейф, у рыб также проявляются определенные активные реакции на ориентацию в потоке воды, и в первую очередь реореакция. Так, например, в момент массового выхода из нерестовых гнезд и сноса течением личинки кумжи пробуют немедленно ориентироваться относительно потока воды и удерживать положение головы к течению (Moore, Scott, 1988). Д. С. Павлов и Л. Г. Штаф

(1981) на основе экспериментального материала установили, что в реоградиентном поле скоростей в темноте пократная молодь перераспределяется в сторону максимальных скоростей течения, что, по мнению А. С. Цыпляева (1985), объясняется врожденной реакцией пократной молодки на повышенную турбулентность: «... рыба очень внимательно „слушает“ несущий ее транзитный поток, чтобы своевременно принять меры, если окажется за его пределами».

Заводская молодь лососевых после выпуска в речные условия, даже начиная скатываться вниз по реке, также сразу же ориентируется по течению — головой к потоку воды (Шустов и др., 1980а; Бакштанский и др., 1981; Сафонов и др., 1985, и др.).

Таким образом, вслед за концепцией Д. С. Павлова (1979) можно сделать вывод, что у молодки лососевых рыб, всех без исключения, в процессе эволюции выработалась четкая, врожденная реореакция по отношению к потоку воды, однако в зависимости от морфологического и физиологического состояния рыб, а также мощности воздействия течения поведение рыб в речных условиях имеет широкий диапазон реакций — от активного противодействия потоку и формирования территориального поведения и до пассивного ската рыб, правда с некоторыми элементами поведенческих реакций на течение.

Растворенные в воде газы и другие вещества. Ранее мы установили, что у молодки лососевых рыб практически отсутствуют адаптации на ухудшение условий обитания в нерестовых реках, так как последние представляют собой обычно чистые воды с высоким содержанием кислорода. Узкая толерантность молодки лососевых по отношению к действию различного рода загрязнений воды приводит к физиологическому стрессу и гибели рыб. Поэтому в иерархии факторов, лимитирующих численность лососевых в реках, этот фактор мы выносим на первое место (см. раздел 7.1.3).

Трофический фактор. Анализ довольно многочисленных материалов о состоянии кормовой базы в питании молодки лососевых в нерестовых реках позволяет сделать автору однозначный вывод о том, что в реках, не подверженных антропогенному воздействию, сама по себе кормовая база не лимитирует численности молодки лососевых и не является причиной массового ската или миграции рыб из реки.

Практически на всех стадиях развития, от выхода личинок из нерестовых гнезд и до миграции смолтов, основная масса рыб интенсивно питается донными беспозвоночными и воздушными насекомыми, а расчеты показывают, что обилие корма (только его „водной“ фракции) на порогах и перекатах превышает пищевые требования молодки как минимум на порядок. Поэтому мы не согласны с точкой зрения ряда исследователей (Кохменко, 1964; Леванидова, 1964; Смирнов, 1975), считающих низкую интенсивность питания молодки дальневосточных лососей основной причиной массового ската рыб из реки. Так, например, Смирнов А. И. (1975, с. 280) пишет о том, что „экологическая причина раннего выхода в море достаточно определена. Она

состоит в том, что чрезвычайно многочисленное потомство горбуши и кеты в нерестовых водоемах не находит достаточно пищи для продолжительного откорма". Тогда, с позиции А. И. Смирнова, не совсем понятным становится детерминизм поведения молоди горбуши в реках Кольского п-ова, где корма вполне достаточно и реки подходят для успешного обитания и расселения, например для сеголеток семги, а покатники горбуши все равно уходят из семуужьих рек.

Другое дело, что каждый конкретный индивидуальный участок, занимаемый отдельной пестряткой, по своей кормовой ценности будет неодинаковым, а эффективность питания рыб будет определяться следующим образом: затратами энергии при поимке добычи, количеством и дальностью бросков за пищей с учетом скоростного режима потока воды и поступлением энергии, зависящей от концентрации кормовых объектов и их калорийности. Поэтому на участках рек с более развитой кормовой базой интенсивность питания (а следовательно, и темп роста рыб) молоди лососевых будет выше (Шустов, Хренников, 1976; Шустов и др., 1986). Естественно ожидать, что если индивидуальный участок не обеспечивает достаточно поступления корма и требует на его добычу намного больше расходов энергии, то рыба либо снижает интенсивность питания, либо совершает поиск более подходящего участка, вступая с другими пестрятками в конкурентные отношения.

Внутривидовые взаимоотношения. Особенности пищевого поведения сеголеток и пестряток лососевых рыб в речных условиях, а именно наличие территориального поведения, требуют охраны собственного участка, поэтому при высокой численности рыб и незначительном (относительно) количестве пригодных для обитания индивидуальных участков молодь лососевых вступает в конкурентные взаимоотношения друг с другом, демонстрируя все черты агрессивно-оборонительного поведения (Протасов, Дарков, 1970; Дарков, 1980).

Поэтому создание в речных условиях как можно больше пригодных участков позволит существенно повысить численность рыб в реке. С другой стороны, объем выпуска заводской молоди лососевых в реки на дорацивание также безусловно должен соответствовать выростной емкости реки — в противном случае будет наблюдаться высокая гибель заводской молоди лососевых в речных условиях. Следует также учитывать, что сроки адаптации заводской молоди лососевых к речным условиям довольно значительны (недели, месяцы) и агрессивно-территориальное поведение у рыб формируется постепенно.

Известно также, что уровень агрессивности молоди лососевых на разных стадиях развития и в разные сезоны года неодинаков. Так, например, в зимних условиях, довольно неблагоприятных для обитания рыб, уровень агрессивного поведения у рыб резко снижается, а во время покатных миграций территориальное поведение заменяется на стайное. Поэтому если принять точку зрения, что потенциальный уровень агрессивности молоди лососевых в речных условиях соответствует их степени адаптации к этим условиям, то полученные результаты легко интерпретировать, если выдвинуть концепцию

экологический смысл которой заключается в том, что „оседлый образ жизни” на стадии „пестрятки” определяется достаточно комфортными условиями, а „миграционное состояние” – это вынужденное поведение рыб и поиск более комфортных условий на стадии „смолта”. Тогда становится совершенно справедливым высказывание Тинбергена о том, что миграция определяется как основная биологическая реакция на неблагоприятную обстановку, и если потребность животного удовлетворена, оно остается там, где оно есть, если нет, оно продвигается до тех пор, пока эти потребности не будут удовлетворены (Thorpe, 1988). Естественно, что при этом мы не умаляем адаптивного значения миграций молоди лососевых, а покатная миграция рыб стаями дает рыбам целый ряд преимуществ (защита от врагов, обнаружение мест скопления пищи и мест отдыха и т. д.) (Мантейфель, Радаков, 1960; Радаков, 1972; Никольский, 1974а, 1974б; Павлов, 1979; Мантейфель, 1980, 1987).

Межвидовые взаимоотношения. Исследования показали, что каждый вид лососевых рыб, в зависимости от своих морфологических, физиологических и поведенческих особенностей, имеет преимущества перед другими видами, а в результате каждый вид занимает в речных условиях свои определенные участки рек. Так, например, если молодь атлантического лосося обитает на порогах и перекатах достаточно крупных рек (Шустов, 1983), то молодь кумжи выбирает более спокойное течение (Lindroth, 1956; Kalleberg, 1958; Jones, 1975; Karlström, 1977).

Естественно, что высокая агрессивность рыб, а также высокая численность потенциальных конкурентов за пищу и пространство будут приводить к весьма напряженным конкурентным взаимоотношениям по отношению друг к другу (см. раздел 4.2.2), убедительных примеров можно привести достаточное число. Так, например, согласно выводам Гибсона (Gibson, 1988), межвидовые отношения лососевых определяются многими факторами и включают такие как скорость потока, доступность пищи, температурный режим, что в свою очередь влияет на уровень агрессивности рыб и, как следствие, на продуктивность рек. С практической стороны эти выводы и рассуждения должны предполагать создание в реках, имеющих в составе ихтиофауны два и более вида лососевых рыб, более разнообразные условия, с учетом специфических требований каждого вида.

Рассматривая поведение молоди лососевых в речных условиях в системе триотрофа (т. е. отношение: жертва–рыба–хищник), можно отметить, что молоди лососевых свойственны не только отличные реакции на подвижный корм, но и высокая степень защиты от хищников. И здесь также следует отметить, что поведенческие адаптации пестряток по сравнению со смолтами более надежные, так как именно последние в процессе покатных миграций в значительной степени подвергаются воздействию хищных рыб.

Анализ собственных и литературных материалов, посвященных экологии молоди лососевых рыб в речных условиях, убедительно свидетельствует о том, что действие абиотических и биотических



Рис. 22. Факторы, определяющие производительность нерестово-выростных угодий лососевых рек.

факторов речной среды обитания на продукцию молоди лососевых рыб, осуществляемое через поведение рыб, неоднозначно.

Согласно схеме, „факторы, определяющие производительность нерестово-выростных угодий лососевых рек” (рис. 22), иерархию факторов, лимитирующих продукцию молоди лососевых рыб в речных условиях, можно по степени их воздействия ранжировать следующим образом.

Во-первых, самую большую опасность как для лососевых нерестовых рек, так и для самих лососевых рыб представляют различного рода загрязнения воды, так как известно, что экосистемы малых рек крайне чувствительны к антропогенному воздействию, а сами лососевые рыбы очень толерантны к любым видам загрязнений. Причем формы человеческой деятельности также можно отнести к такой группе факторов, к которым у животных отсутствуют адаптивные реакции и которые, как правило, резко снижают численность популяций (Дажо, 1975). Известно, что некоторые реки Швеции и Норвегии в результате „кислотных дождей” стали практически стерильными.

Второй причиной, лимитирующей численность молоди лососевых рыб в реке, может быть отсутствие либо нехватка достаточных по своей площади нерестово-выростных угодий с определенными факто-

рами — фракционным составом грунта и скоростью потока. Именно нехватка убежищ очень часто приводит к миграциям и поиску молодью лососевых других, более пригодных мест обитания.

Третьей причиной, влияющей на продукцию молоди лососевых в нерестовых реках, является наличие конкурентов и хищников, причем чем выше численность этих рыб, тем меньше выживаемость молоди лососевых и тем ниже плотность расселения пестряток в реке на порогах и перекатах.

Естественно, что и другие, не упомянутые выше экологические факторы оказывают влияние на продуктивность рек, однако в естественных условиях регулировать их действие практически невозможно. Так, например, в лососевых реках зимой много молоди гибнет из-за травмирования рыб шугой и льдом, придавливания снегом и льдом вблизи берегов и на мелководье. По данным А. Р. Митанса (1971), в реках Латвии зимой выживает около 50 % годовиков, 59 % двухгодовиков и 68 % трехгодовиков. Выживаемость молоди кумжи и радужной форели в небольшой речке Конвукт в штате Калифорния в зимний период составила 64–89 % (Reimers, 1957). Высокие весенние паводки в результате быстрой весны также могут вызвать большую гибель икры и молоди (Hanson, Waters, 1974).

И все же для оптимизации условий обитания молоди лососевых в речных условиях и создания в нерестовых реках высокопродуктивных участков современный уровень развития техники позволяет достаточно эффективно проводить подобного рода рыбоводные и технические работы. При этом следует учитывать, что в первую очередь необходимо охранять лососевые нерестовые реки от различного рода загрязнений, вызываемых кислотными дождями, промышленными и сельскохозяйственными стоками, лесосплавом и т. д.

7.2. Механизмы инверсии поведения молоди лососевых по отношению к потоку воды

Возможно, что этот раздел будет в какой-то мере перекликаться с содержанием и выводами предыдущего, однако для того, чтобы лучше понять механизмы инверсии поведения молоди лососевых по отношению к потоку воды, мы решили провести анализ материалов и исследования поведения рыб (перемещения, миграции) в двух аспектах — в пространственном и временном. При этом с учетом особенностей экологии и поведения молоди лососевых рыб наш подход несколько отличается от изучения закономерностей пространственно-временной структуры при покатных миграциях рыб в таких крупных реках, как Волга и Или (Павлов и др., 1981, с. 4), где „под пространственной структурой понимается изменение концентрации покатной молоди по глубине (вертикальное распределение), ширине (горизонтальное) и длине реки (продольное). Под временной — изменение интенсивности покатной миграции в течение сезона и времени суток”.

Под миграциями мы понимаем массовые периодические движения рыб, а под перемещениями – любые индивидуальные поведенческие реакции рыб.

Перемещения и миграции рыб в пространстве. Ранее мы установили, что из всего многообразия поведенческих реакций молоди лососевых в речных условиях можно выделить три основные ситуации перемещений и миграции рыб в пространстве:

- активные миграции рыб вверх по реке от мест нереста и выхода личинок из нерестовых гнезд;
- успешное и длительное обитание сеголеток и пестряток на одних и тех же участках рек в районе нерестилищ;
- активные покатные миграции смолтов либо пассивный снос рыб из реки.

Анализ вышеперечисленных ситуаций показал (рис. 23), что первые две ситуации могут быть реализованы только у 2-й и 3-й выделенных нами экологических групп лососевых рыб, у которых высокие плавательные характеристики закреплены наследственно в системе морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций молоди лососевых к речным условиям; причем действие некоторых неблагоприятных экологических факторов (паводки, снижение температуры и освещенности) вызывает у рыб надежные защитные реакции в поведении, позволяющие молоди обитать на тех же участках рек. Так, например, пестрятки атлантического лосося в зимний период и во время весенних паводков укрываются среди камней и валунов, а в ночные часы усиливают тактильный контакт с речным грунтом.

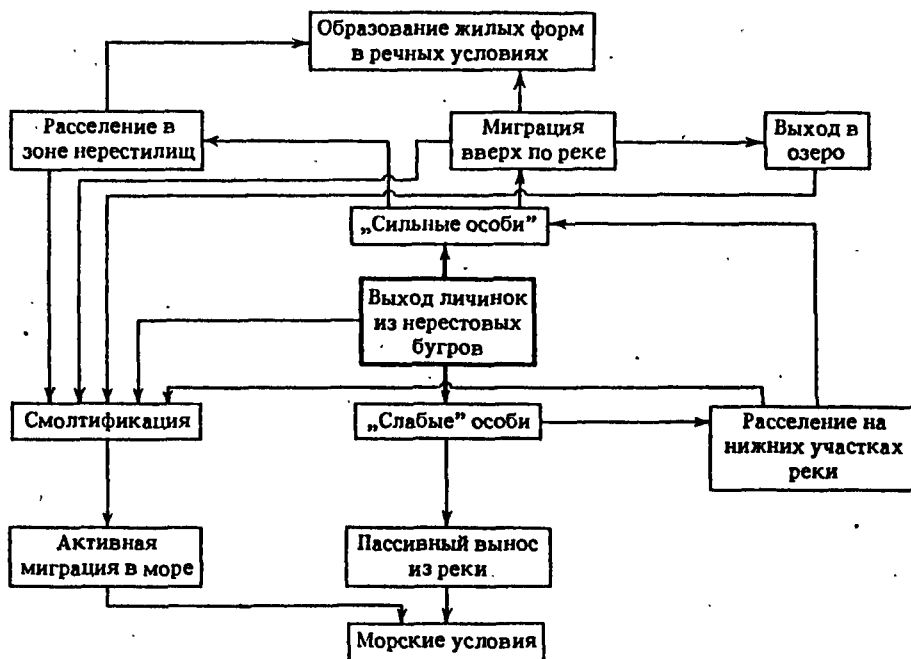


Рис. 23. Поведение молоди лососевых по отношению к потоку воды в пространстве.

Молодь жилых речных форм лососевых рыб (ручьевая форель, радужная форель и лосось Кларка) даже в осенний период может активно подниматься вверх по реке, что безусловно говорит о их высоких физических способностях и плавательных характеристиках.

Последняя ситуация, а именно активные покатные миграции или пассивный скат из реки, — это, с нашей точки зрения, вынужденная мера, вызванная невозможностью рыб активно сопротивляться потоку воды и, как следствие, осуществлять поиск (активно, пассивно) иных условий обитания. Так, например, во время выхода личинок из нерестовых гнезд практически у всех видов лососевых рыб часть из них может пассивно сноситься потоком — обычно этому явлению подвержены особи с неразвитыми локомоторными органами и не полностью рассосавшимся желточным мешком. Явление это усиливают также паводковые воды — чем выше уровень воды, тем больше недоразвитых личинок лососевых подвержено пассивному скату. Заводские сеголетки и пестрятки лососевых, имеющие обычно низкие плавательные характеристики, после выпуска в речные условия расселяются на нижних порогах и перекатах лососевых рек. В летний период, когда у дикой молоди лососевых рыб отмечен самый высокий уровень агрессивного поведения, часть наиболее слабых в физическом отношении рыб вытесняется и мигрирует вниз по реке.

Известно, что у некоторых видов лососевых рыб молодь проходит в своем развитии через так называемую стадию смолтификации; в результате морфофизиологических и биохимических превращений рыбы существенно снижают способность активно сопротивляться потоку воды. Поэтому явление смолтификации следует рассматривать как наследственно закрепленную поведенческую адаптацию, направленную на активный поиск смолтами иной среды обитания во время совершения ими покатной миграции. Предрасположенность смолтов к морской среде обитания за счет развития солеустойчивости и способности к осморегуляции в гипертонической среде делает, по-видимому, в итоге соленую воду более предпочтительной, чем пресную (Бараникова, 1975). Смолтификация молоди горбуши во время выхода личинок из нерестовых гнезд и отсутствие стадии „rain” являются основной причиной крайне короткого речного периода жизни этого вида лососевых рыб; более благоприятные климатические условия (акклиматизация горбуши на Кольском п-ове) только несколько задерживают скат смолтов горбуши, но не изменяют детерминизм поведения рыб в реке. Активные покатные миграции для лососевых рыб с длительным речным периодом жизни также характерны только для смолтов, хотя скат сеголеток и пестряток может, например, явиться следствием высокой конкуренции рыб или действием паводковых вод в весенний и осенний периоды. У жилых речных форм лососевых рыб явление смолтификации отсутствует, и молодь этих лососевых рыб совершает миграцию вверх и вниз по реке в зависимости от сочетания их физических способностей и действия экологических факторов. Поэтому, например, в одних реках наблюдается скат молоди осенью

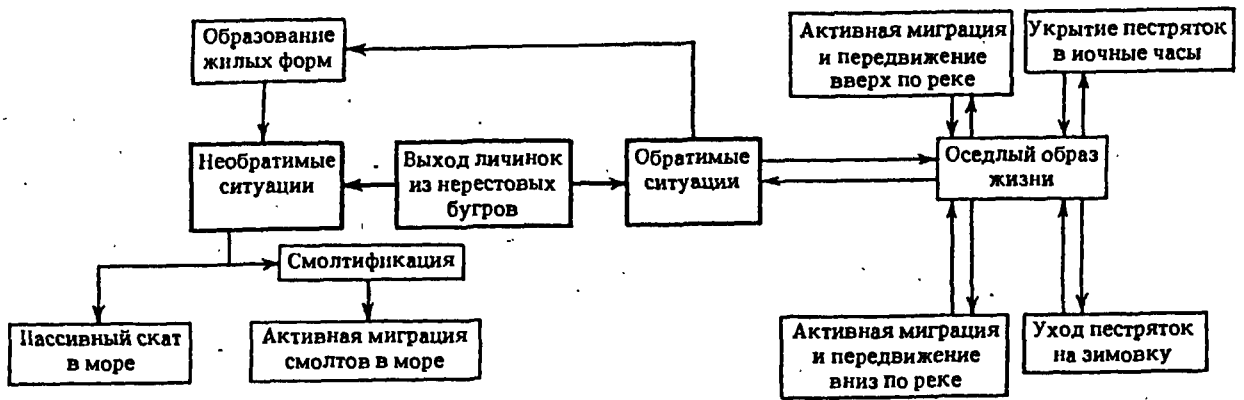


Рис. 24. Поведение молоди лососевых по отношению к потоку воды во времени.

