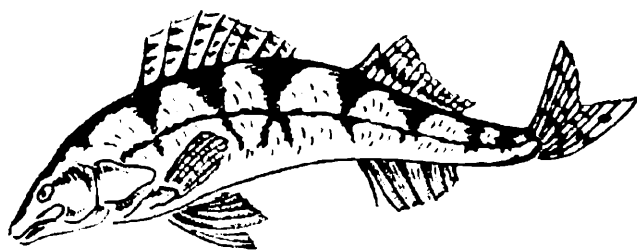




Институт биологии внутренних вод им. Д. Папанина  
РАН

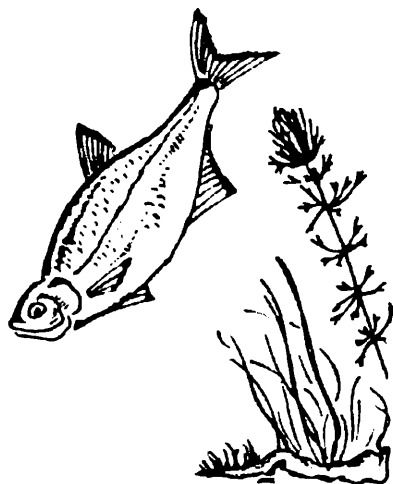


Институт проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова РАН



# ПОВЕДЕНИЕ РЫБ

Материалы докладов  
Международной конференции.  
Борок, Россия, 2005 г.



Москва  
Издательство «АКВАРОС»  
2005

УДК 597-151

ББК 38.761.2

П 77

**Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции. 1-4 ноября 2005 г., Борок, Россия. – М: АКВАРОС, 2005. – 597 с.**

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

Табл. 50. Ил. 113.

**Fish behaviour. Proceedings of the International Conference. 1-4 November, 2005, Borok, Russia. – М: AQUAROS, 2005. – 597 p. – ISBN 5-901652-08-8.**

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

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН  
от 19 сентября 2005 г.

*Издание осуществлено при финансовой поддержке  
Российского фонда фундаментальных исследований  
по проекту № 05-04-58095 г*



ISBN 5-901652-08-8

© Издательство «АКВАРОС», 2005

© Институт биологии внутренних вод РАН, 2005

© Институт проблем экологии и эволюции РАН, 2005

## **ПРЕДИСЛОВИЕ**

Поведение рыб, функционирование сенсорных систем и их участие в обеспечении разнообразных поведенческих актов относятся к важным направлениям современной ихтиологии. Результаты этих исследований служат основой для построения фундаментальных теоретических положений и решения многих прикладных задач, связанных с промыслом, культивированием, охраной и восстановлением запасов рыб.

Исследования поведения и рецепции рыб в России, а также в странах ближнего и дальнего зарубежья имеют свою многолетнюю историю. После 2-го Всероссийского совещания «Поведение рыб» (Борок, 1996), на котором были широко представлены основные направления работ, в России состоялось большое количество съездов, конференций, совещаний и симпозиумов, на которых российские ученые имели возможность представить результаты своих исследований в области поведения и рецепции рыб. Это Первый конгресс ихтиологов России (Астрахань, 1997), VII и VIII Съезды Гидробиологического общества РАН (Казань, 1996 и Калининград, 2001), а также Всероссийский симпозиум «Возрастная и экологическая физиология рыб» (Борок, 1998) и IX Всероссийская конференция по экологической физиологии и биохимии рыб (Ярославль, 2000).

Доклады поведенческого плана прозвучали и на таких научных форумах, как Международная конференция «Осетровые на рубеже XXI века» (Астрахань, 2000), Международная конференция «Атлантический лосось. Биология, охрана и воспроизводство» (Петрозаводск, 2000), Всероссийская конференция «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане» (Москва, 2001). Вопросы поведения рыб обсуждались и на таких встречах, как Международная конференция «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем» (Мурманск, 2001), Всероссийская конференция «Актуальные проблемы водохранилищ» (Борок, 2002), Международная конференция «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Петрозаводск, 2004), Международная научная конференция «Проблемы естественного и искусственного воспроизводства рыб в морских и пресноводных водоемах» (Ростов-на-Дону, 2004), ряд конференций рыбопромышленного и физиологического профиля.

Сложные процессы, происходящие в отечественной науке в последние годы, отразились и на исследованиях поведения и рецепции рыб в России. За 9-летний период с 1996 г, когда прошла последняя «очная» встреча специалистов по поведению, многое изменилось. Именно поэтому, и

прежде всего по инициативе ученых из Института проблем экологии и эволюции РАН и Института биологии внутренних вод РАН, в ноябре 2005 г. в п. Борок на базе ИБВВ РАН проводится Международная конференция «Поведение рыб», на участие в которой подано более 110 заявок из академических институтов, высших учебных заведений и рыбохозяйственных организаций России, Украины, Австрии, Сербии и Черногории, Финляндии, Вьетнама и Ирана. Учитывая научное значение представленных материалов, а также получение гранта Российского Фонда Фундаментальных Исследований и финансовую поддержку со стороны Президиума РАН, Оргкомитет счел возможным издание не кратких тезисов докладов, а сборника материалов конференции.

Об уровне конференции, а также ее географии можно судить по участию широкого круга ученых и специалистов как из различных регионов России – от Дальнего Востока и Сибири до Северо-Запада Европейской части, так и из стран ближнего и дальнего зарубежья (более 40 институтов и организаций, более 100 участников). Отрадно, что среди участников конференции присутствуют и молодые исследователи.

Следует отметить, что ряд исследований поведения и рецепции рыб получил финансовую поддержку со стороны центральных органов и различных научных фондов – как отечественных (РФФИ, программа поддержки ведущих научных школ, ОБН РАН по программе «Интегративные механизмы регуляции функций в организме», ДВО РАН, «Университеты России», проект Минобрнауки РФ «Создание технологий прогнозирования воздействия на биосферу чужеродных видов и генетически измененных организмов», Министерство науки Московской области), так и иностранных (Академия наук Австрии).

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



УДК 502.7

## **К ВОПРОСУ О ЗАЩИТЕ РЫБ НА ТАШЛЫКСКОЙ ГАЭС**

**С.И. Алымов<sup>1</sup>, В.С. Иванов<sup>2</sup>, Л.П. Фильчагов<sup>2</sup>, В.А. Бердинских<sup>2</sup>,  
С.В. Казаков<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> *Национальный аграрный университет, Киев, Украина*

<sup>2</sup> *Институт Укррыбпроект, Киев, Украина, rybpro@i.kiev.ua*

<sup>3</sup> *Украинский научно-исследовательский институт гидротехники и мелиорации, Киев, Украина*

На Украине действует и строится значительное количество энергетических объектов. Это Ровенская, Хмельницкая, Запорожская и Южно-Украинская АЭС, а также различные ТЭС и ГАЭС, которые наряду с другими водопользователями осуществляют широкомасштабное использование водных ресурсов поверхностных источников. При этом они меняют их гидравлический, термальный, гидрохимический и другие режимы, тем самым нарушая природные экологические связи обитателей водоемов и прибрежного животного населения.

Последствия тех процессов, которые происходят в естественных водоемах в результате интенсивного антропогенного воздействия, можно проследить на примере эксплуатации вод р. Южный Буг – единственной реки, целиком протекающей в границах государства (см. рисунок).

Это четвертая по водности река Украины длиной 857 км и площадью водосбора 68 тыс. км<sup>2</sup>, впадающая в Днепро-Бугский лиман Черного моря. В начале XX века здесь обитало 106 видов рыб (Фильчагов, 1990).

В верхнем течении Южный Буг несет свои воды по заболоченной долине, ширина которой достигает 1200 м, а ниже впадения р. Аква протекает по более узкой долине (до 600 м) в пределах Украинского геологического щита. На участке от п. Первомайский до с. Александровка русло реки становится более узким, порожистым. Крутые скалистые берега порой достигают высоты 90 м (Сабодаш и др., 1993; Романенко, 2004).

Выше г. Вознесенска русло реки во многих местах порожисто. Особенно большие пороги встречаются на участке от с. Мигея до с. Богдановка, где на расстоянии около 30 км насчитывается пять крупных порогов общей площадью до 3,5 км<sup>2</sup> (Сабодаш и др., 1993). Ниже с. Александровка река протекает по широкой долине, где ее русло расширяется.

Особенности строения русла определяют и различия гидрологических условий по длине реки, где на порожистых узких участках, выстланных твердым субстратом, отмечаются высокие скорости потока воды, достигающие более 2,0 м/с, а на участках с широким руслом – низкие скорости.



Киппер, 1960). Рыболод обеспечивал условия для естественного воспроизводства рыб различных экологических групп, а наличие благоприятных нерестовых угодий в верхнем бьефе способствовало поддержанию их численности и видового состава. Уже к середине XX века количество видов рыб в реке несколько сократилось (до 73–76 видов). Наиболее ценные из них – белуга черноморская, осетр черноморско-азовский, севрюга черноморская, стерлядь, угорь, сельдь, пузанок, вырезуб, шемая дунайская, усач днепропетровский, рыбец и другие. Уловы этих рыб были весьма высоки. Например, в 1926 г. вылавливали 1966 ц вырезуба, однако в 1928 г. его уловы упали до 380 ц, в 1931 – до 140, а в 1946 г. – до 100 ц. Теперь эта рыба встречается в уловах лишь случайно и занесена в «Красную книгу Украины» (Сабодаш и др., 1993). Такая картина характерна и для других ценных промысловых рыб, особенно проходных.

Падение уровня уловов и изменение видового разнообразия определяются в первую очередь искусственным регулированием стока реки. Южный Буг – одна из наиболее зарегулированных рек Украины. В ее бассейне построено 197 водохранилищ и 6,9 тыс. прудов, суммарный объем которых достигает 1,5 км<sup>3</sup>. При этом только за период 1972–1982 гг. за счет безвозвратных потерь сток реки сократился на 13% (Романенко, 2004). В настоящее время наиболее крупный водопользователь на Южном Буге – Южноукраинский энергетический комплекс (ЮУЭК), в состав которого входят Южноукраинская АЭС, Александровская ГЭС и Ташлыкская ГАЭС. Объекты ЮУЭК оказывают негативное влияние на гидрологический, термальный, гидрохимический и гидробиологический режимы не только самого водотока, на котором они расположены – воздействие их проявляется и на участках, лежащих ниже плотины Александровской ГЭС, в том числе в Днепровско-Бугском лимане (Сабодаш и др., 1993).

За последние годы здесь резко изменился качественный и количественный состав фито- и зоопланктона, донных беспозвоночных и других объектов кормовой базы рыб (Романенко, 2004). Вылов рыбы в 1951–1955 г. (до сооружения в этом регионе плотины Каховской ГЭС) составлял: по проходным рыбам (осетр, белуга, севрюга, сельдь, пузанок) – 160 т (3,3% годовой величины), по полупроходным (шемая, лещ, рыбец, сазан, судак) – 1815 т (37%), по жилым рыбам (карась, бычки, плотва, тюлька) – 1498 т (59,7%). Однако уже к 1990 г. показатели вылова отдельных видов на участках реки Южного Буга и водоемах, расположенных в его системе, заметно снизились (см. таблицу).

Сократились и показатели естественной рыбопродуктивности этих водоемов. В 1951–1955 гг. на речном участке они составляли 26 кг/га (без учета тюльки), а в 1981–1983 – 10 кг/га, а в настоящее время – менее

5 кг/га. Это обусловлено тем, что при регулировании стока и сокращении объема попусков с Александровского водохранилища в нижние участки реки и Бугский лиман из-за интенсивного расхода воды (только ЮУЭК в 1998 г. на свои нужды использовал более 1.1 км<sup>3</sup> воды) начался процесс осолонения вод реки и лимана. При попусках воды через русло в объеме 3.8 км<sup>3</sup> в год соленость в низовьях реки и лиманах составляла 2.05‰, при 3.2 км<sup>3</sup> – 2.6‰, при 2 км<sup>3</sup> – 4.2‰, а при попуске 1 км<sup>3</sup> она достигла уже 6‰. Резкое сокращение объемов попусков через Александровский гидроузел будет отмечаться и в ближайшие годы, а это вызовет увеличение солености воды и смену организмов в сообществах сложившихся биоценозов. Вследствие сокращения и деградации нерестовых угодий изменятся условия воспроизводства рыб и произойдет изменение видового разнообразия промысловых рыб. Результаты этих процессов прослеживаются уже в настоящее время (Романенко, 2004).

**Вылов рыбы (ц) в р. Южный Буг и смежных водоемах в 1990 г.**

Виды рыб	Водоемы					Все водоемы
	I	II	III	IV	V	
Пузанок	91.0	101.0	–	–	–	192.0
Тюлька	43470.0	–	–	–	–	43470.0
Плотва	1324.0	266.0	–	0.2	169.7	1759.9
Красноперка	–	–	9.3	–	–	9.3
Подуст	–	–	3.0	–	–	3.0
Густера	82.0	89.0	–	–	–	171.0
Лещ	2311.0	130.0	0.1	3.5	186.0	2630.6
Рыбец	661.0	1.0	–	–	–	662.0
Жерех	2.7	440.0	4.8	–	0.1	447.6
Усач	–	–	2.8	–	–	2.8
Карп	5.0	–	0.1	0.3	10.0	10.0
Карась	381.0	262.0	–	–	181.0	832.2
Толстолобик	8.0	50.0	5.5	0.2	–	63.4
Сом	–	–	0.1	–	–	0.1
Щука	0.2	49.0	1.9	–	–	51.1
Судак	328.0	1.0	–	–	113.0	442.0
<b>Всего</b>	<b>48663.9</b>	<b>1389.2</b>	<b>38.7</b>	<b>4.2</b>	<b>669.8</b>	<b>50765.6</b>

*Примечание.* I – Днепровско-Бугский лиман; II – Южный Буг ниже плотины Александровской ГЭС; III – Южный Буг выше плотины ГЭС; IV – Березанский лиман; V – Софиевское водохранилище.

Ввод дополнительных энергообъектов на ЮУЭК (за счет увеличения количества атомных реакторов и строительства Ташлыкской ГАЭС) позволит довести суммарную выработку электроэнергии на Украине более чем до 6 млрд. кВт · ч. Одновременно это повлечет за собой рост масштабов отбора воды как из самой реки, так и из Александровского водохранилища, особенно для накопления ее в Ташлыкской балке – источнике воды для Ташлыкской ГАЭС.

Необходимо отметить, что при строительстве и эксплуатации ЮУЭК будет нанесен прямой ущерб рыбному населению. По расчетам рыбохозяйственных организаций, ущерб рыбному хозяйству р. Южный Буг, Днепро-Бугского лимана и северо-западной части Черного моря при реализации этого проекта составит более 21 тыс. ц в год.

Это диктует необходимость выделения компенсационных средств как на поддержание целостности биосистем водоемов, так и на возмещение потерь рыбному хозяйству. Однако проектная организация и заказчик-строители до сих пор не пришли к единому мнению по поводу реализации необходимых компенсационных механизмов.

#### **Список литературы**

- Бирзник О.А., Киппер З.М.* Рыбопропускные сооружения. М.: ВНИРО, 1960. 54 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.* Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 1999. 256 с.
- Романенко В.Д.* Основы гидроэкологии. Киев: Генеза, 2004. 663 с.
- Сабодаш В.М., Кулаков В.В., Смирнов А.И., Мовчан Ю.В., Рабцевич Ю.Е.* Іхтіофауна водойм гранітно-степового побужжя, її збереження і відтворення. Киев: АН України, 1993. 48 с.
- Фильчагов Л.П.* Охрана рыбы при интенсификации водопотребления. Киев: Урожай, 1990. 168 с.

УДК 502.74

## **РАЗРАБОТКА МЕТОДОВ СОХРАНЕНИЯ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ р. Ю. БУГ В СВЯЗИ СО СТРОИТЕЛЬСТВОМ ЮЖНОУКРАИНСКОГО ЭНЕРГОКОМПЛЕКСА**

**С.И. Алымов<sup>1</sup>, В.С. Иванов<sup>2</sup>, Л.П. Фильчагов<sup>2</sup>, В.А. Бердинских<sup>2</sup>,  
С.В. Казаков<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> *Национальный аграрный университет, Киев, Украина*

<sup>2</sup> *Институт Укррыбпроект, Киев, Украина, [rybpro@i.kiev.ua](mailto:rybpro@i.kiev.ua)*

<sup>3</sup> *Украинский научно-исследовательский институт  
гидротехники и мелиорации, Киев, Украина*

В сметах на строительство Ташлыкской ГАЭС для сохранения видовой специфики рыб р. Южный Буг на плотине Александровской ГЭС (без учета образующихся здесь гидравлических и экологических условий) Харьковским Гидропроектом предусмотрено строительство трехниточного рыбохода. При этом не было выполнено необходимых ихтиологических изысканий, определяющих конструкцию, режим работы, расположение сооружения и его элементов как в верхнем, так и нижнем бьефах (Алымов и др., 2003, 2004 а, б).

Предполагалось, что рыбопропускное сооружение (РПС) обеспечит миграцию рыб из нижнего бьефа с расчетным уровнем воды на отметке +0.1 м под отметку НПУ +20.7 м начиная с отметки +14 м. Рыбопропускное сооружение запроектировано по типу рыбохода с лестничными маршами и впускными отверстиями в перегородках камер марша. Рыбопропускное сооружение включает 13 лестничных маршей длиной 35 м и шириной 3 м; перепад уровней воды на марше составляет 1.45 м. Лестничные марши соединяются между собой рыбопропускными каналами. Расчетная пропускная способность марша – 1.5 м<sup>3</sup>/с, средняя скорость в камере марша принималась равной 0.3 м/с, во впускных отверстиях – 1.1 м/с, в рыбопропускных каналах – 0.2 м/с.

В предложениях по проектированию и эксплуатации этого рыбопропускного сооружения учтены требования к РПС, предъявляемые к ним в России и в других странах мира, на основании чего определены нормативные (для взрослых особей) привлекающие скорости 0.5–1.2 м/с и сносящие скорости 0.9–1.4 м/с, рекомендован диапазон допустимых скоростей на участках впускных отверстий – 0.7–1.9 м/с.

При проектировании предложена конструкция рыбопропускного сооружения, обеспечивающего пропуск рыбы с отметки +0.1 м под НПУ на отметку +10 м и состоящего из пяти лестничных маршей с перепадом

уровней воды на марше 1.75 м. Марши соединяются рыбопропускными каналами.

Рабочие камеры лестничных маршей состоят из трех рыбопропускных ниток различной конструкции и обводного лотка. Первая нитка – с вплавными отверстиями шириной 2.4 м и расходом воды 0.23–1.31 м<sup>3</sup>/с. Вторая нитка выполняется по типу вертикальной щели. Ширина нитки – 1.8 м, расход воды – 0.16–1.03 м<sup>3</sup>/с. Третья нитка – камерно-запрудного типа, с переливом через стенку. Ширина нитки – 1.8 м, расход воды – 0.16–1.03 м<sup>3</sup>/с. Параллельно рабочим ниткам проложен лоток шириной 1 м с расходом воды 3.6 м<sup>3</sup>/с.

По расчетам проектной организации, суммарный расход воды, проходящей по трем рыбопропускным ниткам и обводному лотку (2.0–10.0 м<sup>3</sup>/с), должен обеспечивать необходимые привлекающие скорости на входе в рыбопропускное сооружение. Средние скорости в камерах – 0.25–0.66 м/с, во вплавных отверстиях 0.7–1.9 м/с.

В проектных предложениях отмечено, что расход весеннего половодья 5% обеспеченности, равный 2980 м<sup>3</sup>/с, проходит при уровне воды в нижнем бьефе на отметке +10.1 м, вызывая временное затопление рыбопропускного сооружения.

При проектировании разработаны два варианта конструкций выходных оголовков:

первый вариант – оголовок выполнен по типу открытого лотка (вариант предпочтителен по биолого-гидравлическим условиям);

второй вариант – оголовок выполнен из трех ниток трубопроводов сечением 2.5 × 3.0 м.

Настоящее сооружение не было промоделировано, отсутствуют какие-либо данные (или рекомендации специалистов) по его реализации и эксплуатации.

Материалы, представленные Харьковским Гидропроектом на согласование в Главрыбвод, по мнению представителей Укрглаврыбхоза, Укррыбпроекта, Укр НИГиМа, Контрольприбора и других научных и проектных организаций, не обеспечивает необходимых условий для воспроизводства и поддержания рыбных запасов в водоемах региона. В этих документах отсутствует научное обоснование конструкции сооружения и его элементов, режимов эксплуатации и т.д. (Леви, 1967). Отмечено, что предлагаемое сооружение может работать эффективно только в режиме аварийного водосброса.

В качестве варианта компенсационных мероприятий, которые необходимо проводить в зоне объектов ЮУЭК, учеными и специалистами НАНУ, МАПУ, УААН и других организаций было предложено расширить сеть воспроизводственных рыбных хозяйств. Предложения были

приняты руководством ЮУЭК. Однако к их реализации до сих пор не приступили, хотя ввод в эксплуатацию Ташлыкской ГАЭС намечен на 2005–2006 гг.

В результате обсуждения проблемы на разных уровнях, по предложению «Контроль прибора», в целях естественного воспроизводства ценных видов рыб и сохранения их генофонда было рекомендовано ГАЭС реализовать на плотине Александровской следующие разработки, обоснованные в ряде источников (Фильчагов, 1990; Нерестовый комплекс...).

Это комплексные системы для нереста и разведения рыб, которые могут быть построены на любом перегораживающем сооружении. В сооружениях с использованием энергии потоков воды с верхних бьефов, подаваемых в замкнутые циркуляционные каналы, создаются требуемые гидрологические, в первую очередь гидравлические, условия, обеспечивающие заход производителей рыб различных экологических групп в канал и естественный нерест на необходимом нерестовом субстрате, устанавливаемом в кольцевых каналах. Созревание половых продуктов у производителей проходных рыб предусматривается без применения гормональных стимуляторов. После выклева молодь рыб скатывается на мелководные участки, ограниченные в сооружении циркуляционными каналами. Здесь при необходимости организуются процессы ее выращивания, кормления и учета. Определены сроки захода производителей, нереста, выращивания, отлова и пересадки молоди в естественные водоемы или в пруды для различных регионов Украины.

Схема нерестового комплекса и его возможной установки в естественном водоеме показана на рисунке.

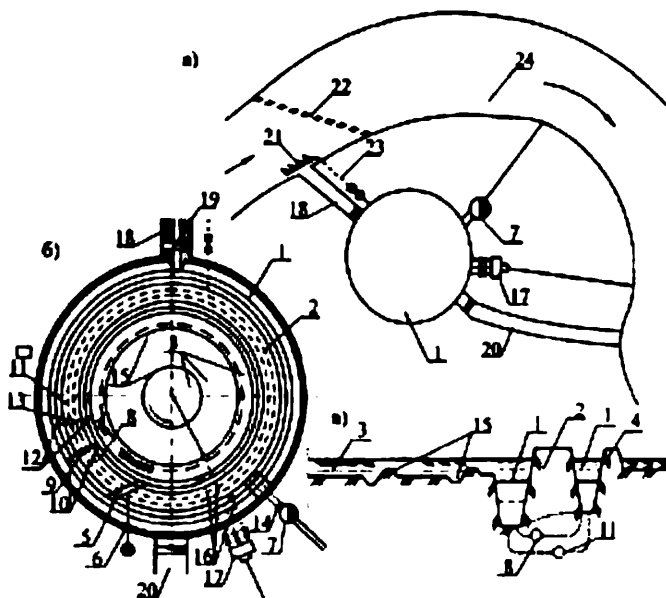
В процессе наблюдений на модели установки в лабораторных условиях, было отмечено, что в отдельных участках циркуляционных каналов предлагаемой конструкции нерестового комплекса образуется «гидравлическая тень», здесь не создаются потоки воды с требуемыми рыбами градиентами скоростей. Это влияет как на миграции рыб, так и на процессы их воспроизводства.

Необходимого выравнивания скоростей потока по длине канала можно добиться за счет изменения его сечения на различных участках и расчленения канала на отдельные ветви в зонах поступления и сброса воды. Это было подтверждено результатами наших наблюдений и данными других исследований (Данелия, 1964; Леви, 1967; Фильчагов, 1990).

Все основные элементы нерестового комплекса будут эксплуатироваться в типичном для подобных устройств технологическом режиме. Однако для обеспечения оптимальных условий миграции рыб (и особенно молоди) по кругу в циркуляционном канале в зонах раздвоения канала по дну необходимо установить порог, способствующий процессам пере-



распределения мигрирующей молоди в толще воды и направления ее в потоки, обеспечивающие циркуляцию в системе.



**Общая схема нерестового комплекса, план (а); система для нереста и разведения рыб, план (б); фрагмент поперечного разреза нерестовой системы (в).**

1 – кольцевой канал; 2 – дамба; 3 – мелководный участок; 4 – оградительная дамба; 5 – протока; 6 – заслонка; 7 – насосная станция; 8 – распределительный трубопровод; 9 – водовыпуск; 10 – струйные сопла; 11 – кольцевой коллектор; 12 – водозабор; 13 – распределительный колодец; 14 – всасывающий трубопровод; 15 – рыбосборно-осушительная сеть; 16 – рыбоотводящий тракт; 17 – рыбоуловитель; 18 – подводный канал; 19 – перегородивающее устройство; 20 – отводящий канал; 21 – рыбопривлекающая система; 22 – электрорыбозаградитель; 23 – напорный трубопровод; 24 – водоток.

Представленная схема нерестового канала одобрена заказчиками, строителями и природоохранными организациями.

**Список литературы**

- Атымоя С.И., Дупляк В.Д., Иванов В.С. и др.* Некоторые вопросы организации условий сохранения целостности популяций рыб в реке при интенсивном строительстве и эксплуатации энергетических объектов // Рыбное хоз-во Украины, Керчь. 2003. № 5, 6 (29). С. 2–10. – 2004. № 1 (30). С. 4–8. – 2004. № 2 (31). С. 5–12.
- Данелтия Н.Ф.* Водозаборные сооружения на реках с обильными донными наносами. М.: Колос, 1964. 335 с.
- Леви И.И.* Моделирование гидравлических явлений. Л.: Энергия, 1967. 235 с.
- Нерестовый комплекс* (а.с. СССР № 1282834, 1395241 и 1637726).
- Фильчагов Л.П.* Охрана рыбы при интенсификации водопотребления. Киев: Урожай, 1990, 168 с.

УДК 597-151(87)

## **ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИСКУССТВЕННЫХ ФИЗИЧЕСКИХ ПОЛЕЙ ДЛЯ УПРАВЛЕНИЯ ПОВЕДЕНИЕМ РЫБ В ЗАМОРНЫХ ОЗЕРАХ**

**А.И. Антонов**

*ФГУП «Государственный научно-производственный центр рыбного  
хозяйства», Тюмень, Россия. lotsman@sibtel.ru*

Одним из важнейших направлений повышения эффективности озерного рыбоводства как в России, так и за рубежом, на наш взгляд, является решение проблем, связанных с обеспечением оптимальных условий для выращивания товарной рыбы в озерах, полным ее отловом выращенной рыбы и (или) обеспечением ее гарантированной зимовки. Однако, как показал опыт работы озерных товарных хозяйств (ОТРХ), созданных в России в XX веке, данные проблемы не были решены. Сложности возникали как с обловом зарыбляемых озер традиционными орудиями (закидные и ставные невода, сети и др.), так и с предотвращением гибели рыбы от летних и зимних заморных явлений, возникающих в наиболее продуктивных и высокормных водоемах. Даже в озерах с ровным ложем дна при интенсивном неводном облове остается около трети выращенной рыбы, которая зимой гибнет от замора. Сложно организовать и зимовку рыбы на акватории водоема, поскольку для этого по общепринятой технологии требуется применение мощных азрационных агрегатов, например турбоаэраторов Н19-ИАВ/1 установленной мощностью 11–22 кВт. В условиях рыночной экономики эти проблемы только усугубились, так как государство перестало субсидировать рыбное хозяйство, что и привело к коллапсу отечественного рыбного хозяйства.