вниз по реке, а для других – известны активные миграции пестряток вверх.

Суммируя полученные знания о механизмах инверсии поведения рыб по отношению к потоку воды, можно сказать, что в большинстве случаев детерминизм поведения молоди лососевых закреплен генетически и реализуется при миграциях и перемещениях рыб в пространстве через их физические способности (рис. 23). „Сильные” особи могут расселяться в районе нерестилищ или активно мигрировать вверх по реке, „слабые” – либо пассивно, либо активно мигрируют вниз по реке.

Перемещения и миграции рыб во времени. Если перемещения и миграции рыб в пространстве могут иметь три различные ситуации, то во временном отношении таких ситуаций может быть только две:

– либо рыбы временно покидают свои места обитания в силу периодического действия каких-либо факторов (освещенность, температура) и возвращаются обратно;

– либо процесс перемещений и миграции рыб носит необратимый характер.

Первая ситуация – достаточно обычная для таких экологических групп, как жилые речные формы лососевых и проходные лососевые рыбы с длительным речным периодом жизни (рис. 24). Так, например, пестрятки атлантического лосося обычно могут находиться на одном и том же участке реки – своей индивидуальной территории недели и даже месяцы. Однако во время испуга и нападения хищника и сильного конкурента, снижения освещенности или температуры они покидают свою кормовую станцию и уходят в укрытия. В зимний период молодь лососевых может покинуть свои пороги и перекаты и уходить в более спокойные участки – в заводи, на плесы и озера, но с весной обратно возвращаются на свои места. В зависимости от численности и уровня агрессивности молодь лососевых может совершать временные перемещения и миграции как вверх, так и вниз по реке, выбирая наиболее пригодные для обитания участки рек.

Приведенных выше примеров достаточно, чтобы сделать заключение, что временные передвижения и миграции молоди лососевых

вызываются обычно временным действием какого-нибудь фактора — изменением температуры, освещенности, плотности расселения рыб и уровнем агрессивности. Такие временные движения у рыб нужно понимать как постоянный активный поиск более комфортной среды обитания рыбами, обладающими надежной поведенческой адаптационной системой к речным условиям и отличными „речными” морфологическими и физиологическими характеристиками. Уменьшение воздействия неблагоприятного фактора приводит к возвращению молоди лососевых на свои постоянные места обитания.

Необратимые ситуации обычно связаны либо с пассивным выносом „слабых” сеголеток и пестряток в море, где не приспособленная на этой стадии развития к жизни в морских условиях молодь лососевых гибнет, либо с переходом от стадии „parr” к стадии „smolt”, что, как мы выяснили ранее, является обязательным переходом рыб от речной среды обитания к морской. С другой стороны, отсутствие смолтификации, свойственное, например, некоторым северным популяциям атлантического лосося, приводит к образованию жилых форм, где рыбы под воздействием абиотических и биотических факторов будут совершать весь набор поведения, характерный для временных ситуаций.

Иными словами, механизмы инверсии поведения молоди лососевых по отношению к потоку воды носят либо временный, либо постоянный необратимый характер и определяются в первую очередь стадией развития рыб. Пестрятки, имеющие надежные морфологические, физиологические и поведенческие адаптации к речным условиям, проводят постоянный поиск более комфортных условий обитания в реке и в зависимости от состояния окружающей среды обитания совершают временные перемещения вверх, вниз по реке, уход в убежище и т. д. Смолты лососевых рыб, чьи морфологические, физиологические, биохимические изменения в организме в процессе смолтификации привели к утрате (или к разрушению) системы поведенческих адаптаций к речным условиям, неотвратимо переходят к морскому образу жизни (либо к пресноводному — если это, например, пресноводная форма). Причем по времени скат смолтов — это только весенний период, когда смолты под действием повышения температуры могут совершать активные миграции и использовать одновременно транспортную силу паводковых вод.

7.3. Адаптивное значение особенностей поведения молоди лососевых в речных условиях

Адаптивное значение поведения животных и рыб, и особенно явления миграции, достаточно подробно изучено ведущими советскими и иностранными исследователями (Шмидт, 1936; Васнецов, 1953; Семко, 1954; Мантейфель, 1959, 1980, 1987; Гербильский, 1965; Марти, 1967; Зуссер, 1971; Никольский, 1974а, 1974в; Баранникова, 1975; Хайнд,

1975; Павлов, 1979, 1986; Мак-Фарленд, 1988; Thorpe, 1988) и заключается в обеспечении биологического прогресса вида — повышении выживаемости, увеличении численности и расширении ареала вида.

Можно с уверенностью сказать, что и для лососевых семейства Salmonidae, чьи виды имеют широкое распространение на земном шаре и встречаются как в океанических просторах, так и в мелких горных ручьях, разная стратегия жизни, а именно образование жилых (речных и озерных) форм или проходных форм с длительным или коротким речным периодом жизни, имеет свое адаптивное значение. Естественно ожидать, что и разная стратегия в поведении молоди лососевых имеет также определенное биологическое значение для популяций и стад лососевых рыб.

Первая, выделенная нами экологическая группа лососевых рыб с коротким периодом жизни в реке практически не имеет надежных морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций к речным условиям, вследствие чего молодь довольно быстро уходит из реки в море. Таким образом, речной период жизни у таких видов лососевых рыб, как горбуша и кета, по-видимому, необходим только для защиты икры от морских хищников, так как практически весь жизненный цикл рыб проходит в морских условиях. Имеются сведения о том, что горбуша может нереститься даже в море (Гриценко и др., 1987, с. 53). Быстрому скату личинок горбуши способствуют также условия нереста производителей, которые обычно выбирают участки с максимальными скоростями течения (Гриценко и др., 1987), а для того, чтобы адаптация молоди к морской среде обитания протекала более успешно, смолтификация горбуши происходит еще в нерестовых бутрах, минуя в своем развитии стадию „rag” (Зуева, 1965).

Выделенные нами „аномальные” ситуации в поведении этой экологической группы лососевых рыб, а именно вынужденная задержка смолтов в реке, по-видимому, не имеют какого-либо адаптивного значения, так как в дальнейшем приводят к выходу рыб в море.

Вторая экологическая группа лососевых — проходные лососевые с длительным периодом речной жизни — вне всякого сомнения, имеет наиболее сложную структуру поведения молоди, направленную на стадии „rag” на максимальное использование лососевых нерестовых рек как выростных угодий, а на стадии „smolt” — на выход и нагул в морских условиях.

После выклева и выхода из нерестовых гнезд личинки лососевых начинают активно расселяться по реке — более сильные особи расселяются вверх по реке, менее сильные — в зоне нерестилищ или постепенно сносятся на более нижние участки рек; наиболее слабые особи выносятся в море, где гибнут. По-видимому, это также своего рода адаптация, направленная в естественных условиях на „отбраковку” наименее жизнестойкой молоди, имеющей, как правило, слабо развитые систему локомоторных органов и физиологическое состояние, чья гибель и в дальнейшем была бы предотвращена.

В процессе роста и развития, а также конкурентных внутривидо-

вых и межвидовых взаимоотношений использование жизненного пространства и кормовой базы молодью лососевых достигает оптимального уровня, чему в немалой степени способствует территориальное поведение пестряток лососевых рыб.

Активные миграции молоди лососевых вверх по реке обычно генетически обусловлены и направлены на „завоевание” жизненного пространства выше мест возможного нереста рыб — либо мелких рек и ручьев, либо верхних озер. Такое, например, поведение характерно для молоди нерки. Молодь нерки, нерест родителей которой проходил ниже выростных озер, после выхода из нерестовых гнезд активно продвигается вверх по течению и уходит в эти озера; личинки от нереста в притоках расположенных выше озер обычно покидают верхние притоки и скатываются в озера.

Там, где обычная стратегия жизненного цикла невозможна по каким-либо причинам, „аномальное” поведение рыб также способствует адаптации рыб к естественным условиям. Так, например, в реках, имеющих большие непреодолимые водопады, атлантический лосось может образовывать на участках рек чисто речные популяции. Для некоторых стад кумжи установлены нерестовые миграции „спускного” типа, где из озер кумжа спускается на вытекающие из них реки, а молодь, наоборот, не может далее уходить вверх в озера.

В некоторых ситуациях, когда из-за влияния холодного климата у лососевых рыб не наступает смолтификация, в нерестовых реках также могут формироваться речные популяции. По-видимому, можно также допустить, что образование жилых речных популяций лососевых рыб в эволюционном плане проходило в тех условиях, где смолтификация и дальнейший скат смолтов были по каким-либо причинам невозможны, либо „не выгодны” популяции. Так, например, известно, что вид лососевых рыб *Salmo trutta* Linnaeus очень пластичен и в зависимости от условий обитания, наряду с проходной формой, может иметь чисто речную форму (ручьевая форель). Возможно, что ручьевая форель, обитающая обычно в горных ручьях с довольно холодной водой, даже в летний период не имеет условий для физиолого-биохимических превращений пестряток в смолтов, а поэтому созревание и нерест рыб идут в речных условиях.

Таким образом, в соответствии с вышеразвитыми соображениями у лососевых есть две диаметрально противоположные ситуации в поведении их молоди. С одной стороны, у горбуши практически отсутствует система морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций к речным условиям обитания, и уже на стадии личинки горбуша может успешно жить в море. С другой стороны, у таких рыб, как ручьевая форель, речные гольцы, система поведенческих адаптаций к речным условиям настолько функционально совершенна, что, несмотря на действие неблагоприятных экологических факторов (весенние и осенние паводки, зимние условия и т. д.), рыбы весь жизненный цикл могут успешно обитать в реке.

Современные знания о закономерностях распространения рыб

в водоемах земного шара, центрах возникновения популяций проходных рыб, происхождении лососевых рыб и их эволюции свидетельствуют о пресноводном происхождении предка лососевых рыб, а рыб с коротким речным периодом жизни — горбушу и кету в эволюционном плане следует отнести к наиболее молодой и специализированной группе лососевых рыб (Яковлев, 1961; Дорофеева, 1977, 1980; Викторовский, 1978; Сычевская, 1988; Глубоковский, Глубоковская, 1981; Романов, 1983, и др.). В таком случае наличие у молодежи жилых и проходных лососевых с длительным периодом речной жизни совершенной системы морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций следует рассматривать как древнее консервативное явление. В процессе эволюции лососевых рыб и перехода от чисто пресноводного к морскому образу жизни эта система постепенно утрачивала свое прогрессивное значение; появление у рыб такого явления, как смолтификация, привело к полному разрушению речной поведенческой системы и гарантированному выходу рыб в море, причем в результате эволюционных преобразований лососевых рыб сроки наступления смолтификации сдвигались к начальным этапам развития молодежи — личинкам и малькам, минуя стадию пестрятки в развитии рыб. По-видимому, тогда к эволюционно прогрессивным явлением лососевых рыб можно отнести нерест горбуши на морском побережье в районах выхода грунтовых вод.

Глава 8. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УПРАВЛЕНИЯ ПОВЕДЕНИЕМ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ В РЕЧНЫХ УСЛОВИЯХ

Хорошо известно, что все усиливающееся антропогенное воздействие на водоемы, в том числе и на лососевые нерестовые реки, привело к такой ситуации, что многие стада и популяции рыб резко сократились или совсем исчезли. Поэтому перед научными работниками и рыбхозами стоят задачи разработки биологических основ повышения эффективности естественного и искусственного воспроизводства лососевых рыб как на европейском Севере России, так и на Дальнем Востоке и других регионах нашей страны.

Успешное решение теоретических вопросов будет безусловно способствовать и решению практических задач рыбного хозяйства. Учитывая, что сроки адаптации заводской молодежи лососевых к речным условиям достаточно длительны по времени (недели, месяцы), управление поведением рыб должно быть направлено на более быструю реализацию поведенческих адаптаций заводских рыб к речным условиям обитания. И здесь, по-видимому, поиск конкретных мероприятий нужно осуществлять по двум направлениям, а именно — искусственные условия приближать к естественным условиям, и наоборот,

т. е. создавать для рыб как можно менее стрессовую обстановку при переходе от заводской среды обитания к речной.

8.1. Повышение „качества” заводской молоди лососевых перед выпуском

Сравнительный анализ некоторых морфологических, физиологических, поведенческих характеристик дикой и заводской молоди лососевых убедительно показал, что заводские рыбы в результате выращивания рыб в искусственных сооружениях, где отсутствует естественный отбор, осуществляется слабая подача воды, характерна большая скученность рыб и т. д., по „качеству” значительно уступают диким (см. гл. 6).

По-видимому, одним из путей повышения жизнеспособности молоди лососевых может быть введение такого элемента рыбоводной технологии, как физическая „тренировка” рыб перед выпуском. Наши с И. Л. Щуровым опыты по проверке возможности физической „тренировки” рыб в заводских условиях (Щуров, 1983; Щуров и др., 1983, 1986а, 1986б; Щуров, 1987, 1990) показали, что при использовании испытанного нами режима содержания рыбы можно существенно повысить ее физическую выносливость (табл. 9). В конце эксперимента, через 1.5 мес заводские пестрятки семги в опытных бассейнах по сравнению с контрольными оказались выносливее не менее чем в 2 раза. Результаты экспериментов показывают, что после выпуска в реки тренированная молодь имеет более высокие поведенческие реакции – менее подвержена вынужденному сносу из реки, успешнее расселяется на нерестово-выростных участках, питается интенсивнее обычной заводской молоди. Это позволяет надеяться на более быструю адаптацию рыб к естественным условиям и лучшее выживание, поскольку они оказываются достаточно хорошо подготовленными к длительному пребыванию в потоке со скоростями, характерными для естественных микро-стаций, занимаемых дикими пестрятками в нерестовых реках.

Торп и Ванковский (Thorpe, Wankowski, 1979), изучая особенности ориентации, территориального и пищевого поведения молоди атлантического лосося в бассейнах при кормлении ее стандартным гранулированным кормом фирмы „Эвос”, установили, что предпочитаемая для рыб скорость течения – 8 длин тела в секунду, а скорость 5 длин в секунду считается способствующей быстрому развитию молоди лосося в направлении смолтификации. Для стимулирования роста рыб Торп и Ванковский предлагают изменить круговую подачу воды в стандартных бассейнах шведского типа (2 × 2 м) на радиальный поток воды, в котором будет доставляться рыбам корм (рис. 25). Несомненно, что в этом случае также происходит тренировка рыб.

Существуют и другие способы тренировки молоди лососевых рыб (Ногаск, 1972; Волков, Александров, 1984; Александров и др., 1985;

Таблица 9

Плавательная способность (мин) контрольной и тренированной заводской молоди семги при стандартной скорости течения 0,35 м/с (по: Щуров и др., 1986а) (июль–август 1981 и 1982 гг., Кандалакшский рыбоводный завод)

Эксперимент	Контрольные бассейны		Опытные бассейны	
	колебания	средняя	колебания	средняя
1981				
Начало опыта	0.9–22.4	10.2 ± 0.60	0.9–22.4	10.2 ± 0.60
На 20-й день:				
бассейн 1	1.5–23.5	12.5 ± 0.44	3.8–26.2	16.0 ± 0.49
бассейн 2	1.9–22.8	12.6 ± 0.43	4.3–31.4	17.9 ± 0.50
На 50-й день:				
бассейн 1	4.8–23.6	14.1 ± 0.48	11.5–55.4	26.2 ± 0.62
бассейн 2	4.7–22.9	14.8 ± 0.49	16.4–56.2	29.5 ± 0.74
1982				
Начало опыта	2.5–26.3	14.9 ± 1.21	2.5–26.3	14.9 ± 1.21
На 43-й день:				
бассейн 1	5.0–28.2	16.8 ± 0.82	14.3–64.0	36.3 ± 0.91
бассейн 2	5.4–27.8	17.0 ± 0.79	14.6–65.3	37.0 ± 1.12

Leon, 1985; Александров, 1986; Жуйков, 1986; Houlihan, Laurent, 1987; Волков и др., 1988; Никоноров и др., 1988; Рылов, 1989), однако, по-видимому, наиболее эффективный способ разработан Н. С. Сафоновым, обеспечивающий тренировку не только крупных, но и мелких особей, что в целом повышает выход рыболовной продукции хорошего качества и способствует экономии корма (Сафонов, 1987; Сафонов и др., 1988). Помимо физической тренировки безусловно нужно также использовать методы как индивидуального, так и группового обучения рыб (Лещева, Жуйков, 1989).

8.2. Совершенствование системы выпуска заводской молоди в реки

Стало очевидным, что для повышения эффективности работы лососевых рыболовных заводов необходимо не только совершенствовать биотехнику выращивания молоди, но и обеспечивать тщательный контроль за факторами, влияющими на выживаемость рыб в естественных условиях, учитывать как возрастную стадию рыб, так и время и место выпуска.

Вопросы, связанные с определением норм и сроков выпуска завод-

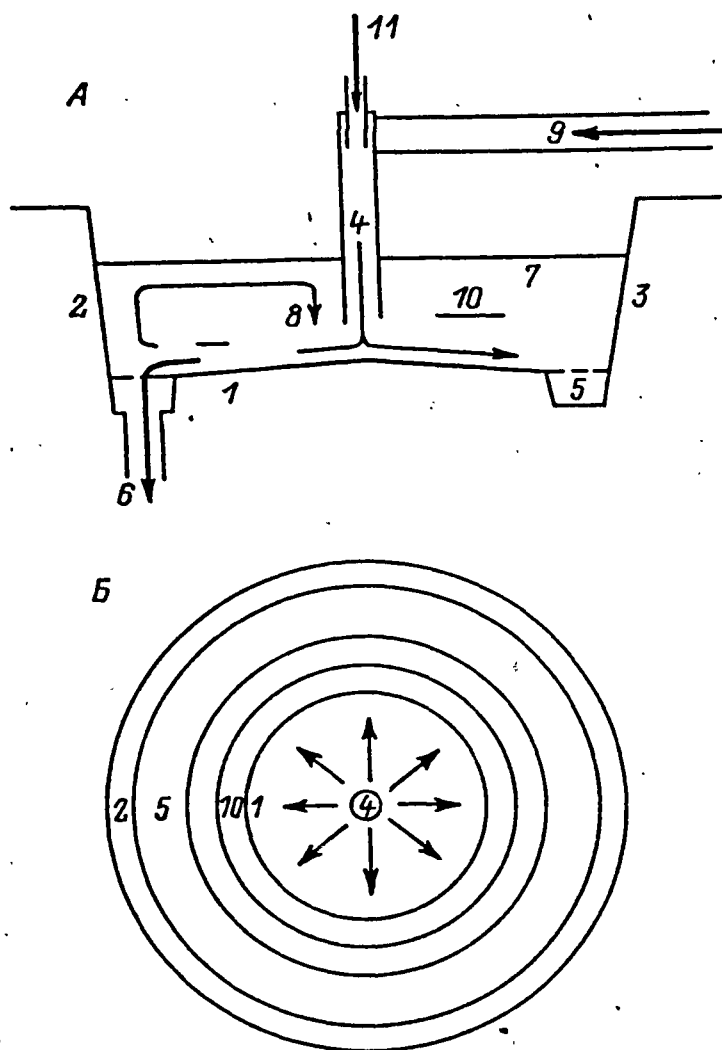


Рис. 25. Экспериментальный бассейн с радиальным потоком воды для выращивания молоди атлантического лосося (по: Thorpe, Wankowski, 1979).

А — вид сбоку; Б — вид сверху. 1 — основание бассейна, 2 — стенка, 3 — окно для наблюдений, 4 — труба для подачи воды и корма, 5 — периферический дренаж, 6 — водопроводная трубка, 7 — уровень воды, 8 — направления потока, 9 — труба для подачи воды, 10 — кольцо-укрытие для рыб, 11 — труба для подачи корма.

ской продукции, всегда находились в центре внимания рыбоводов и ихтиологов. Т. И. Привольнев (1953) сформулировал их так: 1. До какого возраста выращивать молодь лосося? 2. Каков должен быть вес выпускаемой молоди? 3. В какие места выпускать молодь? Еще в 1956 г. шведский ученый Б. Карлин (1956) правильно указывал, „что для оценки результатов опытов по разведению лососей совершенно недостаточны такие показатели, как рост, процент выживаемости и субъективное определение состояния выживаемого материала”.

Дикая молодь лосося из некоторых рек скатывается при довольно малых размерах, однако это совершенно не означает того, что и выращивание заводской молоди нужно ориентировать на эти показатели. Необходимо всегда помнить, что заводская молодь по своим физиче-

ским данным значительно уступает дикой, и, наоборот, всей практикой лососеводства установлено, что более крупная молодь имеет больше шансов выжить в естественных условиях, так как менее доступна хищникам и быстрее начинает питаться в море.

Так, по данным Карлина (Carlin, 1968), увеличение размеров заводского смолта на каждый сантиметр дает увеличение промвозврата на 2.3 %. Аналогичная корреляция размеров и промвозврата получена и другими исследователями. Мэтьюз, Бакли (Mathews, Buckley, 1976), разработав математическую модель, описывающую смертность кижуча в течение 18-месячного периода жизни в море, пришли к выводу, что выживаемость в море в значительной степени зависит от веса заводских покатников – оптимальный индивидуальный вес скатывающейся молоди должен быть 70 г. Именно по этой причине в некоторых странах перед выпуском проводят сортировку рыб на покатников (smolt) и пестряток (parr); первых выпускают весной в море, а вторых оставляют еще на год на заводе до получения из них настоящих покатников (Young, 1976), при этом средняя норма навески перед выпуском значительно превышает принятую у нас.

Таким образом поступают в Канаде на рыбноводном заводе, расположенном на р. Сент Джонс (Aldridge, 1976). Здесь весной в апреле–мае проводят сортировку годовиков лосося на три группы: 1) мелких пестряток, которых в июне выпускают в притоки реки; 2) покатников, достигших этой стадии за один год, средним весом 60 г и длиной 17 см (их 10 %); 3) потенциальных покатников, оставляемых на доращивание, которые за второй год достигнут веса 130 г.

Естественно, что при этом нужно соблюдать принцип разумной достаточности, и здесь совершенно справедливо суждение А. И. Чигиринского (1985, с. 22) о том, „что безмерное выращивание или выращивание возможно более крупной молоди, мягко говоря, неэффективны, а в своем крайнем значении – убыточны. Поэтому для каждого культивируемого вида тихоокеанских лососей при разработке биотехники разведения одной из главнейших задач должно быть определение наиболее благоприятного (оптимального) периода подращивания”. Так, например, в Польше в хозяйстве Лопушно анализ экономической эффективности зарыбления водоемов форелью показал, что наибольшую эффективность дает выращивание и выпуск не сеголеток, а личинок (Kowalewski, 1980), при этом экономится корм и т. д.

Анализ факторов, лимитирующих продукцию молоди лососевых рыб в речных условиях (рис. 22), убедительно показывает, что для лучшей адаптации рыб крайне необходимо предусмотреть возможность „отрицательного” влияния этих лимитирующих факторов.

Так, по-видимому, выпуск заводской молоди лососевых рыб в реки, подверженные антропогенному загрязнению (дефицит кислорода, повышенная кислотность и т. д.), совершенно не целесообразен, так как практически вся рыба обречена на гибель.

Следует также учитывать, что переход от „стоячей” воды в искусственных сооружениях сразу в сильный речной поток также

вызывает сильный стресс у рыб. Возможно, что здесь требуется не только предварительная физическая тренировка молоди перед выпуском, но также переводы рыб на какое-то время в так называемые „адаптационные садки“, а уже только после них в речные условия. Так, например, Соivio и Виртанен (Soivio, Virtanen, 1984), изучая физиологическое состояние и уровень стресса у двухгодовиков балтийского лосося во время транспортировки и различных способов выпуска рыб, считают, что рыб нужно выдерживать до выпуска в естественные водоемы в садках с искусственной подкормкой более недели. Французские исследователи считают, что для снижения смертности сеголеток лосося перед выпуском им нужно дать период восстановления в течение 1 ч после перевозки (Legault, Lalancette, 1987). Э. Л. Бакштанский и В. Д. Нестеров (Бакштанский, Нестеров, 1985; Нестеров, 1985) пришли к выводу, что предварительное содержание заводской молоди семги в подготовленных для этих целей озерах или прудах, „находящихся под воздействием гидрологического режима реки, может способствовать ее адаптации к естественным условиям с наименьшими потерями“.

Иными словами, только комбинацией рыбоводных мероприятий с учетом качества, стадии развития рыб и экологической ситуации можно добиться более высоких поведенческих адаптаций заводской молоди лососевых к речным условиям.

8.3. Оптимизация условий обитания молоди лососевых в реке

С целью повышения производительности нерестово-выростных угодий для каждой лососевой нерестовой реки должен быть предусмотрен комплекс конкретных рыбоводно-мелиоративных мероприятий.

В 50-е годы для улучшения воспроизводства семги в нерестовых реках и увеличения ее запасов были разработаны комплекс рыбоводно-мелиоративных и охранных мероприятий, углубление путей для захода производителей в реки, ослабление мощности непреодолимых для семги водопадов, очистка нерестовых площадей от затопленной древесины, излишних гряд и каменных плит, сокращающих нерестовые площади (Новиков, 1953). При проведении выпуска заводских личинок и мальков предлагалось устраивать простейшие убежища для рыб — небольшие груды камней и гальки (Никифоров, 1959).

К настоящему времени ситуация усложнилась еще и тем, что после окончания молевого сплава леса „качество“ лососевых рек значительно ухудшилось. Факторы отрицательного влияния лесосплава на лососевые реки хорошо известны. Это „засорение“ нерестилиц корой, изменение их гидрохимического режима, образование завалов и заломов, преграждающих путь производителям, и т. д. Сплав бревен

по реке привел к существенной реконструкции речного русла лососевых рек. Мелководные участки углублялись в результате строительства дамб из камней и бревен вдоль берегов: крупные камни и валуны, мешавшие прохождению леса, были извлечены из воды. Многие нерестово-выростные участки рек стали представлять собой каналы с высокой скоростью течения, где молодь лосося уже не могла нагуливаться. По данным О. Карлстрёма (Karlström, 1977), в результате изменения речного ложа р. Скеллефте плотность расселения пестряток кумжи уменьшилась с 5.5 экз./100 м² до 0.9 экз./100 м², в р. Ангесон количество пестряток лосося с 3.2 экз./100 м² снизилось до 1.4 экз./100 м². Уничтожение укрытий в кумжевых реках приводит к резкому снижению численности кумжи.

Засорение одного из ручьев илом вызвало резкое сокращение американского гольца (Saunders, Smith, 1965). Дно рек Паша и Оять (притоки Свири) „в значительной мере засорено топляком, обломками бревен, сучьями, корой, причем все это наблюдается в основном на порожистых участках верховьев рек, т. е. в местах нереста лосося и обитания его молоди” (Первозванский и др., 1988а). Пороги рек Вяла и Лямукса (бассейн р. Умба) в результате лесосплава стали практически непригодны для нереста и обитания молоди семги (Хренников и др., 1988)..

Молодь лососевых распределяется на нерестово-выростных угодьях неравномерно, в зависимости от пригодности участков. Поэтому при планировании комплекса рыбоводно-мелиоративных работ на реках, которые могут быть полностью использованы для рыбохозяйственных целей, надо при выпуске молоди в реки на дорращивание в первую очередь предусматривать расширение нерестово-выростных площадей за счет улучшения их режима в соответствии с экологическими потребностями молоди лососевых в речной период жизни.

Одной из мер по увеличению пригодных для молоди лососевых площадей является сооружение искусственных перепадов, дамб, убежищ и укрытий для рыб, позволяющих существенно улучшить гидрологический режим выростных площадей (Shetter et al., 1946; Boussu, 1954; Gard, 1961; Saunders, Smith, 1962, 1965; Mills, 1971; Wesche, 1974; Frenette et al., 1975; Luck, 1979; Burgers, 1985; Heggberget, Heggberget, 1986; Klassen, Northcote, 1986). Особенно необходимо предусматривать такие работы на реках со слабой естественной зарегулированностью стока, пересыхающих в межень.

Искусственные перепады, сооружаемые из бревен в горных потоках Украинских Карпат, улучшили и гидробиологический режим рек, в результате чего темп роста форели увеличился (Шнарович, Старик, 1971). В. Я. Леванидов и И. М. Леванидова (1962) считают, что применение искусственных шлюзов и создание запруд на лососевых реках приводят к аккумуляции ила и детрита в создаваемых заводах и тем самым к увеличению кормовой базы всего порога, а также способствуют уменьшению промерзания зимой и обсыхания летом.

В р. Вайкайоки (Финляндия) начаты работы по восстановлению

популяции форели — в реку были возвращены валуны, камни (с помощью бульдозера) и выпущены двухлетки форели (Egopen, Shemeikka, 1985). На небольшой реке в штате Орегон бригада из нескольких человек с трактором проводила мелиоративные работы по увеличению мест для нереста молоди кижуча и радужной форели (House, Boehne, 1985).

Интересный способ улучшения условий обитания молоди кижуча предложил канадский исследователь Мюнди (Mundie, 1970). Экспериментальный участок ручья делится на три части, в одной из которых с помощью дефлекторов (деревянные щиты, установленные под определенным углом к направлению основного потока) создается оптимальный гидрологический режим. Именно здесь в последующем наблюдается максимальная плотность расселения молоди.

Большой интерес представляет идея выростного канала (Mundie, Mounce, 1978; Mundie, 1980). В основу его технической разработки положена схема оптимизации условий обитания молоди кижуча, разработанная в процессе всестороннего изучения экологии молоди данного вида (Mundie, 1970, 1974). Схема включала в себя следующие элементы: контроль за паводком и водным режимом; создание оптимальной ширины, скорости потока и фракционного состава грунта на порогах; внесение органики для повышения продуктивности рек и т. д. (Mundie, Mounce, 1978). Исследователи нашли, что в малых нерестовых реках максимальная продуктивность кижуча получается при частом чередовании в реке небольших порогов и заводей (riffle/pool). По этому принципу и было построено экспериментальное сооружение открытого типа, представляющее собой выростной канал с переменным профилем длиной около 400 м и шириной 5 м, прорытый вдоль р. Биг Кволикум. При довольно скромных размерах канала в нем можно было выращивать около 400 тыс. покатников кижуча. П. А. Моисеев (1982) отмечает, что потенциальная продукционная возможность тихоокеанских лососей может быть увеличена за счет гидротехнической мелиорации и создания в реках своеобразных „нерестовых каналов” с бетонированным дном, засыпанным галькой и гравием.

Условия обитания и воспроизводство лососевых рыб в большой мере зависят и от окружающей суши, в первую очередь от степени развития леса, растущего на водосборном бассейне в целом и непосредственно вдоль берегов нерестовых рек (Сирин, 1981). Так, например, вырубка лесов приводит к тому, что молодь кижуча из-за возрастания скорости потока уходит со своих мест обитания (Tschaplinski, Hartman, 1983). Нарушение лесного покрова речных бассейнов в Центральном Приморье приводит к изменению гидрологического режима рек и аномальному скату молоди лососевых (Парпура, Бокунь, 1988).

Наиболее благоприятный режим для обитания молоди лососевых складывается в реках, протекающих в лесной зоне. В таких реках из-за постепенного таяния снегозапаса обычны плавный паводок и более высокие уровни в летнюю межень. Лесные полосы вдоль берегов

уменьшают прогревание воды за счет создаваемой тени, укрепляют берега от эрозии (Mills, 1971). В связи с этим чрезвычайно важны противоэрозионные функции прибрежных лесов. Воздушные и наземные насекомые, падающие в воду с нависающей растительности, создают весьма значительные дополнительные пищевые ресурсы для рыб. Обильный листопад увеличивает поступление органических веществ в реку: опад перерабатывается микроорганизмами, которые служат пищей донным беспозвоночным, что в конечном итоге повысит кормность рек. Все это говорит в пользу сохранения (и восстановления) лесных полос вдоль берегов, а также лесных массивов на территории водозабора лососевых рек (Сирин, 1981).

В некоторых странах (например, в Швеции) предпринимаются попытки по известкованию нерестовых рек (Andersson et al., 1984), однако, хотя эти мероприятия технически выполнимы (известки 50 кг/га), все же очень дорогостоящи (Watt, 1987).

„Большое значение в воспроизводстве семги может иметь биологическая мелиорация нерестилищ и мест нагула молоди семги. Этот вид мелиорации должен заключаться в вылове хищных и сорных рыб, поедающих икру и молодь или конкурирующих с ней в питании” (Никифоров, 1959а, с. 123). Однако если рассматривать биологическую мелиорацию лососевых рек в более широком аспекте, то к биологическим способам увеличения производительности нерестово-выростных угодий следует также отнести такие работы, как посадки икры в речной грунт, выпуск на нагул заводской молоди лосося, а не только снижение пресса хищников и конкурентов.

Посадки икры в речной грунт. По мнению И. Н. Гринюка (1971) — пропагандиста по внедрению этого метода у нас в стране, искусственные посадки могут значительно увеличить возможности воспроизводства лосося, так как позволяют использовать нерестово-выростные площади, находящиеся выше не преодолимых для производителей участков реки, например водопадов. По-видимому, способ можно также рекомендовать для тех рек, в которых естественная плотность расселения молоди из-за отсутствия достаточного количества производителей низка, а транспортировка и выпуск заводской молоди по каким-либо причинам невозможны.

Сам метод посадки икры весьма прост. Икру лосося на наиболее стойких к механическим воздействиям стадиях развития: „ранней бластулы” (осенние посадки) или „пигментации глазка” (весенние посадки) перевозят в термосах с рыбоводного завода и закапывают на подходящих участках реки в речной грунт, т. е. создают искусственные гнезда (Гринюк, 1971). Посадки можно осуществлять с помощью ряда приспособлений: специальной „лопаты”, разработанной И. Н. Гринюком, пакетов из водорастворимой пленки, пластмассовых коробок.

К настоящему времени уже получены довольно хорошие результаты в экспериментах по воспроизводству лососевых рыб путем посадки икры в искусственные гнезда. Например, в двух кумжевых речках

в Северной Ирландии наблюдаются большие плотности расселения молоди при высокой выживаемости рыб (Kennedy, Strange, 1980). Успешные эксперименты выполнены Эглишо и Шаккли (Egglislaw, Shackley, 1973, 1980) в реках Шотландии. У нас в стране производственная проверка этого способа разведения семги проводилась на р. Порье, Кольский п-ов.

Выпуск заводской молоди лосося в реки на доращивание. Анализ особенностей адаптации заводской молоди лососевых к речным условиям показал, что там, где соблюдается принцип соответствия между экологическими требованиями заводских рыб и экологической ситуацией в реке, последние успешно адаптируются к речным условиям. Имеется много удачных примеров зарыбления нерестовых рек молодью лососевых — как личинками, так и пестрятками. Так, например, для искусственного воспроизводства иссык-кульской форели (гегаркуни) возникает необходимость расселения молоди в притоках озера (Кустарева, Иванова, 1980). Молодь семги с Солзенского рыбоводного завода рекомендуется выпускать в р. Солзу в возрасте 1+ (Тимофеев, Кулида, 1988). Финские исследователи проводят выпуск заводской молоди балтийского лосося в реки Симоекки и Торниоекки длиной от 5 до 14 см (Jutila, Pruuki, 1988). На юго-западе Франции проводят массовое зарыбление рек и ручьев лососевыми рыбами (Peillon, 1989). Для восстановления популяций кижуча в 15 реках побережья штата Орегон проводится выпуск личинок весом 2.25 г и длиной 62 мм (Nickelson et al., 1986). Реки Дании зарыбляют кумжей — в год выпускают 1 600 000 мальков, 350 000 сеголеток, 200 000 годовиков и 130 000 двухгодовиков (Rasmussen, 1984). И такие примеры можно продолжить.