Исследования, проведенные начиная с 50-х годов XX века, показали, что к числу наиболее перспективных направлений промышленного рыбоводства относится использование искусственно создаваемых на акватории физических полей для лова рыбы и управления ее поведением. Изучению теории и практики создания искусственных физических полей посвящены исследования П.Г. Борисова, В.Н. Лукашова, Б.П. Мантейфеля, В.Н. Мельникова, И.В. Риконорова, В.А. Шентякова и многих других исследователей. При выборе конкретного физического раздражителя для управления поведением рыб необходимо провести детальный анализ их поведения в зависимости от различных факторов среды и определить возможность создания и эффективного применения физического поля с наименьшими затратами энергии. В природе известно много видов физи-

ческих полей (световое, электрическое, гидродинамическое, температурное, кормовое, поля растворенных и взвешенных веществ).

На юге Западной Сибири и на Урале, как известно, широко распространены заморные озера. Заморное озеро – потенциально высококормный эвтрофный водоем, способный, по оценкам экспертов, ежегодно продуцировать до 250–400 кг/га рыбной продукции, и в котором зимой возникает острый дефицит растворенного в воде кислорода (до 70–100% от нормального насыщения).

Поведение рыбы формируется под влиянием внутренних потребностей и внешних стимулов. Среда обитания в условиях заморных озер вызывает у рыб в предзаморный период ряд поведенческих реакций – на течение, на снижение температуры воды и на дефицит кислорода. Таким образом, наиболее важные факторы внешней среды в заморных озерах – это температура воды, течение и кислородный режим. Из них наиболее сильным и универсальным раздражителем, действующим на всех без исключения рыб, является содержание растворенного в воде кислорода. Поэтому реакцию рыб на гипоксию можно широко использовать для интенсификации лова рыб. К сожалению, изучению поведения рыб в кислородном градиенте, их способности обнаруживать и избегать зоны с пониженными концентрациями кислорода не уделялось должного внимания (Лукияненко, 1987), поэтому исследования в данном направлении следует интенсифицировать. Недостаток кислорода может вызвать либо гибель рыб (если его содержание ниже порогового), либо реакцию избегания бескислородной зоны. Эта реакция, которая имеет оборонительный характер и обеспечивает сохранение и увеличение численности вида, выработалась в процессе эволюции рыб и генетически закреплена в виде безусловного рефлекса. Способность рыб обнаруживать области с пониженным содержанием кислорода и избегать их впервые была экспериментально доказана еще в 1913 г. В. Шелфордом и В. Элли (Shelford, Allee, 1913). Потребность организма в кислороде заставляет рыб перемещаться на участки с более высоким его содержанием в пределах данного водоема или уходить в другие водоемы. При этом потребность в кислороде у различных видов рыб различна. Для каждого вида рыб, как отмечено выше, существует нижняя граница содержания кислорода, так называемый кислородный порог, ниже которого рыба гибнет от удушья. Так, летальные концентрации, по Т.И. Привольневу (1954), в естественных условиях при температуре воды от 0 до +0.5°C составляют для пелядя 1.0–1.5 мг/дм<sup>3</sup>, щуки – 0.3–0.6, карпа – 0.3–0.5, карася – 0.1 мг/дм<sup>3</sup>.

Искусственно созданное кислородное поле способно привлекать рыбу и удерживать ее в зоне действия аэратора. В качестве источника кислородного поля можно рекомендовать разработанные ФГУП Госрыбцен-

тром (ранее СибрыбНИИпроектом) высокоэффективные поверхностные механические турбоаэраторы третьего поколения Н19-ИАЖ/1 (1993), Н19-ИАК/1 (2001), Н19-ИАЛ/1 (2001) мощностью соответственно 5.5, 3.0 и 1.0 (0.5) кВт, которые пришли на смену более мощным турбоаэраторам серии Н19-ИАВ/1 (1991) мощностью от 11 до 22 кВт.

С конца 80-х годов отдел промысловства Госрыбцентра занимается проблемой практического использования кислородного поля для лова и зимовки рыбы в озерах. За это время под руководством к.т.н. Н.П. Слинкина был разработан ряд новых перспективных способов лова рыбы:

- 1) закидным неводом с использованием турбоаэратора, установленно-го непосредственно на акватории озера;
- 2) закидным неводом или контейнером с использованием турбоаэра-тора, установленного в обводном канале на берегу озера;
- 3) закидным неводом, сетями или ловушками с использованием тур-боаэратора, установленного в водоеме-спутнике;
- 4) закидным неводом или сетями с использованием турбоаэратора и отражателя потока на акватории водоема;
- 5) закидным неводом, сетями или ловушками с использованием тур-боаэратора и искусственного водоема.

Все эти способы запатентованы и испытаны на заморных озерах Тю-менской и других областей, что позволяет уверенно говорить о перспек-тивности и состоятельности нового направления озерного рыбоводства. Экспериментальные работы проводились в период с 1987 по 2004 гг. на водоемах разной площади (от 200 до 1100 га) и с различной степенью вы-раженности заморных явлений. Результаты исследований убедительно показали, что при использовании турбоаэраторов возможно создавать ки-слородное поле достаточно больших размеров (до 500–1000 м в длину и 300–400 м в ширину), причем размеры поля и градиент (концентрацию) кислорода в нем можно регулировать, что позволяет управлять и поведе-нием рыб. Помимо лова рыбы в озерах, использование кислородного поля позволяет организовать зимовку рыбы как на акватории озера, так и в во-доеме-спутнике, отчлененном от остальной акватории. Например, на оз. Ипкуль (525 га) в 2002 г. затраты электроэнергии на зимовку карпа с использованием Н19-ИАЛ/1 составили всего лишь 0.32 кВт/ч (всего ~ 50 кВт), хотя ранее на этом озере зимовку рыбы обеспечивал турбоа-эратор мощностью 17 кВт/ч, т. е. энергосберегающий эффект очевиден. Наряду с привлечением и выловом выращиваемых видов рыб искус-ственное кислородное поле, как показал опыт его двухлетнего применения на озере Б. Кабанье (950 га) в 2002–2004 гг., способно увеличить эффек-тивность ведения промысла и местных видов, включая и самые устойчи-

вые к гипоксии карасей. Так, на этом озере общая рыбопродуктивность при использовании турбовэзраторов достигла наивысших показателей за всю историю промысла на водоеме (133 кг/га), в том числе и по карасю – 95 (2004 г.) и 125 (2003 г.) кг/га. Большое преимущество применения кислородных полей и в том, что благодаря наличию достаточного количества растворенного в воде кислорода рыба зимой не прекращает питания (особенно холодолюбивые виды). В мае 2002 г. в оз. Б. Кабанье были посажены личинки озерной пеляди, которые к ноябрю–декабрю достигли средней навески 65–75 г, после чего рыба была частично отловлена, а другая часть оставлена на зимовку. В мае средняя навеска достигла 160 г, т.е. за время зимовки она увеличилась более чем в 2 раза.

Подводя итоги исследований по применению искусственных кислородного поля, можно сделать следующие выводы об управляющей функции искусственных кислородных полей в озерном рыбоводстве.

1. Кислородное поле позволяет концентрировать и уплотнять рыбу в зоне облова, в результате чего отпадает необходимость в сплошном или последовательном отцеживании закидным неводом всей акватории озера и возрастает результативность лова.

2. Кислородное поле позволяет управлять поведением рыб и обеспечивает практически 100%-ное их удержание в пределах локальной зоны, создаваемой на части акватории водоема.

3. Кислородное поле позволяет успешно зимовать любым видам выращиваемых рыб в заморных озерах различной площади, в которых ранее подобная зимовка рыб была абсолютно невозможна и где вследствие замора гибель разводимой рыбы достигает 100%.

Исходя из вышесказанного, можно уверенно говорить о перспективности и обоснованности широкого использования в озерном рыбоводстве (особенно на зарыбляемых водоемах) в качестве средства управления поведением рыбы искусственного кислородного поля, создаваемого турбовэзратором, что позволит эффективно и на высоком техническом уровне решить важнейшие проблемы современного озерного рыболовства.

#### Список литературы

- Лукияненко В.И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии. – М.: Агропромиздат, 1987. 239 с.
- Привольнев Т.И. Пороговая концентрация кислорода в воде для рыб при разных температурах // Докл. АН СССР. 1954. Т. 151. № 2. С. 439–440.
- Shelford V.E., Allee W.C. Reactions of fishes to gradients of dissolved atmospheric gases // J. Exp. Zool. 1913. V. 14. P. 207–266.

УДК 597-15:626/627

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОЙ АДАПТАЦИИ НА ПОТЕРЮ КООРДИНАЦИИ У РЫБ

К.Б. Асланиди, Д.П. Харакоз

Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,  
Пуцзино, Россия, aslanidi@iteb.ru

Температура, наряду с кислородом, относится к важнейшим факторам жизни в водной среде. Все рыбы могут существовать только в толерантном термальном диапазоне, ограниченном верхними и нижними летальными температурами. Внутри этого диапазона при резком переходе от температуры акклимации к экстремально низкой или экстремально высокой температуре у рыб происходит потеря координации и подвижности (lost righting-reflex), которая в дальнейшем может привести к гибели (Coutant, 1972). Целью работы является исследование общих закономерностей влияния экстремальных температур на рыб.

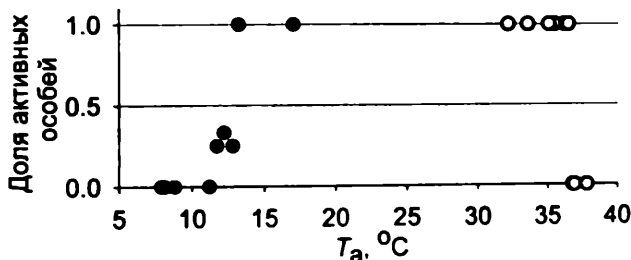


Рис. 1. Зависимость доли активных особей *D. rerio* от температуры. Размер символа примерно соответствует точности измерения.

Эксперименты проводились на особях *Danio rerio* размером 30–50 мм. Рыб акклимировали к разным температурам в течение 10–15 сут. Затем их переносили в хорошо аэрируемый тестовый сосуд объемом около 600 мл с экстремально высокой или экстремально низкой температурой. Интенсивность аэрации подбиралась так, чтобы рыбы легко держались в струе воды, создаваемой потоком воздуха. В качестве критерия шока принималась потеря координации (lost righting-reflex). Наступление шока регистрировалось по потере координации в течение первой минуты пребывания в тестовом сосуде.

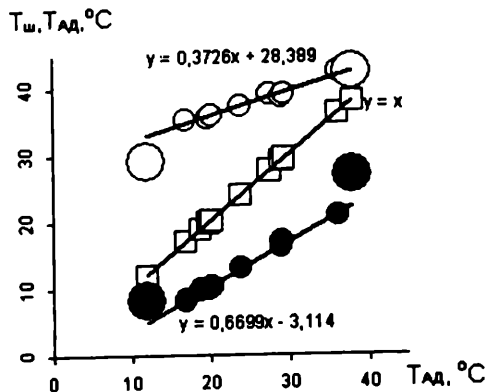


Рис. 2. Зависимость температур теплового (○) и холодного (●) шока ( $T_{ш}$ ) от температуры ( $T_{ад}$ ) адаптации (□).

Температура адаптации ( $T_{ад}$ ) в разных экспериментах изменялась от 9.5 до 38.0°C. В середине этого диапазона точность измерения температуры шока составляла  $\pm 0.8$ –1.2°C. Кроме того, исследовали кинетику адаптации во временном интервале от 5 мин до 10 сут.

Температурный шок происходил в узком диапазоне температур. Ширина переходной зоны от нормальной к нарушенной координации составляет менее 1°C в середине области толерантных температур и резко возрастала до  $\pm 2.0$ –4.0°C при приближении  $T_{ад}$  к  $T_{гш}$  и  $T_{хш}$ . При этих температурах (отмечены на рис. 1 крупными маркерами) через 2–4 сут у многих особей нарушалась координация, часть из них погибала.

Температуры теплового  $T_{гш}$  и холодного  $T_{хш}$  шока линейно возрастали с ростом температуры адаптации. Диапазон толерантности, ограниченный  $T_{гш}$  и  $T_{хш}$ , уменьшался с ростом температуры адаптации. В широком диапазоне температур адаптации (17.0–36.2°C) обнаружена линейная зависимость вида:  $T_{хш} = 0.37 T_{ад} + 28.4$ ;  $T_{гш} = 0.67 T_{ад} - 3.1$ . У тропических видов рыб *Hyphessobrycon (Paracheirodon) innesi* и *Sciaenochromis ahli*, обитающих в стоячих и медленно текущих водах, нами получен более узкий диапазон жизнедеятельности чем у *Danio rerio*, обитающей в быстрых ручьях субтропиков, в условиях широкого диапазона тем-



ператур. Приведенные линейные зависимости нарушались только на границах диапазона толерантности, когда  $T_{\text{ЛД}}$  сближалась с температурой шока. Для *Danio rerio*, по нашим данным:  $T_{\text{ПШ}} = T_{\text{ЛД}} = 45.1 \pm 1.2^\circ\text{C}$ , а  $T_{\text{ХШ}} = T_{\text{ЛД}} = -9.4^\circ\text{C} \pm 1.2^\circ\text{C}$ . Отметим, что  $T_{\text{ХШ}}$  могла превосходить значения температуры нормальной жизнедеятельности (ниже  $20^\circ\text{C}$ ), а высокие (более  $30^\circ\text{C}$ ) температуры жизнедеятельности превышали значения  $T_{\text{ПШ}}$  при адаптации рыб к низким температурам. При этом для холодоводной нерки, по литературным данным (Coutant, 1972),  $T_{\text{ПШ}} = T_{\text{ЛД}} = 27.0^\circ\text{C}$ , а  $T_{\text{ХШ}} = T_{\text{ЛД}} = -1.0^\circ\text{C}$ .

Изменение температуры как холодового, так и теплового шока у рыб не превышало  $1.5^\circ\text{C}$  в течение 1 ч после резкой смены температуры среды. Полное время выхода на стационарный уровень составляло 5–8 сут. При этом ход адаптации описывался как минимум двумя постоянными времени – порядка десятков минут и порядка нескольких суток. Это означает, что в процессе адаптации последовательно включались по меньшей мере два разных механизма. Ниже будут приведены доводы в пользу того, что минутная кинетика определяется нарушениями ионно-осмотического гомеостаза нервной клетки, а суточная – перестройкой липидного метаболизма (Харакоз, Асланиди, 2005).

Термальный шок на поведенческом уровне проявляется в виде потери координации и подвижности, а на клеточном уровне этому состоянию соответствует блокада синаптической передачи, в основе которой лежит экзоцитоз наполненных нейротрансмиттером везикул в пресинаптическом окончании нервного волокна. В рамках фазово-переходной модели синаптического экзоцитоза (Харакоз, 2001) пресинаптическая мембрана в состоянии покоя находится в жидком состоянии, а нервный импульс, приводящий к резкому увеличению внутриклеточного  $\text{Ca}^{2+}$ , индуцирует процесс отвердевания, который приводит к слиянию везикулярной и пресинаптической мембран и выбросу нейротрансмиттера в синаптическую щель. Очевидно, что для проведения следующего импульса мембрана должна вернуться в первоначальное жидкое состояние. Оно достигается только при удалении кальция из цитоплазмы. Одно из важнейших следствий такого механизма состоит в том, что синаптический экзоцитоз может происходить лишь в ограниченном интервале температур, в котором возможен индуцируемый кальцием переход мембраны от жидкого состояния к твердому. Ограничение сверху определяется температурой плавления липидов при пиковой концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  в примембранном слое цитоплазмы в момент возбуждения. Ограничение снизу определяется температурой отвердевания мембраны. Таким образом, фазовый переход в мембране определяется тремя факторами: липидным составом, температурой и пиковой концентрацией  $\text{Ca}^{2+}$  в цитоплазме.

Из всех процессов ионного транспорта при понижении температуры среды в наибольшей степени изменяются активности ионных обменников и АТФ-аз (Aslanidi et al., 1997). Повышение внутриклеточного  $\text{Ca}^{2+}$  при потенциале действия приводит к открытию  $\text{Ca}^{2+}$ -зависимых калиевых и анионных каналов и выходу ионов  $\text{K}^+$  из клетки. При низкой температуре длительное повышение внутриклеточного  $\text{Ca}^{2+}$  обеспечивает длительное открытие калиевых каналов, потерю ионов  $\text{K}^+$  и деполяризацию. Увеличение внутриклеточной активности ионов  $\text{Ca}^{2+}$  неизбежно должно приводить к увеличению активности  $\text{Ca}^{2+}$ -АТФ-азы, которая, в свою очередь, уменьшается при охлаждении.

Значительное влияние на активность мембранных ферментов оказывает липидное окружение. Энергия активации мембранных ферментов существенно зависит от липидного состава мембран. Липидный состав и характер температурных фазовых переходов в клеточных мембранах меняются при акклимации или при изменении диеты (Simandle et al., 2001). Холодовая адаптация организма сопровождается повышением уровня ненасыщенных жирных кислот, фосфолипидов клеточных мембран, что повышает их текучесть и снижает температурную область структурных перестроек. Увеличение внутриклеточной концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  приводит к запуску целого ряда ферментативных механизмов с множеством положительных обратных связей, определяющих дальнейший рост базальной концентрации  $\text{Ca}^{2+}$ . В наших ранних экспериментах деполяризация мембраны устанавливалась через 1 ч после блокады активного транспорта оубаином (Aslanidi et al., 1991). Это означает, что в течение первого часа пребывания при низкой температуре кинетика адаптации будет определяться в основном нарастанием внутриклеточного  $\text{Ca}^{2+}$ . С другой стороны, постоянная времени адаптации на больших отрезках времени будет определять кинетику замены длинно-цепочечных липидов плазматической мембраны коротко-цепочечными.

Ранее для выявления общих закономерностей холодового ионного стресса нами была разработана модель ионно-осмотического гомеостаза клетки (Aslanidi et al., 1997). Из модели следует, что температурная зависимость ионных потоков определяется через разность энергий активации для активных и пассивных потоков ионов. При этом максимальная величина энергии активации в принципе может быть определена на основании экспериментальных зависимостей скорости гидролиза АТФ от температуры для препаратов  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азы. Из модели следует, что при разности энергий активации мембранных транспортных систем около 30 ккал/моль охлаждение на 30°C приводит к повышению внутриклеточной концентрации кальция более чем на 3 порядка. Такое увеличение уровня  $\text{Ca}^{2+}$  достаточно для перехода мембраны в твердое состояние (Харакоз, 2001).

Основное направление физиологических изменений при сублетальных воздействиях (содержание ионов в плазме крови, обводненность тканей) при холодовом и тепловом стрессе практически идентичны (Smith, 1982). Важнейшее отличие теплового шока от холодового на уровне клетки заключается в том, что при высоких температурах ионный стресс запускается активными формами кислорода, а при низких – повышением внутриклеточного  $\text{Ca}^{2+}$ . Действительно, при высоких температурах парциальное давление кислорода в воде мало, и ионный стресс в значительной степени должен определяться гипоксией, способствующей появлению свободных радикалов. Известно, что пересыщенность воды кислородом компенсирует действие высоких температур (Smith, 1982). Активные формы кислорода (АФК) являются неотъемлемыми компонентами ионного стресса при экстремальных температурах. Предполагают, что  $\text{Ca}^{2+}$  и АФК – два равнозначных взаимодействующих мессенджера в самых различных клеточных процессах (Гордеева, Лабас 2003). Повышение внутриклеточного  $\text{Ca}^{2+}$  стимулирует образование АФК, в частности образование свободных радикалов электрон-транспортной цепью митохондрий. Одновременно  $\text{Ca}^{2+}$  активирует антиоксидантные ферменты. С другой стороны, АФК стимулируют повышение внутриклеточного  $\text{Ca}^{2+}$ , а многие рецепторы эндоплазматического ретикулума являются редокс-регулируемыми. Более того, активности  $\text{Ca}^{2+}$ -АТФаз и  $\text{Na}^{+}/\text{Ca}^{2+}$ -обменника модулируются редокс-статусом клетки.

Если приведенные рассуждения верны, то перекись водорода должна увеличивать температуру холодового шока и уменьшать температуру теплового шока, а принудительное насыщение воды кислородом должно влиять на устойчивость рыб к тепловому шоку, не изменяя температуру холодового шока. Эти задачи являются предметом наших будущих исследований.

Работа поддержана грантами РФФИ (04-04-97262) и Министерства науки Московской области (04-04-97206).

#### Список литературы

- Гордеева А.В., Лабас Ю.А. Взаимосвязь между активными формами кислорода и кальцием в живых клетках // Биохимия. 2003. Т. 68. № 10. С. 1318–1322.
- Харакоз Д.П. О возможной физиологической роли фазового перехода «жидкое–твёрдое» в биологических мембранах // Успехи биол. химии. 2001. Т. 41. С. 333–364.
- Харакоз Д.П., Асланиди К.Б. Температурная зависимость этанольной анестезии у рыб. 2005. См. настоящий сборник.

- Aslanidi K.B., Aslanidi G.V., Vachadze D.M. et al.* A possible role of cold-induced ionic stress in cold-induced cell death // *Membr. Cell. Biol.* 1997. V. 11. № 1. P. 57–76.
- Aslanidi K.B., Boitzova L.Ju., Chailakhyan L.M. et al.* Energetic cooperation via ion-permeable junctions in mixed cell cultures // *FEBS Letters.* 1991. V. 283. № 2. P. 295–297.
- Coutant C.C.* Biological aspects of the thermal pollution II. Scientific basis for water temperature standards at power plants // *Crit. Rev. Environ. Control.* 1972. V. 3. № 1. P. 1–24.
- Simandle E.T., Espinoza R.E., Nussear K.E., Tracy C.R.* Lizards, lipids, and dietary links to animal function // *Physiol. Biochem. Zool.* 2001. V. 74. № 5.P. 625–640.
- Smith L.S.* Introduction to fish physiology. T.F.H. Publications, Inc. 1982.

УДК 597-154.343

## СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ТЮЛЬКИ В НЕКОТОРЫХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

М.И. Базаров

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
bazarov@ibiw.yaroslavl.ru

Суточные вертикальные миграции (СВМ) характерны для большинства видов пелагических сообществ. Однако до сих пор остается открытым вопрос о причинах и механизмах суточных вертикальных миграций. Факторов, имеющих суточный цикл и служащих единственной причиной этого явления, до сих пор не обнаружено (Виноградов, 1968). Важным, но далеко не единственным фактором, синхронизирующим и запускающим вертикальные миграции гидробионтов является суточный цикл изменений интенсивности света на различной глубине (Зуссер, 1971; Blaxter, 1974). Во многих случаях СВМ у рыб определяются оборонительными и (или) пищевыми мотивациями (снижение пресса хищников, улучшение условий питания) (Мантейфель, 1961, 1987; Зуссер, 1971; и др.). При этом один и тот же вид может мигрировать в одном водоеме, но не проявлять суточных миграций в другом.

Знание причин и закономерностей вертикальных миграций необходимо для оценки приспособляемости рыб к условиям среды и установления механизмов устойчивости сообществ водных организмов. Выяснение закономерностей СВМ гидробионтов поможет лучше понять структуру и функционирование экосистем озер и водохранилищ. Не менее важны исследования вертикальных миграций рыб во внутренних водоемах и для современного рыболовства. Это связано в первую очередь с выявлением закономерностей пространственно-временного распределения промысловых рыб, оценкой их численности и плотности скоплений в разных водоемах.

Особый интерес представляет поведение рыб, осуществляющих естественную интродукцию в новые водоемы. К таким видам относится черноморско-каспийская тюлька (*Clupeonella cultriventris* (Nordmann)), которая, осваивая новые водохранилища, поднялась по Волге из Каспийского моря до Рыбинского водохранилища.

Исследования СВМ тюльки были проведены в летний период на водохранилищах волжского каскада – Куйбышевском и Рыбинском, а также на Цимлянском водохранилище (р. Дон) с помощью гидроакустического метода синхронно с траловыми съемками. Суточную динамику верти-

кального распределения тюльки изучали только на относительно глубоководных участках с глубинами от 6 до 20 м.

Судя по данным траловых и сетных уловов тюльки, на Куйбышевском водохранилище в штиль и при слабом волнении в ранние утренние часы рыба концентрируется в самых верхних слоях воды, и эхолотом она почти не регистрируется, так как находится в «мертвой» зоне действия прибора. Сходное поведение тюльки наблюдалось и на Рыбинском водохранилище в местах ее повышенной плотности на глубоководных участках. Для сравнения отметим, что при высокой плотности популяции в Цимлянском водохранилище скопления тюльки постоянно держатся не только в верхних, но и в средних слоях воды и круглые сутки успешно регистрируются эхолотом.

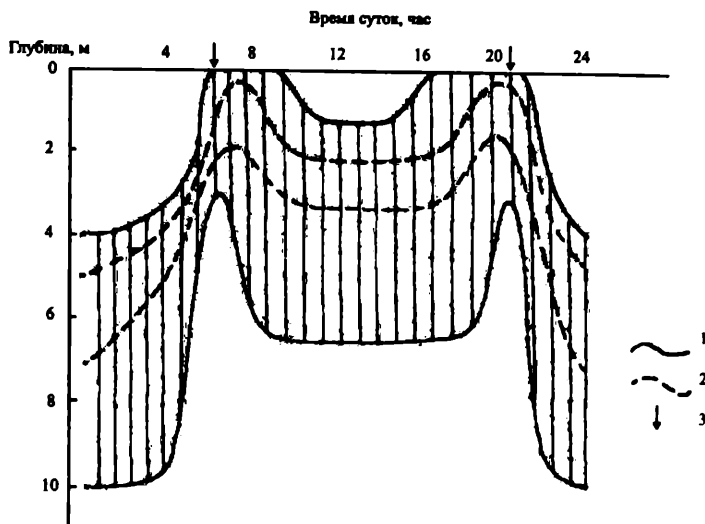
К полудню скопления тюльки Куйбышевского водохранилища несколько опускаются и обнаруживаются на глубинах до 6 м. Обычно дневные скопления держатся в сравнительно узком слое воды, занимая по вертикали слой 2–4 м. Скопления состоят из небольших стай. Мелкие особи концентрируются в поверхностных горизонтах, на глубине встречаются преимущественно крупные особи. Сходным образом ведет себя тюлька и в Рыбинском водохранилище.

Перед заходом солнца рыба поднимается к самой поверхности, где держится на протяжении всего сумеречного периода. С наступлением темноты характер распределения рыб меняется. Стаи распадаются, причем значительная часть тюльки вновь опускается до глубины 10 м. На участках с глубинами 6–7 м она опускается до дна, в более глубоких местах – до средних слоев. Более крупные особи мигрируют в более глубокие слои.

В Рыбинском водохранилище ночное распределение тюльки отличается тем, что на глубоководных участках рыбы мигрируют в толщу воды на меньшую глубину (5–7 м), а часть особей (30%) остается у поверхности воды.

Скорость изменения вертикального распределения рыб четко согласуется с изменением суточной освещенности. Вечерний распад стай и переход скоплений рыб в дисперсное состояние происходит при уменьшении освещенности на поверхности воды до 5–20 лк. При таких же величинах осуществляется и утреннее перераспределение рыб. В общем виде вертикальное перераспределение тюльки в течение суток можно представить в виде схемы (рис. 1).

Обращает на себя внимание, что характер этих перемещений весьма сходен с обычным типом вертикальных миграций морских планктоноядных рыб, которые после вечернего подъема в верхние слои воды на ночь снова несколько опускаются (Зуссер, 1971).



**Рис. 1. Схема суточного вертикального распределения тюльки Куйбышевского водохранилища.** По оси ординат — глубина (м), по оси абсцисс — время суток (часы). 1 — верхняя и нижняя границы скоплений, 2 — границы зоны наибольшей плотности рыб, 3 — время восхода и захода солнца.

В то же время имеются и некоторые отличия. Во-первых, размах суточных вертикальных миграций тюльки не превышает 4–6 м, во-вторых, наиболее существенное опускание вглубь у тюльки происходит не днем, а в темное время суток. При этом уход на глубину не носит массового характера: часть скоплений остается в верхних горизонтах. За счет этого рыба ночью распределена почти дисперсно в сравнительно большом объеме воды.

Картина ночного опускания рыб ранее была отмечена у тюльки на Цимлянском водохранилище (Денисов, 1978). Сходные данные мы получили при исследовании суточных вертикальных миграций в этом же водоеме несколькими годами позже.

Вертикальные миграции планктоноядных рыб обычно рассматривают как трофические, связанные с суточным распределением кормовых орга-

низмов, т.е. с суточными вертикальными миграциями зоопланктона (Бадалов, 1965; Зуссер, 1971; Мантейфель, 1980).

Динамика вертикального распределения тюльки в целом соответствует ритмике пространственного распределения важнейших кормовых организмов (Дзюбан, Урбан, 1976; Денисов, 1978; Крылов, Добрынин, 2001; Кияшко, 2004), поскольку питание рыб осуществляется в вечерние и утренние часы во время их подъема вместе с кормовым зоопланктоном в верхние слои воды. Однако активное питание хищников меняет поведение тюльки. Спасаясь от хищников, она вынуждена менять горизонт своего обитания, опускаясь днем до глубины 2–6 м, а ночью до 10 м, рассредоточиваясь в нижних горизонтах воды.

Дисперсное распределение в ночное время и низкая двигательная активность в значительной мере затрудняют обнаружение пелагических рыб хищниками (Мантейфель, 1980). Имеются основания полагать, что ночное перераспределение тюльки связано не столько с питанием, сколько с повышением активности сумеречных и ночных хищников. В рационе судака и берша тюлька занимает весьма заметное место, в среднем соответственно 70 и 90% по численности – (Цыплаков, 1972). В Цимлянском водохранилище тюлькой питается чехонь, миграции которой связаны с перемещениями объектов питания (Денисов, 1978). В Рыбинском водохранилище тюлька составляет значительную часть рациона судака (Кияшко, Степанов, 2001).

Все это свидетельствует о приспособительном характере суточных вертикальных перемещений тюльки, позволяющих оптимизировать потребление зоопланктона (за счет постоянного нахождения рыбы в зоне наибольшей концентрации кормовых объектов) и одновременно ослабить действие на популяцию пресса сумеречных и ночных хищников.

#### **Список литературы**

- Бадалов Ф.Г.* Суточные вертикальные миграции зоопланктона в Каспийском море и поведение тюльки // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Южном Каспии и внутренних водоемах Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1965.
- Виноградов М.Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 320 с.
- Денисов Л.И.* Рыболовство на водохранилищах. М.: Пищ. пром-сть, 1978, 282 с.
- Дзюбан Н.А., Урбан В.В.* О вертикальной миграции зоопланктона в Куйбышевском водохранилище // Биол. продукт. Процессы в бассейне Волги, Л., 1976. С. 103–111.



- Зуссер С.Г. Суточные вертикальные миграции морских планктоноядных рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1971. 224 с.
- Кияшко В.И. Трофозоологическая характеристика тюльки *Clupeunella cultiventris* в водохранилищах средней и верхней Волги // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 6. С. 811–820.
- Кияшко В.И., Степанов М.В. Изменение в трофических цепях Рыбинского водохранилища, вызванные вселением черноморско-каспийской тюльки // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Материалы Междунар. конф. 28–31 октября 2003 г. Борок, 2003. С. 54–55.
- Крылов А.В., Добрынин А.Э. Структурная организация зоопланктона как кормовой базы рыб-планктофагов // Американско-Российский симп. по инвазионным видам. 27–31 августа 2001 г., Борок, Россия. Тез докл. Ярославль, 2001. С. 99–101.
- Мантейфель Б.П. Вертикальные миграции морских организмов // Тр. Ин-та морфологии животных. 1961. Вып. 39. С. 5–46.
- Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М.: Наука, 1980. 220 с.
- Мантейфель Б.П. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука, 1987. 272 с.
- Цыплаков Э.П. Тюлька // Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ. 1972. Вып. 12. Казань. С. 175–177.
- Blaxter J.H.S. Monitoring the vertical movement and light responses of herring and place larvae // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1973. V. 53. № 3. P. 26–32.

УДК 157.154.343

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МИГРАЦИИ КОСАТКИ-КРОШКИ *PELTEOBAGRUS MICA* В ВОДОЕМАХ ПРИМОРЬЯ

Е.И. Барабанщиков

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
Владивосток, Россия, barabanshchikov@tinro.ru

На Дальнем Востоке России встречаются 5 видов косаток (Атлас и определитель..., 2002) – косатка-скрипун (*Pelteobagrus fulvidraco*), косатка-крошка (*Pelteobagrus mica*), косатка Бражникова (*Pelteobagrus brashnikowi*), косатка-плеть (*Pseudobagrus ussuriensis*) и косатка Герценштейна (*Pseudobagrus herzensteini*).

Ареал косатки-крошки *Pelteobagrus mica* ограничен водосмами бассейна р. Амур (Громов, 1970; Богуцкая, Насека, 1997, 2004; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас и определитель..., 2002; Новиков и др., 2002; Герштейн, 2003). Она обитает в озерах, медленно текущих реках, в нижнем течении и придаточной системе горных рек. Предпочитает мелководные участки с илисто-песчаным грунтом, зачастую с остатками водной растительности.

Косатка-крошка – стайная рыба и обычно держится небольшими группами, численность одноразмерных особей в некоторых из них достигает нескольких десятков экземпляров.

Материал собирали в течение весенне-летнего периода 2003 и 2004 гг. в бассейне оз. Ханка и р. Уссури. Для отлова косаток использовались ловушки вентерного типа длиной 16–18,5 м с ячейей 3–4 мм и многочисленными входами и мальковый невод с такой же ячейей. В сборах отмечено около 50 видов рыб.

В период наших исследований *P. mica* повсеместно отмечалась в придаточной системе Ханки и р. Уссури: многочисленных озерах и заливах, нижних течениях впадающих в Ханку рек. Ее количество в преднерестовый период, в конце мая – начале июня, составляло от 1 до 600 и более экз./ловушку в сутки. В самом озере косатка-крошка предпочитает заливы, однако, встречается и в прибрежье, где ее концентрация не превышает 1–3 экз./ловушку в сутки.

У косатки-крошки четко выражены преднерестовые миграции, когда половозрелая часть популяции концентрируется в прибрежье рек и озер и ее количество в данных местах возрастает не менее чем на два порядка. По окончании нереста и выклева мальков численность взрослых косаток

в прибрежье снижается до фоновой и, например, в заливах р. Уссури их концентрация в этот период не превышала 0.1–0.12 экз./м<sup>2</sup>.

Косатка-крошка, как показали наши исследования, один из самых многочисленных видов косаток, ошибочно внесенный в перечень краснокнижных видов Приморского края, подлежащих охране (Перечень объектов..., 2002), что подтверждается работами и других авторов (Герштейн, 2003). По сравнению с довольно многочисленным промысловым видом косаткой-скрипуном, обитающим в тех же экотопах, что и *P. mica*, ее количество на один–два порядка и более выше, чем *P. fulvidraco*.

По численности в придонном сообществе рыб косатка-крошка обычно уступает только горчакам (подсем. Acheilognathinae), а в зависимости от локализации – некоторым видам пескарей (*Abbottina rivularis*, *Squalidus ussuriensis* и др.), амурскому чебачку (*Pseudorashora parva*) и голяням (*Phoxinus czekanowskii*, *P. percnurus mantschuricus* и др.). В р. Сунгача на течении ее доля в ловушечных сборах в мае–июне составляла 69.6–74.8% от общего количества пойманных рыб, в то время как в заливах и озерах бассейнов р. Уссури и оз. Ханка – 0.02–9.2% (рис. 1–3).

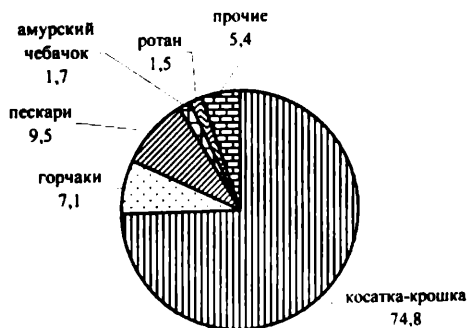


Рис. 1. Доля различных видов рыб (%) в придонном сообществе, р. Сунгача, устье р. Белой, 1.06.2003 г. (n = 591 экз., 23 вида)

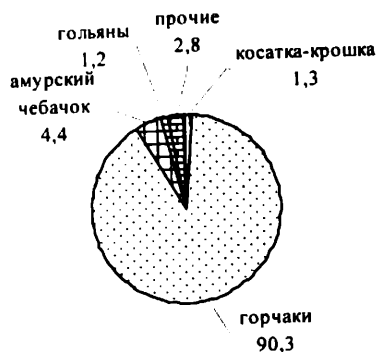


Рис. 2. Доля различных видов рыб (%) в придонном сообществе, р. Уссури, зал. Красный (1 км выше устья р. Кабарга), 28.05.2003 г. ( $n = 4340$  экз., 16 видов)

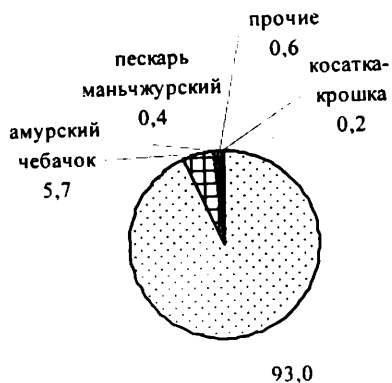


Рис. 3. Доля различных видов рыб (%) в придонном сообществе, р. Уссури, зал. Графский (~ 4 км выше устья р. Большая Уссурка), 10.06.2003 г. ( $n = 34889$  экз., 23 вида)

Таким образом, в результате наших работ было установлено, что косатка-крошка в пределах Приморского края широко распространена в бассейнах р. Уссури и оз. Ханка и довольно многочисленна.

### Список литературы

- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. 220 с.
- Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с.
- Богоуцкая Н.Г., Насека А.М. Круглоротые и рыбы бассейна озера Ханка // Научные тетради. Вып. 3. СПб: Изд-во ГОСНИОРХ, 1997. 89 с.
- Богоуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 389 с.
- Герштейн В.В. Новые данные по распространению косатки-крошки *Mystus mica* Gromov в бассейне оз. Ханка // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 2. С. 405–406.
- Громов И.А. Новый вид косатки *Mystus mica* Gromov sp. n. (Pisces, Bagridae) в бассейне Амура // Вопр. ихтиологии. 1970. Вып. 3. С. 400–404.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья. Владивосток: Дальрыбвтуз, 2002. 552 с.
- Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края. Владивосток: Апостроф, 2002. 48 с.

УДК 597-118.1

## **СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭЛЕКТРОИХТИОЛОГИИ**

**В.Д. Барон**

*Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
admin@sevin.ru*

До недавнего времени только две группы пресноводных рыб активно исследовались в нескольких лабораториях мира в связи с наличием у них уникальных систем генерации электрических сигналов в воду и не менее уникальных систем электровосприятия.

Пик публикаций, относящихся к изучению электрогенераторных и коммуникационных особенностей у Gymnotoidei и Mormyriiformes, приходится на 70-е и 80-е годы прошлого столетия. Результатом этих работ стало не только получение фундаментальных знаний о структуре электрических органов и электрорецепторов, но и о функционировании уникальных комплексов зондирования окружающей водной среды слабыми электрическими сигналами (см. Møller, 1995).

К началу 90-х годов усилиями нескольких лабораторий мира была сформулирована и практически реализована на компьютерных моделях система «электровидения», чувства, совершенно незнакомого человеку и благодаря которому слабоэлектрические рыбы в результате чрезвычайно сложных механизмов обработки искажений собственного электрического поля строят в собственном мозге картину окружающего мира.

Основой для понимания работы этой системы послужили исследования выдающегося нейрофизиолога современности Уолтера Нейлигенберга и его учеников, в которых были выполнены систематические послонные микроэлектродные отведения от отдельных нейронов ЦНС, связанных с обработкой электросенсорной информации (Heiligenberg, 1991).

Обнаружение в 90-х годах прошлого века электрических разрядов у многочисленной группы сомообразных существенно изменило картину распределения рыб, использующих слабые электрические поля для решения задач внутри- и межвидового общения, электрокоммуникации и локализации (Hagedorn et al., 1990; Барон и др., 1994; Baron et al., 1994 a, b; Барон и др., 1996; Моршнев, Ольшанский, 1997; Барон, Моршнев, 1998). Могут возникнуть вопросы: «А насколько это важно и интересно – обнаружение слабых электрических разрядов у рыб, ранее относившихся к группе неэлектрических? Что меняется в картине мира, если будет на несколько таксонов слабоэлектрических рыб больше, чем было известно до того? Ведь почти 100 лет рыб двух хорошо известных групп слабоэлектрических рыб исследовали широким фронтом со всех возможных позиций –

поведение, электрофизиология, моделирование и т.д. Что может добавить нового появление еще нескольких слабоэлектрических таксонов?). И ответ на эти вопросы, на мой взгляд, может быть один: обнаружение слабоэлектрических сомов – случай совершенно уникальный в электроихтиологии.

Во-первых, можно сказать, что наконец-то закрылась «брешь», нарушающая своеобразную симметрию в мире электрических рыб. Действительно, среди морских хрящевых рыб существуют *сильноэлектрические* скаты (Torpedinidae) и многочисленные виды скатов *слабоэлектрических* (Rajidae); среди морских костистых также есть *сильноэлектрические* (*Astrosopus*) и *слабоэлектрические* (*Uranoscopus*); наконец, среди пресноводных: на американском континенте – *сильноэлектрический* угорь *Electrophorus* плюс многочисленные *слабоэлектрические* гимнотиды. И только среди сомообразных существовала до последнего времени «асимметрия» – из представителей электрических рыб – единственный *сильноэлектрический* сом *Malapterurus*! И это еще при том немаловажном обстоятельстве, что все изученные к настоящему времени сомы (и морские, и пресноводные) обладают чрезвычайно высокой электрочувствительностью.

Во-вторых, сам характер обнаруженной электрогенераторной активности у большинства слабоэлектрических сомов уникален. Если и мормириды, и гимнотиды постоянно генерируют свои разряды на протяжении всей жизни (первые – в виде отдельных коротких импульсов, а вторые – синусоидальными волнами), то у сомов (у большинства видов), разряды обнаруживаются при агрессивно-оборонительном взаимодействии пары особей. Таким образом, мы наблюдаем совершенно уникальный случай в эволюции электрогенераторных систем: сами разряды – слабоэлектрические, а ситуации, при которых они возникают, характерны для поведения рыб *сильноэлектрических*.

Очевидно, что к настоящему времени изучены далеко не все поведенческие ситуации, когда у сомов могут возникать разряды. Не исключено, что они могут сопровождать, например, нерестовое поведение, уход за потомством, взаимодействия «хищник–жертва» и т.п. (и при этом еще и модифицироваться!). В связи с изложенными фактами становятся очевидными и те трудности, с которыми приходится сталкиваться при изучении электрогенераторной деятельности сомов. При непрерывной генерации (как это имеет место у мормирид и гимнотид) есть широкий спектр экспериментальных подходов: опыты типа «play-back», когда в среду, окружающую рыб, подаются сигналы естественного или искусственного происхождения и появляется возможность исследовать особенности взаимодействия особей, реакции избегания помех и т.п. В случае спорадически генерируемых сомами разрядов этого сделать не удастся, по-

скольку их возникновение связано с поведением и не является спонтанным.

В первую очередь, представлялось весьма интересным выяснить, действительно ли электрические разряды сомов присутствуют в естественной среде их обитания, поскольку долгое время все данные, касающиеся особенностей их электрогенерации, исчерпывались лабораторными исследованиями. С другой стороны, представлялось интересным выяснение механизмов запуска разрядов у слабоэлектрических сомов. Первая задача была успешно решена в экспериментах на оз. Чамо (Эфиопия), когда в естественной среде обитания сомов были впервые зарегистрированы электрические разряды сомов (Барон и др., 2001). С целью локализации центров запуска нами было проведено экспериментальное зондирование зон продолговатого мозга на двух видах сомов (*Synodontis serratus* и *Clarias gariepinus*). Ранее накопленный банк данных по паттернам электрических разрядов у сомов этих видов позволил достаточно точно локализовать методом микроэлектродной стимуляции зоны в продолговатом мозге, откуда «запускаются» электрические разряды, идентичные естественным (Baron et al., 2002). Очевидно, что в естественных условиях эти центры «срабатывают» под управлением вышележащих отделов мозга и соответствующей афферентации.

Следует подчеркнуть, что в отличие от мормирид и гимнотид, для которых всегда доступно эфферентное звено – разряд электрического органа – и потому легко отслеживать его реакции на афферентные влияния самых разных модальностей, для слабоэлектрических сомов применение подобных методов затруднено. Тем не менее, в настоящее время предпринимаются попытки расширения арсенала методов регистрации электрической активности сомов синхронно с непрерывной видеозаписью их поведения. Некоторые интересные для обсуждения факты уже обнаружены. Например, в сериях длительных (6–8 ч) непрерывных видеозаписей поведения двух сомов *Clarias batrachus* с одновременной регистрацией электрических сигналов и акустической активности, было отмечено, что электрические сигналы при агрессивно-оборонительном взаимодействии пары сомов могут генерироваться как атакующей особью (доминантом), так и «убегающей» рыбой. При этом возникновение электрических разрядов не обязано своим происхождением тактильным взаимодействиям особей: кадровый анализ записей показывает, что сигналы возникают за несколько миллисекунд до непосредственного контакта, когда «ззор» между рыбами может достигать 2–4 см. Если принять во внимание данные по электрочувствительности сомов (в том числе и наши собственные по реакциям центральных электрорецепторных нейронов (Барон, Орлов, 2005) – пороги ниже 1 мкВ/см), то можно с уверенностью предполагать сигнальное значение генерируемых сомами разрядов.



Интересными оказались также наблюдения за корреляцией электрических и акустических сигналов при взаимодействии сомов. Экспериментально обнаружены три возможные ситуации: электрические разряды и акустические сигналы возникают совместно, причем во всех регистрациях такого рода появление электричества на несколько миллисекунд опережает акустические сигналы; электрические разряды могут возникать без акустических колебаний, а последние, в свою очередь, могут и не сопровождаться электрогенерацией. Эти наблюдения представляют интерес не только в плане сигнального значения этих двух модальностей в поведении сомов, поскольку они непосредственно связаны с проблемой локализации электрического органа.

Дело в том, что по поводу локализации источника электрических разрядов у сомов в настоящее время существует лишь одно сообщение, касающееся сомов рода *Synodontis*. Было предположено, что источник разрядов локализуется в пределах так называемой «акустической мышцы» – парного образования, своей основной массой прилегающего к плавательному пузырю. Сокращение этих мышц способно вызвать так называемые «барабанные» звуки, отчетливо улавливаемые гидрофоном и имеющие, по-видимому, некоторое сигнальное значение в поведении сомов. Наши предварительные гистологические исследования «акустической мышцы» *Synodontis schall* показали наличие в составе обычных миотомов поперечно-полосатой мускулатуры «островки» клеток, упаковка и вид которых действительно напоминает электрические клетки ранее описанных электрических органов рыб. Если дальнейшие исследования подтвердят электрогенное назначение этих «вкраплений», то результаты синхронной регистрации акустической и электрической активности могут иметь интересную интерпретацию. По-видимому, электрические клетки возникли в составе акустической мышцы, но сам электрический орган еще не обособился в цельную морфологическую структуру. В связи с этим командные сигналы, поступающие из центра, могут запускать как всю мышцу целиком (и тогда на записях мы видим и электрические, и акустические сигналы почти одновременно), так и отдельно – либо «электричество», либо «акустику».

Таким образом, слабоэлектрические сомы представляют собой исключительно интересный объект не только в плане исследования их электро-сигнализационного поведения, но и в более широком – эволюционном плане. Известно, что электрические органы всех изученных электрических рыб произошли из мышц и обособились в процессе эволюционных трансформаций в отдельные морфологические структуры с целым комплексом специфических адаптаций: собственной системой запуска и управления, локализованной на различных уровнях центральной нервной системы, функционально оформленной системой соединительно-тканых

оболочек, препятствующих утечке тока в момент разряда и т.д. В случае слабоэлектрических сомов адаптации такого рода еще, по-видимому, не завершены. Можно полагать, что система электрогенерации у представителей данной группы рыб находятся на более ранней стадии развития, чем у широко известных представителей *Momyriformes* и *Gymnotoidei*. В пользу этого предположения говорит также и тот факт, что у многих сомов с обнаруженной специализированной электрической активностью разряды представляют собой монополярные (или почти монофазные) электрические волны, что с точки зрения эволюции (Stoddard, 2002) принято относить к более «примитивным» формам (по сравнению с полифазными электрическими разрядами).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 03-04-49508).

#### Список литературы

- Барон В.Д., Моршнев К.С., Ольшанский В.М. и др. Наблюдения электрической активности силуриевых сомов (*Siluriformes*) в оз. Чамо (Эфиопия) // *Вопр. ихтиологии*. 2001. Т. 41. № 4. С. 542–549.
- Барон В.Д., Орлов А.А. Функциональные характеристики центральных нейронов электросенсорной системы морского сома *Plotosus anguillaris* // *Биофизика*. 2005. Т. 50. Вып. 1. С. 119–126.
- Моршнев К.С., Ольшанский В.М. Электрические разряды азиатского сома *Ompok bimaculatus* (*Siluridae*) // *Докл. РАН*. 1997. Т. 354. № 3. С. 419–422.
- Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. African *Clarias* catfish elicits long-lasting weak electric pulses // *Experientia*. 1994 a. V. 50. P. 644–647.
- Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M., Orlov A.A. Electric organ discharges of two species of African catfish (*Synodontis*) during social behavior // *Anim. Behav.* 1994 b. V. 48. P. 1472–1475.
- Baron V.D., Orlov A.A., Morshnev K.S. Triggering of electric discharges in catfish *Synodontis serratus* and *Clarias gariepinus* // *J. Ichthyol.* 2002. V. 42. Suppl. 2. P. 223–230.
- Hagedorn M., Womble M., Finger T.E. *Synodontis* catfish: a new group of weakly electric fish // *Brain. Behav. Evol.* 1990. V. 35. P. 268–277.
- Heiligenberg W. *Neural Nets in Electric Fish*. Cambridge, MA: MIT Press, 1991.
- Moller P. *Electric Fishes: History and Behavior*. London: Chapman & Hall, 1995.
- Stoddard P.K. The evolutionary origins of electric signal complexity // *J. Physiol. (Paris)*. 2002. V. 96. № 5–6. P. 485–491.

УДК 621.3

## ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ «ЭХО-ОТВЕТА» НА ПРЕДСТАВИТЕЛЯХ ТРЕХ ВИДОВ АФРИКАНСКИХ КЛЮВОРЫЛООБРАЗНЫХ

Б.М. Басов, А.А. Орлов, В.Д. Барон

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
admin@sevin.ru

Разряды электрического органа (РЭО) африканских слабоэлектрических рыб отряда Mormyridae представляют собой последовательности импульсов, генерируемых с переменным межимпульсным интервалом. Внутривидовое общение мормирид, а также решение ими целого ряда этологических задач во многом определяется именно использованием электрического канала обмена информацией.

Эхо-ответ или «preferred latency response» (PLR) – эффект, связанный с электроориентацией африканских Mormyridae и заключающийся в генерации с заданной латентностью РЭО одной особи в ответ на восприятие РЭО от другой конспецифичной особи (или внешнего электрического стимула), находящейся вблизи. Величина латентности видоспецифична и варьирует от 12–14 мс у *Gnathonemus petersii* (Russell et al., 1974) до 20–22 мс у *Mormyrus rume* (Heiligenberg, 1977). Обычно возможная роль эхо-ответа объясняется эффектом избегания помехи при электролокации объектов. Рыбы, сохраняя определенное латентное время между разрядами, тем самым уменьшают вероятность совпадения своего собственного разряда с конспецифичным РЭО (Heiligenberg, 1976). По другой версии, эхо-ответ служит инструментом социальной коммуникации рыб, позволяющим распознавать и, соответственно, различать конспецифичные электрические разряды при межвидовых взаимодействиях (Russell et al., 1974).

Другим типом ответа, наподобие эха, является так называемый ответ избегания предпочтительной латентности (preferred latency avoidance response – PLA). Это своего рода инвертированный эхо-ответ, заключающийся в избегании генерации РЭО во временном интервале, соответствующем фиксированному латентному времени после прихода внешнего стимула или конспецифичного РЭО. Эти типы ответов также были обнаружены у представителей двух видов Mormyridae – *Mormyrus rume* (Heiligenberg, 1977) и *Pollimyrus isidori* (Lucker, Kramer, 1981). Интересно, что в отличие от ювенильных особей *Pollimyrus*, у половозрелых рыб присутствуют два типа ответа –

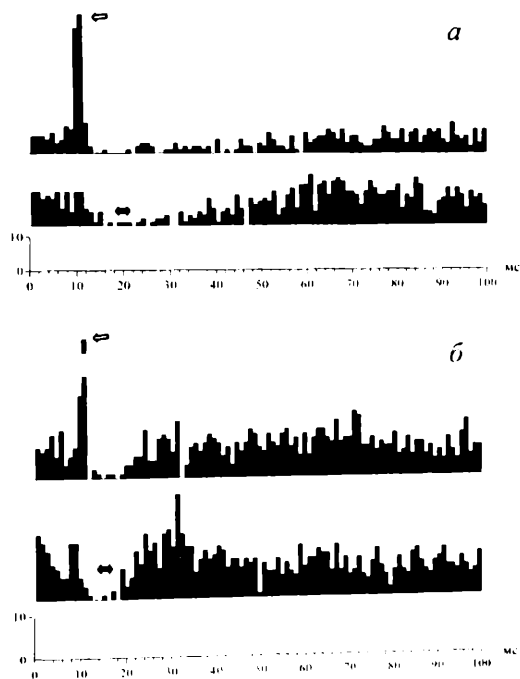
эхо-ответ у самцов и PLA у самок. По мнению авторов, эта особенность может служить своего рода коммуникационной меткой в репродукционный период. Недавно (Terleph, 2004) на *Gnathonemus petersii* была принята попытка увязать оба типа ответов с агрессивным взаимодействием двух особей.

В настоящей работе приводятся данные по изучению ответов РЭО на действие внешних электрических стимулов у представителей трех ранее не изученных видов африканских Mormyridae.

Особи видов: *Marcusenius cyprinoides*, *Petrocephalus bovie* и *Brienomyrus niger* были отловлены в реках Алверо и Баро (район г. Гамбела, Эфиопия). Перед опытами рыб содержали в течение 5–20 сут в 40-литровых аквариумах с аэрированной водой. Температура воды составляла 26–28°C, удельное электрическое сопротивление около 9 кОм · см. Опыты проводили в аквариуме размером 40 × 20 × 20 см, разделенном двумя подвижными поперечными перегородками, между которыми (в центральной части аквариума) помещалась рыба, так чтобы длина получившегося отсека была чуть больше длины рыбы. Стимуляцию особи импульсами однородного электрического поля осуществляли через пластины из нержавеющей стали, закрепленные в торцах аквариума. Прямоугольные импульсы различной длительности и амплитуды создавали с помощью изолирующей приставки с автономным питанием и оптронной развязкой. Напряженность поля в аквариуме в каждом опыте устанавливалась примерно в 2–3 раза выше порогового значения реакции. Усиленные РЭО (дифференциальный усилитель с полосой частот 15 Гц–50 кГц), сначала формировались на оконном дискриминаторе, а затем, для построения в реальном времени межинтервальных и постстимульных временных гистограмм, накапливались и обрабатывались на компьютере с помощью контроллера (на базе Intel 87C51) и соответствующего пакета программ нижнего и верхнего уровня, написанных в среде программирования Turbo Pascal 6.0.