Подавление численности конкурентов и хищников. Выпуск заводской молоди на доращивание будет также удачным лишь в том случае, когда в реке не только имеется достаточная площадь выростных угодий, но также отсутствуют хищные рыбы, а в окрестностях и рыбоядные птицы.

В реках с высокой численностью конкурентов количество молоди лососевых на нерестово-выростных участках будет значительно ниже возможного. Поэтому необходимым условием создания в рамках лососевого хозяйства интенсивно эксплуатируемых нерестово-выростных угодий должно быть полное подавление конкурентов, а также хищников. Так, например, подавление численности рыбоядных птичекрохалей на некоторых реках в Канаде позволило существенно увеличить выживаемость молоди атлантического лосося (Elson, 1962).

Для решения этих задач нужно шире привлекать организованных рыболовов-любителей, естественно при контроле со стороны рыбоинспекции. Особая необходимость в проведении работ по биологической мелиорации возникает в период ската дикой молоди лососевых, а также во время выпуска заводской молоди в реки, так как именно в эти сроки наблюдается наибольший пресс хищников.

К настоящему времени имеется много научных разработок,

внедрение которых может существенно увеличить производительность нерестово-выростных угодий лососевых нерестовых рек. Проведение таких работ, как посадка икры в речной грунт, выпуск на нагул заводской молоди лосося, техническая мелиорация рек, позволит создать в реках высокие концентрации молоди лососевых и тем самым увеличить эффективность естественного воспроизводства рыб.

Анализ экологических аспектов поведения как дикой, так и заводской молоди лососевых убедительно показал, что любая поведенческая реакция рыб есть результат (ответ) как внутреннего состояния рыб, так и воздействия всего комплекса абиотических и биотических факторов речной среды обитания. Эти потенциальные возможности адаптации рыб к речным условиям максимально реализуются лишь тогда, когда имеется надежное сочетание, например физически сильная рыба, благоприятная экологическая обстановка и т. д.

Поэтому при разработке экологических основ управления поведением молоди лососевых в речных условиях необходимо повышать „качество” заводской молоди перед выпуском, совершенствовать систему выпуска рыб в естественную среду обитания с учетом стадии развития рыб и экологической ситуации, проводить комплекс рыбо-водно-мелиоративных мероприятий, направленных на увеличение производительности нерестово-выростных угодий лососевых нерестовых рек. Иными словами, используя теоретические принципы, разработанные Д. С. Павловым (1979) для управления поведением рыб, для дальнейшего совершенствования лососеводства, необходимо использовать как активный принцип, направленный на получение заводской молоди лосося с высокими поведенческими адаптивными реакциями, так и пассивный, заключающийся в строгом учете экологических особенностей молоди перед выпуском и экологической ситуации окружающей среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Заканчивая рассмотрение круга вопросов, посвященных экологическим аспектам поведения молоди лососевых рыб семейства Salmonidae в речных условиях, следует еще раз подчеркнуть, что поведение рыб в реке следует рассматривать как сложный комплекс движений и поведенческих реакций на действие абиотических и биотических факторов окружающей среды. Полученные результаты укладываются в довольно логическую схему, если принять точку зрения, что потенциальный уровень агрессивности молоди лососевых в речных условиях соответствует их степени адаптации к этим условиям. Поэтому, согласно концепции автора, оседлый образ жизни на стадии пестрятки и территориальное поведение характеризуются высокой степенью адаптации рыб к речным условиям, а последние по отношению к самим рыбам можно считать вполне удовлетворительными или „комфортными”. Миграционное состояние — это явно поведение, при котором рыбы ведут (пассивно или активно) поиск более преферентных условий обитания; особенно это характерно для рыб на стадии развития смолта. Система взглядов автора данной работы на поведение рыб заключается в том, что мы рассматриваем все моменты жизни молоди лососевых в реке как поведение рыб, направленное на постоянный, в большинстве случаев активный поиск достаточно комфортных (преферентных) условий обитания, и в зависимости от физиологического состояния (стадии развития пестрятка или смолт) и плавательных способностей, а также экологических условий рыбы либо способны вести оседлый образ жизни, либо вынуждены начинать миграцию в поисках иных мест обитания, но в любом случае всегда стремятся к поиску оптимума.

Следует также отметить, что результаты проведенных исследований не только расширяют и дополняют наши теоретические знания о поведении молоди лососевых в речном потоке воды. Сформулированные в работе положения и результаты могут служить основой при разработке конкретных рыбохозяйственных мероприятий, направленных на повышение эффективности естественного и искусственного воспроизводства лососевых рыб. Крайне важно отметить, что обобщение материалов о влиянии экологических факторов на поведение

молоди лососевых рыб в речных условиях показало, что во главе факторов, лимитирующих продукцию рыб в нерестовых реках настолько, что лососевые реки могут оказаться практически стерильными, стоит „перспектива” существенного загрязнения речной среды обитания. Молодь лососевых, обладая узким диапазоном толерантности к различного рода загрязнениям воды, не имеет физиологических и поведенческих адаптаций и, как следствие, испытывает физиологический стресс и гибнет. Поэтому для сохранения рек как экосистем для лососевых рыб требуются значительные усилия, по-видимому, не только ученых, но и общественности. С другой стороны, разработка экологических основ управления поведением молоди лососевых рыб в речных условиях показала, что у человека имеются существенные технические возможности улучшить условия обитания молоди в реках. Вопросы, связанные с судьбой речных экосистем, безусловно должны стать одними из главных в дальнейших экологических исследованиях лососевых рыб и лососевых нерестовых рек.

Совершенно очевидно также, что еще не по всем вопросам поведения молоди лососевых в речном потоке воды имеются убедительные ответы. Многие вопросы требуют дальнейшего проведения исследований с привлечением современной подводной аппаратуры, а для получения четких количественных данных, возможно, имеется необходимость и в вычислительном комплексе, связанном напрямую с различными типами установок для детального изучения поведенческих реакций рыб. Следует также помнить о том, что все абиотические и биотические факторы теснейшим образом взаимодействуют друг с другом, поэтому, вычлняя их отдельно для обсуждения тех или иных вопросов и анализируя систему поведенческих адаптаций рыб в естественной среде обитания, несколько упрощаются и формализуются эти связи и эта система. Возможно, имеет смысл в будущем полученные данные использовать для построения модели адаптационного поведения молоди лососевых в естественной среде обитания.

ЛИТЕРАТУРА

- Азбелев В. В. Материалы по биологии семги Кольского полуострова и ее выживаемости // Тр. ПИНРО. 1960. Вып. 12. С. 5–70.
- Александров А. П. Устройство для тренировки рыб. А. С. 1219027 А (СССР). Заявл. 09.07.84, № 3769888/28-13, 23.03.86. Опубл. в Б. И., 1986. № 11.
- Александров А. П., Волков И. В., Костылев Ю. В., Гурьев В. Ф. Тренажер для рыб. А. с. 1184494 А (СССР). Заявл. 12.08.83, № 3633418/28-13. Опубл. в Б. И., 1985, № 13.
- Арман И. К. Динамика численности молоди кумжи в реке Пудиссо в ЭССР // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология) / Сб. науч. тр. Л., 1976. С. 8–9.
- Байкова О. Я. Биология амурского гольяна и экологическое отношение его с мальками осенней кеты // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 42. С. 149–158.
- Бакштанский Э. Л. Скот молоди горбуши и кеты и причины его задержки в реках Кольского полуострова // Тр. ВНИРО. 1970. Т. 74. С. 129–143.
- Бакштанский Э. Л. О перспективах лососеводства // Лососевидные рыбы. Л., 1980. С. 172–174.
- Бакштанский Э. Л., Барыбина И. А., Нестеров В. Д. Условия среды и динамика ската молоди атлантического лосося // Тр. ВНИРО. 1976. Т. 113. С. 24–32.
- Бакштанский Э. Л., Задорина В. М., Лоенко А. А., Рождественская В. И., Сафонов Н. В., Черницкий А. Г., Яковенко М. Я., Яржомбек А. А., Лепская В. А. Характеристика ската и особенности заводской и дикой молоди в р. Лувеньга // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера / Материалы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 147–150.
- Бакштанский Э. Л., Нестеров В. Д. Скорость течения воды в охотничьей точке пестрятки атлантического лосося // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб / Тез. коорд. совещ. по лососевым рыбам. Л., 1983а. С. 12–13.
- Бакштанский Э. Л., Нестеров В. Д. Суточная ритмика активности пестряток атлантического лосося // Там же. 1983б. С. 14–15.
- Бакштанский Э. Л., Нестеров В. Д., Неклюдов М. Н. Поведение молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в период ската // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 4. С. 649–701.
- Бакштанский Э. Л., Нестеров В. Д., Неклюдов М. Н. Аномалии в поведении покатников атлантического лосося, выращиваемых на рыбоводном заводе, в период покатной миграции // Состояние и перспективы развития лососевого хозяйства Европейского Севера. Мурманск, 1986. С. 77–93.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. Л., 1975. 210 с.
- Баранникова И. А., Баюнова Н. Н., Мурза И. Г., Семенкова Т. Б., Черницкий А. Г. Анализ процесса смолтификации у различных форм рода *Salmo* в связи с задачами лососевого хозяйства // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М., 1983. С. 32–55.
- Баранов И. В., Сурков С. С. Краткая характеристика водоемов Мурманской области // Рыбы: Мурманской области (условия обитания, жизнь и промысел). Мурманск, 1966. С. 7–23.

- Барач Г. П. Значение ручьевой форели в воспроизводстве запасов черноморского лосося (кумжи) // Зоол. журн. 1952. Т. 31, вып. 6. С. 906–915.
- Барач Г. П. Биология и воспроизводство запасов черноморской кумжи (лососья-форели) // Научные проблемы искусственного разведения проходных и полупроходных рыб и развития прудового хозяйства / Тр. совещ. по рыбоводству. М., 1954. С. 235–242.
- Берг Л. С. О происхождении форелей и других пресноводных лососей // Памяти академика Сергея Александровича Зернова. М.; Л., 1948. С. 159–172.
- Боган Ф. Е. О врагах семги на верхней Печоре // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 2. С. 306–308.
- Богатов В. В. Донные беспозвоночные и их дрейф в некоторых реках Дальнего Востока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 18 с.
- Богатов В. В. Дрейф речного бентоса // Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток, 1984. С. 107–120.
- Бочаров Г. Д., Муравейко В. М., Хузин Р. Ш. Динамика ската молоди атлантического лосося реки Золотая // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л., 1985. С. 105–107.
- Бугаев В. Ф., Карпенко В. И. Некоторые данные о скате и питании сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в устье реки Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 6. С. 1031–1034.
- Бугаев В. Ф., Первозванский В. Я., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. Выедание щукой заводской молоди семги в р. Кереть // Рыб. хоз-во. 1986. № 1. С. 51–52.
- Бугаев В. Ф., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. Особенности ската заводской молоди семги *Salmo salar* в реке Кереть (бассейн Белого моря) // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 6. С. 1035–1037.
- Бугров Л. Ю. Особенности терморегуляционного поведения молоди лососевых рыб в лабораторных и природных условиях применительно к задачам аквакультуры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 22 с.
- Бушуев В. П., Вторушин Ю. И., Калинина Г. Г. Проблемы карликовости в лососеводстве // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 44–45.
- Валетов В. А. Современное состояние и экологические основы повышения эффективности воспроизводства лосося *Salmo salar* L. *morpha sebago* Girard Ладожского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 16 с.
- Валетов В. А., Костылев Ю. В. Лосось *Salmo salar* L. *morpha sebago* Girard озера Янисъярви // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1987. Вып. 260. С. 88–95.
- Варнавский В. С., Зиничев В. В., Сараванский О. Н. Степень завершения смолтификации как эндогенный фактор, влияющий на элиминацию лососевых в период смены среды обитания // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 51–52.
- Василенко-Лукина О. В. О биологии приморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 4 (25). С. 604–608.
- Васнецов В. В. Целостность экологии вида у рыб (экологические корреляции) // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953. С. 91–117.
- Вернидуб М. Ф. Экстерьер молоди семги и его изменения в процессе роста // Тр. ПИНРО. 1977. Вып. 32. С. 119–131.
- Веселов А. Е. Особенности поведения и распределения личинок семги (*Salmo salar* L.) в речных условиях // Актуальные проблемы биологии и рациональное использование природных ресурсов Карелии / Тез. докл. респ. конф. молодых ученых, специалистов и студентов. Петрозаводск, 1989. С. 17–19.
- Веселов А. Е., Кузьмин О. Г. Поведение покатников молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Варзуга // Там же. 1989. С. 19–20.
- Веселов А. Е., Шустов Ю. А. Сезонные особенности поведения и распределения молоди пресноводного лосося *Salmo salar* L. *morpha sebago* Girard в реке // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 31, вып. 2. С. 346–350.
- Викторовский Р. М. Механизмы видообразования гольцов Кроноцкого озера. М., 1978. 106 с.

- Владимирская М. И. Нерестилище семги в верховьях р. Печоры и меры увеличения их производительности // Тр. Печоро-Ильч. гос. заповедника, 1957. Вып. 6. С. 130–200.
- Волков И. В., Александров А. П. Устройство для тренировки рыб. А. с. 1126264 А (СССР). Заявл. 05.04.83, № 3573567/28-13. Оpubл. 30.11.84 в Б. И. 1984. № 44.
- Волков И. В., Костылев Ю. В., Чухарев Л. Н. Способ выращивания молоди лососевых рыб. А. с. 1398786 А1 (СССР). Заявл. 12.06.88, № 4111259/28-13. Оpubл. в Б. И. 1988. № 20.
- Волобуев В. В. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии ее молоди в бассейне реки Тауй (североохотскоморское побережье) // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 6. С. 953–963.
- Волобуев В. В., Кузицин К. В. Влияние некоторых биотических факторов на воспроизводство тихоокеанских лососей материкового побережья Охотского моря // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 60–61.
- Волобуев В. В., Рогатных А. Ю. Эколого-морфологическая характеристика кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Salmonidae) материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 6. С. 974–980.
- Воловик С. П. Методы учета и некоторые особенности покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 61. С. 104–117.
- Гербильский Н. Л. Сложные формы поведения как элемент видовых адаптаций // Сложные формы поведения. М.; Л., 1965. С. 5–9.
- Гирса И. И. Освещенность и поведение рыб. М., 1981. 165 с.
- Глубоковский М. К., Глубоковская Е. В. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 5–66.
- Головченко В. В. О влиянии факультативных хищников на выживаемость тихоокеанских лососей в бассейне р. Тауй (Североохотское побережье) // Биологические проблемы Севера / Тез. X Всесоюз. симп. Магадан, 1983. Ч. 2. С. 165.
- Грибанов В. И. Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* Walb.) // Изв. ТИНРО. 1948. Т. 28. С. 43–101.
- Гринюк И. Н. Разведение семги методом искусственной посадки икры // Материалы рыбохоз. исслед. сев. бассейна. Мурманск, 1971. Вып. 16, ч. 2. С. 108–115.
- Гринюк И. Н., Шустов Ю. А. Биология сеголетков семги и молоди других рыб бассейна реки Поныя // Тр. ПИНРО. 1977. Вып. 32. С. 79–86.
- Грицевская Г. Л. Гидрологические условия в карельских реках, впадающих в Белое море (к проблеме акклиматизации горбуши) // Материалы рыбохоз. исслед. сев. бассейна. Мурманск, 1963. Вып. 1. С. 36–39.
- Гриценко О. Ф. Систематика и происхождение сахалинских гольцов рода *Salvelinus* // Тр. ВНИРО. 1975. Т. 106. С. 141–160.
- Гриценко О. Ф., Ардавичус А. И. О суточной ритмике пищевой активности некоторых хищных рыб в связи с выеданием молоди дальневосточных лососей // Сб. НТИ ВНИРО. 1967. № 7. С. 27–31.
- Гриценко О. Ф., Ковтун А. А., Косткин В. К. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М., 1987. 166 с.
- Дажо Р. Основы экологии. М., 1975. 415 с.
- Дарков А. А. Экологические особенности зрительной сигнализации рыб. М., 1980. 115 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М., 1988. 184 с.
- Дирын Д. К. О миграции смолтов лососей больших рек в связи с проблемой охраны и воспроизводства видов // Экологическое исследование перспективных объектов марикультуры в Белом море. Л., 1985. С. 102–121.
- Дислер Н. Н. Развитие осенней кеты р. Амур // Тр. совещ. по вопр. лососевого хоз-ва Дальнего Востока. М., 1954. С. 129–143.
- Добрынина М. В., Горшков С. А., Кинас Н. М. Влияние плотности концентрации скатывающейся молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на выедание ее хищными рыбами в р. Утка (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 6. С. 971–997.