Электрические разряды мормирид представляют собой непрерывно генерируемые последовательности коротких (150–500 мкс) импульсов, разделенных варьирующими по длительности межимпульсными интервалами. Основная мода гистограммы этих интервалов лежит в диапазоне 200–300 мс. При воздействии электрических стимулов, подаваемых в аквариум с постоянным периодом следования (1 раз в течение 0.5–1 с), изменения в генерации РЭО могут быть зарегистрированы при построении т.н. постстимульных гистограмм. При этом обнаруживаются два типа вышеописанных отклонений от равновероятного распределения: четко различимое увеличение количества импульсов на некотором интервале времени («эхо-ответ», PLR), либо не менее заметное их снижение (ответ

избегания, PLA). На рисунке представлены примеры ответов обоих типов в экспериментах на *Brienomyrus niger* и *Marcusenius cyprinoids* соответственно. Максимум эхо-ответа (помечен прозрачной стрелкой) для первого вида приходится на 12–14 мс, а для второго – на 10–12 мс. Ответы типа PLA (отмечены сплошной стрелкой) более «затянуты». В отличие от двух рассмотренных видов рыб, у *Petrocephalus bovie* зарегистрированы только ответы типа PLA.



Постстимульные гистограммы ответов РЭО *Brienomyrus niger* (а) и *Marcusenius cyprinoids* (б), соответствующие двум типам реакций: PLR (вверху) и PLA (внизу).

Длительность внешнего электрического стимула – 0,6 мс, напряженность поля – 10 мВ/см, период повторения стимулов – 0,5 с. Внизу на калибровке: по оси ординат – число РЭО, нормированное на ширину бина 1 мс; по оси абсцисс – реальное время (мс).

В таблице представлено количество исследованных рыб и тип реакции. Отметим, что из общего числа отловленных рыб в таблице отражены только те, для которых были получены отчетливо различимые ответы.

Виды рыб	Число особей	Тип реакции
<i>Marcusenius cyprinoides</i>	14	PLA
»	4	PLR
<i>Petrocephalus bovie</i>	7	PLA
<i>Brienomyrus niger</i>	6	PLA
»	8	PLR

Как предполагали некоторые авторы (Lucker, Kramer, 1981), тип реакции мормирид (PLA или PLR) на электрические стимулы естественного (от конспецифичной особи) или искусственного происхождения может определяться половыми различиями исследуемых особей. Нами были предприняты попытки гистологического изучения половых продуктов у представителей трех изученных видов. Однако, вероятно в связи с недостаточной стадией зрелости особей, достоверно определить их пол не удалось. Обнаружение обоих типов ответов у *Marcusenius* и *Brienomyrus* остается, таким образом, фактом, не подтвержденным пока данными о половом диморфизме рыб. Отсутствие у 7 особей *Petrocephalus bovie* ответов типа PLR, характерных для большинства изученных представителей мормирид, служит основанием для продолжения подобных исследований на рыбах других возрастных групп и, возможно, с большим числом особей.

Интересным результатом данной работы представляется тот факт, что для получения латентно предпочтительных ответов у всех исследованных видов оказывается достаточным предъявление искусственного стимула. Другими словами, особи данных видов «привязываются» тем (PLR) или иным (PLA) способом к стимулу, не различая, по-видимому, его «небиологического» происхождения. Таким образом, для возникновения описанных эффектов оказывается необязательным взаимодействие двух конспецифичных особей (Terleph, 2004).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 03-04-49508).

#### Список литературы

- Heiligenberg W. Electrolocation and jamming avoidance in the mormyrid fish *Brienomyrus niger* // J. Comp. Physiol. A 1976. V. 109. P. 357–372.

- Heiligenberg W.* Principles of electrolocation and jamming avoidance in electric fish, a neuroethological approach. New York // Studies in brain function. B. etc: Springer-Verlag, 1977. P. 1–87.
- Lucker H., Kramer B.* Development of a sex difference in the preferred latency response in the weakly electric fish, *Pollimyrus isidori* (Cuvier et Valenciennes) (Mormyridae, Teleostei) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1981. V. 9 P. 103–109.
- Russell C.J., Myers J.P., Bell C.C.* The echo response in *Gnathonemus petersii* (Mormyridae) // J. Comp. Physiol. 1974. V. 92. P. 181–200.
- Terleph T.A.* The function of agonistic display behaviours in *Gnathonemus petersii* // J. Fish Biol. 2004. V. 64. P. 1373–1385.

УДК 597.553.2-11

## **ДЫХАТЕЛЬНАЯ РИТМИКА МОЛОДИ ЛОСОСЯ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ НЕКОТОРЫХ АСПЕКТОВ ПОВЕДЕНИЯ**

**И. Н. Бахмет**

*Институт Биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск,  
Россия. bakhmet@bio.krc.karelia.ru*

Одной из основных характеристик поведенческих адаптаций рыб к изменяющимся факторам внешней среды служит уровень энергетического метаболизма, определяемый по количеству потребленного кислорода. К сожалению, стандартная методика с использованием оксиметров может применяться только в лабораторных условиях. Для проведения исследований в естественных условиях в последние десятилетия широко используется регистрация электрокардиограммы (ЭКГ). Следует отметить, однако, что первоначально эксперименты по изучению сердечной активности проводились в основном на взрослых рыбах. Причина заключается в методических особенностях регистрации ЭКГ. Имплантация электродов – довольно сложная хирургическая операция, которая либо невозможна на рыбах небольшого размера, либо ведет к их излишней травматизации. Успешное решение этой задачи было осуществлено с помощью метода дистанционной регистрации ЭКГ (Rommel, 1973; Белич, 1979; Бахмет, 1998).

В то же время, при использовании этой методики рыба помещается в экспериментальную камеру и, таким образом, ее перемещения ограничены. В дальнейшем, при изучении других физиологических характеристик, было отмечено, что сердечный ритм тесно скоррелирован с частотой дыхательных движений (ЧДД). Это объясняется многочисленными связями сердечной и дыхательной систем на уровне моторных ядер продолговатого мозга и гуморальным взаимодействием (Колупаев, 1979; Rogers, Weatherley, 1983; Brodeur et al., 2001). Таким образом, учитывая только частоту движения жаберных крышек, можно, по-видимому, с достаточной степенью вероятности судить как о сердечной ритмике, так и об изменении общего уровня метаболизма. Следовательно, уровень дыхательной активности будет адекватно отражать изменение поведенческих стереотипов, причем еще до проявления двигательной активности. Эта гипотеза нашла подтверждение в ряде работ, проведенных на таких видах, как щука, карп и кумжа (Дьяконов, 1981; Brodeur et al., 2001; и др.). Отметим, что регистрацию ЧДД можно осуществлять визуальным путем, достигая



минимального воздействия на организм рыбы и в меньшей степени ограничивая ее передвижения.

В нашей работе мы планировали проверить особенности изменения дыхательной активности молоди лосося в первую очередь на температуру, как наиболее важный фактор в жизни пойкилотермных животных. Кроме того, существуют данные многочисленных натурных наблюдений за поведением молоди лосося при различных температурах, что, как мы полагаем, поможет достаточно объективно оценить полученные результаты физиологических экспериментов.

В качестве дополнительного фактора, отслеживаемого при проведении эксперимента, был выбран уровень освещенности, поскольку ранее была показана зависимость поведения пестряток и смолтов атлантического лосося от этого фактора (Бугров, 1985; Rimmer, Paim, 1990).

**Материалы и методика.** Работа проводилась на реках Варзуга (бассейн Белого моря) и Лижма (бассейн Онежского озера). Объектами исследования служили пестрятки и смолты атлантического лосося (*Salmo salar* L.). Всего было изучено 125 смолтов и 74 пестрятки. Возраст смолтов варьировал от +3 до +6 (размер – от 9.3 до 13.8 см), возраст пестряток – от 1+ до 2+ (размер – от 8.2 до 16.8 см). Отлов смолтов осуществлялся при помощи рыбоуловного заграждения во время отслеживания динамики ската. Рыб содержали в делевом садке, расположенном в реке. Для отлова пестряток использовали метод электролова, с последующим содержанием в термостатируемой емкости с постоянной продувкой и периодической сменой воды. Емкость находилась непосредственно на берегу реки, что позволяло менять воду достаточно часто, не беспокоя рыб и обеспечивая оптимальные кислородные условия.

В эксперименте с пестрятками были выбраны температуры 4, 6, 10, 14, 18 и 24°C и постоянный уровень освещенности в 2 кЛк. Для смолтов использовали природные температуры в диапазоне 14–22°C и уровень освещенности, варьировавший от 3 до 57 кЛк.

Исследование дыхательной активности молоди лосося производили визуально, подсчитывая ЧДД за одну минуту через каждые 10 мин в течение часа. Данные на графиках представлены в виде средней и стандартной ошибки среднего. Обработку полученного материала проводили при помощи стандартных статистических и графических программ – Excel, Grapher, Statistica.

**Результаты.** Средние значения ЧДД смолтов атлантического лосося отличалась значительным разбросом – от 93 до 134 движений жаберных крышек в минуту при 14°C и от 123 до 160 – при 22°C. При этом стандартное отклонение средних значений ЧДД не зависело от температуры и изменялось от 13 до 16. В то же время вариабельность ЧДД у каждой

особи была чрезвычайно низкой и не превышала 3–4. Пересадка рыбы из реки в отдельный аквариум дестабилизирует внутреннее состояние рыбы. В связи с этим регистрация проводилась в течение часа, для выяснения момента остановки снижения ЧДД, вызванной «handling»-реакцией. Дыхательная активность смолтов достоверно снижалась на протяжении 30 мин, после чего изменение ЧДД резко замедлялось и было не достоверным (рис. 1).

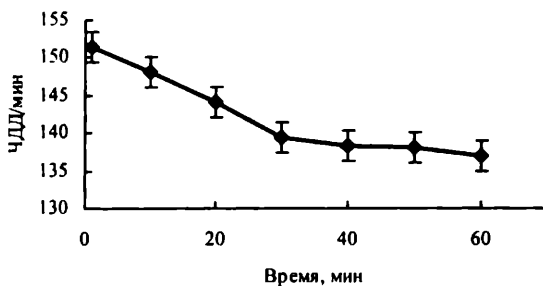


Рис. 1. Зависимость ЧДД смолтов от времени регистрации после помещения в аквариум

Дыхательная активность пестряток также отличалась значительным разбросом, сопоставимым с дисперсией ЧДД у смолтов. Индивидуальные же значения ЧДД имели достаточно низкую вариабельность. Достоверное снижение ЧДД пестряток после пересадки в рабочую камеру наблюдалось до 30-й минуты опыта, также как и в случае со смолтами. Однако в температурном диапазоне 4–10°C достоверного снижения дыхательной активности пестряток отмечено не было.

Зависимости ЧДД от линейного размера пестряток не обнаружено. Не было выявлено и зависимости разности ЧДД пестряток на 1-й и 30-й минутах эксперимента от линейного размера особей, в то время как у смолтов эта зависимость была ярко выражена.

Температура оказывала значительное, но неоднозначное влияние на дыхательную активность смолтов. В диапазоне температур 14–16°C происходило почти линейное повышение ЧДД. При дальнейшем повышении температуры от 16 до 22°C достоверных изменений не наблюдалось, отмечены лишь небольшие флуктуации дыхательной активности в области 130–140 дыхательных движений в минуту (рис. 2).

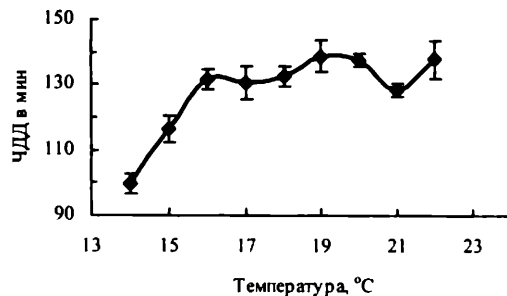


Рис. 2. Зависимость ЧДД смолтов от температуры

Зависимость дыхательной активности пестряток от температуры была более выражена по сравнению со смолтами. Отмечено два диапазона, в которых ЧДД повышалась не достоверно – от 4 до 6°C и от 10 до 14°C (рис. 3). Зависимость дыхательной активности пестряток от температуры достоверно описывалась уравнением прямой линии с коэффициентом детерминации  $R^2 = 0.98$  и высоким уровнем достоверности ( $p < 0.01$ ).

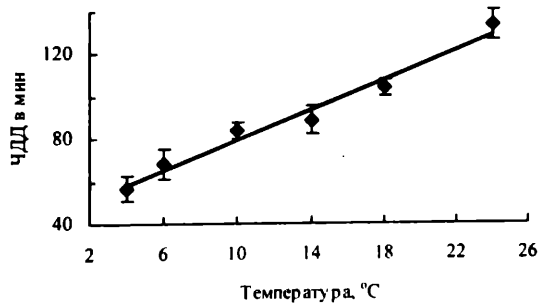


Рис. 3. Зависимость ЧДД пестряток от температуры

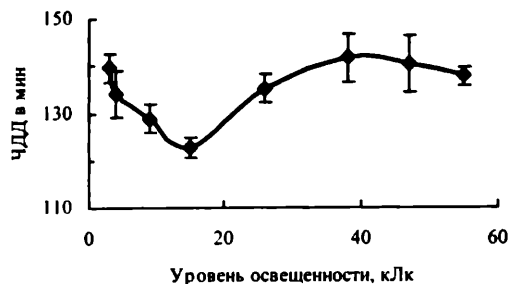


Рис. 4. Зависимость ЧДД смолтов от уровня освещенности

Влияние освещенности на дыхательную активность рыб ранее практически не исследовалось. В нашем эксперименте была показана реакция дыхания смолтов на определенный уровень освещенности, а именно – 10–20 кЛк. Только в этом диапазоне происходило достоверное снижение ЧДД, причем самые низкие значения частоты дыхания наблюдались при уровне освещенности в 15 кЛк (рис. 4).

**Обсуждение.** «Handling»-реакция. Вопрос о времени, необходимом для полной акклимации объекта исследования после «handling»-реакции является одним из самых спорных в биологии. Основная сложность заключается в оценке степени влияния и возможности учета отдаленного отклика на неадекватное влияние (в нашем случае – так называемая «handling»-реакция или пересадка рыбы из садка в аквариум). В своей работе мы учитывали, что сразу после пересадки в организме рыбы происходит выброс катехоламинов, ответ сердечной и дыхательной систем на которые может перекрывать реакцию на природные факторы. Как видно из графика (рис. 1), резкое снижение ЧДД происходило только в первые 30 мин эксперимента с последующим отсутствием достоверных изменений как у смолтов, так и у пестряток. По-видимому, этого отрезка времени достаточно для снятия катехоламиновой составляющей стресса, как наиболее резко выраженной.

«Handling»-реакция и температура окружающей среды. При анализе влияния температуры на время акклимации пестряток к новым условиям нами было выделено два температурных диапазона – 4–10°C и 14–24°C, которые соответствуют в природе зимнему покою и активности в летнее время. Если в диапазоне летних температур

было отмечено снижение дыхательной активности вплоть до 30-й минуты, то при зимних – дыхательная система пестряток не реагировала на пересадку. Это объясняется общим снижением уровня обмена веществ и имеет практическое значение для аквакультуры. Как известно, при манипуляциях с молодью лососевых рекомендованы пониженные температуры для снижения стрессового воздействия.

**Температура.** Рост дыхательной активности смолтов в диапазоне 14–16°C является закономерным процессом и связан с повышением уровня обмена веществ. Такая реакция дыхательной системы смолтов на изменение температуры характерна для реофильных рыб, которые используют частотные характеристики дыхания при адаптивном ответе на изменение окружающей среды (Колупасев, 1979; Дьяконов, 1981; Карпович и др., 1988). Отсутствие изменений ЧДД у смолтов в диапазоне 16–24°C противоречит ранее опубликованным данным, указывающим на то, что рост температуры приводит к увеличению дыхательной активности во всем температурном диапазоне жизнедеятельности костистых рыб по правилу Вант-Гоффа, либо экспоненциально (Проссер, 1977; Кангур, 1985). Этот факт можно объяснить тем, что ЧДД смолтов гораздо выше (в 1.5 раза) таковой у пестряток. По-видимому, дальнейшее повышение частоты дыхания энергетически не выгодно, и смолты используют другие механизмы увеличения снабжения клеток организма кислородом. К их числу можно отнести повышение сродства гемоглобина крови к кислороду, увеличение числа используемых вторичных пластинок и другие. Следует добавить, что лимнофильные рыбы, в отличие от реофильных, чаще используют именно эти способы адаптации. При температурах выше 16°C происходит лавинообразный скат смолтов, они меняют стратегию поведения и все больше приобретают черты пелагических рыб (Веселов, 1993). Этот процесс, по-видимому, находит свое отражение и в изменении способов регуляции дыхания.

Линейная зависимость ЧДД пестряток от температуры указывает на преимущественно частотный характер реагирования дыхательной системы на изменение этого фактора, что, как было сказано, характерно для реофильных рыб (Карпович, Колупасев, 1981). Этот факт подтверждается и абсолютным приростом числа дыхательных актов в минуту в диапазоне 4–24°C, который составил в среднем 75, тогда как у лимнофильных рыб этот показатель не превышал 30–40 дыхательных актов в минуту (Флерова, Гдовский, 1976; Карпович и др., 1988). Слабое изменение ЧДД в температурном диапазоне 10–14°C может быть связано с тем фактом, что именно после 10°C пестрятки начинают активно питаться (начало активной жизнедеятельности) (Веселов, 1993). Возможно, благодаря этому указанный диапазон является оптимальным для функционирования гемогло-

бина крови (максимальное сродство к кислороду), что избавляет дыхательный аппарат от необходимости повышать частоту движения жаберных крышек.

В онтогенетическом аспекте характерно изменение индивидуальных значений ЧДД в зависимости от температуры. Низкие значения этого показателя при зимних температурах свидетельствуют о снижении индивидуальной изменчивости, что связано с отсутствием активного поведения – пестрятки находятся в укрытиях и ведут пассивный образ жизни. Закономерно, с этой точки зрения, и повышение вариабельности параллельно с ростом температуры. При этом пестрятки выходят из укрытий, начинает проявляться территориальное поведение и жесткая конкуренция (Митанс, 1971; Веселов, 1993). В этот момент проявляются индивидуальные особенности молоди, которые характеризуются разным уровнем развития, конкурентоспособности и т.д.

**Уровень освещенности.** Зависимость поведения лососевых от освещенности изучалась достаточно интенсивно, однако влияние уровня освещенности на физиологические особенности смолтов практически не исследовано. Наблюдения за поведением смолтов во время ската показали, что при снижении уровня освещенности, а именно при 16 кЛк, происходит переход скатывающихся рыб к территориальному, свойственному пестряткам, поведению (Нестеров, 1985). В природе, при подобной смене поведенческих стереотипов должно происходить снижение ЧДД, так как дыхательный аппарат рыб переходит частично на напорную вентиляцию (Responses..., 1973). В экспериментальных же условиях напорная вентиляция отсутствует и смолты вынуждены переходить на прежний уровень дыхательной активности. Таким образом, при изменении данного фактора окружающей среды реакция организма смолтов определенным образом (по всей видимости, генетически) запрограммирована. Только благодаря обратной связи происходит дальнейшая корректировка этой программы.

**Заключение.** В онтогенезе и на фоне смене сезонов года происходит закономерное изменение поведения, тесно связанное с физиологией молоди атлантического лосося.

В зимнее время молодые особи лосося находятся в укрытиях под камнями и ведут пассивный образ жизни, так как являются пойкилотермными животными. В это время температура воды в реке около 0.1°C, что обуславливает пониженный обмен веществ и, следовательно, низкие значения ЧДД. Пассивный образ жизни и отсутствие конкурентных отношений ведут к снижению индивидуальной изменчивости. Начиная с 10°C происходит расселение пестряток по летним микростациям, повышение обмена веществ и, соответственно, дыхательной и сердечной активности.

Территориальность поведения ведет к жесткой конкуренции, резко возрастают индивидуальные различия, что находит отражение в увеличении разброса значений ЧДД.

При трансформации пестряток в смолтов происходит формирование пелагического стайного поведения, необходимого для катадромной миграции. Процесс смолтификации требует значительных энергетических затрат, которые обеспечиваются за счет повышения дыхательной активности, то есть ЧДД. С определенного момента (пик ската молоди) частотные характеристики дыхательного аппарата, характерные для реофильных рыб, уже не могут обеспечить потребности организма смолтифицирующихся особей кислородом.

Двигательная активность не всегда отражает процесс полной акклиматизации подопытного объекта к изменившимся условиям, тогда как дыхательные ритмы имеют высокое информационное значение в данном случае.

#### Список литературы

- Бахмет И.Н. Экспериментальное исследование поведенческих и физиологических реакций молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1998. 24 с.
- Белич А.И. Непрерывная длительная регистрация частоты сердечных сокращений бесконтактным методом // Физиол. журн. 1979. Т. 65. № 7. С. 1079–1082.
- Бугров Л.Ю. Особенности поведения молоди лососевых рыб в условиях фотоградиента. Сообщение 1: Результаты камеральных исследований // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1985. № 229. С. 51–63.
- Веселов А.Е. Распределение и поведение молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в потоке воды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 30 с.
- Дьяконов Ю.Н. Изменение деятельности сердца двухлеток карпа в зависимости от содержания кислорода в воде // Сб. науч. тр. НИИ оз. и реч. рыб. хоз. 1981. № 172. С. 104–109.
- Кангур А. О зависимости газообмена мальков угря от температуры среды // 6-я Всесоюз. конф. по экол. физиол. и биохимии рыб, Тез. докл., сентябрь, 1985 г. Вильнюс, 1985. С. 89–90.
- Карпович Т.А., Колупаев Б.И. Электрографические регистрации дыхания и сердечной деятельности у рыб и ракообразных // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17. № 5. С. 110–112.
- Карпович Т.А., Колупаев Б.И., Бейм А.М. Метод биотестирования на основе регистрации дыхательной и сердечной активности рыб // Методы биотестирования вод. Черноголовка, 1988. С. 60–65.

- Колупаев Б.И. Физиолого-биохимические аспекты биоконтроля качества вод // Сб. науч. тр.: Исследование биологического действия антропогенных факторов, загрязняющих водоемы. Иркутск, 1979. С. 125–130.
- Митанс А.Р. Сравнительная характеристика условий существования, питания и роста молоди в реках Латвии // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1971. Вып. 8. С. 3–54.
- Нестеров В.Д. Поведение молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в период покатной миграции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.
- Проссер С.Л. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977. Т. 2. 343 с.
- Флерова Г.И., Гдовский П.А. Скорость распространения возбуждения по волокнам обонятельного нерва и вызванные ответы обонятельного мозга рыб в условиях изменяющейся температуры // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 1. С. 119–125.
- Brodeur J.C., Dixon D.G., McKinley R.S. Assessment of cardiac output as a predictor of metabolic rate in rainbow trout // J. Fish Biol. 2001. V. 58. P. 439–452.
- Responses of fish to environmental changes. 1973. 190 p.
- Rimmer D.M., Paim U. Effects of temperature, photoperiod and season on the photobehaviour of juvenile Atlantic salmon // Can. J. Zool. 1990. V. 68. № 6. P. 1098–1103.
- Rogers S.C., Weatherley A.H. The use of opercular muscle electromyograms as an indicator of the metabolic costs of fish activity in rainbow trout, *S. gairdneri* R., as determined by radiotelemetry // J. Fish Biol. 1983. V. 23. P. 35–547.
- Rommel S.A. A simple method for recording fish heart and operculum beats without the use of implanted electrodes // J. Fish. Res. Board Can. 1973. V. 19. № 3. P. 417–422.



УДК 597.553.2

## **ПРОСТРАНСТВЕННО-БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ В ПОЙМЕ НИЖНЕЙ ОБИ**

**В.Д. Богданов, А.Р. Копориков, А.Л. Гаврилов**

*ИЭРиЖ УрО РАН, koporikov@ipae.uran.ru*

Миграции у рыб являются неотъемлемой частью жизненного цикла и представляют собой важнейшую адаптацию, способствующую повышению численности и расширению ареала вида (Мантейфель, 1959; Баранникова, 1975; Павлов, 1986; и др.). Для полупроходных сиговых рыб одним из важнейших периодов жизни является пассивный скат личинок по течению от мест выклева к нагульным водоемам. Скатываясь с нерестилищ, личинки распределяются для нагула на мелководьях, предпочитая заливные луга. Нагул молоди в реках, не имеющих обширной поймы (Печора, Енисей, Лена и др.) происходит в основном на дельтовых участках (Москаленко, 1971). В р. Обь, пойма которой заливается на огромной площади, биотопов, пригодных для нагула личинок, значительно больше.

Расселение молоди рыб по длине реки представляет важный элемент пространственно-временного распределения. В последнее время этот вопрос активно обсуждается рядом исследователей. Показано, что распределение по течению у молоди рыб динамично и определяется комплексом факторов. В большей степени изучено распределение молоди карповых, окуневых и сельдевых рыб (Махотин, 1970; Ильина, 1978; Кузнецов, 1978; Пушкина, 1980; Павлов и др., 1981, 1988; Жидовинов и др., 1986). Сведения о распределении личинок сиговых рыб имеются главным образом для озерных популяций, где определяющим фактором расселения по акватории выступают ветровые течения (Ковалев, 1962; Бушман и др., 1983; Александрова, Веденеев, 1984; Павлов и др., 1985). Описано территориальное и сезонное распределение и поведение личинок некоторых видов озерных американских сигов (Pritchard, 1930; Brown, 1952; Wells, 1966; Faber, 1970; Hogman, 1973), сигов шведских озер (Lindstrom, 1970). В последние годы исследовано распределение личинок сиговых рыб в пойме р. Анадырь (Шестаков, 1991, 1996).

Расселение личинок сиговых рыб в пойме Нижней Оби осуществляется в результате покатной миграции с нерестилищ уральских притоков (Богданов, 1988). Во второй половине июня прекращается скат личинок сиговых с нерестилищ и молодь концентрируется на хорошо прогревае-

мых мелководьях. Разница в температуре воды речного русла и пойменных водосемов с прогреваемыми мелководьями составляет 3–7°C.

Целью нашего исследования было изучить особенности распределения личинок сиговых рыб в пойме нижней Оби.

При выявлении особенностей распределения молоди в пойме нижней Оби были учтены особенности биотопа и степень удаленности нагульных акваторий от нерестилищ.

По критерию «особенности биотопа» было выделено три основных типа мест нагула: «заливной луг», «песчано-галечный пляж» и «обрывистый берег». В свою очередь, «песчано-галечный пляж» был разделен на два подтипа, отличающихся наличием или отсутствием течения – «проточный» и «непроточный». Эти биотопы отличаются глубиной русла, наличием или отсутствием течения и растительности, температурой воды и типом грунта.

*Заливной луг* (ЗЛ) – мелководье с залитой наземной растительностью. Вода хорошо прогрета, течение практически отсутствует. Грунт – мелкий песок. Обычно это затопленные сенокосные гривы в сорах и пойме Оби.

*Непроточный песчано-галечный пляж* (НП) – мелководье с полным или почти полным отсутствием наземной или водной растительности. Температура воды, как правило, выше, чем на стрежне, течение отсутствует. Грунт песчано-галечный. Как правило, это заливы вдали от основного русла реки или протоки.

*Проточный песчано-галечный пляж* (ПП) – мелководье с полным отсутствием растительности. Температура воды близка к температуре воды на стрежне, течение воды ярко выражено. Грунт песчано-галечный. Это преимущественно косы и мелководья островов, берега реки на излучине русла

*Обрывистый берег* (ОБ) – побережье с отсутствием затопленной растительности. Температура воды такая же как на стрежне, большие глубины, скорость течения высокая, грунт – мелкодисперсный заиленный песок. Такие биотопы часто встречаются на правобережье Малой Оби.

Места нагула по критерию «удаленность нагульных территорий от нерестилищ» были разделены на четыре зоны:

- 1) соровая система (залитая пойма) нерестового притока ( $S_0$ );
- 2) близлежащая к устью нерестового притока (участки поймы Оби, расположенные ниже по течению примерно на 30 км) ( $S_1$ );
- 3) среднеудаленная (участки протяженностью 20–30 км, расположенные ниже по течению от  $S_1$ ) ( $S_2$ );
- 4) удаленная (участки, расположенные ниже зоны  $S_2$  до устья следующего нерестового притока) ( $S_3$ ).

Размеры участков  $S_1$ ,  $S_2$  и  $S_3$  приведены ориентировочно: в разные годы и для разных нерестовых притоков они могут меняться в связи с гидрологическими особенностями.

Теоретически возможны три варианта распределения личинок по пойме Оби:

- 1) личинки быстро выходят из потока и оседают в районе устья нерестового притока;
- 2) личинки не выходят из потока длительное время и выносятся далеко от устья нерестового притока;
- 3) личинки выходят из потока постепенно на протяжении более или менее длительного времени и, таким образом, распределяются по пойме Оби более или менее равномерно.

При первом варианте распределения личинок в пойме Оби их экологическая плотность в зоне  $S_1$  будет достоверно выше, чем в зонах  $S_2$  и  $S_3$ . При втором – экологическая плотность личинок в зонах  $S_2$  и  $S_3$  будет достоверно выше, чем в зоне  $S_1$ . При третьем варианте распределения достоверных различий в экологической плотности между зонами  $S_1$ ,  $S_2$  и  $S_3$  не будет.

Дополнительным фактором, влияющим на распределение личинок, может служить их снос течением с верхних нагульных участков на участки, расположенные ниже по течению.

В нашем исследовании был проанализирован материал 4-летних сборов (2000–2003 гг.). Для примера более подробно рассмотрено пространственно-биотопическое распределение ранней молодежи сеговых в пойме Оби в 2000 г.

В 2000 г. численность генерации сегов была очень низкой, уровень затопления поймы – ниже среднегодовых показателей. Сравнение средних плотностей распределения молодежи на нагульных территориях поймы нижней Оби в этих условиях показало, что наибольшая плотность наблюдалась на биотопах, условно обозначенных как «заливной луг» – 49.6 экз./10 м<sup>2</sup>, на остальных биотопах средняя плотность распределения составила 1.5 экз./10 м<sup>2</sup>. Для определения уровня достоверности различий в распределении молодежи сегов на разных биотопах нами было проведено сравнение выборок проб с использованием критерия Манна-Уитни. При сравнении выборок «ЗЛ» и «ОБ» ( $n_1 = 17$ ,  $n_2 = 3$ )  $U_{\text{ман}}$  составляет 4.5, следовательно, при  $U_{\text{кр.0.05}} = 9$  плотность распределения личинок достоверно выше на биотопах «ЗЛ». В выборках «ЗЛ» и «НП+ПП» ( $n_1 = 17$ ,  $n_2 = 3$ )  $U_{\text{ман}} = 13$ , при  $U_{\text{кр.0.05}} = 9$  – различия по распределению личинок на этих биотопах недостоверно. Для выборок «ОБ» и «НП+ПП» ( $n_1 = 3$  и  $n_2 = 3$ )  $U_{\text{ман}} = 1.5$ , при  $U_{\text{кр.0.05}} = 0$  различий в распределении личинок также не наблюдается. Можно предположить, что биотопы, условно обозначенные

как «песчано-галечные пляжи», относятся к промежуточному типу по величине экологической плотности личинок. Скорости течения здесь значительно ниже, чем на биотопах с обрывистыми берегами, и по количеству доступных кормов они также превосходят участки «ОБ». Для оценки достоверности различий в плотностях заселения молодь биотопов «ЗЛ» и всех остальных сравниваемых биотопов «НП+ПП+ОБ» было проведено аналогичное сравнение по критерию Манна-Уитни:  $U_{\text{эмп.}} = 17.5$ ,  $U_{\text{кр.0.01}} = 18$ . На основании проведенного анализа можно с высокой степенью достоверности ( $p = 0.01$ ) утверждать, что плотность распределения личинок на биотопах «заливной луг» выше, чем на других биотопах вместе взятых. Таким образом, основными местами нагула молоди сигов в пойме нижней Оби в 2000 г. служили биотопы, отнесенные к группе «заливной луг».

В 2000 г. не было выявлено достоверных различий в экологической плотности молоди сигов в зависимости от расстояния до устьев нерестовых притоков. Причиной относительно высокой плотности молоди сигов (для  $S_1$  в среднем  $121.7 \text{ экз./10 м}^2$ ) явился, скорее всего, низкий уровень затопления поймы. Средняя плотность распределения личинок в непосредственной близости от устьев нерестовых притоков ( $S_1$ ) была выше ( $121.7 \text{ экз./10 м}^2$ ), чем на некотором удалении от них (в зоне  $S_2$  средняя экологическая плотность составила  $24.1 \text{ экз./10 м}^2$  и в зоне  $S_3$  –  $19.5 \text{ экз./10 м}^2$ ). Тем не менее, достоверных различий в плотности распределения молоди сигов, в зависимости от уровня удаленности от нерестовых притоков, найдено не было.

Сравнение точек, расположенных на удалении  $S_1$  и  $S_2$  по критерию  $U$  Манна-Уитни показало, что  $U_{\text{эмп.}} = 13.5$  (при  $U_{\text{кр.0.05}} = 10$ ,  $n_1 = 6$  и  $n_2 = 8$ ).  $U_{\text{эмп.}}$  для  $S_2$  и  $S_3$  было равно  $21.5$  (при  $U_{\text{кр.0.05}} = 13$ ,  $n_2 = 8$  и  $n_3 = 7$ ). Для  $S_1$  и  $S_3$  значение  $U_{\text{эмп.}}$  составило  $10.5$  (при  $U_{\text{кр.0.05}} = 8$ ,  $n_1 = 6$  и  $n_3 = 7$ ).

Во всех трех случаях эмпирические значения  $U$  больше, чем критические (третий теоретически возможный вариант распределения молоди в пойме). Следовательно, сиги распространяются по всей левобережной пойме нижней Оби, уходя на значительные расстояния от устьев нерестовых притоков. Аналогичные данные получены при анализе пространственного распределения отдельных видов сиговых (пелядь, пыжьян, чир, тугун).

В 2001–2003 гг. собранные материалы были проанализированы с целью выяснения закономерностей пространственно-биотопического распределения ранней молоди сигов в условиях различной водности и численности генераций (см. таблицу). Анализ распределения показал, что в условиях изменения водности поведение личинок сиговых рыб не изменяется.

**Экологическая плотность личинок сиговых рыб в пойме нижней Оби  
в зависимости от величины генерации и уровня водности**

Год	Уровень затопления поймы*, см	Суммарная численность покатных личинок**, млн. экз.	Средняя экологическая плотность личинок, экз./10 м <sup>2</sup>						
			по удаленности от устья нерестового притока				по типу биотопа		
			S1	S2	S3	ЗЛ	НП	остальные	
2000	802	433.0	121.7	24.1	19.5	49.6	–	1.5	
2001	833	952.9	19.2	8.1	6	12.1	8.8	0	
2002	848	196.4	2.9	13.5	3.5	4.9	–	–	
2003	815	288.4	31.7	0	0	31.7	–	0	

*Примечания.* \* – по уровню метеопоста пос. Мужик; \*\* – личинки с нерестилищ рек Сыня и Войкар; прочерк – экологическая плотность личинок не рассматривается.

Оценивая закономерности распределения ранней молоди сигов в первый месяц нагула в пойме нижней Оби можно сделать следующие выводы.

В годы с низким уровнем затопления поймы (2000 и 2003 гг.) экологическая плотность личинок на местах нагула достигает наибольших значений, но общая используемая для нагула площадь резко сокращается. Наоборот, в годы со средним (2001 г.) и высоким (2002 г.) уровнем затопления поймы увеличивается площадь нагульных территорий, но величина средней экологической плотности не достигает высоких значений (см.таблицу).

Личинки сиговых рыб в первый месяц нагула избегают биотопов с повышенными скоростями течения. Наиболее предпочитаемым является тип биотопа, обозначенный нами как «заливной луг».

УДК 597.585.1:574.91+597-154.31

**ИЗБИРАЕМЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ  
КАСПИЙСКИХ РЫБ-ВСЕЛЕНЦЕВ (БЫЧКОВ ГОЛОВАЧА И  
ЦУЦИКА) В СРАВНЕНИИ С ДВУМЯ АБОРИГЕННЫМИ  
ВИДАМИ (ПЕСКАРЕМ И ГОЛЬЦОМ)**

**В.Б. Вербицкий<sup>1</sup>, И.В. Гибенко<sup>2</sup>, А.М. Сви́рский<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
verb@ibiw.yaroslavl.ru; svirs@ibiw.yaroslavl.ru

<sup>2</sup> Красноярский государственный университет, Красноярск, Россия,  
inchik83@mail.ru

В настоящее время в гидробиологии особое внимание уделяется исследованиям биологии чужеродных видов в колонизированных ими водных экосистемах, изучению их роли в сообществах и прогнозированию их дальнейшего распространения.

Одним из главных факторов, ограничивающих распределение гидробионтов, является температура. Распространение водных организмов во многом определяется тем, какие температуры среды они способны выдерживать, а какие являются для них летальными. Кроме того, у большинства водных животных температура непосредственно влияет на скорость обменных процессов в организме и во многом определяет их поведение в пределах ареала распространения, так как среди переносимых (толерантных) температур всегда имеется температура, при которой все жизненные процессы скоординированы и протекают наилучшим образом. Поэтому одной из основных температурных реакций, характеризующих адаптационные возможности гидробионтов и их распределение в гетеротермальной среде, является терморегуляционное поведение, т.е. выбор оптимальной температуры. Экспериментально ее определяют как температуру, избираемую (или предпочитаемую) в искусственном градиенте температур и получившую название «термопреферендума» (Иалев, 1958).

Цель данной работы состояла в изучении особенностей температурных реакций (термопреферендума) у двух каспийских видов рыб, активно расселяющихся с середины 90-х годов XX века вверх по Волге, в сравнении с местными видами рыб, обитающими в одном биотопе с вселенцами.

**Материал и метод исследования.** Объектом исследований служили каспийские виды: бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* (Pallas), отловленный в литорали Рыбинского водохранилища и бычок-головач *Neogobius kessleri* (Gunther), отловленный в литорали Горьковского водохрани-

лища, а такжеaborигенные виды – пескарь *Gobio gobio* (Linne) и голец *Noemacheilus barbatulus* (Linne), отловленные в литорали Рыбинского водохранилища. Все рыбы были отловлены в летнее время.

Установка для изучения избираемой температуры представляла собой лоток Хертера с металлическим дном и стенками из прозрачного оргстекла. Размеры установки – 180 × 15 × 5 см. Горизонтальный градиент создавали путем поддержания разных температур на противоположных концах лотка (10–30°C) с помощью терморегулирующего устройства УТП-1, нагревательного элемента мощностью 0.8 кВт и холодильного агрегата. Для устранения конвекционных токов и вертикального градиента толщина воды в лотке составляла 2 см.

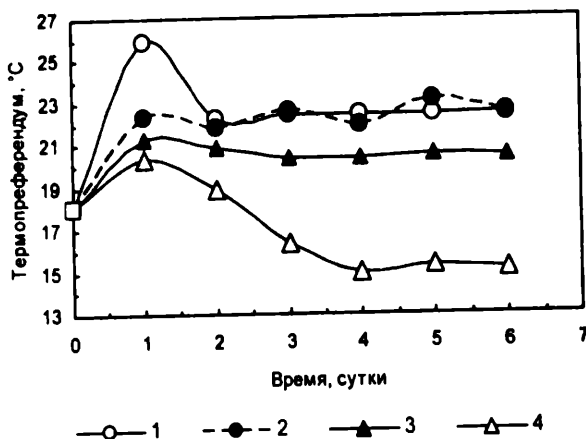
Отловленных рыб помещали в аквариумы, где в течение 2–3 недель акклиматизировали к лабораторным условиям при температуре 18°C. Затем группу из 3–4 особей одного вида переносили в ту часть термоградиентной установки, в которой температура воды соответствовала температуре акклиматизации. Температуру воды, избираемую каждой рыбой, замеряли с точностью 0.1°C при помощи ртутных термометров, расположенных вдоль лотка. Все замеры температуры производили только в светлое время суток.

Рыбы, помещенные в термоградиентную установку, почти сразу же проявляют терморегуляционное поведение, выбирая температуру, отличную от акклиматизационной, однако с течением времени значение избираемой температуры меняется по мере акклиматизации рыб к новым условиям и в конце концов по истечении определенного срока их распределение стабилизируется. Среднюю температуру такого распределения называли окончательно избираемой (Fry, 1947). Для рыб приемлемым периодом для определения окончательно избираемой температуры (ОИТ) считается период в 24–96 ч после помещения в градиент (Reynolds, Casterlin, 1979).

В наших опытах ОИТ вычислялась за тот период времени, где среднесуточные значения избираемой температуры статистически не отличались друг от друга на протяжении как минимум 3 сут (Лапкин и др., 1979, 1981, 1990), поэтому длительность всего пребывания рыб в термоградиентной установке составляла около 6 сут.

**Результаты и их обсуждение.** Сразу после помещения рыб в термоградиентную установку их поведение было примерно одинаковым (см. рисунок). Все они, независимо от вида, в первый день выбрали более высокую температуру, чем температура их акклиматизации (18°C): бычок-цуцик на 7.9, бычок-головач на 4.4, пескарь на 3.3 и голец на 2.3°C. На второй день среднесуточное значение избираемой ими температуры немного снизилось: у бычка-цуцика – на 3.7, у гольца – на 1.4, у бычка-

головача – на 0.5 и у пескаря – на 0.4°C. Однако затем поведение каждого вида было различным.



Динамика изменения среднесуточной избираемой температуры во время 6-суточного пребывания в термоградиентной установке рыб-вселенцев: бычка-цуцика (1) и бычка-головача (2), и рыб-аборигенов: пескаря (3) и гольца (4)

У бычка-цуцика каких-либо изменений в температурном распределении до конца опыта больше не происходило, поэтому средняя температура  $22.4 \pm 0.3^\circ\text{C}$  за период со 2-х по 6-е сутки была принята нами за окончательно избираемую. У пескаря подобная стабилизация температурного распределения произошла на сутки позже и его ОИТ оказалась на  $2^\circ\text{C}$  ниже, чем у бычка-цуцика –  $20.4 \pm 0.1^\circ\text{C}$ . У обоих видов переход от акклимационной к окончательно избираемой температуре осуществлялся по наиболее распространенному типу переходного процесса – с перерегулированием в начальной фазе.

У гольца стабилизация среднесуточной избираемой температуры произошла на 4-е сутки, а вновь установившийся уровень –  $15.1 \pm 0.2^\circ\text{C}$ , оказался гораздо ниже, чем температура акклимации ( $18^\circ\text{C}$ ). Такое поведение гольца в термоградиентной установке можно отнести к довольно редкому типу переходного процесса – «ложному старту», когда реакция организма в начальной фазе переходного процесса направлена в противоположную сторону от установившегося впоследствии уровня.



У бычка-головача стабилизации температурного распределения в том виде, в каком она была описана у трех предыдущих видов, не наблюдалось вообще. На третий день пребывания рыб в установке их среднесуточная избираемая температура опять повысилась, и такое чередование повышенной и пониженной избираемой температуры с амплитудой  $1^{\circ}\text{C}$  продолжалось до конца опыта. Среднее значение, вокруг которого осуществлялись эти колебания, было принято за ОИТ бычка-головача –  $22.4 \pm 1.8^{\circ}\text{C}$ . Теоретически возможно такое поведение самоуправляемой системы, когда при переходе из одного состояния в другое возникают незатухающие колебания. На практике же, кроме бычка-головача, это явление было зафиксировано у молоди леща, акклиматизированного к  $30^{\circ}\text{C}$  (Сви́рский, Голованов, 1991).

Таким образом, проведенные исследования показали, что оба вида рыб-вселенцев имеют одинаковую и, в отличие от исследованных рыб-аборигенов, довольно высокую ОИТ:  $22.4 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$  – бычок-цуцик и  $22.4 \pm 1.8^{\circ}\text{C}$  – бычок-головач. При этом ОИТ бычка-головача из-за большей подвижности рыб в термоградиентном поле и особенностей поведения в установившемся режиме оказалась как бы «размыта» по сравнению с таковой бычка-цуцика. Наименьшая ОИТ –  $15.1 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ , была у гольца, а у пескаря она занимала промежуточное значение –  $20.4 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ .

По мнению Дж. Магнусона (Magnuson et al., 1979), температурные условия среды в силу своей градиентности могут быть таким же предметом конкуренции, как и пища. В этом плане, как видим, пескарь и голец занимают в литорали совсем другие «термальные ниши», чем бычки-вселенцы. Не будет конкурировать с бычками за предпочитаемые температурные условия, очевидно, и присутствующая в литорали молодь других видов рыб-аборигенов. Так, у сеголеток леща ОИТ равна  $27^{\circ}\text{C}$ , у окуни и плотвы –  $25\text{--}26^{\circ}\text{C}$  (Лапкин и др., 1981), а у сеголеток щуки –  $24^{\circ}\text{C}$  (Сви́рский, Обухова, 2000).

#### Список литературы

- Илев В.С. Эколого-физиологический анализ распределения рыб в градиентных условиях среды // Тр. совещ. по физиол. рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 288–296.
- Лапкин В.В., Голованов В.К., Сви́рский А.М. Избираемая температура и температура акклимации рыб // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 11. С. 1659–1670.
- Лапкин В.В., Сви́рский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб // Зоол. журн. 1981. Т. 40. Вып. 12. С. 1792–1801.

- Лапкин В.В., Голованов В.К., Севрский А.М., Соколов В.А. Термоадаптационные характеристики леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. С. 37–85.
- Поддубный А.Г., Голованов В.К., Лапкин В.В. Сезонная динамика избираемых температур рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978. Вып. 32(35). С. 151–167.
- Севрский А.М., Голованов В.К. Влияние температуры акклимации на терморегуляционное поведение молоди леща *Abramis brama* (L.) в различные сезоны года // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. № 6. С. 974–980.
- Севрский А.М., Обухова В.М. Терморегуляционное поведение сеголеток щуки *Esox lucius* L. // Экологическая физиология и биохимия рыб. Тез. докл. 9-й Всерос. конф. Ярославль, 2000. С. 129–130.
- Bartholomew G.A. Body temperature and energy metabolism // Animal physiology: Principles and adaptations. New York: MacMillan Publ. Co, 1977. P. 364–449.
- Fry F.E.J. Effects of the environment on animal activity // Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. Publ. Ont. Fish. Res. Lab., 1947. № 69. Ser. 55. 62 p.
- Mugmson J.J., Crowder L.B., Medvick P.A. Temperature as an ecological resource // Amer. Zool. 1979. V. 19. № 1. P. 331–343.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation and the «final preferendum» paradigm // Amer. Zool. 1979. V. 19. № 1. P. 211–224.

УДК 597.553.2(26)

## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR*

А.Е. Веселов<sup>1</sup>, С.М. Калюжин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск,  
veselov@krc.karelia.ru

<sup>2</sup> Варзугский научно-исследовательский центр полярных экосистем,  
vk@sprint.ru

Данные многочисленных исследований показывают, что молодь атлантического лосося обитает в весьма ограниченном диапазоне гидрологических условий, которые свойственны только порогам и перекатам рек, имеющих значительные уклоны (Шустов и др., 1980; Кузьмин, Смирнов, 1982; Казаков и др., 1992; и др.). Известно, что пространственное распределение молоди лосося связано со сменой биотопов обитания в летний и зимний периоды (Saunders, Gee, 1964; Karlström, 1977; Kennedy, Strange, 1982; Gunjak, 1988; Веселов, Шустов, 1991; Erkinaro, 1997; Heggenes et al., 1999). Однако чаще всего характеристика участков обитания сводилась к измерению диапазона скоростей течения и глубин на микростациях обитания пестряток. В некоторых работах дополнительно приводится фракционный состав грунта (Митанс, 1971; Сидоров и др., 1977; Symons, Heland, 1978; Нестеров, 1985; Сафонов и др., 1985; Смирнов и др., 1985; Шустов, 1987; и др.) Вместе с тем, детального исследования сезонного распределения молоди лосося разных возрастных групп в зависимости от факторов среды (скоростей течения, глубин, фракций грунтов) на значительных площадях нерестово-выростных участков (НВУ) не проводилось, особенно в условиях Субарктики. Поэтому не представлялось возможным проанализировать закономерности пространственного распределения молоди лосося разных возрастных групп при смене температурного режима в течение года.

В настоящей работе представлены результаты многолетних наблюдений за сезонным распределением молоди лосося разных возрастных групп на нерестово-выростном перекате реки Варзуга (Кольский п-ов). На основе полученных данных проанализирована связь сезонной динамики распределения молоди лосося с избираемыми ею гидрологическими условиями – скоростями течения, глубинами и фракционным составом грунтов.

**Материал и методы.** Река Варзуга, на которой проводились исследования в 1987–1990 и 1999 гг., берет начало из оз. Варзугское (координаты

истока: 67°06' с.ш., 36°38' в.д.) и впадает в Белое море (координаты устья: 66°16' с.ш., 36°58' в.д.). В качестве модельного участка был выбран НВУ «Киветем» перекатного типа, площадью 33670 м<sup>2</sup>, расположенный в 35 км от устья. Объектом исследования служила молодь атлантического лосося *Salmo salar* возрастом от 0+ до 4+ (личинки, сеголетки, пестрятки).

Перед началом работ рельеф переката картировали посредством разметки дна продольными и поперечными реперами на квадраты. В углах сетки определяли глубины, скорости течения, фракционный состав грунтов. Затем, на основе данных по глубинам, строили трехмерное изображение русла, на котором отмечали распределение рыб, скорости течения и данные о фракционном составе грунта (Веселов, Калужин, 2001).

Плотности распределения рыб ежегодно регистрировали по всей площади переката при помощи подводных наблюдений с использованием легководолазного комплекта. Известно, что такой способ наблюдений позволяет получать весьма точные данные (Keenleyside, 1962; Wankowski, Thorp, 1979; Павлов и др., 1981; и др.). Сезонную динамику распределения молоди лосося также исследовали по поперечному разрезу переката (длиной 175 м) на 9 станциях. Каждая станция занимала площадь 100 м<sup>2</sup>. Методом электролова проводили трехразовый облов станций, изымая ~ 97% рыб (Zippin, 1956; Клыпото и др., 1987). Выловленных рыб сразу после визуального определения возраста возвращали живыми в реку. Оба метода позволяли весьма точно регистрировать плотности распределения рыб по площади НВУ. Подводные наблюдения и электролов применяли 4 раза в год при различных температурах: весной – 8.0–12.0°C, летом – 12.0–22.0°C, осенью – 9.0–3.5°C, зимой – 0.1–0.5°C. По средним результатам 4 лет наблюдений была построена общая картина сезонного распределения молоди в рельефе переката и по его поперечному срезу на 9 станциях.

**Результаты и обсуждение.** Предварительные подводные наблюдения и электролов показали, что перекат Киветем является благоприятным нерестовым участком для производителей лосося и выростным для ее молоди разных возрастных групп. На это указывают высокие плотности распределения молоди. Картирование переката позволило выявить неравномерный рельеф русла, сформированный аллювиальными наносами на подеме скального грунта в виде диагонального гребня. Эти условия определили формирование микробиотопов молоди лосося с избираемыми ею скоростями течения, глубинами и размерными фракциями грунта (в зависимости от температурного режима). Поэтому распределение рыб имело сезонную и возрастную динамику.

Распределение на поперечном срезе переката. Известно, что в условиях Субарктики весеннее расселение личинок лосося

из нерестовых гнезд начинается при достижении в первой половине июня температуры воды 8–12°C (Веселов, Калужин, 2001). На перекате Киветем в этот период личинки лосося расселялись в основном по двум мелководным (0.2–0.3 м) областям (рис. 1, станции 2, 3 и 7, 8), где и были ранее обнаружены нерестовые гнезда от прошлого года (в сентябре) нереста. На фоне происходящего в это время снижения уровня паводковых вод максимальная плотность личинок достигала  $286 \pm 23$  экз./100 м<sup>2</sup>. Более 50% их расселялось в диапазонах: глубин – 0.25–0.45 м, скоростей течения<sup>1</sup> – 0.80–1.25 м/с, и преимущественно на мелкогалечном грунте (с диаметром частиц 1–5 см) с отдельными мелкими валунами (5–10 см).

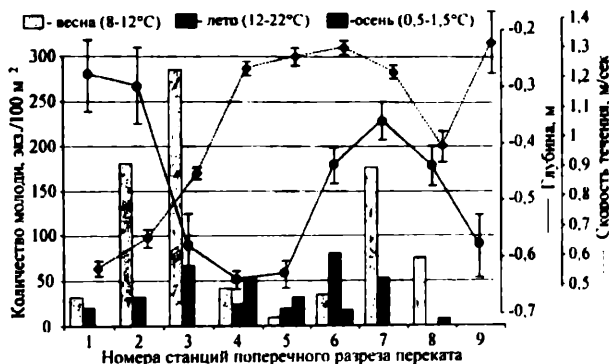


Рис. 1. Распределение личинок и сеголеток лосося по разрезу переката (1988–1990 и 1999 гг.)

В июле, когда температура воды изменялась в пределах 12–22°C и уровень воды стабилизировался, завершилось формирование новой структуры течений. К этому времени произошло смещение областей обитания сеголеток (бывших личинок) к центру русла с сохранением распределения по двум обширным областям переката (глубина 0.6 м, скорость течения 0.5–0.7 м/с), дно которых характеризовалось мелкогалечным грунтом с повышенным содержанием мелкого валуна. Максимальная плотность сеголеток составила  $81 \pm 12$  экз./100 м<sup>2</sup>, но на многих станциях она уже не превышала 0.25 экз./100 м<sup>2</sup> (рис. 1, станции 2, 3, 4 и 6, 8).

<sup>1</sup> Здесь и далее скорости течения измерены у поверхности воды.

Осенью, при начавшемся понижении температуры (от 9.0 до 1.5°C), сеголетки мигрировали к центру русла (рис. 1, станции 4, 5, 6). Их максимальная плотность стабилизировалась на уровне  $54 \pm 8$  экз./100 м<sup>2</sup> (станция 4). Сеголетки обитали на галечно-валунном грунте, в составе которого преобладали фракции мелкого и среднего (10–25 см) валуна. Скорость течения в этих местах не превышала 0.2–0.3 м/с.

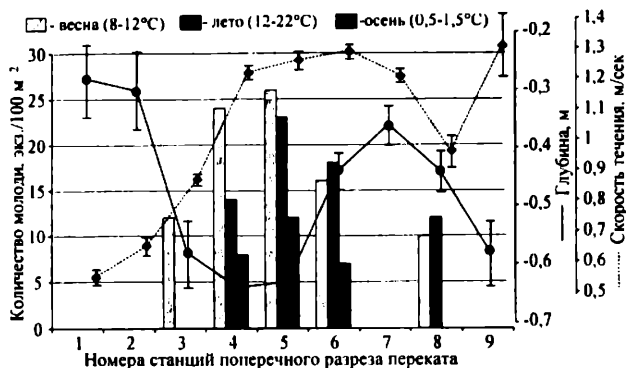


Рис. 2. Распределение пестрятков лосося (в возрасте 1–1+) по разрезу переката (1988–1990 и 1999 гг.)

После зимовки у старших возрастных групп пестрятков распределение также динамично менялось. В июне при температуре 8–12°C плотность возрастной группы 1+ достигала  $26 \pm 5$  экз./100 м<sup>2</sup>, а группы 2+  $14 \pm 4$  экз./100 м<sup>2</sup>. В июле (12–22°C) она снизилась у первой группы до  $23 \pm 5$  экз./100 м<sup>2</sup>, а у второй – до  $8 \pm 2$  экз./100 м<sup>2</sup> (рис. 2, 3).

Осенью, с понижением температуры до 1.5°C, и зимой, при 0.2–0.5°C, пестрятки всех возрастных групп распределялись компактно на более глубоких участках русла (0.6–0.7 м) с содержанием большего количества крупновалунных фракций грунта. В это время для двухлеток регистрировались плотности  $12 \pm 4$  экз./100 м<sup>2</sup> (рис. 2), а для трехлеток –  $5 \pm 2$  экз./100 м<sup>2</sup> (рис. 3). Затем к весне (апрель–май, температура воды 0.2–0.5°C), плотность распределения двухлеток не превышала  $14 \pm 5$  экз./100 м<sup>2</sup> и трехлеток –  $9 \pm 3$  экз./100 м<sup>2</sup>, тогда как для сеголеток этот показатель еще оставался весьма высоким –  $27 \pm 4$  экз./100 м<sup>2</sup> (рис. 4). Зимой (измерения сделаны в период открытой воды) скорость течения в местах обитания всех возрастных групп молоди изменялась от

0.8 до 1.35 м/с. Отмеченное некоторое увеличение плотности распределения пестряток 2+ связано, по-видимому, с повышением общей двигательной активности молоди в апреле-мае и, как следствие, с начавшимися ее локальными миграциями.