- Докукина К. Н. Молодь семги реки Мезенская Пижма // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера / Тез. докл. VII Учен. совета. Петрозаводск, 1968. С. 109–110.
- Дорофеева Е. А. Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевых рыб // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л., 1977. С. 86–96.
- Дорофеева Е. А. Классификация и филогения тихоокеанских лососевых рыб (подсем. Salmonidae) // Систематика и экология костистых рыб. Л., 1980. С. 15–22.
- Европейцева Н. В. Переход в покатное состояние и скат молоди лососей // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1957. Вып. 44. С. 117–154.
- Ермолаев В. В. Проходной и жилой голец Южного острова архипелага Новая Земля // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 103–104.
- Есаулов И. П., Федотова Л. Н. Некоторые особенности ската молоди лососевых в реках Сахалина // Рыб. хоз-во. 1963. № 12. С. 18–20.
- Жадин В. И. Жизнь в реках // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л., 1950. Т. 3. С. 113–256.
- Жадин В. И., Герд С. В. Реки, озера и водохранилища СССР. Их флора и фауна. М., 1961. 599 с.
- Жуйков А. Ю. Особенности условнорефлекторной деятельности молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в связи с проблемой воспроизводства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 20 с.
- Жульков А. И. О суточном ритме питания смолтов симы — *Oncorhynchus masu* (Brevoort) и кижуча — *O. kisutch* (Walbaum) в устье реки Богатой // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 93. С. 35–41.
- Заболоцкий А. А. Бентос р. Подчерем и его роль в питании молоди семги // Изв. ВНИОРХ. 1959. Т. 48. С. 44–64.
- Задорина В. М. Суточная динамика дрефта и суточная ритмика питания молоди семги в реках Кольского полуострова // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л., 1985а. С. 120–129.
- Задорина В. М. Значение взрослых насекомых в питании молоди атлантического лосося // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря / Тез. докл. регион. конф. Архангельск, 1985б. С. 226–227.
- Звиргзс А. А. Ихтиофауна лососевых рек бассейна р. Салаца // Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря / Материалы 22-й науч. конф. по изуч. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1987. С. 62.
- Золотухин С. Ф. Скаты и поведение заводской молоди кеты в р. Рязановке // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 126–127.
- Зуева К. Д. Наличие процесса смолтификации у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (W.) при отсутствии стадии „раг” // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 2 (36). С. 324–330.
- Зуссер С. Г. Суточные вертикальные миграции морских планктоноядных рыб. М., 1971. 224 с.
- Каева В. Е. Морфологические и этологические особенности заводской и дикой молоди горбуши // 4-я Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. М., 1988. Ч. 1. С. 118–120.
- Каева В. Е., Тарасюк Е. В. Об изменчивости пластических признаков молоди горбуши // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 138–139.
- Казаков Р. В. Разведение атлантического лосося *Salmo salar* L. Основные задачи и проблемы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. М., 1981а. Вып. 163. С. 5–12.
- Казаков Р. В. Разведение атлантического лосося *Salmo salar* L. Эффективность работы рыбоводных заводов // Там же. 1981б. Вып. 163. С. 13–23.
- Казаков Р. В. Биологические основы разведения атлантического лосося. М., 1982. 144 с.

- Казаков Р. В. Гидрологические особенности рек как среды обитания атлантического лосося *Salmo salar* L. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. М., 1983. Вып. 195. С. 80–105.
- Казаков Р. В. Искусственное формирование популяций проходных лососевых рыб. М., 1990. 239 с.
- Казаков Р. В., Минина Е. В. Особенности биомеханики кожи молоди семги *Salmo salar* L. заводского и природного происхождения в период смолтификации // Сб. науч. тр. НИИОРХ. 1984. № 220. С. 3–12.
- Казаков Р. В., Минина Е. В., Нухман Я. Д., Слепян Э. И. Исследование биомеханических свойств кожного покрова рыб (методические указания). Л., 1984. 20 с.
- Казаков Р. В., Протопопов Н. К. Особенности миграции смолтов семги *Salmo salar* L. из р. Солзы в Белое море // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1988. Вып. 276. С. 4–8.
- Казаков Р. В., Яндовская Н. Н., Лейзерович Х. А., Петренко Л. А. Современное состояние и основные проблемы заводского разведения атлантического лосося // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М., 1983. С. 138–156.
- Камышная М. С. Скот и поведение молоди акклиматизированной горбуши // Рыб. хоз-во. 1967. № 1. С. 9–12.
- Камышная М. С. Динамика ската и питание молоди горбуши в реках района акклиматизации // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития (в связи с вопросами динамики численности) / Тез. Всесоюз. конф. Мурманск, 1974. С. 99–100.
- Камышная М. С., Цепкин Е. А. Материалы к экологии щуки *Esox lucius* L. в низовье р. Умбы // Вопр. иктиологии. 1973. Т. 13, вып. 6 (83). С. 1108–1111.
- Канидьев А. Н. Степень выживания молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в реке // Вопр. иктиологии. 1966. Т. 6, вып. 4 (41). С. 708–719.
- Канидьев А. Н. Задачи современного лососеводства // Сб. науч. тр. ВНИИ прудового рыб. хоз-ва. 1982. Вып. 34. С. 64–80.
- Канидьев А. Н., Жуйкова Л. Н. Обеспеченность пищей как показатель допустимой концентрации молоди осенней кеты в реке // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 76. С. 97–100.
- Карлин Б. Опыт по лечению лососей, выведенных в искусственных условиях // Рыб. пром-сть за рубежом. 1956. Сб. 4. С. 57–66.
- Качалова О. Л. Ручейники рек Латвии. Рига, 1972. 215 с.
- Кашкин К. А., Золотухин С. Ф., Цыгир В. В. Катадромная миграция молоди кеты в реках Южного Приморья // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 150–151.
- Кинас Н. М. Качественная характеристика покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gogbuscha* реки Утка (юго-западное побережье Камчатки) // Вопр. иктиологии. 1988. Т. 28, № 3. С. 404–409.
- Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Хренников В. В., Широков В. А. Основные черты гидробиологического режима реки Колы // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря / Тез. докл. регион. конф. Архангельск, 1985. С. 116–118.
- Корнилова В. П. Суточный ход питания молоди печорской семги (*Salmo salar* L.) // Материалы рыбохоз. исслед. сев. бассейна. 1964. Вып. 4. С. 60–63.
- Корнилова В. П. О рыбах низовьев реки Щугор // Материалы рыбохоз. исслед. сев. бассейна. 1967. Вып. 9. С. 10–20.
- Кохменко Л. В. Пищевые отношения молоди тихоокеанских лососей с жильми и некоторыми проходными рыбами в предгорных притоках Амура // Изв. ТИНРО. 1964. Т. 55. С. 97–111.
- Кохменко Л. В. Питание и пищевые отношения рода *Salvelinus* с молодью тихоокеанских лососей // Вопр. иктиологии. 1965. Т. 5, вып. 2 (35). С. 347–359.
- Краузе Т. Х. Изменчивость меристических и пластических признаков молоди кумжи // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 164.

- Краюшкина Л. С. Адаптация молоди лосося *Salmo salar* L. на различных стадиях смолтификации к гипертонической среде и состояние телец Станниуса в этот период // Экология и систематика лососевидных рыб. Л., 1976. С. 58–61.
- Краюшкина Л. С. Развитие осморегуляторной функции в раннем онтогенезе лососевых // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М., 1983. С. 56–72.
- Краюшкина Л. С. Смолтификация и развитие осморегуляторной системы у лососей с различной экологией // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 164–165.
- Крогиус Ф. В. Зависимость хода красной (нерки) по реке и ската ее молоди от суточного хода температуры, ее рН и содержания в воде газов // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 41. С. 197–229.
- Круглова А. Н. Значение озерного зоопланктона в формировании кормовой базы озерно-речной системы р. Лижма (бассейн Онежского озера) // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, вып. 1. С. 28–33.
- Круглова А. Н., Шустов Ю. А. Планктосток некоторых рек Онежского озера и его роль в питании молоди лососевых // Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1976. С. 146–149.
- Крытин М. Л. Материалы о речном периоде жизни сима // Изв. ТИНРО. 1962. Т. 43. С. 84–132.
- Кублицкас А. К., Сукацкас В. Т. Сезонные и возрастные изменения питания ручьевой форели в родниковых речках Литвы // Тр. АН Лит. ССР. Сер. В. 1973. Т. 1 (61). С. 175–182.
- Кузьмин О. Г. Биолого-экологические особенности естественного воспроизводства атлантического лосося *Salmo salar* L. и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в малых реках Кольского полуострова // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера / Материалы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 197–199.
- Кузьмин О. Г., Яковенко М. Я., Лоенко А. А., Неклюдов М. Н. Характеристика ската молоди семги из рек юго-восточной части Кольского полуострова // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 166–167.
- Куренков И. И. Кормовая база молоди лососей во внутренних водоемах Камчатки // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М., 1964. С. 106–110.
- Кустарева Л. Н., Иванова Л. М. Бентос притоков озера Иссык-Куль. Фрунзе, 1980. 103 с.
- Лабас Ю. А. О значении внешних признаков пищи при кормлении молоди лосося и форели // Рыб. хоз-во. 1959. № 6. С. 32–37.
- Леванидов В. Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. 1969. Т. 68. С. 243.
- Леванидов В. Я. Экологические параллели внутри рода *Oncorhynchus* // Экология и систематика лососевидных рыб. Л., 1976. С. 69–73.
- Леванидов В. Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 3–21.
- Леванидов В. Я., Леванидова И. М. Питание покатной молоди летней кеты и горбуши в притоках Амура // Изв. ТИНРО. 1957. Т. 45. С. 3–16.
- Леванидов В. Я., Леванидова И. М. Дрифт личинок насекомых в крупной предгорной реке на примере реки Хор (бассейн Уссури) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 22–37.
- Леванидова И. М. Кормовая база молоди лососей в бассейне Амура и перспективы ее изучения // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М., 1964. С. 153–174.
- Леванидова И. М., Леванидов В. Я. Суточные миграции донных личинок насекомых в речной струе. 1. Миграции личинок поденок в реке Хор // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 3. С. 373–389.

- Лещева Т. С., Жуйков А. Ю. Обучение рыб : экологические и прикладные аспекты. М., 1989. 109 с.
- Лоенко А. А., Черницкий А. Г. Сравнительный анализ миграционного поведения смолтов семги и кумжи // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря / Материалы I коорд. совещ. Л., 1982. С. 118–119.
- Лоенко А. А., Черницкий А. Г. Сравнительный анализ миграции смолтов семги *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 5. С. 795–801.
- Лукьянов А. С., Сопов Ю. Н., Сидоров С. С. Опыт использования нетрадиционных способов для тестирования смолтификации молоди каспийской кумжи // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 182–184.
- Макарченко Е. А., Макарченко М. А. Биомасса и структура сообщества донных беспозвоночных реки Сомнительная (остров Врангеля) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 45–51.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция. М., 1988. 520 с.
- Мантейфель Б. П. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов // Вопр. ихтиологии. 1959. Вып. 13. С. 3–15.
- Мантейфель Б. П. Изучение поведения и ориентации рыб в СССР // Биологические основы управления поведением рыб. М., 1970. С. 5–11.
- Мантейфель Б. П. Экология поведения животных. М., 1980. 220 с.
- Мантейфель Б. П. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М., 1987. 272 с.
- Мантейфель Б. П., Павлов Д. С., Ильичев В. Д., Баскин Л. М. Биологические основы управления поведением животных // Экологические основы управления поведением животных. М., 1980. С. 5–24.
- Мантейфель Б. П., Радаков Д. В. Об изучении адаптивного значения стайного поведения рыб // Успехи соврем. биологии. 1960. Т. 50, вып. 3 (6). С. 362–370.
- Марти Ю. Ю. Некоторые итоги изучения миграций рыб советскими ихтиологами // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7, вып. 5 (46). С. 906–916.
- Мартынов В. Г. Семга уральских притоков Печоры. Экология, морфология, воспроизводство. Л., 1983. 127 с.
- Мартынов В. Г., Кулида С. В. Летне-осеннее питание молоди семги в бассейне Верхней Печоры // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера / Тез. докл. 10-й сессии Учен. совета. Сыктывкар, 1977. С. 56–57.
- Мельникова Е. Л. Реакция на свет постэмбрионов и мальков атлантического лосося *Salmo salar* L. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1980. Вып. 157. С. 14–18.
- Мельникова Е. Л. Влияние освещенности на развитие зародышей и личинок атлантического лосося в условиях заводского разведения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 23 с.
- Мельянцев В. Г. Данные о биологии кумжи Пяозера // Тр. Карело-финск. отд. ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 58–68.
- Мельянцев В. Г. Форели водоемов Карело-Финской ССР. Петрозаводск, 1952. 88 с.
- Микулич Л. В., Гавренков Ю. И. Некоторые черты биологии и питание покатной молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Южного Приморья // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 4. С. 610–618.
- Митанс А. Р. Распределение, рост и питание молоди лосося в реках Латвийской ССР // Гидробиология и ихтиология внутр. водоемов Прибалтики. Рига, 1963. Сб. № 7. С. 309–317.
- Митанс А. Р. Условия смолтификации, динамика ската и численности покатников лосося р. Сальцы // Рыбохоз. исслед. в бассейне Балтийского моря. Рига, 1967. Вып. 2. С. 35–50.
- Митанс А. Р. Поведение, питание и рост заводской молоди лосося после выпуска в реку // Рыбохоз. исслед. в бассейне Балтийского моря. Рига, 1970. Вып. 7. С. 102–123.

- Митанс А. Р. Сравнительная характеристика условий существования, питания и роста молоди в реках Латвии // Там же. 1971. Вып. 8. С. 3–54.
- Митанс А. Р. Экологические основы эффективности естественного и искусственного воспроизводства балтийского лосося *Salmo salar* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 24 с.
- Митанс А. Р. Эффективность естественного и искусственного воспроизводства балтийского лосося как результат особенности его пресноводного периода жизни // Рыбохоз. исслед. в бассейне Балтийского моря. Рига, 1975. Вып. 11. С. 110–152.
- Михин В. С. Рыбы р. Варзуги и их взаимоотношения с молодь семги // Изв. ВНИОРХ. 1959. Т. 48. С. 101–107.
- Мовчан В. А., Чеченков А. В. Поведение заводских покатников семги в реке // Тез. докл. респ. конф. по пробл. рыбохоз. исслед. внутренних водоемов Карелии. Петрозаводск, 1979. С. 33.
- Моисеев П. А. Тихоокеанские лососи — объекты управляемого рыбного хозяйства // Рыб. хоз-во. 1982. № 4. С. 29–32.
- Мочек А. Д. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М., 1987. 270 с.
- Нестеров В. Д. Поведение молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в период покатной миграции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.
- Нестеров В. Д., Лепская В. А., Бакштанский Э. Л. Влияние абиотических факторов среды на динамику покатной миграции молоди атлантического лосося // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л., 1985. С. 97–104.
- Никифоров Н. Д. Воспроизводство семги. М., 1959. 37 с.
- Никольский Г. В. Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953. С. 77–90.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., 1971. 472 с.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М., 1974а. 367 с.
- Никольский Г. В. О роли Академии наук в развитии ихтиологических исследований // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера / Тез. докл. 9-й сессии Учен. совета, посвященной 250-летию АН СССР. Петрозаводск, 1974б. С. 100–103.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М., 1974в. 447 с.
- Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И., Пикулева В. А. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М., 1947. Биол. отдел, вып. 6 (21). С. 3–202.
- Никоноров С. И., Витвицкая Л. В., Рылов А. Л. Как убежать от хищника // Наука в СССР. 1988. № 5. С. 8–13.
- Новиков П. И. Северный лосось — семга (биология, промысел и искусственное разведение). Петрозаводск, 1953. 134 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.
- Орлов А. В. Особенности поведения молоди семги в р. Шугор // Проблемы изучения рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря / Тез. докл. III регион. конф. Кандалакша, 1987. Кн. II. С. 344–346.
- Остроумов А. Г. Нерестовые ключи Камчатки // Рыб. хоз-во. 1982. № 4. С. 38–41.
- Павлов Д. А. Лососевые (биология развития и воспроизводства). М., 1989. 216 с.
- Павлов Д. С. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М., 1970а. 147 с.
- Павлов Д. С. Особенности ориентации рыб в потоке воды // Биологические основы управления поведением рыб. М., 1970б. С. 226–266.
- Павлов Д. С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М., 1979. 319 с.
- Павлов Д. С. Миграции рыб во внутренних водоемах и их связь с течениями // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47, № 2. С. 173–182.
- Павлов Д. С., Нездолий В. К., Ходоровская Р. П., Островский М. П., Попова И. К. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М., 1981. 320 с.
- Павлов Д. С., Штаф Л. Г. Распределение покатной молоди рыб в реоградиентном потоке // Докл. АН СССР. 1981. Т. 260, № 2. С. 509–512.

- Павлов И. Д., Тропичева Н. В. Реакции заводской молоди семги на солевые раздражители // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 235–237.
- Пареле Э. А. Зообентос реки Гауя в пределах Национального парка // Изучение и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии / Тез. докл. 20-я науч. конф. Рига, 1979. Т. 2. С. 31–33.
- Парпура И. З., Бокунь А. И. Об аномальном скате молоди лососевых в Центральном Приморье // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 244–246.
- Пегель В. А. Физиология пищеварения рыб. Томск, 1950. 200 с.
- Первозванский В. Я., Бугаев В. Ф., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. Некоторые особенности экологии щуки *Esox lucius* семужьей реки Кереть (бассейн Белого моря) // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 3. С. 410–414.
- Первозванский В. Я., Комулайн С. Ф., Круглова А. Н., Маслов С. Е., Образцов А. Н., Хренников В. В., Широков В. А. Современное состояние нерестово-выростных угодий пресноводного лосося *Salmo salar* L. *morpha sebago* (Girard) в бассейнах рек Паша и Оять (Ладожское озеро) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1988. Вып. 276. С. 33–53.
- Петренко Л. А. Сравнительная характеристика роста речной и заводской молоди семги (*Salmo salar* L.) в реке Лувеньга // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 2. С. 342–347.
- Петров Г. И. Опыт выращивания молоди семги на Севере // Рыб. хоз-во. 1953. № 7. С. 39–41.
- Пивазян С. А. К изучению биологии молоди севанской форели в речной период жизни // Тр. Севан. гидробиол. станции. 1979. Т. 17. С. 162–171.
- Пищула Г. В. Изучение биологии молоди балтийского лосося в речной период его жизни // Рыб. хоз-во. 1951. № 9. С. 51–54.
- Привольнев Т. И. О стандартах молоди лосося при выращивании до стадии покатника // Изв. ВНИОРХ. 1953. Т. 33. С. 18–21.
- Протасов В. Р. Зрение и ближняя ориентация рыб. М., 1968. 205 с.
- Протасов В. Р., Дарков А. А. Зрительная сигнализация у рыб // Биологические основы управления поведением рыб. М., 1970. С. 161–190.
- Пушкарева Н. Ф. Наблюдения за скатом мальков приморской горбуши на р. Улике // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 61. С. 123–131.
- Радаков Д. В. Особенности стайного поведения рыб // Биологические основы управления поведением рыб. М., 1970. С. 69–114.
- Радаков Д. В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972. 174 с.
- Реймерс Н. Ф., Яблоков А. В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М., 1982. 144 с.
- Решетников Ю. С. Синэкологический подход к динамике численности рыб // Динамика численности промысловых рыб. М., 1986. С. 22–36.
- Рогатых А. Ю. Результаты зимних наблюдений за воспроизводством кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в бассейне реки Тауй // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток, 1987. С. 49–54.
- Романов Н. С. Онтогенетический очерк морфологии тихоокеанских лососей. Владивосток, 1983. 152 с.
- Рослый Ю. С. Скат и питание молоди проходных лососей в русле Амура // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития (в связи с вопросами динамики численности) / Тез. Всесоюз. конф. Мурманск, 1974. С. 179–181.
- Рослый Ю. С. Биология и учет молоди тихоокеанских лососей в период миграции в русле Амура // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 98. С. 113–128.
- Рухлов Ф. Н. Особенности ската молоди горбуши искусственного разведения // Изв. ТИНРО. 1973. Т. 91. С. 31–36.
- Рылов А. Школа для мальков // Наука и жизнь. 1989. № 2. С. 24–27.
- Савvaitова К. А. Возрастная изменчивость озерно-речной формы *Salvelinus alpinus* L. Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 4 (25). С. 597–603.
- Савvaitова К. А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М., 1989. 223 с.

- Савванитова К. А., Максимов В. А., Мина М. В., Новиков Г. Г., Козменко Л. В., Мацук В. Е. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации). Воронеж, 1973. 120 с.
- Сафонов Н. В. Способ профилактики гиподинамии заводской молоди семги // Проблемы изучения рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря / Тез. докл. III регион. конф. Кандалакша, 1987. Кн. II. С. 354–357.
- Сафонов Н. В., Держинская И. А., Харенко Н. Н. Суточная двигательная активность смолтов атлантического лосося // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л., 1985. С. 107–119.
- Сафонов Н. В., Орлов А. В., Серяпин С. А., Белоусов А. Н. Выращивание молоди рыб с помощью устройства „Турнир” // Рыб. хоз-во. 1988. № 9. С. 39–42.
- Семенченко А. Ю. Зимовка рыб в водотоках заповедника „Кедровая падь” // Тр. Биолого-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. 1977. Т. 45 (148). С. 159–171.
- Семко Р. С. О биоэкологических взаимоотношениях тихоокеанских лососей и голецов в нерестово-выростных участках р. Большой (западное побережье Камчатки) // Зоол. журн. 1948. Т. 27, вып. 1. С. 27–38.
- Семко Р. С. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 41. С. 3–109.
- Сидоров Г. П., Шубина В. Н., Мартынов В. Г., Рубан А. К. Биология атлантического лосося (*Salmo salar* L.) на этапе речной жизни. Сыктывкар, 1977. 46 с.
- Сирий А. А. Влияние лесной среды на условия обитания лососевых (по зарубежным данным) // Лесоведение. 1981. № 1. С. 67–76.
- Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М., 1975. 335 с.
- Смирнов А. И., Камышная М. С. Биология молоди горбуши в связи с некоторыми вопросами ее разведения и акклиматизации // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 12. С. 1813–1824.
- Смирнов М. В., Картавец Ю. В. Суточная динамика ската кеты и горбуши Соколовского рыбоводного завода (юго-восточный Сахалин) // Биология моря. 1988. № 2. С. 68–70.
- Смирнов Ю. А. Лосось Онежского озера. Л., 1971. 143 с.
- Смирнов Ю. А., Первозванский В. Я. Характеристика лосося Каменской популяции // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1976. С. 14–22.
- Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Хренников В. В. К характеристике поведения и питания молоди онежского лосося *Salmo salar* L. *morpha sebago* Girard в зимний период // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 3. С. 557–559.
- Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Кузьмин О. Г., Яковенко М. Я. Некоторые аспекты экологии молоди семги в связи с проблемой повышения производительности нерестово-выростных угодий // Тр. ТИНРО. 1977. Вып. 32. С. 109–118.
- Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. Условия обитания дикой и заводской молоди семги в реке Коле (Кольский п-ов) // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л., 1985. С. 130–148.
- Смит Л. С. Введение в физиологию рыб. М., 1986. 166 с.
- Соин С. Г. Закономерности развития летней кеты, горбуши и сима // Тр. совещ. по вопр. лососевого хоз-ва Дальнего Востока. М., 1953. С. 144–155.
- Соин С. Г. Эколого-морфологические особенности развития лососевидных рыб // Лососевидные рыбы. Л., 1980. С. 6–17.
- Соколов В. Е., Павлов Д. С., Буторин Н. В., Парин Н. В., Поляков Г. Д., Шатуновский М. И. Исследование рыбных ресурсов и Продовольственная программа СССР // Вестн. АН СССР. 1983. № 11. С. 41–49.
- Соловкина Л. Н. Рост и летнее питание молоди семги в реке Печорская Пижма // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 10. С. 1499–1510.
- Соловкина Л. Н. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 168 с.
- Степанов Ю. И., Краюшкина Л. С., Русакова Л. И., Киселева С. Г. Осморегуляторная система дикой и заводской молоди кеты в предмиграционный период // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 319–321.

- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М., 1962. 444 с.
- Сычевская Е. К. Происхождение сиговых рыб в свете исторического развития лососевидных // Биология сиговых рыб / Сб. науч. тр. М., 1988. С. 17–28.
- Тагмазян З. И. Изменение скорости движения покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в нерестовой реке // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток, 1972а. Вып. 7. С. 120–122.
- Тагмазян З. И. Влияние освещенности воды на выедание молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) хищными рыбами // Там же. 1972б. Вып. 7. С. 123–130.
- Тиллер И. В., Введенская Г. Л. Питание проходной формы и молоди гольца *Salvelinus alpinus*, sensu lato в реке Хайлюля (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 1. С. 103–109.
- Тимофеев В. И., Кулида С. В. Современное состояние искусственного воспроизводства семги и горбуши в Архангельской области // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 330–331.
- Фроленко Л. А. Питание покатной молоди кеты и горбуши в основных нерестовых реках северного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 179–189.
- Фроленко Л. А. Влияние паводка на подготовленность молоди кеты и горбуши к жизни в море // Биол. проблемы Севера / Тез. X Всесоюз. симпоз. Магадан, 1983. Ч. 2. С. 220–221.
- Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975. 855 с.
- Хоревин Л. Д., Руднев В. А., Першнев А. П. Выедание хищными рыбами молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в период ската из небольшой нерестовой реки о. Сахалин // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 6. С. 1016–1022.
- Хреников В. В. Бентос притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л., 1978. С. 41–50.
- Хреников В. В., Маслов С. Е., Щуров И. Л., Круглова А. Н., Комулайнен С. Ф., Широков В. А. Влияние лесосплава на условия обитания молоди семги в реках // Современное состояние исследований лососевидных рыб / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 351–352.
- Хреников В. В., Шустов Ю. А., Круглова А. Н. Характеристика кормовой базы нерестово-выростных угодий семушьей реки Порья // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера / X сессия Учен. совета. Сыктывкар, 1977. С. 67–68.
- Христофоров О. Л. „Осенние смолты” и осенние миграции молоди лососевых // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982, вып. 183. С. 112–125.
- Цыпляев А. С. Действие турбулентного потока на рыбу // Рыб. хоз-во. 1985. № 10. С. 43–45.
- Чебанова В. В., Николаева Е. Т. Бентос ключа Карымайский (юго-западная Камчатка) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 38–44.
- Черницкий А. Г. Изменение некоторых показателей осморегуляторной системы при смолтификации различных форм атлантического лосося: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 20 с.
- Черницкий А. Г., Лоенко А. А., Жуйков А. Ю., Карамушко О. В., Попова Т. А., Попов А. П., Рязанова Н. И. Динамика миграции, размерные и морфофизиологические показатели заводской молоди семги, мигрирующей после зимовки в реки // Проблемы изучения рационального использования и охрана природных ресурсов Белого моря / Тез. докл. регион. конф. Архангельск, 1985. С. 268–269.
- Чеченков А. В. Особенности ихтиоценоза Кандагубы Белого моря // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера / Материалы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 52–56.
- Чигиринский А. И. Культивирование тихоокеанских лососей: принципиальные вопросы организации и развития исследований // Биология моря. 1985. № 3. С. 20–24.

- Чупахин В. М. Естественное воспроизводство южнокурильской горбуши // Тр. ВНИРО. 1975. Т. 106. С. 67–77.
- Шершнев А. П., Жульков А. И. Особенности ската молоди и некоторые показатели эффективности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) р. Приторной // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 1 (114). С. 128–133.
- Шмидт П. Ю. Миграция рыб. М.; Л., 1936. 327 с.
- Шнаревич И. Д., Старик З. С. О роли искусственных перепадов в воспроизводстве кормовой базы и запасов форели в горных потоках Украинских Карпат // Гидробиол. журн. 1971. Т. 17, вып. 2. С. 82–90.
- Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., 1952.
- Штерман Л. Я. Некоторые показатели солевого обмена лосося и горбуши в связи с их биологическими и экологическими особенностями // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология) Сб. науч. тр. Л., 1976. С. 127–128.
- Штерман Л. Я. Развитие готовности к скату в море у молоди семги и кумжи в зависимости от времени пребывания их в реке // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря / Тез. докл. регион. конф. Архангельск, 1985. С. 280–281.
- Штундюк Ю. В. Материалы по биологии молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Анадырь // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток, 1982. С. 41–53.
- Штундюк Ю. В. О скате молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) реки Анадырь в возрасте одного года // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток, 1987. С. 24–34.
- Шубина В. Н. Бентос р. Щугор и его сезонные изменения // Печорский лосось. Сыктывкар, 1979. С. 95–118.
- Шубина В. Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л., 1986. 158 с.
- Шустов Ю. А. Определение величины суточных рационов молоди лосося (*Salmo salar* L.) в естественных условиях // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 112. С. 129–133.
- Шустов Ю. А. Дрифт донных беспозвоночных в лососевых реках бассейна Онежского озера // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, вып. 3. С. 32–37.
- Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск, 1983. 152 с.
- Шустов Ю. А. Экологические особенности и поведение молоди атлантического лосося в реках Карелии и Кольского полуострова. Петрозаводск, 1987. 37 с.
- Шустов Ю. А., Кузьмин О. Г., Митенев В. К., Смирнов Ю. А. Кормовая база молоди семги лесной и тундровой зон р. Пялица (Кольский п-ов) // Гидробиол. журн. 1986, вып. 6. С. 99–100.
- Шустов Ю. А., Хренников В. В. К характеристике питания и взаимоотношений молоди лосося *Salmo salar* L. *morpha sebago* (Girard) с кормовой базой рек // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1976. С. 150–158.
- Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Веселов А. Е. Влияние температуры на физические способности молоди озерного лосося *Salmo salar sebago* // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 4. С. 676–677.
- Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Смирнов Ю. А. Условия обитания, поведение и распределение молоди семги *Salmo salar* L. в реке // Вопр. ихтиологии. 1980а. Т. 20, вып. 1. С. 144–148.
- Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Смирнов Ю. А. О сроках адаптации заводской молоди семги *Salmo salar* L. к речным условиям // Там же. 1980б. Т. 20, вып. 4. С. 758–761.
- Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Смирнов Ю. А. Поведение и расселение дикой и заводской молоди семги *Salmo salar* L. в малых реках Кольского полуострова // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1981. Вып. 163. С. 101–113.
- Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Шемякин А. П. Способ определения жизнестойкости молоди лососевых рыб. А. с. № 1264881.
- Щуров И. Л. Использование показателя „плавательная способность“ для оценки качества заводской молоди семги // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера / Материалы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 167–170.

- Щуров И. Л. Проблемы повышения качества заводской молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 260. С. 28–37.
- Щуров И. Л. Экологические аспекты поведения заводской молоди атлантического лосося в речных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 23 с.
- Щуров И. Л., Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А. Возможности повышения физической выносливости заводской молоди лосося перед ее выпуском // Морфология, структура популяций и проблема рационального использования лососевидных рыб / Тез. коорд. совещ. по лососевым рыбам. Л., 1983. С. 252–253.
- Щуров И. Л., Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А. Особенности адаптации заводской молоди семги *Salmo salar* L. к речным условиям. I. Возможность тренировки молоди в заводских условиях // Вопр. ихтиологии. 1986а. Т. 26, вып. 2. С. 317–320.
- Щуров И. Л., Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А. Особенности адаптации заводской молоди семги *Salmo salar* L. к речным условиям. II. Поведение и питание тренированной заводской молоди семги в реке // Там же. 1986б. Т. 26, вып. 5. С. 871–874.
- Щуров И. Л., Шустов Ю. А. Особенности реореакции и оптомоторной реакции у заводской молоди семги // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера / Тез. докл. 11-й сессии Учен. совета. Петрозаводск, 1981. С. 98–99.
- Щуров И. Л., Шустов Ю. А. Особенности реореакции и оптомоторной реакции у заводской молоди семги *Salmo salar* L. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 183. С. 107–111.
- Щуров И. Л., Шустов Ю. А. Особенности экологии молоди семги в р. Печенга (Кольский полуостров) // Гидробиол. журн. Киев, 1988. 9 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ 25.04.88, № 3173-88).
- Щуров И. Л., Шустов Ю. А. Сравнительное изучение физических способностей молоди атлантического лосося и кумжи в речных условиях // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 2. С. 340–342.
- Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиологии, 1961. Т. 1, вып. 2. С. 209–220.
- Aass P. Brown trout stocking in Norway // EIFAC Techn. Pap. 1984. Vol. 42. Suppl. 1. P. 123–128.
- Abbott J. C., Dill L. M. Patterns of aggressive attack in juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*) // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1985. Vol. 42, N 11. P. 1702–1706.
- Aldridge C. H. Hatcheries help save New Brunswick Salmon Fisheries // Fish-Farm. Internat. 1976. Vol. 3, N 3. P. 8–11.
- Ali M. A., Hoar W. S. Retional responses of pink salmon associated with its downstream migration // Nature. 1959. Vol. 184, N 4680. P. 106–107.
- Allan J. D. Diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in an alpine stream // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. 1978. Vol. 20, N 3. P. 2045–2050.
- Allan J. D. The effects of reduction in trout density on the invertebrate community of a mountain stream // Ecology. 1982. Vol. 63, N 5. P. 1444–1455.
- Allen K. R. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). I. Growth in the River Eden // J. Anim. Ecol. 1940. Vol. 9, N 1. P. 1–23.
- Allen K. R. Distinctive aspects of the ecology of stream fishes: a review // J. Fish. Res. Board Canada. 1969a. Vol. 26, N 6. P. 1429–1438.
- Allen K. R. Limitation of production in salmonid populations in streams // Studies Fish. Res. Board Canada. 1969b. N 1319–1355, pt 2. P. 135–148.
- Andersson B. L., Alenas L., Hultberg H. Liming of a small acidified river (River Anråseån) in Southwestern Sweden, promoting successful reproduction of sea trout (*Salmo trutta* L.) // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. 1984. N 61. P. 16–27.
- Arawomo G. A. O. Downstream movement of juvenile brown trout, *Salmo trutta* L. in the tributaries of loch Leven, Kinross, Scotland // Hydrobiologia. 1981. Vol. 77, N 2. P. 129–131.
- Bagliniere J. L., Maise G., Lebaill P. Y., Prevost E. Dynamique de la population de truite

- commune (*Salmo trutta* L.) d un ruisseau breton (France). II-les geniteurs migrants // Acta oecol-appl. 1987. Vol. 8, N 3. P. 201-215.
- Bailey R. G.** Observations in the nature and importance of organic drift in a Devon river // Hydrobiol. 1966. Vol. 27, N 3-4. P. 353-367.
- Bams R. A.** Differences in performance of naturally and artificially propagated sockeye salmon migrant fry as measured with swimming and predation tests // J. Fish. Res. Board Canada. 1967. Vol. 24, N 5. P. 1117-1153.
- Barreau J. J., Beal E., Marty C.** Dynamique de la dispersion d'alevins de saumon atlantique a l'emergence en relation avec la photoperiode // Actes Collog. biol. populat., Lyon, 4-6 sept. 1986. Lyon, 1987. P. 669-670.
- Beal E., Marty C.** Devalaison et survie d'alevins de saumon atlantique, *Salmo salar* L. en milieu semi-naturel controle // Bull. fr. Piscicult. 1983. Vol. 56, N 290. P. 135-148.
- Berg O. K.** The formation of non-anadromous populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Europe // J. Fish. Biol. 1985. Vol. 27, N 6. P. 805-815.
- Berg L., Northcote T. G.** Changes in territorial, gill-flaring and feeding behavior in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) following short-term pulses of suspended sediment // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1985. Vol. 42, N 8. P. 1410-1417.
- Bishop J. E., Hynes H. B. N.** Downstream drift of the invertebrate fauna in a stream ecosystem // Arch. f. Hydrobiol. 1969. Vol. 66, N 1. P. 56-90.
- Bisson P. A.** Diel food selection by two sizes of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in an experimental stream // J. Fish. Res. Board Canada. 1978. Vol. 35, N 7. P. 971-975.
- Boussu M. F.** Relationships between trout populations and cover on a small stream // J. Wildlife Manag. 1954. Vol. 18, N 2. P. 229-239.
- Brett J. R., Hollands M., Alderdice D. F.** The effect of temperature on the cruising speed of young sockeye and coho salmon // J. Fish. Res. Board Canada. 1958. Vol. 15, N 4. P. 587-605.
- Burgess S. A.** Some effects of stream habitat improvement on the aquatic and riparian community of a small mountain stream // Restorat. Rivers and streams: Theor. and Exper. Boston et al., 1985. P. 223-246.
- Bustard D. R., Narver D. W.** Aspects of the winter ecology of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) // J. Fish. Res. Board Canada. 1975. Vol. 32, N 5. P. 667-680.
- Campbell R. N. B., Scott D.** The determination of minimum discharge for Ot brown trout (*Salmo trutta* L.) using a velocity response // N. Z. J. Mar and Freshwater Res. 1984. Vol. 18, N 1. P. 1-11.
- Carlin B.** Salmon tagging experiments // Atlant. Salmon Assoc. centennial award fund. Ser. of lectures. Montreal, lecture N. 1. 1968. P. 5-7.
- Chapman D. W.** Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration // J. Fish. Res. Board Canada. 1962. Vol. 19, N 6. P. 1047-1080.
- Chapman D. W.** Food and space as regulators of salmonid populations in streams // Amer. Natur. 1966. Vol. 100, N 913. P. 345-357.
- Cresswell R. C., Williams R.** Post-stocking movements and recapture of hatchery-reared trout released into flowing waters-effects of prior acclimation to flow // J. Fish. Biol. 1983. Vol. 23, N 3. P. 265-276.
- Cunjak R. A.** Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45, N 12. P. 2156-2160.
- Cunjak R. A., Green J. M.** Habitat utilization by brook char (*Salvelinus fontinalis*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in Newfoundland streams // Can. J. Zool. 1983. Vol. 61, N 61. P. 1214-1219.
- Cunjak R. A., Green J. M.** Influence of water temperature on behavioural interactions between juvenile brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Can. J. Zool. 1986. Vol. 64, N 6. P. 1288-1291.
- Cunjak R. A., Power G.** Winter habitat utilization by stream resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1986. Vol. 43, N 10. P. 1970-1981.
- Dahle T. F.** Observations of fingerling chinook salmon in the stomachs of yellow perch from the Klamath River, California // Calif. Fish. and Game. 1979. Vol. 65, N 3. P. 168.
- Dill L. M.** Aggressive distance in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Zool. 1978. Vol. 56, N 6. P. 1441-1446.