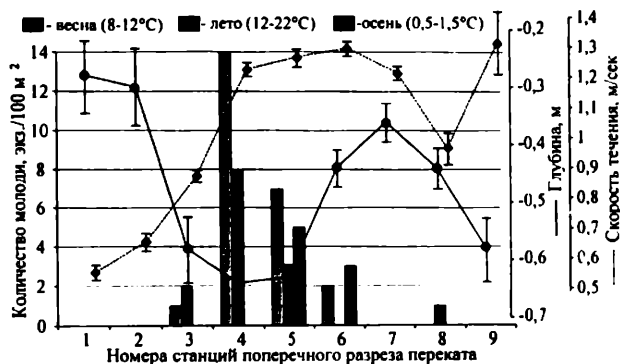


Рис. 3. Распределение пестряток лосося (в возрасте 2-2+) по разрезу переката (1988-1990 и 1999 гг.)

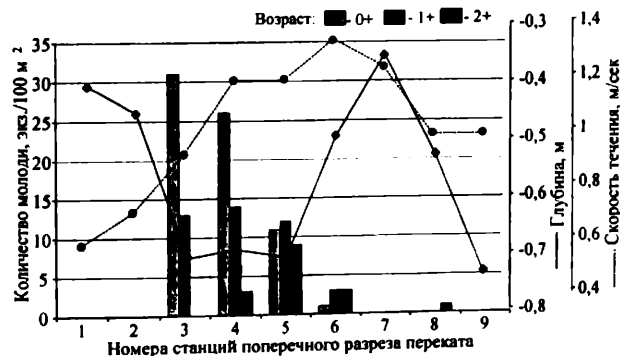


Рис. 4. Распределение сеголеток и пестряток лосося по разрезу переката (1988-1990 и 1999 гг.)

Распределение молоди лосося в рельефе переката. В весенний период, при прогреве воды до 12°C, сеголетки массово расселялись из нерестовых гнезд на участки будущего обитания (рис. 5, весна). Расселение происходило в грунте или придонном слое воды при низких скоростях течения (Веселов, 1996). Большая часть сеголеток (50–70%) вымывалась за пределы переката и погибала. Этим и объяснялось резкое сокращение площади расселения к середине лета, происходившее за счет агрегированного перераспределения оставшихся сеголеток (рис. 5, лето), которые случайно попадали в микробиотопы переката с благоприятными скоростями течения, где и выживали. К этому моменту личинки и сеголетки переключались на экзогенное питание, у них начинал формироваться чешуйный покров, появлялась пятнистая окраска. Затем постепенно проявлялось территориальное поведение, связанное с миграцией из межгалечного пространства на поверхность грунта, где усиливалось воздействие потока.

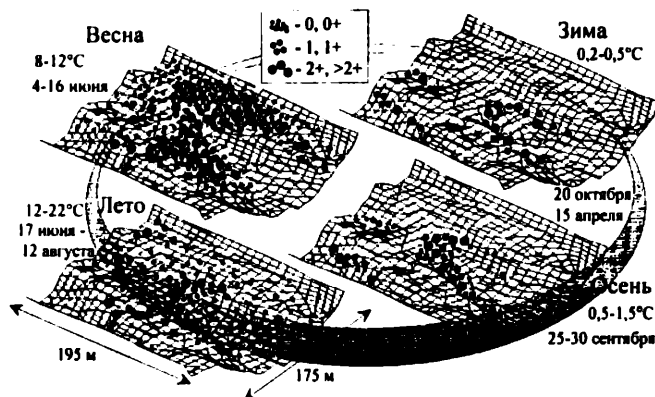


Рис. 5. Сезонная динамика распределения молоди лосося разных возрастных групп в рельефе переката Киветем (1988–1990 и 1999 гг.)

В условиях реки, при дальнейшем росте в течение двух лет, пестрятки уже могли выдерживать большие скорости течения (Saunders, Gee, 1964; Karlström, 1977; Веселов, Шустов, 1991; Veselov et al., 1998). Поэтому они мигрировали на соответствующие (ближе к гребню) участки переката с крупновалунным грунтом, служащим укрытием. Постепенно молодь осваивала разнообразные микробиотопы и мозаично расселялась по всему гребневому участку переката, который характеризуется высокими скоростями течения (1,2–1,4 м/с).



Анализируя пространственное распределение молоди лосося различных возрастных групп на перекатах разных рек, можно отметить общие закономерности. Например, в р. Варзуге, как разветвленной системе с низкой озерностью (менее 3%), локальные миграции молоди происходят чаще, на большие расстояния, и обусловлены они резко изменяющимся уровнем режимом, в отличие от рек, зарегулированных озерами (Лижма, Шуя, Сума и др.). Нерестовая площадь НВУ обычно занимает 5–25% от площади порога или переката, а молодь распределяется лишь на 15–65% этой площади. Наиболее типично мозаично-агрегированное распределение рыб на микробиотопах, которые образуются в складках рельефа дна среди крупновалунных фракций грунта. Реже наблюдается равномерный тип распределения, характерный в июне для сеголеток.

Известно, что у многих видов рыб с пойкилотермией связан малоподвижный образ жизни при низких температурах (Prosser, 1973). В связи с этим зимой главными избираемыми факторами для молоди лосося становятся отсутствие сильного потока и наличие укрытий под крупными валунами (Saunders, Gee, 1964; Karlström, 1977; Gunjak, 1988; Веселов, Шустов, 1991; Erkinaro, 1997). Молодь лосося неспособна при низких температурах противостоять сильному потоку. В результате, с понижением температуры мальки совершали локальные миграции к валунным укрытиям в более глубокие области переката с низкими скоростями течения, что и приводило к резкому сокращению участков их обитания в осенний и зимний периоды (рис. 5, осень, зима). С весенним повышением температуры, особенно в диапазоне 8.5–12.0°C, молодь лосося перераспределялась с зимних на летние микробиотопы с меньшими глубинами и большими скоростями течения.

Таким образом, распределение молоди лосося разных возрастных групп имеет выраженную сезонную динамику. Это связано с тем, что в весенний период происходит массовое расселение молоди по обширным площадям НВУ: личинок из нерестовых гнезд, а пестряток (в возрасте 1–2 года) – с компактных мест зимовки. Затем, в течение 2–3-х нед происходит массовая гибель сеголеток (50–70%) и покатная миграция части смолтифицировавшихся пестряток (10–30%). Одновременно наблюдается перераспределение оставшихся сеголеток и не смолтифицировавшихся в текущем году пестряток. В результате этого снова высвобождаются значительные площади, но одновременно усиливается мозаичная агрегированность распределения молоди. Стимулом к перераспределению растущей молоди лосося становится изменение предпочитаемых скоростей течения, глубин и фракционного состава грунтов (Веселов, Калюжин, 2001). Все это приводит к динамичной смене областей распределения рыб на нерестово-выростных участках в течение года.

### Список литературы

- Веселов А.Е., Шустов Ю.А. // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 2. С. 346–350.
- Веселов А.Е. Модели поведения молоди атлантического лосося и условия их формирования. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 1996. 50 с.
- Веселов А.Е., Калюжин С.М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д., Капустин С.Н. Дневное распределение рыб в реке по данным подводных наблюдений // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21. Вып. 1. С. 177–180.
- Erkinaro J. Habitat shifts of juvenile Atlantic salmon in Northern rivers. Academic Dissertation to be presented with the assent of the Faculty of Science, University of Oulu. Oulun University Press, 1997. 55 p.
- Gunjak R.A. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1988. V. 45. № 12. P. 2156–2160.
- Heggenes J., Bagliniere J.L., Cunjak R.A. // Ecol. Freshwater Fish. 1999. V. 4. № 1. P. 1–21.
- Karlström O. Habitat selection and population densities of salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) parr in Swedish rivers with some reference to human activities. Abstract of Uppsala Dissertations from the faculty of Science. Uppsala, 1977. 12 p.
- Kennedy G.J.A., Strange C.D. The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient // J. Fish Biol. 1982. V. 20. № 5. P. 579–590.
- Keenleyside M.H.A. Skin-diving observations of Atlantic salmon and brook trout in Miramichi River, New Brunswick // J. Fish Res. Board Can. 1962. V. 19. № 4. P. 625–634.
- Prosser C.L. Comparative Animal Physiology. Philadelphia-London-Toronto: W.B. Saunders Company, 1973. 571 p.
- Saunders R.L., Gee J.H. Movements of young Atlantic salmon in a small stream // J. Fish Res. Board Can. 1964. V. 21. № 1. P. 27–36.
- Veselov A.Е., Kazakov R.V., Sysoyeva M.I., Bahmet I.N. Ontogenesis of reotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon // Aquaculture. 1998. V. 168. P. 17–26.
- Wankowski I.W., Thorpe J.E. Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. juveniles // J. Fish Biol. 1979. V. 14. № 3. P. 239–248.
- Zippin C. The removal method of population estimation // J. Wildlife Management. 1958. V. 22. № 1. P. 82–90.

УДК 597-154.5

## **ИЗМЕНЕНИЯ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ И МЕСТ РАЗМНОЖЕНИЯ АБОРИГЕННЫХ РЫБ В ОЗЕРЕ ЧАНЫ**

**В.А. Воскобойников, О.В. Трифонова**

*Западно-Сибирский научно-исследовательский институт водных  
биоресурсов и аквакультуры (Новосибирский филиал  
ФГУП «Госрыбцентр»), Россия, sibribniiproekt@mail.ru*

Для озера Чаны характерны периодические колебания уровня воды, приводящие к значительным изменениям площади акватории, объема водной массы, степени минерализации воды, состояния кормовой базы и численности рыб. В настоящее время уровень воды в озере составляет 106.8 м БС, а площадь – 196.7 тыс. га.

В оз. Чаны и впадающих в него реках (Чулым и Каргат) обитает 9 представителей аборигенной ихтиофауны. В конце 70-х годов XX века произошли значительные изменения в составе ихтиофауны вследствие натурализации акклиматизированного здесь судака, а в 80-е годы расширились объемы зарыбления озера ситами-планктофагами. Всего в озере обитает 14 видов рыб. Аборигенный комплекс промысловых видов рыб в оз. Чаны представлен плотвой, язем и окунем. Запасы рыб в озере, а следовательно и уловы, подвержены значительным колебаниям по годам и зависят как от водного режима, так и от условий воспроизводства.

Вследствие превышения уровня испарения над количеством осадков, в бессточном оз. Чаны аккумулируются соли, вносимые реками, а засоленные почвы и грунтовые воды увеличивают минерализацию его вод. Однако в целом минерализация значительно изменяется по плесам, что объясняется морфологией котловины и распресняющим действием речных вод. По мере удаленности от устьев впадающих в озеро рек, минерализация воды возрастает от 0.7 (оз. Малые Чаны) до 9.0 г/л (Ярковский плес).

Общая минерализация вод озера подвержена значительным сезонным колебаниям. Максимальные значения наблюдаются в подледный период в марте–апреле, причем амплитуда наблюдаемых колебаний наиболее высока в мелководных плесах – оз. Малые Чаны и Тагано-Казанцевском плесе. Здесь в зимний период минерализация увеличивается в несколько раз.

В многолетнем аспекте минерализация воды озера изменяется в зависимости от колебаний его уровня. Вода оз. Малые Чаны и Чиняихинского плеса в летний период наименее минерализована, причем степень минерализации стабильна во времени и хорошо коррелирует с уровнем ре-

жимом. В то же время, из-за инерционности водных масс и отсутствия выраженных распресняющих течений в более удаленных от устья рек участках озера, изменение степени минерализации воды здесь запаздывает на 2–3 года.

При высоком уровне воды резко увеличиваются уловы крупночешуйчатых рыб – язя и щуки. У всех видов рыб темп роста становится более интенсивным, увеличивается численность, а рыбопродуктивность повышается в целом по водоему до 35 кг/га, достигая на отдельных плесах 82 кг/га.

С понижением уровня воды наблюдается обратный процесс. Из уловов исчезает щука, основу уловов составляют плотва, окунь и язь. При отметке уровня 105.5–105.7 м БС зимой происходит массовая гибель рыб от заморозов. Рыбопродуктивность озера снижается до 0.8 кг/га, ухудшается темп роста рыб.

Сложность морфологического строения оз. Чаны обусловила значительные различия биотических показателей на разных его участках, а частые изменения гидрологического режима – количественные и качественные изменения миграционных путей рыб. До середины 70-х годов прошлого века основные стада язя и плотвы зимовали в Ярковском плесе, что было обусловлено возникновением зимних заморозов на большей части акватории озера. Нагуливались эти стада в Чиняихинском и Тагано-Казанцевских плесах, где, как и в Ярковском плесе, вылавливали большую часть этих видов рыб. Главные нерестилища язя и плотвы были расположены в оз. Малые Чаны и в поймах рек Чулым и Каргат. Основные миграционные пути этих видов рыб пролегают от мест зимовки (Ярковский плес и оз. Яркуль) через Тагано-Казанцевский и Чиняихинский плесы в оз. Малые Чаны и в реки Чулым и Каргат. До 80–90% всего промыслового запаса рыб проходило через протоку Кожурла, соединяющую все плесы оз. Чаны с оз. Малые Чаны и устьями рек. Дальние миграционные пути соответствовали распространению основных распресняющих течений из рек. У окуня в оз. Чаны, в отличие от плотвы и язя, значительных нерестовых миграций не наблюдается. Основные его нерестилища расположены в южной части Чиняихинского плеса и в прибрежной полосе оз. Малые Чаны.

Однако с уменьшением стока рек и обмелением озера градиент распресняющих течений ослабевает, снижается четкость направления миграций, изменяются сроки и места нереста.

В конце 70-х годов наблюдали существенные изменения в составе ихтиофауны озера: произошла натурализация акклиматизированного судака. С вводом в строй Урюмского рыбопитомника (площадью 9 тыс. га) значительно расширились объемы зарыбления оз. Чаны сига-

планктофагами. В этот период наблюдалось значительное снижение уровня воды и, следовательно, объема водной массы и увеличение плотности рыбного населения акватории.

Успешное развитие специализированного вылова плотвы и старше-возрастного язя в местах сезонных концентраций существенно изменило их промысловые запасы и возрастную структуру популяций. Все эти факторы наряду с ухудшением гидрологического режима озера и частичным зарегулированием рек Чулым и Каргат способствовали перераспределению доступных мест нереста, изменению объемов и путей мигрирующих стад рыб. Это связано с временным распреснением поверхностных вод за счет собственного водосбора заливов. Такое распреснение неустойчиво и подвержено сильному влиянию ветровых стонно-нагонных явлений.

В настоящее время основными нерестилищами плотвы и язя рыб стали заливы Чиняихинского плеса и оз. Малые Чаны. В связи с этим изменились дальность, направление и сроки миграций, что привело к изменению районов промысловых концентраций рыб.

Ранее основные продуктивные нерестилища язя и плотвы, дающие значительный вклад в пополнение промысловых стад этих видов, располагались в поймах рек Чулым и Каргат и в прибрежной полосе оз. Малые Чаны. Поэтому язь, плотва и, частично, окунь совершали ежегодные нерестовые миграции на эти участки. Схема сезонных миграций в данный период проходила по одному из следующих вариантов.

1. В период многоводья рыбы шли на нерест из наиболее удаленного Ярковского плеса через Тагано-Казанцевский и Чиняихинский плесы, где к «ярковскому» стаду присоединялись стада, зимовавшие на других участках озера, и далее они совместно проходили через протоку Кожурла на нерестилища оз. Малые Чаны и эстуария рек Чулым и Каргат, а также в пойменную систему этих рек.

2. В период маловодья наблюдалась миграция «ярковского» стада по тому же пути, однако в этом случае оно почти не смешивалось с «большечановским» стадом, а нерестовая миграция и нерест этих стад были значительно разобщены по времени. Такая схема нерестовых миграций способствовала обособлению этих двух стад рыб, обеспечивая поддержание их численности на достаточно высоком уровне и в период маловодья. Общая длина миграционного пути через протоку Кожурла достигала 250–280 км. На этой особенности нерестового поведения аборигенных видов рыб была основана методика учета и изучения их численности. На протоке Кожурла в течение 36 лет проводились учетные контрольные обловы нерестовых стад этих рыб. Уловы контрольного невода в начале 70-х годов прошлого века достигали 100 т. Однако в конце прошлого – начале текущего веков уловы снизились до 15–20 т, причем это не было обу-

словлено значительным сокращением промысловых запасов этих видов рыб.

В последние годы в озере наблюдается длительное и значительное повышение уровня воды (от 105.7 м БС в 2000 г. до 106.8 м БС в 2004 г.), что привело к увеличению эффективности воспроизводства и появлению высокоурожайных поколений. В 2001–2002 гг. уровень воды в озере поднялся на 35–45 см. в 2002–2003 гг. – еще на 50–65 см.

В то же время заметно снизилась интенсивность нерестового хода рыб в направлении оз. Малые Чаны и подъем их в реки Каргат и Чулым, где ранее располагались основные нерестилища этих видов. Причинами этого стали зарегулирование рек (постройка многочисленных временных переходов через реки путем укладки пакета труб небольшого диаметра для пропуска паводковых вод и засыпки их грунтом), а также круглогодичный браконьерский промысел в период нереста в реках и непосредственно на нерестилищах рыб в оз. Малые Чаны ставными сетями, «зайбойками» и закидными неводами.

В итоге произошло истощение нерестовых стад язя и плотвы, размножение которых было приурочено к нерестилищам в оз. Малые Чаны и к поймам рек Чулым и Каргат, которые обеспечивали подавляющую часть пополнения промысловых запасов рыб оз. Чаны.

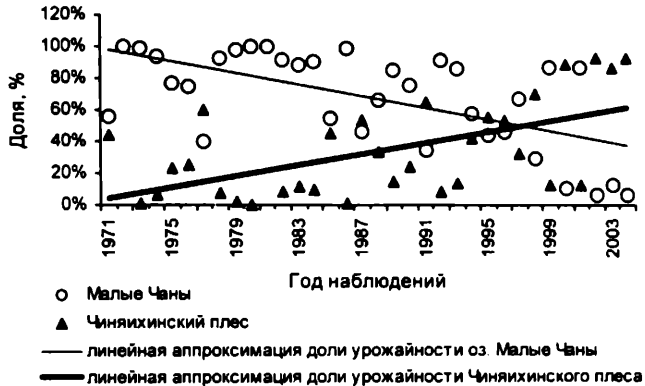
Однако в связи с подъемом уровня воды произошло распреснение озера и стал возможным эффективный нерест аборигенных рыб на акватории Чиняихинского плеса. Экспериментальные работы по изучению влияния степени минерализации воды на оплодотворение и развитие икры окуня, плотвы и язя оз. Чаны показали, что результативное оплодотворение и инкубация икры окуня в озере возможны при минерализации воды до 2.5 г/л, а язя и плотвы – до 2.0 г/л.

Произошло перемещение основных нерестилищ аборигенных видов рыб на акваторию Чиняихинского плеса. Это подтвердили результаты учетных мальковых съемок в последние два года.

На протяжении многих лет наблюдений урожайность аборигенных видов рыб оценивалась по плотности сеголетков на акватории оз. Малые Чаны. Однако в 2002–2004 гг., когда уровень воды достиг отметки 106.5–106.7 м БС, плотность сеголетков в Чиняихинском плесе превысила наблюдаемую в оз. Малые Чаны. Например, в 2003 г. плотность сеголетков окуня на оз. Малые Чаны составила 159.2 экз./га, а в Чиняихинском плесе – 3883.1 экз./га.

Анализ многолетних данных по определению плотности сеголетков на разных участках оз. Чаны показал тенденцию к изменению ведущей роли этих участков акватории озера в обеспечении урожайности аборигенных видов, связанную с изменением миграционных путей рыб – со второй по-

половины 90-х годов ведущая роль перешла к акватории Чиняихинского плеса (см. рисунок).



**Вклад различных участков озера Чаны в суммарную урожайность  
аборигенных видов рыб**

Таким образом, существенное изменение гидрологической обстановки в оз. Чаны привело к значительному увеличению численности рыб, а также изменению основных мест размножения аборигенных видов, что в полной мере проявилось только в 2004 г.

УДК 597.554.3-11

## **РОЛЬ ГЛЮКОЗЫ В РЕГУЛЯЦИИ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОЙ И ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ РЫБ**

**Д.В. Гарина, В.В. Кузьмина, Ю.В. Герасимов**

*Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
darina@ibiw.yaroslavl.ru*

Сложность и многокомпонентность системы регуляции той или иной формы поведения характерны не только для высших, но и для низших позвоночных животных, в том числе рыб (de Pedro, Björnsson, 2001; Кузьмина, 2005). Несмотря на достигнутый благодаря работам последних десятилетий значительный прогресс в развитии представлений о регуляции пищевого поведения животных, до сих пор остается немало сложных и до конца не ясных вопросов. Один из наиболее дискуссионных вопросов регуляции пищевой мотивации (аппетита) животных – связь между концентрацией продуктов расщепления питательных веществ (глюкоза, жирные кислоты, аминокислоты, цитрат натрия) в крови с формированием состояний голода и насыщения (Кассиль, 1990). Вопрос об участии глюкозы крови в формировании чувства насыщения у рыб до настоящего времени остается практически не решенным. При этом, учитывая сложную структуру пищевого поведения рыб (Павлов, Касумян, 1990), наиболее полную информацию об уровне их пищевой мотивации можно получить при исследовании комплекса поведенческих пищевых и двигательных реакций. Это позволит проследить влияние исследуемого агента не только на конечный результат пищевого поведения рыб – количество съеденной пищи, но и на поисковую и консуматорную фазы.

Цель работы – выяснение роли экзогенной глюкозы в регуляции пищевых и двигательной активности серебряного карася.

**Методы исследования.** Работа проведена в июле–августе 2004 г. Для исследования использовали сеголетков серебряного карася *Carassius auratus* (L.) средней массой  $6 \pm 0.2$  г. Перед началом эксперимента формировали 4 группы по 3 особи. Рыб помещали в экспериментальную установку для адаптации (3 нед), после завершения адаптации и установления «фоновых» пищевого поведения (1 нед) начинали эксперимент.

Эксперимент проводили в установке оригинальной конструкции, состоящей из 4-х аквариумов объемом 200 л и площадью дна  $0.6 \text{ м}^2$ , с укрепленными над ними зеркалами. На дне аквариумов грунт (речной песок) слоем 2–3 см. Освещение обеспечивалось лампами дневного света. Режим освещения: 8 час «свет» – 16 час «темнота». Температура воды



25–28°C. Корм (обездвиженные личинки *Chironomus riparius*, в количестве 90 экз. на группу рыб) давали рыбам дважды в сутки. Личинки раскладывались группами по 30 экз. на 3 ситечка диаметром 8 см, имитирующие «кормовые пятна», которые закапывались перед началом эксперимента в донный субстрат. Затем рыб выпускали из стартового отсека и в течение 5 мин производили видеосъемку их поведения. После съемки «кормовые пятна» с несъеденными личинками хирономид удаляли и подсчитывали остаток корма.

Для оценки пищедобывательной и двигательной активности рыб регистрировали следующие показатели: 1 – рацион (количество корма, съеденного за время эксперимента), в экз. личинок хирономид; 2 – время питания (продолжительность поиска и захвата пищевых частиц рыбами в «кормовом пятне»), в секундах, где выделяли 2(1) – время питания одной рыбы, 2(2) – время одновременного питания двух рыб, 2(3) – время одновременного питания трех рыб; 2(4) – суммарное время питания (рассчитанное как сумма времени питания одной, двух и трех рыб); 2(5) – время отсутствия питания (ни одна из рыб не питается); 3 – скорость питания (отношение количества съеденных личинок к суммарному времени питания), в экз./с; 4 – время плавания, в секундах, где выделяли 4(1) – время неподвижности (ни одна из рыб не совершает поступательных движений), 4(2) – время одиночного движения (рыбы перемещаются порознь), 4(3) – время группового движения (все три особи перемещаются группой). Оцифровку полученных результатов проводили с помощью специальной компьютерной программы.

Эксперимент состоял из 4 серий опытов, каждая длительностью по 5 сут. В начале недели рыбам опытных групп однократно внутривенно вводили раствор глюкозы в дозах 300, 600 и 3000 мг/кг массы тела, а рыбам контрольной группы – раствор Рингера для холоднокровных животных. Наблюдение за пищевым поведением рыб осуществляли через 1, 5, 24, 48, 72 и 96 ч после инъекции. Через 2 сут после последней видеосъемки начинали следующую серию опытов и т.д.

При статистической обработке данные повторных опытов суммированы. Анализ полученных результатов проводили как за все время наблюдения, так и в определенные временные интервалы. Статистическая значимость различий между опытом и контролем (или интактными животными) рассчитана с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни для двух независимых групп при уровне значимости  $p = 0.05$ .

**Результаты.** Средние значения поведенческих параметров карасей за все время эксперимента представлены в таблице. Обнаружено, что временные характеристики питания рыб под воздействием двух меньших доз глюкозы (300 и 600 мг/кг) снижаются лишь по сравнению с интактными особями, и не изменяются по сравнению с контрольными особями. Одна-

ко при этом наименьшая доза глюкозы (300 мг/кг) вызывает достоверное увеличение рациона по сравнению как с интактными, так и контрольными животными. Наибольшими отличиями в интенсивности и времени питания от рыб остальных опытных групп характеризуются рыбы, инъецированные самой высокой дозой моносахарида (3000 мг/кг). У рыб этой группы рыб зарегистрировано достоверное снижение почти всех временных характеристик питания. Кроме того, наблюдается также достоверное снижение рациона по сравнению с контрольной группой рыб.

Влияние глюкозы в дозах 300, 600 и 3000 мг/кг на характеристики  
пищедобывательного поведения карасей

Временные параметры, с	Интактные рыбы	Раствор Рингера	Глюкоза (мг/кг)		
			300	600	3000
Z	274 ± 1	288 ± 1*	287 ± 1*	287 ± 1*	292 ± 1**
X	21 ± 1	9 ± 1*	10 ± 1*	11 ± 1*	6 ± 0.5**
C	4 ± 0.6	2 ± 0.2*	2 ± 0.2*	2 ± 0.2	2 ± 0.2**
V	0.2 ± 0.1 (0.2 ± 0.2)	0.3 ± 0.1 (1.0 ± 0.3)	0.1 ± 0.1 (0.0 ± 0.0)	0.1 ± 0.1 (0.0 ± 0.0)	0.2 ± 0.1 (0.6 ± 0.2)
T <sub>пит.</sub>	26 ± 1	11 ± 1*	13 ± 1*	13 ± 1*	8 ± 0.5**
V <sub>пит.</sub>	2 ± 0.1	5 ± 0.3*	5 ± 0.3*	5 ± 0.4*	6 ± 0.4**
R	48 ± 2	52 ± 1	56 ± 1**	53 ± 1	45 ± 1*
T <sub>неподв.</sub>	34 ± 6	21 ± 4	11 ± 3**	20 ± 5	118 ± 10**
T <sub>один. дв.</sub>	218 ± 10	208 ± 8*	211 ± 9	238 ± 6**	105 ± 11**
T <sub>групп. дв.</sub>	37 ± 6	71 ± 8*	75 ± 8*	42 ± 4*	77 ± 10

Примечания. Z – время отсутствия питания, с; X, C, V – соответственно время питания одной, двух и трех рыб, с; T<sub>пит.</sub> – суммарное время питания, с; R – рацион, экз. личинок хирономид; V<sub>пит.</sub> – скорость питания, экз. личинок хирономид/с; T<sub>неподв.</sub>, T<sub>один. дв.</sub> и T<sub>групп. дв.</sub> – соответственно время неподвижности, одиночного и группового движения, с. Значками «\*» помечены значения, достоверно отличающиеся от контроля (инъекция р-ра Рингера), значками «\*\*» – значения, достоверно отличающиеся от таковых у интактных рыб (тест Манна-Уитни, уровень значимости 0.05). Ввиду достоверно отличающихся значений времени питания трех рыб (V) у рыб разных групп до эксперимента, соответствующие значения у интактных особей указаны в скобках отдельно для каждой группы.

Анализ динамики рационов серебряных карасей выявил значимое возрастание показателя под воздействием наименьшей дозы глюкозы через 72 ч после инъекции (рис. 1). У рыб, инъецированных глюкозой в дозе 3000 мг/кг, рацион варьирует слабо и во все сроки наблюдения ниже, чем у рыб других опытных и контрольной групп.

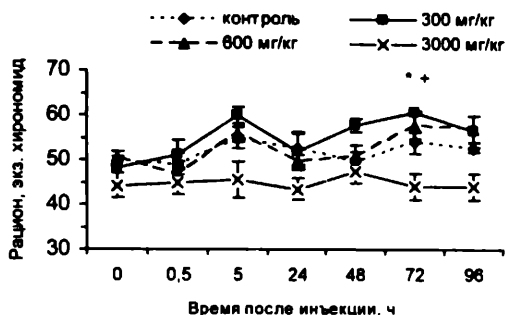


Рис. 1. Влияние глюкозы (300, 600 и 3000 мг/кг) на рацион серебряных карасей. «+» – достоверное отличие от интактных особей, «\*» – от контроля (тест Манна-Уитни,  $p < 0.05$ ).

Характеристики подвижности изменяются более значительно. Под воздействием самой высокой дозы глюкозы наблюдается значительное и достоверное снижение времени подвижности за счет одиночного плавания (рис. 2). В то же время, прослеживается тенденция к незначительному увеличению плавательной активности под воздействием двух меньших доз глюкозы.

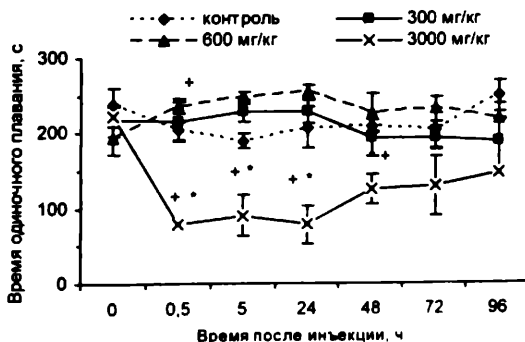


Рис. 2. Влияние глюкозы (300, 600 и 3000 мг/кг) на время одиночного движения серебряных карасей

**Обсуждение результатов.** Полученные результаты свидетельствуют о том, что введенная глюкоза снижает пищедобывательную активность рыб лишь в наибольшей дозе (3000 мг/кг). Ранее нами было установлено, что внутрибрюшинное введение карасю глюкозы в дозе 600 мг/кг вызывает уже через 30 мин после инъекции увеличение уровня гликемии в 2 раза – от  $3.3 \pm 0.2$  до  $6.8 \pm 0.3$  ммоль/л (Гарина, 2005). Этот факт ставит под сомнение значимость концентрации глюкозы в крови для формирования чувства насыщения у рыб. Нами высказано предположение о том, что эффекты высоких доз опосредованы не прямым влиянием глюкозы крови на аппетит рыб, а вызываемым ею увеличением секреции инсулина, что согласуется с данными, полученными при исследовании млекопитающих. Известно, что в клинике для тестирования функциональной активности инсулярного аппарата поджелудочной железы у человека используют пероральное введение глюкозы в дозе около 700 мг/кг, что вызывает подъем уровня инсулина в крови с максимумом через 30–45 мин с последующей нормализацией концентрации гормона через 2 ч.

Сходная динамика снижения пищевой активности рыб наблюдалась нами при внутрибрюшинном введении глюкозы в высокой дозе (4500 мг/кг) (Кузьмина, Гарина, 2001). Есть сведения, что при пероральном введении глюкозы человеку аппетит снижается (что объясняется увеличением секреции инсулина и/или кишечных пептидов), тогда как введение глюкозы в кровяное русло не влияет на чувство голода (Lavin et al., 1996). В настоящее время предполагается, что образующиеся в результате пищеварения вещества (глюкоза, свободные жирные кислоты, пептиды и аминокислоты) вызывают торможение пищевой активности у млекопитающих, еще находясь в тонком кишечнике, до их всасывания в кровь, воздействуя на хеморецепторы кишечника, а также высвобождая ряд кишечных пептидов (Smith, 2004).

Снижение подвижности рыб под воздействием глюкозы в высокой дозе также может свидетельствовать о возникновении физиологического состояния, сходного с сытостью, что согласуется с данными литературы. Так, через 1–4 ч после приема пищи двигательная активность молодых стерляди снижается в среднем на 10%, а при увеличении суточного рациона двигательная активность рыб снижается и до кормления (Зданович, Пушкарь, 2004).

#### **Выводы.**

1. Продemonстрировано неоднозначное, зависящее от дозы, влияние периферически введенной глюкозы на интенсивность питания рыб: низкая доза (300 мг/кг массы тела) незначительно усиливает, а высокая (3000 мг/кг) – угнетает пищедобывательную активность рыб.

2. Глюкоза в дозе 3000 мг/кг вызывает снижение двигательной активности рыб. При введении меньших доз, напротив, наблюдается незначительное увеличение времени подвижности рыб.

3. Высказано предположение, что увеличение уровня гликемии не играет ключевой роли в снижении интенсивности питания рыб. Угнетение пищевой мотивации рыб под воздействием высоких доз глюкозы может быть опосредовано увеличением секреции инсулина, как это наблюдается у млекопитающих.

#### **Список литературы**

- Гарина Д.В.* Влияние глюкозы и некоторых гормонов на пищевое поведение рыб (на примере карася и карпа): Автореф. дис ... канд. биол. наук. 2005. 20 с.
- Зданович В.В., Пушкарь В.Я.* Влияние потребления пищи на интенсивность дыхания и двигательную активность молоди стерляди *Acipenser ruthenus* // *Вопр. ихтиологии*. 2004. Т. 44. № 4. С. 567–569.
- Кассиль В.Г.* Пищевое поведение в онтогенезе. Л.: Наука, 1990. 220 с.
- Комаров Ф.И., Коровкин Б.Ф., Меньшиков В.В.* Биохимические исследования в клинике. Элиста: Джангар, 2001. 216 с.
- Кузьмина В.В.* Регуляция пищевого поведения рыб. Роль гуморальной составляющей // *Журн. эвол. биохим. физиол.* 2005. Т. 41. № 3. С. 224–235.
- Кузьмина В.В., Гарина Д.В.* Влияние глюкозы, инсулина и адреналина на некоторые аспекты пищевого поведения рыб // *Журн. эвол. биохим. физиол.* 2001. Т. 37. № 2. С. 118–123.
- Павлов Д.С., Касумян А.О.* Сенсорные основы пищевого поведения рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1990. Т. 30. Вып. 5. С. 720–732.
- De Pedro N., Björnsson B.T.* Regulation of food intake by neuro-peptides and hormones // *Food intake in fish*. Oxford: Blackwell Science, 2001. P. 269–296.
- Lavin J.H., Wittert G., Sun W.M., Horowitz M. et al.* Appetite regulation by carbohydrate: role of blood glucose and gastrointestinal hormones // *Amer. J. Physiol.* 1996. V. 271. P. 209–214.
- Smith G.P.* Signals from the abdomen for satiety and feeding // *Integrative physiology and behaviour. Abstracts of Pavlov Centenary Symposium*. SPb, 2004. P. 21.

УДК 597-11

## **РОЛЬ ИНСУЛИНА В РЕГУЛЯЦИИ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОЙ И ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ РЫБ**

**Д.В. Гарина, В.В. Кузьмина, Ю.В. Герасимов**

*Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
darina@ibiw.yaroslavl.ru*

Поскольку эндокринная система участвует в регуляции обмена веществ, ее состояние отражается на потреблении пищи животными. Одним из важнейших гормонов, сопрягающих обмен веществ с регуляцией аппетита у животных, является инсулин (Lovett, Booth, 1970). Имеются сведения о том, что инсулин может служить кратко- и долгосрочным эндокринным сигналом в регуляции энергетического гомеостаза у животных (Plata-Salaman et al., 1986; Schwartz et al., 1992; Schwartz et al., 1997). В последние годы усиленно обсуждается роль инсулина в центральной регуляции потребления пищи у рыб (Silverstein et al., 1998). Сведения, касающиеся роли инсулина в периферической регуляции пищевого поведения рыб, отсутствуют.

В связи с этим, целью настоящей работы являлось выяснение роли экзогенного периферически введенного инсулина в регуляции пищедобывательной и двигательной активности обыкновенного карася.

**Методы исследования.** Эксперимент проведен в феврале–марте 2000 г. Для исследования использовали сеголетков обыкновенного карася *Carassius carassius* (L.), средней массой  $6 \pm 0.4$  г, пойманных в прудах окрестностей п. Борок. Описание экспериментальной установки и методика эксперимента подробно описаны в статье настоящего сборника (Гарина и др., 2005). Исследуемое вещество – свиной инсулин (актрапид МС, производство «Багсваерд», Дания) вводили опытным рыбам в дозах 6, 12, 24 и 36 ед./кг массы тела, контрольным рыбам вводили раствор Рингера для холоднокровных животных. Наблюдение за пищевым поведением рыб осуществлялось в 4-х сериях опытов, длительностью по 11 сут. Статистическая обработка данных аналогична описанной выше (Гарина и др., 2005, см. настоящий сборник).

**Результаты.** Средние значения поведенческих параметров карасей под воздействием инсулина за все время эксперимента представлены в таблице. В результате экспериментов обнаружена тенденция к сокращению затрат времени на питание, как группой, так и поодиночке, а также к незначительному возрастанию рационов, с увеличением дозы вводимого

гормона. Это приводит к дозозависимому увеличению скорости питания рыб, что является принципиальным отличием от воздействия других препаратов (глюкозы, адреналина), где затраты времени на питание и рацион изменяются прямо пропорционально друг другу, а снижение уровня пищевой мотивации сопровождается увеличением скорости питания рыб (Гарина, 2005).

Влияние инсулина в различных дозах на характеристики  
пищедобывательного поведения карасей

Временные параметры, с	Интактные рыбы	Раствор Рингера	Инсулин, ед./кг			
			6	12	24	36
<i>Z</i>	183 ± 16	265 ± 3	247 ± 5* <sup>x</sup>	262 ± 3*	258 ± 3* <sup>x</sup>	270 ± 3*
<i>X</i>	71 ± 11	30 ± 2	40 ± 3* <sup>x</sup>	30 ± 2*	33 ± 2*	25 ± 2*
<i>C</i>	31 ± 4	4 ± 1*	11 ± 1.5* <sup>x</sup>	7 ± 1*	7 ± 1* <sup>x</sup>	4 ± 1*
<i>V</i>	14 ± 8	0.2 ± 0.1*	1.2 ± 0.7*	0.2 ± 0.1*	1.5 ± 0.3*	0.6 ± 0.3*
<i>T<sub>пит.</sub></i>	116 ± 16	34 ± 3	53 ± 5* <sup>x</sup>	37 ± 3*	41 ± 3* <sup>x</sup>	30 ± 3*
<i>V<sub>пит.</sub></i>	0.4 ± 0.1	1.5 ± 0.1*	0.9 ± 0.1* <sup>x</sup>	1.5 ± 0.1*	1.3 ± 0.1*	1.8 ± 0.2* <sup>x</sup>
<i>R</i>	45 ± 2	44 ± 1*	47 ± 2	48 ± 2 <sup>x</sup>	49 ± 3* <sup>x</sup>	47 ± 3
<i>T<sub>неподв.</sub></i>	21 ± 8	5 ± 1*	14 ± 6	17 ± 7	15 ± 5	37 ± 11 <sup>x</sup>
<i>T<sub>одн. дв.</sub></i>	126 ± 19	95 ± 8	130 ± 13 <sup>x</sup>	113 ± 10	83 ± 11	96 ± 13
<i>T<sub>групп. дв.</sub></i>	152 ± 23	200 ± 8	156 ± 14 <sup>x</sup>	169 ± 13	202 ± 13	167 ± 19

*Примечания.* *Z* – время отсутствия питания, с; *X*, *C*, *V* – соответственно время питания одной, двух и трех рыб, с; *T<sub>пит.</sub>* – суммарное время питания, с; *R* – рацион, экз. личинок хирономид; *V<sub>пит.</sub>* – скорость питания, экз. личинок хирономид/с; *T<sub>неподв.</sub>*, *T<sub>одн. дв.</sub>* и *T<sub>групп. дв.</sub>* – соответственно время неподвижности, одиночного и группового движения, с. Значками «<sup>x</sup>» помечены значения, достоверно отличающиеся от контроля (р-р Рингера), значками «\*» – значения, достоверно отличающиеся от таковых у интактных рыб (тест Манна-Уитни, уровень значимости 0.05).

Возможное объяснение этого факта приводится в обсуждении результатов. В ряде случаев наблюдаются также достоверные изменения в двигательной активности карасей: увеличение времени неподвижности под воздействием наиболее высокой дозы, возрастание времени одиночного и снижение времени группового плавания – при дозе 6 ед./кг, которые, однако, не имеют систематического характера. Обращает на себя внимание резкое снижение затрат времени на питание у контрольной группы по сравнению с интактными особями, которое, по-видимому, можно отнести

на счет стрессирующего воздействия процедуры инъекции. На фоне столь значительного падения временных характеристик питания у контрольных рыб затраты времени на питание у рыб некоторых опытных групп (6 и 24 ед./кг) достоверно выше контроля.

Наиболее интересные результаты получены при анализе динамики характеристик интенсивности питания – рациона и суммарного времени питания карасей. Так, изменение рациона под воздействием инсулина (на примере двух доз – 12 и 36 ед./кг) имеет сложный характер (рис. 1 а, б).

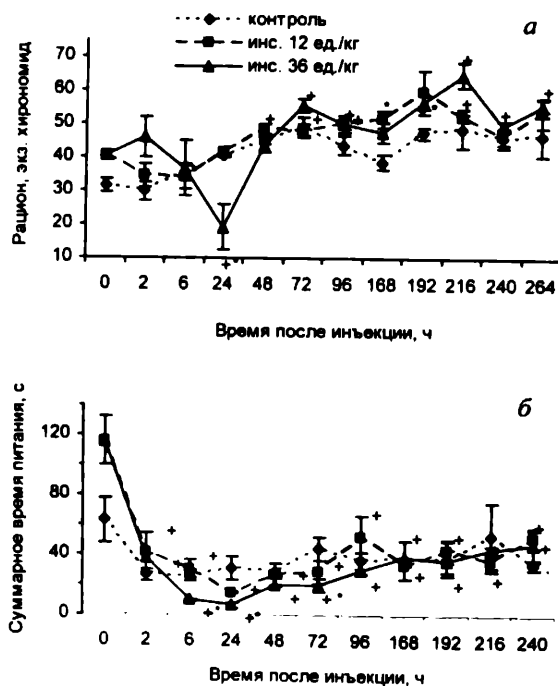


Рис. 1. Влияние инсулина в дозах 12 и 36 ед./кг на рацион (а) и суммарное время питания (б) карасей. «+» – достоверное отличие от интактных особей, «\*» – от контроля (тест Манна-Уитни,  $p < 0.05$ ).



Под воздействием как меньшей, так и большей доз инсулина происходит сначала снижение, а затем возрастание показателя, причем сила эффекта напрямую зависит от дозы гормона. Возрастание рациона имеет два пика, наиболее выраженных при наибольшей дозе гормона. Однако следует отметить, что в контроле также наблюдается некоторая фазность в увеличении рациона; при этом максимальные значения приходятся на тот же срок, что и под воздействием инсулина. Степень падения и последующего возрастания рациона при высокой дозе гормона весьма значительна: максимальное снижение рациона (на 55% по сравнению с контролем) наблюдается через 24 час, максимальное увеличение (на 43% по сравнению с контролем) – через 9 сут. Сходная, но с небольшим опережением динамика рационов наблюдается и для дозы 12 ед./кг: падение, максимальное через 6 час, и увеличение, максимальное на 8-е сутки (рис. 1 а).

Максимальное снижение суммарного времени питания наблюдается в те же сроки и составляет 79% и 52% по сравнению с контролем при дозах 36 и 12 ед./кг соответственно (рис. 1 б). Заметным отличием динамики затрат времени на питание от таковой рациона является то, что несмотря на первоначальное весьма значительное и дозозависимое снижение показателя, последующее его увеличение выражено не столь сильно.

**Обсуждение.** Обнаруженные нами закономерности действия инсулина на потребление пищи рыбами совпадают с данными, полученными при исследовании млекопитающих. Под воздействием инсулина у последних первоначально наблюдается гипофагия, сменяющаяся затем гиперфагией (Кассиль, 1990). По данным Уиллинга (Willing, 1995), периферическое введение крысам инсулина в дозе от 2 до 3 ед. в сутки вызывает у последних увеличение суточного рациона на 30–40%. Им было высказано предположение о том, что гиперфагический эффект инсулина обусловлен не гипогликемией, а, возможно, следующими двумя механизмами: 1) прямым влиянием на нейроны, чувствительные к инсулину; 2) изменением клеточного метаболизма в мышечной, жировой или другой периферической ткани.

Действительно, характер динамики рационов рыб в настоящей работе отвергает первоначальное предположение о том, что изменение интенсивности их питания под воздействием инсулина связано с изменением уровня гликемии, так как падение рационов в первые часы после инъекции гормона совпадает по времени с падением уровня гликемии, и наоборот, последующее восстановление уровня гликемии сопровождается возрастанием потребления пищи (Кузьмина, 1971). Вероятно, разнонаправленные эффекты инсулина в различные сроки после инъекции на потребление пищи у рыб опосредованы двумя различными по длительности ме-

ханизмами: быстрым и медленным. Известно, что к ранним эффектам инсулина относится его действие на проницаемость плазматических мембран некоторых клеток (миоцитов, адипоцитов, фибробластов, лимфоцитов), что приводит к облегчению диффузии глюкозы и аминокислот в клетки (Розен, 1994). Аналогичные процессы наблюдаются при естественной выработке инсулина после приема пищи. Возможно, далее включаются поздние эффекты, связанные с депонированием резервных веществ, что в конечном итоге и приводит к усилению пищевой мотивации рыб.

Сопоставление времени максимального влияния инсулина на потребление пищи с воздействием на метаболизм рыб свидетельствует в пользу этого предположения. Так, поздний максимальный эффект экзогенного инсулина на рационы (9-е сутки) логично связать с его отставленным эффектом на содержание жира в печени и мышцах рыб: значимое увеличение содержания жира в мышечной ткани наблюдается лишь на 5-е сутки (Кузьмина, 1972).

Анализ результатов проведенных экспериментов не выявил устойчивого изменения временных характеристик подвижности рыб под воздействием инсулина. По-видимому, именно этим фактом объясняется дозозависимое возрастание скорости питания рыб под воздействием инсулина. Можно предположить, что, поскольку реактивность рыб в результате действия препарата не была нарушена, рыбам не требовалось большого времени для отыскания корма. Поэтому возрастающая пищевая мотивация сопровождалась (как это и наблюдается у интактных рыб при «естественном» усилении мотивации) увеличением скорости питания.

**Выводы.** 1. Выявлен сложный характер влияния экзогенного инсулина на рацион обыкновенных карасей: кратковременное снижение через 6–24 ч после инъекции, сменяющееся увеличением в последующие часы наблюдения, максимальным на 8–9 сут. Сила эффекта напрямую зависит от дозы гормона.

2. Затраты времени на питание имеют тенденцию к снижению. Скорость питания рыб возрастает пропорционально увеличению уровня пищевой мотивации рыб.

3. Влияния инсулина на двигательную активность рыб не выявлено.

4. Высказано предположение, что разнонаправленные эффекты экзогенного инсулина на пищевую мотивацию рыб опосредованы двумя различными механизмами (быстрым и медленным) и не зависят от изменения уровня гликемии.

### Список литературы

- Гарина Д.В.* Влияние глюкозы и некоторых гормонов на пищевое поведение рыб (на примере карася и карпа): Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 2005. 20 с.
- Кассиль В.Г.* Пищевое поведение в онтогенезе. Л.: Наука, 1990. 220 с.
- Кузьмина В.В.* Влияние гуморальных факторов на скорость пищевой реакции рыб // Докл. АН СССР. 1966. Т. 170. № 2. С. 486–488.
- Кузьмина В.В.* Влияние инсулина на обмен веществ пресноводных костистых рыб: Дис... канд. биол. наук. Горький, 1971. 177 с.
- Lovett D., Booth D.A.* Four effects of exogenous insulin on food intake // Quart. J. Exper. Psychol. 1970. V. 22. Pt. 3. P. 406–419.
- Plata-Salaman C.R., Oomura Y., Shimizu N.* Dependence of food intake on acute and chronic ventricular administration of insulin // Physiol. and Behav. 1986. V. 37. № 5. P. 717–734.
- Schwartz M.W., Figlewicz D.P., Baskin D.G. et al.* Insulin in the brain: a hormonal regulator of energy balance // Endocr. Rev. 1992. V. 13. № 3. P. 387–409.
- Schwartz M. W., Figlewicz D. P., Woods S. C. et al.* Insulin, neuropeptide Y, and food intake // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1997. № 22. P. 60–71.
- Silverstein J.T., Breininger J., Baskin D.G., Plisetskaya E.M.* Neuropeptide Y-like gene expression in the salmon brain increases with fasting // Gen. Compar. Endocrinol. 1998. V. 110. P. 157–165.
- Willing A.E.* The effect of long-term vena cava or hepatic portal insulin infusion on daily food intake and plasma glucose, free fatty acid and insulin levels in both diabetic and normal rats // Dissertation Abstracts International. 1995. V. 55. № 7. P. 3055.

УДК 639.2.081.7(26)

## **ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ В ЗОНЕ ДЕЙСТВИЯ УЧЕТНЫХ СТАВНЫХ НЕВОДОВ**

**Ю.В. Герасимов<sup>1</sup>, О.М. Лапшин<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
gu@ibiw.yarislavl.ru*

<sup>2</sup> *Федеральный научно-исследовательский институт морского рыбного  
хозяйства и океанографии, Москва, Россия,  
oleg.lapshin@mtu-net.ru*

Ставные невода – эффективные орудия лова, в прибрежных районах ими могут облавливаться донные, придонные и пелагические рыбы, совершающие миграции как большими и плотными скоплениями, так и небольшими группами или отдельными особями. Использование ставных неводов позволяет в значительной степени повысить эффективность промысла и понизить негативное воздействие на рыбные запасы и окружающую среду (Баранов, 1960; Маркин, 1969; Герасимов, Коваленко, Лапшин, 2005).

Проблемы увеличения эффективности промысла ставными неводами и вопросы создания на их основе совершенных учетных орудий лова не могут быть до конца решены без знаний поведения рыб в зоне действия орудий лова. Промысел рыб любым орудием лова, в сущности, предполагает адаптацию к поведению объекта промысла, и вопрос состоит лишь в том, в какой мере процесс адаптации учитывает все многообразие особенностей поведения объекта лова (Фабри, 1988).

С целью изучения особенностей поведения рыб в зоне действия учетных ставных неводов был проведен комплекс лабораторных и полевых исследований. Экспериментальная работа выполнена в аквариальной Института биологии внутренних вод РАН, где в качестве модельных объектов использовали несколько пресноводных видов рыб: плотва, окунь, карась и молодь стерляди. Полевые исследования проводили с применением учетного ставного невода, используемого для облова разнообразных скоплений у побережья Черного моря; во время лососевой путины на восточном берегу Камчатки (п. Октябрьский Усть-Большерецкого р-на), а также в процессе облова ставным неводом разнообразных скоплений на западном побережье Охотского моря.

Для проведения экспериментов были сконструированы модели двухкотлового ставного невода, которые испытывались в бассейне размерами 11 × 3 × 1.2 м.

При планировании эксперимента была выдвинута рабочая гипотеза, что чем выше степень организации в скоплении рыб (выше синхронность движения), тем выше и вероятность быстрого и полного облова составляющих его особей. Уровень структурной организации скопления рыб определяли через показатель энтропии, который рассчитывали по формуле Больцмана, на основании данных наблюдений за взаимной ориентацией особей находящихся в экспериментальном бассейне:

$$S = k \log W,$$

где  $S$  – показатель энтропии,  $k$  – коэффициент пропорциональности,  $W$  – неопределенность системы (число способов, которыми может быть достигнуто конкретное соотношение). Неопределенность системы ( $W$ ) рассчитывают с помощью методов комбинаторики, на основании данных наблюдений за реальной ситуацией.

Для получения скоплений с низкой организацией в бассейн сначала помещали рыбу и адаптировали в течение 2 сут, затем туда вносили модель; для получения скоплений с высокой организацией в бассейн сначала помещали модель, затем туда запускали рыбу. В первом случае адаптированная рыба использовала одиночный тип исследовательской реакции, когда обследование невода велось не синхронно, мелкими группами или одиночными особями. Во втором случае, сразу после выпуска рыбы формировали плотную стаю, которая через некоторое время начинала синхронно двигаться вдоль сетных стенок невода.

В полевых условиях поведение анализировали путем визуальных водолазных наблюдений с параллельно проводимой видеосъемкой.

Подводные наблюдения за поведением и распределением рыб в зоне действия ставных неводов проводили двумя способами. 1. Длительные наблюдения вели с использованием управляемого подводного аппарата, снабженного видеокамерой. Аппарат устанавливали стационарно у различных элементов ставного невода. 2. Периодические обследования участка постановки ставного невода проводились водолазом с ручной видеокамерой. Обследования выполняли 1 раз в сутки перед выборкой улова из ставного невода. Ориентация водолаза осуществлялась с помощью протянутой вдоль крыла и размеченной на метры трансекты.

Для формализации данных поведенческих показателей использовали 6-балльные шкалы, предложенные для анализа поведения рыб Б.В. Выскребенцевым (1978).

Оценку численности, особенностей распределения и поведения объектов лова выполняли посредством гидроакустического метода. Эхотрическую съемку проводили с борта моторной лодки при средней скорости движения 2.5 км/ч. Для изучения распределения и плотности рыб исполь-

зовали широкоэкранный эхолот Lowrance X-45 (частота локации – 192 кГц, рабочий угол вибратора – 120°).

Для облегчения интерпретации полевых наблюдений нами были проведены лабораторные исследования поведения рыб в зоне действия модели ставного невода. Исследовали взаимосвязь между поведением рыбы и динамикой процесса ее облова моделью исследуемого орудия лова. Нами было выдвинуто предположение, что при эффективной работе невода показатель энтропии скопления рыб вне зоны действия орудия лова должен быть больше или равен показателю энтропии после контакта скопления с элементами ставного невода. Если этот показатель меньше, то элементы невода не выполняют функцию упорядочивания движения рыбы к ловушке и, соответственно, орудие лова работает с низкой эффективностью.

Исследования показали, что при низкой организации внутри скопления рыб (высокая энтропия  $0.89 \pm 0.08$  бит) рыбы, обследуя модель, заходили во все ее элементы, при этом появление небольшой стаи во дворе служило стимулом для рыб находящихся в котле для выхода из последнего. В результате внутри конструкции быстро устанавливалось равновесие, когда рыбы присутствовали вне ловушки и во всех элементах ловушки одновременно. Наблюдалось свободное перемещение рыб между элементами невода, а также в ловушку и из нее, данная ситуация наблюдалась в течение всего эксперимента, т.е. полного облова рыб находящихся в бассейне с моделью ставного невода не происходило.

В случае скопления с высокой степенью организации (низкая энтропия  $0.38 \pm 0.11$  бит), стая по истечении определенного времени, направляемая элементами ловушки, сохраняя компактность и синхронность поведения, последовательно заходила во двор и затем в котел. После контакта с крылом модели невода степень организации стаи (особенно у плотвы и окуня) возрастала (показатель энтропии снижался до  $20 \pm 0.11$  бит). Зайдя в котел, рыба длительное время находилась в нем, при этом отдельные особи не делали попытки выхода. В этих экспериментах всегда достигался полный облов рыб, находящихся в бассейне с моделью ставного невода.

Лабораторные исследования показали, что 1 – при эффективной работе невода, показатель структурной организации скопления рыб после контакта рыб с элементами ставного невода, должен быть больше этого же показателя, бывшего в скоплении до контакта с орудием лова; 2 – виды рыбы, у которых показатель структурной организации изначально достаточно высок, будут наиболее эффективно облавливаться орудиями лова данного типа.