- Dill L. M., Fraser A. H. G. Risk of predation and the feeding behavior of juvenile coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 1984. Vol. 16, N 1. P. 65-71.
- Dill L. M., Ydenberg R. G., Fraser A. H. G. Food abundance and territory size in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Can. J. Zool.* 1981. Vol. 59, N 9. P. 1801-1809.
- Edmundson E., Everest F. E., Chapman D. W. Permanence of station in juvenile chinook and steelhead trout // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1968. Vol. 25, N 7. P. 1433-1464.
- Egglishaw H. J., Shackley P. E. En experiment on faster growth salmon *Salmo salar* (L.) in a Scottish stream // *J. Fish. Biol.* 1973. Vol. 5, N 2. P. 197-204.
- Egglishaw H. J., Shackley P. E. Survival and growth of salmon *Salmo salar* (L.) planted in a Scottish stream // *J. Fish. Biol.* 1980. Vol. 16, N 5. P. 565-584.
- Elliott J. M. Downstream movement of trout fry (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1966. Vol. 23, N 1. P. 157-159.
- Elliott J. M. Invertebrate drift in a Dartmoor stream // *Arch. f. Hydrobiol.* 1967. Vol. 63, N 2. P. 202-237.
- Elliott J. M. Diel changes in invertebrate drift and the food of trout *Salmo trutta* L. // *J. Fish. Biol.* 1970. Vol. 2, N 2. P. 161-165.
- Elliott J. M. The distances travelled by downstream Moving trout fry, *Salmo trutta*, in a lake District stream // *Freshwater Biol.* 1987. Vol. 17, N 3. P. 491-499.
- Elson P. F. Using hatchery-reared Atlantic salmon to best advantage // *Canad. Fish. Cult.* 1957a. Iss. 21. P. 7-18.
- Elson P. F. The role of hatcheries in assuring maritime stocks of Atlantic salmon // *Canad. Fish. Cult.* 1957b. Iss. 21. P. 24-40.
- Eronen T. K., Shemeikka P. The restoration of the River Vaikkojoki, Finland // *Habitat Modir. and Freshwater Fish. Proc. Symp. Eur. Inland Fish. Adv. Commiss. Aarhus,* 23-25 May, 1984. London et al., 1985. P. 109-115.
- Ewing R. D., Johnson S. L., Pribble H. J., Lichatowich J. A. Temperature and photoperiod effects on gill Na⁺K⁺ATPase activity in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1979. Vol. 36, N 11. P. 1347-1353.
- Fausch K. D., White R. J. Competition between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) for positions in a Michigan stream // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 1981. Vol. 38, N 10. P. 1220-1227.
- Fenderson O. G., Everhart W. N., Muth K. M. Comparative agonistic and feeding behavior of hatchery-reared and wild salmon in aquaria // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1968. Vol. 25, N 1. P. 1-14.
- Folmar L. C., Dickhoff W. W. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids. A reviw of selected literature // *Aquaculture.* 1980. Vol. 21, N 1. P. 1-37.
- Frenette M., Rae G., Tetreaalt B. The creation of artificial salmon pools // *Atlant. Salmon J.* 1975. N 3. P. 17-24.
- Fresh K. L., Schroder S. L. Influence of the abundance, size and wolk reserves of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) on predatory of by freshwater fishes in a small coastal stream // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1978. Vol. 44, N 2. P. 236-243.
- Frost W. E., Brown M. E. The trout. London, 1967. 286 p.
- Gagen C. J., Sharpe W. E. Influence of acid runoff episodes on survival and net sodium balance of book trout (*Salvelinus fontinalis*) confined in a mountain stream // *Ann. Soc. roy. zool. Belg.* 1987. Vol. 117. Suppl. 1. P. 219-230.
- Gard R. Creation of trout habitat by constructing smoll dams // *J. Wildlife Manag.* 1961. Vol. 25, N 4. P. 384-390.
- Gibson R. J. Some factors influencing the distributions of brook trout and goung Atlantic salmon // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1966. Vol. 23, N 12. P. 1977-1980.
- Gibson R. J. Mechanisms regulating species composition, population structure, and production of stream salmonids: a review // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1988. Vol. 35, N 3-4. P. 469-495.
- Glova G. J. Management implications of the distribution and diet of sympatric populations of juvenile coho salmon and coastal cutthroat trout in small streams in British Columbia, Canada // *Pregr. Fish.-Cult.* 1984. Vol. 46, N 4. P. 269-277.
- Glova G. J. Interaction for food and space between experimental populations of juvenile

- coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and coastal cutthroat trout (*Salmo clarki*) in a laboratory stream // *Hydrobiologia*. 1986. Vol. 131, N 2. P. 155-168.
- Godin J., Guy J. Ontogenetic changes in the daily rhythms of swimming activity and of vertical distribution in juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) // *Can. J. Zool.* 1980. Vol. 58, N 5. P. 745-753.
- Grant J. W. A., Noakes D. L. G. Escape behaviour and use of cover by young of the year brook trout *Salvelinus fontinalis* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44, N 8. P. 1390-1396.
- Green D. M. J. A comparison of stamina of brook trout from wild and domestic parents // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1964. Vol. 93, N 1. P. 96-100.
- Gresswell R. C., Harris G. S., Williams R. Factors influencing the movement, recapture and survival of hatchery-reared trout released in to flowing waters and their management implications // *EIFAC Techn. Pap.* 1984. Vol. 42. Suppl. 1. P. 129-142.
- Griffith J. S., Jr. Comparative behaviour and habitat utilization of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and cutthroat trout (*Salmo clarki*) in small streams in Northern Idaho // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1972. Vol. 29, N 3. P. 265-273.
- Hansen L. P., Jonsson B., Doving K. B. Migration of wild and hatchery-reared smolts of Atlantic salmon *Salmo salar* L. through lakes // *J. Fish. Biol.* 1984. Vol. 25, N 4. P. 617-623.
- Hansen L. P., Jonsson B., Morgan R. L. C., Thorpe J. E. Influence of parry maturity on emigration of smolting Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989. Vol. 46, N 3. P. 410-415.
- Hanson D. L., Waters T. F. Recovery of standing crop and production rate of a brook trout population in a flood-damaged stream // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1974. Vol. 103, N 3. P. 431-439.
- Harcup M. F., Williams R., Ellis D. M. Movements of braun trout *Salmo trutta* L. in the river Gwyddon, South Wales // *J. Fish. Biol.* 1984. Vol. 24, N 4. P. 415-426.
- Hargreaves N. B., Le Brasseur R. J. Species selective predation on juvenile pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and shum salmon (*O. keta*) by coho salmon (*O. kisutch*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1985. Vol. 42, N 4. P. 659-668.
- Hartman G. F. Observations on behaviour of juvenile brown trout in a stream aquarium during winter and spring // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1963. Vol. 20, N 3. P. 769-787.
- Hartman G. F. The role of behaviour in the ecology and interaction of underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1965. Vol. 22, N 4. P. 1035-1081.
- Hartman G. F., Andersen B. C., Scrivener J. C. Seaward movement of cohort salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fry in Carnation Creek, an unstable coastal stream in British Columbia // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982. Vol. 39, N 4. P. 588-597.
- Hartman G. F., Brown T. G. Use of small, temperate, floodplain tributaries by juvenile salmonids in a west coast rainforest drainage basin, Carnation Creek, British Columbia // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44, N 2. P. 262-270.
- Hartman G. F., Gill C. A. Distributions of juvenile steelhead and cutthroat trout (*Salmo gairdneri* and *s. clarki clarki*) within streams in Southwestern British Columbia // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1968. Vol. 25, N 1. P. 33-48.
- Hartman W. L., Heard W. R., Drucker B. Migratory behavior of sockeye salmon fry and smolts // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1967. Vol. 24, N 10. P. 2069-2099.
- Havey K. A. Relative recoveries of hatchery-reared landlocked salmon planted at different ages at Schoodic Lake, Maine // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1973. Vol. 102, N 1. P. 121-124.
- Havey K. A. Effect of regulated flows on standing crops of juvenile salmon and other fishes of Barrow stream, Maine // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1974. Vol. 103, N 1. P. 1-9.
- Haya K., Waiwood B. A., Van Eeckhaute L. Discription of energy metabolism and smoltification during exposure of juvenile atlantic salmon (*Salmo salar*) to low pH // *Comp. Biochem. and Physiol.* 1985. Vol. 82, N 2. P. 323-329.
- Hearn W. E., Kynard B. E. Habitat utilization and behavioral interaction of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and rainbow trout (*S. gairdneri*) in tributaries of the white River of Vermont // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43, N 10. P. 1988-1998.
- Heggberget T. G., Heggberget T. M. Behaviour of juvenile Atlantic salmon, *Salmo*

- salar L., in rapid and slow-flowing sections of a small Norwegian stream // *Aquacult. and Fish. manag.* 1986. Vol. 17, N 3. P. 191-194.
- Heggberget T. G., Hesthagen T. Population estimates of young Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout, *Salmo trutta* L., by electrofishing in two small streams in North Norway // *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm.* 1979. N 58. P. 27-33.
- Hesthagen T. Fish kills of atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in an acidified river of South Norway // *Water, Air and Soil Pollut.* 1986. Vol. 30, N 3-4. P. 619-628.
- Hesthagen T., Onsdal J.-O., Bergheim A. Smolt production of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in a small Norwegian river influenced by agricultural activity // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1986. Vol. 33, N 3-4. P. 423-432.
- Hidaka T., Maeda N. Aggression and the function of colour patterns *Oncorhynchus masou* // *Proc. 18th Int. Ethol. Conf., Brisbane, 29 Aug.-6 Sept., 1983. Abstr. S. 1, s. a.* 1983. P. 129.
- Hoar W. S. Diurnal variations in feeding activity of young salmon and trout // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1942. Vol. 6, N 1. P. 90-101.
- Hoar W. S. The behaviour of migrating pink and chum fry // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1956. Vol. 13, N 3. P. 302-325.
- Hoar W. S. Smolt transformation: evolution, behavior and physiology // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1976. Vol. 33, N 10. P. 1233-1252.
- Hopkins C. L., Unwin M. J. River residence of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in the Rakaia River, South Island, New Zealand // *N. Z. J. Mar. and Freshwater Res.* 1987. Vol. 21, N 2. P. 163-174.
- Horack D. L. Survival of hatchery-reared rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in relation to stream tunnel ratings // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1972. Vol. 29, N 7. P. 1005-1009.
- Horton P. A. The bionomics of brown trout in a Dartmoor stream // *J. Anim. Ecol.* 1961. Vol. 30, N 2. P. 311-338.
- Horton P. A., Bailey R. G., Wilsdon S. L. A comparative study of bionomics of the salmonids of three Devon streams // *Arch. f. Hydrobiol.* 1968. Vol. 65, N 2. P. 187-204.
- Houlihan D. F., Laurent P. Effects of exercise training on the performance, growth and protein turnover of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44, N 9. P. 1614-1621.
- House R. A., Boehne P. L. Evaluation of instream enhancement structure for salmonid spawning and rearing in a coastal Oregon stream // *North Amer. J. Fish. Manag.* 1985. Vol. 5, N 2B. P. 283-295.
- Hulbert P. J., Engstrom-Heg R. Upstream dispersal of fall-stocked brown trout in Canajoharie Creek, New York // *N. Y. Fish and Game J.* 1982. Vol. 29, N 2. P. 166-175.
- Huru H. Diurnal variations in the diet of 0 to 3 years old Atlantic salmon *Salmo salar* L. under Semiarctic summer conditions in the Alta River, Northern Norway // *Fauna norv.* 1986. Vol. A7, N 5. P. 33-40.
- Hutchings J. A. Lakeward migrations by juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43, N 4. P. 732-741.
- Hutchings J. A., Morris D. W. The influence of phylogeny, size and behaviour on patterns of covariation in salmonid life histories // *Oikos.* 1985. Vol. 45, N 1. P. 118-124.
- Huusko A., Van Der Meer O. A review of the life history strategies of the brown trout in the Koutajoki river system, Northeastern Finland // *Second Intern. Symp. on the Ecology of Fluvial Fishes. Poland, 1988.* P. 19-20.
- Hynes H. B. N. The ecology of stream insects // *Anim. Rev. Entomol.* 1970. N 15. P. 25-43.
- Jackson P. D. Movement and home range of brown trout, *Salmo trutta* Linnaeus, in the Aberfeldy River, Victoria // *Austral J. Mar. and Freshwater Res.* 1980. Vol. 31, N 6. P. 837-845.
- Jenkins T. M. Night feeding of brown and rainbow trout in an experimental stream channel // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1969. Vol. 26, N 12. P. 3275-3278.
- Jensen A. J., Johnsen B. O. Size-dependent survival of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta* from the cold river Beiarelva, Northern Norway // *Fauna norv.* 1984. Vol. A5, N 5. P. 42-45.
- Jensen K. W., Snekvik E. Low pH levels wipe out salmon and trout populations in southern Norway // *AMBIO.* 1972. Vol. 6. P. 223-225.

- Johnsen B. O., Ugedal O.** Feeding by hatchery-reared and wild brown trout, *Salmo trutta* L., in a Norwegian stream // *Aquacult. and Fish Manag.* 1986. Vol. 17, N 4. P. 281-287.
- Johnson W. E., Groot C.** Observation on the migration of young Sockeye (*Oncorhynchus nerka*) through a large, complex lake system // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1963. Vol. 20, N 4. P. 919-938.
- Jones A. N.** A preliminary study of fish segregation in salmon spawning streams // *J. Fish. Biol.* 1975. Vol. 7, N 1. P. 95-104.
- Jones L. W.** The salmon. London, 1959.
- Jonsson B., Ruud-Hansen J.** Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1985. Vol. 42, N 3. P. 593-595.
- Jutila E., Pruuki V.** The enhancement of the Salmon stocks in the Simojoki and Tornionjoki rivers by stoking parr in the rapids // *Aqua Fennica.* 1988. Vol. 18, N 1. P. 93-99.
- Kalleberg H.** Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L.) // *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm.* 1958. N 39. P. 55-98.
- Karlström O.** Habitat selection and population densities of salmon and trout parr in Swedish rivers // *Information från Sötvattens-Laboratoriet. Drottningholm.* 1977. N 6. P. 72.
- Keenleyside M. H. A.** Skin-diving observations of Atlantic salmon and brook trout in the Miramichi River, New Brunswick // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1962. Vol. 19, N 4. P. 625-634.
- Keenleyside M. H. A., Yamamoto F. T.** Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Behaviour.* 1962. Vol. 19, N 1. P. 139-169.
- Kelso B. W., Northcote T. G.** Current response of young rainbow trout from in let and outlet spawning stocks of a British Columbia Lake // *Verh. Int. Ver. thear. und angew. Limnol.* Bd 21: Congr., Kyoto, 25 Aug., 1980. Pt 2. Stuttgart, 1981. S. 1214-1221.
- Kennedy G. J. A., Strange C. D.** Population changes of the two years of Salmon (*Salmo salar* L.) stocking in upland trout (*Salmo trutta* L.) streams // *J. Fish. Biol.* 1980. Vol. 17. P. 577-586.
- Kennedy G. J. A., Strange C. D.** The distribution of salmonids in upland streams in relation to daphn and gradient // *J. Fish. Biol.* 1982. Vol. 20, N 5. P. 579-591.
- Klassen H. D., Northcote T. G.** Stream bed configuration and stability following gabion weir watershed subject to debris torrent // *Can. J. Forest Res.* 1986. Vol. 16, N 2. P. 197-203.
- Kowalewski M.** Kiedy zarybiać potoki pstragiem? // *Gorp. rybna.* 1980. Vol. 32, N 9-10. P. 8-11.
- Lacroix G. L., Townsend D. R.** Responses of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) to episodic increases in acidity of Nova Scotia rivers // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44, N 8. P. 1475-1484.
- Legault M., Lalancette L. M.** Observations sur le comportemento d'a Levins de saumon (*Salmo salar* L.) apres leur deversement en riviere // *Bull. fr. peche et piscicult.* 1987. Vol. 60, N 304. P. 32-40.
- Leon K. A.** Effect of exercise on feed consumption, growth, food con version and stamina of brook trout // *Progr. Fish. Cult.* 1985. Vol. 48, N 1. P. 43-46.
- Lillehammer A.** Notes on the feeding relationships of trout (*Salmo trutta* L.) and salmon (*Salmo salar* L.) in the River Suldalslagen, West Norway // *Norw. J. Zool.* 1973. Vol. 21, N 1. P. 25-28.
- Lindroth A.** Mergansers as salmon and trout predators in the river Indalsalven // *Rept. Inst. Freshwater Res., Drottningholm.* 1955. Vol. 36. P. 126-132.
- Lindroth A.** Distribution, territorial behaviour and movements of sea trout fry in the River Indalsälven // *Rep. Inst. Fresh. Res. Drottningholm.* 1956. Vol. 36. P. 104-119.
- Lowry G. R.** Movement of cutthroat trout *Salmo clarki* (Richardson) in three Oregon coastal streams // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1965. Vol. 94, N 3. P. 334-338.
- Luck S.** Rocky chutes and the fish stock of streams // *Prirodoved. pr. Ustavu ČSAV Brhe.* 1979. Vol. 13, N 12. P. 34.
- Mac Grimmon H. R., Gots B. L.** World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1979. Vol. 36, N 4. P. 422-457.

- Marthaler R., Gebhardt H., Linnenbach M.** Gemässerversauerung. Gefahr für den Lebensraum der Bachforelle // *Biol. unserer Zeit*. 1989. Bd 19, N 1. S. 22-24.
- Mason J. C., Chapman D. W.** Significance of early emergence environmental rearing capacity, and behavioral ecology of juvenile coho salmon in stream channels // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1965. Vol. 22, N 1. P. 173-190.
- Massabuan J. C.** Pluies acides et physiologie des animaux aquatiques // *Bull. Soc. ecophysiol.* 1985. Vol. 10, N 2. P. 59-74.
- Mathews S. B., Buckley R.** Marine mortality of Puget Sound coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1976. Vol. 33, N 8. P. 1677-1684.
- Matsukawa H., Ishida T., Tanaka T.** Studies on the planting of hatchery-cultured Masu salmon fry into streams. 2. An observation on dispersal and resseduary of juveniles in the Sannosukezawa-kawa, a branch of the Mena river // *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*. 1971. N 25. P. 19-27.
- McCart P.** Behaviour and ecology of sockeye salmon fry in the Babine river // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1966. Vol. 24, N 2. P. 375-428.
- McCleave J. G.** Rhythmic aspects of estuarine migration of hatchery-cultured Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1978. Vol. 12, N 6. P. 559-570.
- McCormack J. C.** The food of young trout (*Salmo trutta* L.) in two different becks // *J. Anim. Ecol.* 1962. Vol. 31, N 2. P. 305-316.
- McGrimmon H. R.** Stream studies on planted Atlantic Salmon // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1954. Vol. 11, N 4. P. 362-403.
- McDonald J.** The behaviour of Pacific salmon fry during their down stream migration to freshwater and saltwater nursery areas // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1960. Vol. 17, N 5. P. 655-676.
- McNicol R. S., Noakes D. L. G.** Territories and territorial defense in juvenile brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Pisces: Salmonidae) // *Can. J. Zool.* 1981. Vol. 59, N 1. P. 22-28.
- Miller R. B.** Survival of hatchery-reared cutthroat trout in a Alberta stream // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1951. 1952. Vol. 81. P. 35-42.
- Miller R. B.** Comparative survival of wild and hatchery-reared cutthroat trout in a stream // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1953. 1954. Vol. 83. P. 120-130.
- Miller R. B.** Permanence and size of home territory in streamdwelling cutthroat trout // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1957. Vol. 14, N 5. P. 687-691.
- Mills D. H.** The ecology of the young stages of the Atlantic salmo in the river Bran, Ross-shire // *Freshwater and salmon Fish. Res.* 1964. N 32. 58 p.
- Mills D.** Salmon and trout: a resource, its ecology, conservation and management. Edinburgh, 1971. 351 p.
- Modde T., Drewes H. G., Rumble M. A.** Effects of watershed alteration on the brook trout population of a small Black Hills stream // *Great Basin Natur.* 1986. Vol. 46, N 1. P. 39-45.
- Montanes C., Lobon-Cervia J.** Feeding ecology of a population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a aquifer-fed stream of Old Castile, Spain // *Ecol. pol.* 1986. Vol. 34, N 2. P. 203-213.
- Moore A., Scott A.** Observations of resently emerged sea trout, *Salmo trutta* L., fry in a chalk stream using a low-light underwater camera // *J. Fish. Biol.* 1988. Vol. 33, N 6. P. 959-960.
- Mortensen E.** Fish production in small Danish stream // *Folia limnol. scand.* 1977. Vol. 17. P. 21-26.
- Mundie J. H.** Ecological implications of the diet of juvenile coho in streams // *Studies. Fish. Res. Board Canada*. 1970. N 1319-1355, pt 2. P. 97-114.
- Mundie J. H.** Optimization of the Salmonid nursery stream // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1974. Vol. 31. P. 1827-1837.
- Mundie J. H.** Intensive use of streams // *Salmon ranching*. London: Acad. press, 1980. P. 371-381.
- Mundie J. H., Mounce D. E.** Application of stream ecology to raising salmon smolts in high density // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 1978. Vol. 20, N 3. P. 2013-2018.
- Müller K.** Investigations on the organic drift in north Swedish streams // *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*. 1954. N 35. P. 133-148.

- Nahhas R., Jones N. V., Goldspink G.** Some aspects of sustained training of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // *J. Fish. Biol.* 1982. Vol. 20, N 3. P. 351-358.
- Needham P. R., Jones A. C.** Flow, temperature, Solar radiation, and ice in relation to activities of fishes in Sagehen Creek, California // *Ecology.* 1959. Vol. 40, N 3. P. 465-474.
- Newman M. A.** Social behaviour and interspecific competition in two trout species // *Physiol. Zool.* 1956. Vol. 29, N 1. P. 64-81.
- Nickelson T. E., Solazzi M. F., Johnson S. L.** Use of hatchery Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) Presmolts to rebuild wild, populations in Oregon coastrel streams // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43, N 12. P. 2443-2449.
- Nielsen G.** Dispersion of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to stream cover a water depth // *Pol. arch. hydrobiol.* 1986. Vol. 33, N 3-4. P. 475-488.
- Nilsson N. A.** On the feeding habits of trout in a stream of Northern Sweden // *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm.* 1957. N 38. P. 154-166.
- North E.** Aggressive behaviour of juvenile brown trout *Salmo trutta* L.: an analysis of the wigwag display // *J. Fish. Biol.* 1979. Vol. 15, N 5. P. 571-577.
- Northcote T. G.** Migratory behaviour of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri*, in outlet and inlet streams of loon Lake, British Columbia // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1962. Vol. 19, N 2. P. 201-270.
- Northcote T. G.** Juvenile current response, growth and maturity of above and below waterfall stocks of rainbow trout, *Salmo gairdneri* // *J. Fish. Biol.* 1981. Vol. 18, N 6. P. 741-751.
- Northcote T. G.** Mechanisms of fish migration in rivers // *Mech. Migrat. Fishes. Proc. NATO Adv. Res. Inst. Acquafredda di Maratea, Dec. 13-17, 1982.* New York; London, 1982. P. 317-355.
- Ottaway E. M., Clarke A.** A preliminary investigation into the vulnerability of young trout (*Salmo trutta* L.) and Atlantic salmon (*S. salar* L.) to downstream displacement by high water velocities // *J. Fish. Biol.* 1981. Vol. 19, N 2. P. 135-145.
- Ottaway E. M., Forrest D. K.** The influence of water velocity on the downstream movement of alevins and fry of brown trout, *Salmo trutta* // *J. Fish. Biol.* 1983. Vol. 23, N 2. P. 221-227.
- Peillon A.** Fleuves du Sud-Ouest. Le retour des grands migrateurs // *Courr. Nature.* 1989. N 118. P. 24-29.
- Pepper V. A., Oliver N. P., Blundon R.** Juvenile anadromous atlantic salmon of three lakes of Newfoundland // *Int. gesamt. Hydrobiol.* 1985. Vol. 70, N 5. P. 733-753.
- Piggins D. J., Mills G. P. R.** Comparative aspects of the biology of naturally produced and hatchery-reared Atlantic salmon smolts (*Salmo salar* L.) // *Aquaculture.* 1985. Vol. 45, N 1-4. P. 321-333.
- Pinhorn A. T., Andrews C. W.** Effects of photoperiods on reactions of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) to light stimuli // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1963. Vol. 20, N 5. P. 1245-1266.
- Pinhorn A. T., Andrews C. W.** Effect on photoperiod on the behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in vertical and horizontal light gradients // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1965. Vol. 22, N 2. P. 369-383.
- Prouzet P.** Observation d'une femelle de tacon de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) parvenue a maturie sexuelle en riviere // *Bull. franc. piscicult.* 1981. Vol. 54, N 282. P. 16-19.
- Puckett K. J., Dill L. M.** The energetics of feeding territoriality in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Behaviour.* 1985. Vol. 92, N 1-2. P. 97-111.
- Raleigh K. F.** Genetic control in the kakeward migrations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) fry // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1967. Vol. 24, N 12. P. 2613-2622.
- Raleigh R. F.** Innate control of migrations of salmon and trout fry from natal gravel to rearing areas // *Ecology.* 1971. Vol. 52, N 2. P. 291-297.
- Rasmussen G.** Liberation of trout (*Salmo trutta* L.) in Danish streams // *EIFAC Techn. Pap.* 1984. Vol. 42. Suppl. 1. P. 164-177.
- Reimers N.** Some aspects of the relation between stream foods and trout survival // *Calif. Fish. Game.* 1957. Vol. 43, N 1. P. 43-69.
- Reimers P. E.** Social behaviour among juvenile fall chinook salmon // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1968. Vol. 25, N 9. P. 2005-2008.

- Reitan O., Hvidsten N. A., Flansen L. P. Bird predation on hatchery reared Atlantic salmon smolts, *Salmo salar* L., released in the River Eira, Norway // *Fauna norv.* 1987. Ser. A8, N 5. P. 35-38.
- Riddell B. E., Leggett W. C. Evidence of an adaptive basis for geographic variation in body morphology and time of downstream migration of juvenile atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1981. Vol. 38, N 3. P. 308-320.
- Rimmer D. M., Saunders R. L., Paim U. Effects of temperature and season on the position holding performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Zool.* 1985. Vol. 63, N 1. P. 92-96.
- Rodgers L. D., Ewing R. D., Hall I. D. Physiological changes during seaward migration of wild juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44, N 2. P. 452-457.
- Rose G. A. Growth decline in subyearling brook trout (*Salvelinus fontinalis*) after emergence of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43, N 1. P. 187-193.
- Ross A. D., McCrimmon H. R. Production and movement of juvenile rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in a headwater of Bothwell's Creek, Georgian Bay, Canada // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1974. Vol. 31, N 1. P. 117-121.
- Saunders L. W., Smith M. W. Physical alteration of stream habitat to improve brook trout production // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1962. Vol. 91, N 2. P. 185-188.
- Saunders L. W., Smith M. W. Changes in a stream population of trout associated with increased silt // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1965. Vol. 22, N 2. P. 395-404.
- Saunders R. L., Gee L. H. Movements of young Atlantic salmon in a small stream // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1964. Vol. 21, N 1. P. 27-36.
- Shetter D. S., Clark O. H., Hazzad A. S. The effects of deflectors in a section of a Michigan trout stream // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1946. Vol. 76. P. 248-278.
- (Ильцов) Shustov Yu. A. Habitat conditions and behavior of young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the rivers of Karelia and Kola Peninsula // Abstract Second Intern. symp. on the ecology of fluvial fishes, Lodz, Poland. Lodz, 1988. 36 p.
- (Ильцов) Shustov Yu. A. A review of studies of habitat conditions and behaviour of young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the rivers of Karelia and the Kola Peninsula // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1990. Vol. 37, N 1-2. P. 29-42.
- (Ильцов, Илпов) Shystov Yu. A., Shchurov I. L. Quantitative estimation of stamina of wild and hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Aquaculture.* 1988. Vol. 71, N 1. P. 81-87.
- (Ильцов, Илпов) Shustov Yu. A., Shchurov I. L. Seasonal changes in the stamina of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) under river conditions // *Finnish Fish. Res.* 1990. Vol. 11. P. 1-5.
- Skinner W. D. Size selection of food by cutthroat trout, *Salmo clarki*, in an Idaho stream // *Great Basin Natur.* 1985. Vol. 45, N 2. P. 327-331.
- Slaney P. A., Northcote T. G. Effects of prey abundance on density and territorial behaviour of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in laboratory stream channels // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1974. Vol. 31, N 7. P. 1201-1209.
- Smith L. S. Decreased swimming performance as a necessary component of the smolt migration in salmon in the Columbia River // *Aquaculture.* 1982. Vol. 28, N 1-2. P. 153-161.
- Soivio A., Virtanen E. Physiological effects of stocking stress of salmon // *EIFAC Techn. Pap.* 1984. Vol. 42. Suppl. 1. P. 217-226.
- Solomon D. I. Some observation on salmon smolt migration in a chalk stream // *J. Fish. Biol.* 1978. Vol. 12, N 6. P. 571-574.
- Solomon D. I., Templeton R. G. Movements of brown trout *Salmo trutta* L. in a chalk stream // *J. Fish. Biol.* 1976. Vol. 9, N 5. P. 411-423.
- Sosiak A. I., Randall R. C., McKenzie I. A. Feeding by hatchery-reared and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr in streams // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1979. Vol. 36, N 11. P. 1408-1412.
- Stein R. A., Hall J. D., Reimers P. E. Social interaction between juvenile coho (*Oncorhynchus kisutch*) and fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in sixes River, Oregon // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1972. Vol. 29, N 1. P. 1737-1748.

- Stradmeyer L., Thorpe J. E. Feeding behavior of wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr in mid to late summer in a Scottish river // *Aquacult. Fish. Manag.* 1987. Vol. 18. P. 33-49.
- Swales S., Caron F., Irvine I. R., Levings C. D. Overwintering habitats of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and other juvenile salmonids in the Keogh river System, British Columbia // *Can. J. Zool.* 1983. Vol. 66, N 1. P. 254-261.
- Swales S., Lauries R. B., Leving C. D. Winter habitat preferences of juvenile salmonids in two interior rivers in British Columbia // *Can. J. Zool.* 1986. Vol. 64, N 7. P. 1506-1514.
- Symons Ph. E. K. Increase in aggression and in strength of the social hierarchy among juvenile Atlantic salmon deprived of food // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1968. Vol. 25, N 11. P. 2387-2401.
- Symons Ph. E. K. Greater dispersal of wild compared with hatchery-reared juvenile Atlantic salmon released in streams // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1969. Vol. 26, N 7. P. 1867-1876.
- Symons Ph. E. K. Behaviour and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and three competitors at two stream velocities // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1976. N 2. P. 2766-2773.
- Talbot C., Eddy F. B., Johnston J. Osmoregulation in salmon and sea trout alevins // *J. Exp. Biol.* 1982. Vol. 101. P. 61-70.
- Tanaka T. A. O. Studies on the planting of hatchery-cultured Masu salmon fry streams. I. Observations on dispersal and residuary of juvenile in the Mena River and its tributaries // *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery.* 1971. N 25. P. 1-17.
- Taylor E. B. Adaptive variation on rheotactic and agonistic behavior in newly emerged fry of chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, from ocean and stream-type population // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1988. Vol. 45, N 2. P. 237-243.
- Taylor E. B., Larkin P. A. Current response and agonistic behavior in newly emerged fry of chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* from ocean and stream-type populations // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43, N 3. P. 565-573.
- Thomas J. D. The food and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) and its feeding relationships with the salmon parr (*Salmo salar* L.) and the eel (*Anguilla anguilla* L.) in the river Teify, West Walls // *J. Anim. Ecol.* 1962. Vol. 31. P. 175-205.
- Thorpe J. E. Salmon migration // *Ski. Prog., Oxf.* 1983. Vol. 72. P. 345-370.
- Thorpe J. E., Morgan R. L. C. Periodicity in Atlantic salmon *Salmo salar* L. smolt migration // *J. Fish. Biol.* 1978. Vol. 12, N 6. P. 541-548.
- Thorpe J. E., Morgan R. L. C., Pretswell D., Higgins P. I. Movement rhythms in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *J. Fish. Biol.* 1983. Vol. 33, N 6. P. 931-940.
- Thorpe J. E., Wankowski J. W. J. Feed presentation and food particle size for juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. // *Finfish Nutr. and Fishfeed Technol. Proc. World Symp., Hamburg.* 1978. Vol. 1. Berlin, 1979. P. 501-513.
- Thrush M. A., Bromage N. R. Photoperiodic effects on smoltification in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *J. Interdiscip. Cycle. Res.* 1988. Vol. 19, N 3. P. 213.
- Trembley G. L. Results from plantings of tagged trout in spring creek, Pennsylvania // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1943. Vol. 73. P. 158-172.
- Tschaplinski P. J., Hartman G. F. Winter distribution of juvenile salmon (*Oncorhynchus kisutch*) before and after logging in Carnation creek, British Columbia, and some implications for overwinter survival // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1983. Vol. 40, N 4. P. 452-461.
- Tytler P., Thorpe J. E., Shearer W. M. Vetrasonic tracking of the movements of Atlantic salmon smolts (*Salmo salar* L.) in the estuaries of two Scottish rivers // *J. Fish. Biol.* 1978. Vol. 12, N 6. P. 575-586.
- Vuorinen L., Berg O. K. Genetic divergence of anadromous and nonanadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the River Namsen, Norway // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989. Vol. 46, N 3. P. 406-409.
- Vuorinen M., Vuorinen P. J. Effects of bleached kraft mill affluent (BKME) on embryos and sack fry of brown trout (*Salmo trutta* L.) // *Raporttisar. Ioensuun yliopisto. Mat-luonnontieteellis. tiedekunnan.* 1986. N 8. P. 57-58.
- Wankowski J. W. J. Morphological limitations, prey size selectivity, and growth responses

- of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* // *J. Fish. Biol.* 1979. Vol. 14, N 1. P. 89-100.
- Wankowski J. W. J. Behavioural aspects of predation by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on particulate, drifting prey // *Anim. Behav.* 1981. Vol. 29, N 2. P. 557-571.
- Watt W. D. The case for liming some Nova Scotia Salmon rivers // *Water, Air and Soil Pollut.* 1986. Vol. 31, N 3-4. P. 775-789.
- Watt W. D. A summary of the impact of acid rain on Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Canada // *Water, Air and Soil Pollut.* 1987. Vol. 35, N 1-2. P. 27-35.
- Webb P. W. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates // *Amer. Zool.* 1984a. Vol. 24, N 1. P. 107-120.
- Webb P. W. Form and function in fish swimming // *Sci. Amer.* 1984b. Vol. 251, N 1. P. 58-68.
- Wedemeyer G. A., Saunders R. L., Clarke C. W. Environmental factors affecting smoltification and early survival of anadromous salmonids // *Mar. Fish. Rev.* 1980. Vol. 42, N 6. P. 1-14.
- Wesche T. A. Evaluation of trout cover in smaller streams // *Proc. 54th Annu. Conf. West. Assoc. State Game and Fish Comm. Albuquerque. New Mex. S. I., 1974.* P. 286-295.
- Yazdani G. M. Adaptive role of pectoral fin in fishes of hill-streams // *Bull. Zool. Surv. India.* 1984. Vol. 5, N 2-3. P. 145-151.
- Young R. Salmon farming. An industrial research approach // *Proc. Roy. Soc. Edinburgh,* 1976. Vol. 75, pt 4. P. 199-205.
- Youngson A. F., Buck R. J. G., Simpson T. H., Hay D. W. The autumn and spring emigrations of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. from the Girnock Burn, Aberdeenshire, Scotland: environmental release of migration // *J. Fish. Biol.* 1983. Vol. 23, N 6. P. 625-639.