Полевые исследования на ставных неводах, облавливающих разновидовые скопления, показали, что около 90% улова по численности занимали активно перемещающиеся стайные рыбы, которые, встречая крыло

ставного невода, сохраняли мотивацию к дальнейшему перемещению в выбранном направлении и, при активных поисках прохода в возникшем препятствии, попадали в ловушку ставного невода. Передвижение особей этих видов, преимущественно стаями, способствовало сравнительно быстрому накоплению этих особей в котле. Виды, предпочитающие мало-подвижный и одиночный образ жизни, встречая крыло, при отсутствии мотивации на длительное однонаправленное перемещение, не доходя до ловушки, меняли направление или обьёживались в крыле.

На основании полевых данных по поведению и распределению видов рыб можно сделать выводы о «потенциальной пригодности» исследованных нами видов для облова их ставным неводом.

Простое суммирование баллов, присвоенных каждому виду по каждой шкале, позволило ранжировать указанные виды по уровню структурной организации (см. таблицу). Все рассмотренные нами виды разделились на три группы: первая группа с показателем структурной организации от 20 до 16, вторая 11–8 и третья от 3 до 0. Сравнение этих данных с соотношением видов в уловах ставным неводом показали, что виды из первой группы составляли в уловах до 90% (смариды и сарган, соответственно, составляли в улове 74 и 13%), виды второй группы 5–7% (горбыль, зеленушка, ласкирь до 6%), а все вместе взятые виды третьей группы составили в сумме только 1%.

**Поведенческие характеристики и показатель структурной организации скоплений разных видов (в баллах), встречающихся в уловах ставного невода на Черном море**

Виды	Двигательная активность	Подражательные реакции	Групповая объединенность	Групповое маневрирование	Показатель структурной организации
Сарган	5	5	5	5	20
Ставрида	5	5	4	5	19
Кефаль	5	5	4	5	19
Смариды	4(3)	5 (4)	4(3)	4(3)	17 (13)
Барабуля	4	4	4	4	16
Ласкирь	2	3	3	3	11
Зеленушка	2	3	3	2	10
Горбыль	2	1	3	2	8
Бычки	1	1	1	0	3
Рулена	2	0	0	0	2
Скорпена	1	0	0	0	1

Показатель структурной организации может иметь достаточно выраженную сезонную, суточную и зависящую от конкретной ситуации дина-

мику. Для иллюстрации этого, в качестве примера, можно взять смариду. Для этого вида в таблице (см. в скобках) приведены разные значения показателей структурной организации, поскольку по нашим наблюдениям стаи смариды, совершающие суточные миграции и группы смарид (встречаются и одиночные особи), которые образуются после распада ходовых стай при подходе к берегу, имеют различные уровни структурной организации. У ходовых стай она выше (по данным видеосъемки камерой необитаемого подводного аппарата) – показатель энтропии  $0.33 \pm 0.28$  бит, а у групп образующихся во время кормления у берега –  $0.78 \pm 0.14$  бит. При облове этих видов на местах кормления, после распада ходовых стай, наблюдается сравнительно слабая зависимость величины улова от плотности рыб в районе постановки невода ( $r = 0.28$ ,  $F = 0.9$ ,  $p = 0.36$ ).

Это свойство – смена уровня структурной организации стай или групп свойственно не только смариде, а характерно для всех факультативно-стайных видов рыб, имеющих выраженные суточные кормовые миграционные циклы. В отличие от смариды у такого облигатно-стайных видов, как сарган при подходе к берегу, структурная организация остается очень высокой (показатель энтропии, соответственно,  $0.24 \pm 0.08$  и  $0.28 \pm 0.05$ ).

Иная картина при облове рыб имеющих сезонный цикл смены уровня структурной организации, связанной с сезонной сменой местообитаний. При этом они совершают массовые миграции вдоль береговой линии. При анализе данных эхосъемки в зоне действия ставного невода, установленного у побережья Камчатки, было показано, что величина улова имеет прямую с высоким уровнем достоверности ( $r = 0.89$ ;  $F = 40.8$ ;  $p < 0.01$  ANOVA) зависимость от плотности рыб на подходе к ставному неводу. Результаты гидроакустических исследований показали, что при средней интенсивности подхода рыбы к ставному неводу ( $0.01\text{--}0.1$  экз./м<sup>2</sup>), исследуемый нами ставной невод облавливал практически все подходящую к крылу рыбу, при этом со стороны противоположной направлению подхода рыбы образовывалась значительная по площади акватория, на которой рыба отсутствовала (рис. 1). В данной ситуации коэффициент уловистости практически достиг 1.0. При этом, его величина целиком зависела от организации лова и качества постановки невода. При увеличении интенсивности миграционного потока (более  $0.1$  экз./м<sup>2</sup>), наблюдался эффект «обтекания» рыбой ловушки исследуемого нами ставного невода (рис. 2).



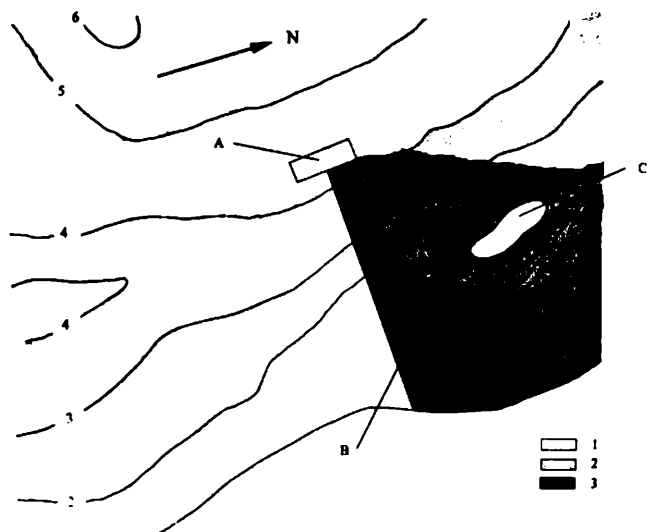
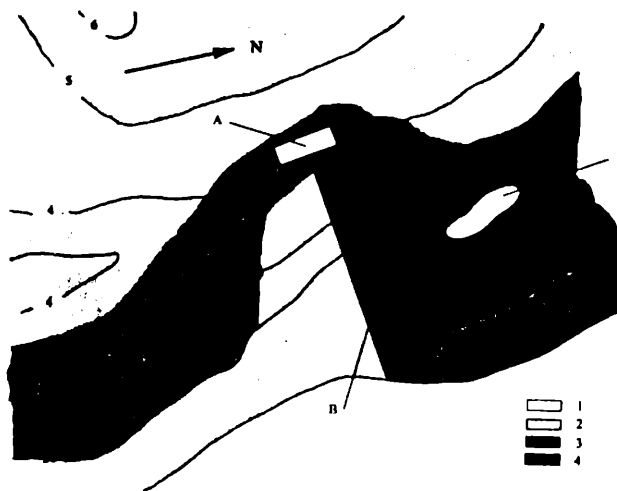


Рис. 1. Распределение лососей в районе постановки ставного невода при средней плотности рыб в скоплении и северном направлении ветра. 1 – рыбы отсутствуют, 2 – плотность рыб менее 0.01 экз./м<sup>2</sup>, 3 – от 0.01 до 0.1 экз./м<sup>2</sup>. А – котел ставного невода, В – крыло невода, С – отмель, стрелкой обозначено направление течения.

Перед крылом невода скапливалось большое количество рыбы. Вновь подходящие особи меняли направление движения, не доходя до крыла невода, а значительно раньше. Проходя мимо ловушки, они огибали невод. При этом со стороны противоположной направлению подхода, рыбы присутствовали в значительном количестве. Обогнув ставной невод, они сначала подходили к берегу, а затем продолжали движение вдоль него. В этом случае эта связь плотности рыб, полученной с помощью эхосъемки, с величиной улова ставного невода принимала форму параболы с довольно низким показателем детерминации ( $R^2 = 59$ ;  $F = 8.69$ ;  $p < 0.05$  ANOVA).

Это указывает на низкую улавливающую и удерживающую способность невода при переполнении его двора и котла. «Соппротивление», оказываемое ставным неводом потоку мигрирующей рыбы, приводит к переходу упорядоченного однонаправленного перемещения рыб к разнона-

правленным перемещениям отдельных стай, значительному увеличению количества рыб, обтекающих невод со стороны моря.



**Рис. 2. Распределение лососей в районе постановки ставного невода при высокой плотности рыб в скоплении и северном направлении ветра.**  
1 – рыбы отсутствуют, 2 – плотность рыб менее  $0.01 \text{ экз./м}^2$ , 3 – от  $0.01$  до  $0.1 \text{ экз./м}^2$ , 4 – более  $0.1 \text{ экз./м}^2$ . А – котел ставного невода, В – крыло невода, С – отшель. Стрелкой обозначено направление течения.

Кроме объективных факторов, связанных с динамикой гидродинамических показателей и изменениями интенсивности подхода рыбы, на связь плотности рыб, полученной с помощью эхосъемки, с величиной улова ставного невода определенное влияние оказывают субъективные факторы, являющиеся следствием недостатков в установке ставного невода, т.е. недоучета особенностей поведения объектов лова у отдельных элементов невода.

Примером этого может служить один из исследованных нами камчатских неводов. При проведении исследований, нами были отмечены следующие недостатки: 1) незнание распределения рыбы в прибрежной акватории привело к установке недостаточно длинного крыла, которое не

полностью перекрывало ход лосося, в результате чего часть мигрирующих рыб обходила невод мористее; 2) недостаточная загрузка нижней подборы крыла, которое всплывало над дном под действием вдольбереговых течений, повлекла за собой пропуск значительной части рыб под нижней подборой крыла; 3) не соответствующая интенсивности подхода рыбы частота изъятия улова из ловушек невода привела к снижению улавливающей и удерживающей способности невода в результате переполнения его двора и котла. Скопления большого количества рыбы вне ловушки невода стимулировало к выходу из нее уже попавших в нее рыб.

Проведенные расчеты, показали, что минимальная разница между уловами и расчетной величиной количества рыбы в зоне облова ( $\pm 15-20\%$ ) получена тогда, когда данные по плотности рыб в зоне действия ставного невода, имели с величиной улова прямую достоверную связь. Учитывая, что в этих случаях нами не были отмечены факты ухода рыбы из ловушек ставного невода, мы относим эту разницу за счет ошибок гидроакустического метода определения величин используемых для расчетов.

В остальных случаях разница между уловами и расчетной величиной количества рыбы в зоне облова была значительно больше, максимальная составляла 73% (средняя 51%), на такую величину уловы были ниже, чем расчетная величина количества рыбы в зоне облова. Поскольку во всех случаях использовался один и тот же гидроакустический метод, мы склонны считать, что от 30 до 50% разницы между уловами и расчетной величиной количества рыбы в зоне облова вызваны как объективными факторами, связанными с динамикой гидродинамических показателей и изменениями интенсивности подхода рыбы, так и субъективными, – являющимися следствием недостатков в установке ставного невода и несоблюдения технологии проведения лова.

Результаты проведенных экспериментов по оценке численности промысловых рыб показали, что ставной невод, в отличие от других учетных орудий лова, более всего приближается к орудию лова, коэффициент уловистости которого может достигать «1», и это практически целиком зависит от контролируемых факторов – правильного выбора конструкции невода и качества его постановки и соблюдении технологии, которые должны максимально учитывать особенности поведения объекта лова. Это в значительной степени подтверждает перспективность использования ставных неводов в качестве учетных орудий лова.

**Список литературы**

- Баранов Ф.И.* Техника промышленного рыболовства. М.: Пищ. пром-сть, 1960. 596 с.
- Герасимов Ю.В., Коваленко М.Н., Лапшин О.М.* Оценка интенсивности и уловистости лососевых учетных ставных неводов и оптимизация их промыслово-технологических параметров (методом тензометрической съемки) у побережья п-ова Камчатка Каспия // Промышленное рыболовство и флот: Обзорная информация ВНИЭРХ. 2005. Вып. 1. С. 1-35.
- Маркин В.А.* О возможности и необходимости развития лова рыбы ставными неводами на Дальнем востоке // Прибрежное рыболовство на Дальнем Востоке. Владивосток, 1969. 56 с.
- Фабри К.Э.* Введение в общую и прикладную ихтиопсихологию. М.: Изд-во МГУ, 1988. 49 с.
- Gerasimov Y.V., Lapshin O.M., Kovalenko M.N.* The research of salmon migration intensity in estuarine part of the Bolshaya River (west part of Kamchatka peninsula) using survey set-net and hydroacoustical method // Abstracts of 2004 ICES Annual Science Conference (92st Statutory Meeting, 22–25 September, Vigo, Spain). Vigo, 2004. P. 239.
- Lapshin O.M., Gerasimov Y.V.* Determination of the variability of selectivity and intensity of fishing by set nets on nearshore fishing grounds using the influence of fish behaviour and environmental patterns // 89th Statutory Meeting Annual Science Conference (ASC) ICES CM 2001. Session Q. Oslo, Norway, ASC Edition ICES CM 2001 Documents.
- Lapshin O.M., Gerasimov Y.V.* Fish behaviour patterns relevant to selectivity and intensity of fishing by set nets // ICES Symposium on Fish Behavior in Exploited Ecosystems (23–26 June 2003, Bergen, Norway). Bergen, Norway, 2003. P. 90–91.

УДК 597.554.3:639.2.081.7

**ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ЛЕЩЕЙ  
ABRAMIS BRAMA С РАЗЛИЧНЫМИ ГЕНОТИПАМИ  
ПО ЛОКУСУ ПЕРОКСИДАЗЫ В ЗОНЕ ДЕЙСТВИЯ  
АКТИВНЫХ ОРУДИЙ ЛОВА**

**Ю.В. Герасимов<sup>1</sup>, О.М. Лапшин<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
gu@ibiw.yaroslavl.ru*

<sup>2</sup> *Федеральный Научно-исследовательский институт морского рыбного  
хозяйства и океанографии, Москва, Россия, oleg.lapshin@mtu-net.ru*

В любой интенсивно облавливаемой популяции рыб происходят генетические изменения. Отдельные биотипы, вследствие различных поведенческих характеристик, могут иметь различную доступность для промысла теми или иными орудиями лова. Селективное изъятие промыслом более доступных биотипов может привести к снижению уровня полиморфизма популяций, обеднению генофонда и ухудшению биологических показателей вида в целом.

Последствия разрушения генетической структуры стад промыслом весьма ощутимы (Larkin, 1963; Кирпичников, 1979; Favro et al., 1979; Конавалов, 1980; Proceedings..., 1981; Thorpe, Koonce, 1981).

Цель настоящего исследования – поиск возможных функциональных внутрипопуляционных различий леща Рыбинского водохранилища (используемого в качестве модельного вида), обуславливающих внутривидовую разницу в уловистости активными орудиями лова.

**Материал и методика.** Исследования популяции леща Рыбинского водохранилища (Слынько, 1992) показали, что аллоферменты пероксидазы сердечной мышцы леща кодируются двумя кодоминантными аллелями По 79, По 100.

Для оценки возможного маркирования аллельными вариантами По поведенческих особенностей внутривидовых групп леща, были использованы разновозрастные (0+ и 5+) гомозиготные группы рыб (100% По 79/79) и (100% По 100/100), полученные в разное время путем направленных индивидуальных скрещиваний.

В качестве наиболее вероятных поведенческих отличий, определяющих внутривидовые различия в уловистости, рассматривались отличия в плавательной способности и в реакции на орудие лова.

Плавательная способность лещей. Для оценки возможного маркирования аллельными вариантами По плавательной способно-

стей использовались сеголетки в возрасте 7 месяцев сходных размеров (По 79/79 –  $74 \pm 19$  мм; По 100/100 –  $63 \pm 9$  мм) прудового выращивания.

Исследования проводились в замкнутом гидродинамическом лотке, представляющем собой трубу из органического стекла диаметром 16 см, согнутую в форме эллипса. Поток воды создавался электродвигателем с регулируемыми оборотами. Максимальная скорость потока, создаваемая в установке – 0.5 м/с. Рыбы по 10 особей помещались в установку. После тестирования рыбы из установки изымались (в последующих опытах они участия уже не принимали) и в установку помещалась новая группа особей.

Всего была проанализирована плавательная способность 340 рыб обеих генотипических групп.

Поведение лещей в зоне действия активного орудия лова. Для оценки возможного маркирования аллельными вариантами По отличий в поведении использовались лещи двух генотипических групп По 79/79 и По 100/100 в возрасте 5 лет сходных размеров (По 79/79 –  $24.9 \pm 2.9$  см; По 100/100 –  $21.6 \pm 2.1$  см). До эксперимента в течение 5 лет данные лещи содержались в двух одинаковых прудах.

Исследования проводились в кольцевом бассейне в форме овала, длинная сторона которого – 11 м, глубина 1.2 м и ширина 1 м. В бассейн помещались модель трала длиной 3.0 м и площадью устья 1 м<sup>2</sup> и водогон, представлявший собой герметичный металлический корпус с электромотором внутри, из которого выведен вал с гребным винтом. Скорость течения не регулировалась и равнялась 0.4 м/с. В каждом опыте в установку помещалось одновременно 20 особей рыб той или иной группы. Продолжительность каждого опыта 1 час. После тестирования рыбы из установки изымались и в последующих опытах они участия уже не принимали. Всего было проанализировано 200 рыб обеих генотипических групп. Поведение рыб записывалось на видеоманитофон через видеокамеру.

**Результаты.** Плавательная способность лещей. Исследование плавательной способности и поведенческих особенностей выделенных внутривидовых групп леща показали, что особи с генотипом По 79/79 сохраняли компактную (в форме эллипса) стаю только до скорости 0.16 м/с, после чего стая растягивалась по всей длине экспериментальной камеры гидродинамического лотка. Среднее расстояние между ближайшими особями составляло 68 мм (0.9 длины тела). При дальнейшем увеличении скорости течения стая распалась на отдельные группы особей, которые поочередно сносились потоком и прижимались к задней решетке. Уже в диапазоне скоростей 0.16–0.20 м/с сносились в среднем  $10 \pm 4\%$  особей леща с генотипом По 79/79, тогда как скорости 0.5 м/с (максимальной для данной установки) достигали только  $15 \pm 3\%$  особей.

В отличие от них особи с генотипами По 100/100 демонстрировали высокую плавательную способность и единообразие поведения. С появлением течения они сразу образовывали компактную стаю (в форме эллипса), со средним расстоянием между особями 27 мм (0.4 длины тела), которая сохраняла свою форму в течение всего периода тестирования. Во всем диапазоне скоростей ни одна особь не была снесена. Тестирование лещей данной группы в течение 300 с после достижения скорости 50 м/с также не привело к их сносу и распаду стаи.

Поведение лещей в зоне действия активного орудия лова. Сравнительное исследование лещей в возрасте 5+ показали, что все изменения поведения, наступавшие по мере нахождения рыб в потоке, сначала проявлялись у лещей группы По 79/79, затем, со значительной задержкой во времени, у лещей группы По 100/100. Лещи группы По 79/79 уже к 7-й минуте тестирования начинали сноситься в устьевую часть модели трала. К 10–11-й минуте у них наблюдалось начало процесса растягивания стаи (рис. 1) и одновременно отдельные особи начинали скатываться в мотенную часть модели (см. таблицу). В этот период стая у лещей группы По 79/79 растягивалась практически по всей длине модели, среднее расстояние между рыбами колебалось в пределах 1.4–1.6 L.

**Различия в основных элементах поведения у лещей двух генотипических групп в модели трала**

Элементы поведения	Генотипы	
	По79/79	По100/100
Время первого захода в модель (от начала опыта), мин	7 ± 2	15 ± 3
Время начала растягивания стаи, мин	10 ± 4	> 50
Время первого захода в мотенную часть, мин	11 ± 4	–
Время прекращения выходов из модели, мин	45 ± 7	–
Количество особей в мотенной части к концу теста	8 ± 3	–

*Примечание.* Прочерк – не отмечено.

Лещи с генотипом По 100/100 в устьевую часть модели трала начинали скатываться после первых 15 мин и, в отличие от лещей группы По 79/79, до конца эксперимента имели компактную стаю (рис. 2), в которой среднее расстояние между особями у устья ловушки составляло 1.1 L, а по мере продвижения внутрь ловушки сокращалось до 0.4–0.3 L.



Рис. 1. Растянутая стая леща группы По 79/79 у устья модели.  
1 – граница между вставками деля с крупной и средней ячеей, 2 – вставка с крупной ячеей, 3 – вставка со средней ячеей.



Рис. 2. Плотная стая леща группы По 100/100 у устья модели  
(обозначения как на рис. 1)



После первого захода лещей обеих групп в модель, их поведение превращалось в цепь последовательных стадий, составлявших повторяющиеся циклы. У лещей группы По 100/100 цикл имел следующий вид:

1 – после включения потока они 15 мин находились у металлической рамы, держась против течения.

2 – по прошествии этого времени рыбы начинали медленно, не меняя ориентации головой в сторону течения, сплывали к модели трала. Рыбы входили во вторую треть модели до определенной степени ее сужения, где среднее расстояние между особями сокращалось до 0,4–0,3 L.

3 – на этом участке модели рыбы ускорялись и выходили из нее до металлической рамы. В начале эксперимента время нахождения рыб вне модели составляло в среднем 15 мин, в дальнейшем время нахождения вне модели сокращалось до 5–7 мин, после чего они опять сплывали в модель.

Этот цикл неизменно повторялся многократно в течение всего времени тестирования каждой группы лещей с генотипом По 100/100.

Те же циклы у лещей По 79/79 имели иной вид и состояли из пяти стадий, которые менялись в процессе прохождения тестирования:

1 – после включения потока они находились у металлической рамы, плывя против течения в среднем 7 мин.

2 – в первой трети времени тестирования эти лещи, как и лещи генотипа По 100/100, медленно, не меняя ориентации в сторону течения, скатывались к устью модели трала или до ее средней части.

2 а – в дальнейшем лещи По 79/79 уже не сплывали, а сносились в модель трала до мотенной части. На этой стадии ориентация рыб менялась в широком диапазоне: боком к течению, под углом к течению и головой по течению.

4 – рыбы разворачивались, ускорялись и выходили из модели трала. На этой стадии расстояние между особями изменялось в очень большом диапазоне. Стая была растянута по всей длине модели. Расстояние до дели не выдерживалось: в момент разворота некоторые особи касались дели и часть особей оставалась в мотенной части, прижатая течением к дели.

5 – в первой трети эксперимента рыбы ускорялись и уходили из модели до металлической рамы, но по мере прохождения тестирования промежутки времени между скатом в мотенную часть и выходом из модели возрастали. В последней трети тестирования лещи группы По 79/79 при попытке выхода из модели доходили только до ее первой трети и затем опять скатывались в мотенную часть. При этом до трети особей находилось в мотенной части прижатыми течением к дели.

**Обсуждение.** О наличии связи биохимической внутривидовой изменчивости промысловых рыб с особенностями их поведения, в частности,

свидетельствуют данные ряда авторов (Moyle, 1969; Johnsson, 1993; Fleming, Einum, 1997; Masuda et al., 2003). В работах с радужной форелью (Noakes, 1981, 1989; Noakes et al., 1989), была установлена зависимость различий в плавательной способности с генотипами лактатдегидрогеназы (ЛДГ).

Из анализа наших данных видно, что в основном различия в поведении обусловлены различиями в их плавательной способности. Лещи группы По 79/79 уступают лещам группы По 100/100 в плавательной способности, что выражается в меньшем значении критической скорости (скорость потока при котором начинается снос рыб течением), более скором утомлении рыб (при сходной скорости потока, особей группы По 79/79 начинает сносить раньше) и нарушении стайности (стая особей По 79/79 растягивается по всей модели при более низкой скорости или раньше, чем у особей По 100/100).

Все три показателя в значительной степени определяют уловистость рыб активными орудиями лова. Первый показатель свидетельствует о том, что лещи группы По 79/79 будут облавливаться тралом при меньшей скорости буксировки, чем лещ По 100/100. Утомление и скат особей По 79/79 в мотенную часть будет происходить за меньшее время траления. Распад стаи так же будет способствовать более полному облову особей группы По 79/79, т.к. оборонительная реакция на сужение пространства (Kargencko et al., 1997) у особей в растянутой стае наступает позже, в более узкой части трала, где затруднен разворот и больше вероятность быть прижатыми к дели. В компактной стае, как у особей По 100/100, при сужении пространства быстро, в результате сжатия стаи, уменьшается расстояние между особями до критической величины (Kargencko et al., 1997), что является сигналом для выхода стаи из критической зоны.

#### Список литературы

- Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 392 с.
- Коновалов С.М. Научные основы рационального промысла тихоокеанских лососей и его принципиальная схема // Биология моря. 1985. № 3. С. 4–14.
- Слынько Ю.В. Полиморфизм мышечных изоферментов карповых рыб СССР. II. Пероксидаза (По, К.Ф. 11.1.7) // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1992. № 92. С. 69–78.
- Fleming I.A., Einum S. Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication // ICES J. Sci. 1997. V. 54. № 6. P. 1051–1063.

- Johnsson J.I. Big and brave: size selection affects foraging under risk of predation in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Anim. Behav. 1993. V. 45. P. 1219–1225.
- Karpenk, E.A., Lapshin, O.M., Gerasimov Yu.V. Experimental study of the behavior of fish interacting with trawl elements under model conditions // J. Ichthyol. 1997. V. 37. № 3. P. 252–258
- Masuda R., Keller K., Ziemann D.A., Ogle J. Association with underwater structures in hatchery-reared and wild red snapper *Lutjanus campechanus* juveniles // J. World Aquaculture Soc. 2003. V. 34. № 2. P. 140–146.
- Moyle P.B. Comparative behavior of young brook trout of domestic and wild origin // Progr. Fish-Cult. 1969. V. 31. P. 51–59.
- Noakes D.L.G. Comparative aspects of behavioural development: aphiosophy from fishes // Behavioural Development. The Bielefeld Interdisciplinary Project, Cambridge: Cambridge University Press, 1981. P. 491–508.
- Noakes D.L.G. Early life history and behaviour of charrs // Biology of charrs and masu salmon. Physiol. Ecol. Japan. Spec. 1989. V. 1. 173–86.
- Noakes D.L.G., Skulason S., Snorrason S.S. Alternative life-history styles in salmonine fishes with special reference to Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Alternative life-history styles of animals. Dordrecht: Kluwer, 1989. P. 329–46.
- Proceedings of the Stock Concept Symposium // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V. 38. № 12.
- Favro L.D., Kao P.K., McDonald J.F. Population-genetic study of selective fishing on the growth rate trout // J. Fish. Res. Board Can. 1979. V. 36. № 3. P. 552–561.
- Larkin P.A. Interspecific competition and exploitation // J. Fish. Res. Board Can. 1963. V. 20. P. 647–678.
- Thorpe J.E., Koonce J.F. Assessing and managing man's impact on fish genetic resources // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V. 38. P. 1899–1907.

УДК 591.151

## **РОЛЬ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА В ПРОЦЕССЕ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ СЕГРЕГАЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ У РЫБ**

**Ю.В. Герасимов, И.А. Столбунов, Д.Д. Павлов**

*Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
gu@ibiw.yaroslavl.ru*

В процессе филогенеза у отдельных особей в пределах вида под воздействием абиотических и биотических факторов вырабатывается способность существовать в определенных местообитаниях. В результате образуются внутривидовые группы организмов, различающиеся уровнями адаптации, в том числе и поведенческой, к обитанию в различных условиях.

Данный механизм позволяет популяции более эффективно использовать среду обитания, наиболее полно осваивать существующий в пределах ареала набор пространственных и временных субниш с альтернативными ресурсами (Решетников, 1963; Bock, 1970; Schluter, Grant, 1984; Саввантова, 1989; Schluter, 1993, 1995; Mina et al., 1996).

Исследования популяции леща Рыбинского водохранилища (Слынько, 1992) показали наличие полиморфизма по локусу пероксидазы, представленному аллелями По79, По100.

При экспериментальном тестировании гомозиготных особей этих генотипических групп (По79 – группа А и По100 – группа В), полученных путем направленных индивидуальных скрещиваний, было установлено наличие низкой устойчивости к воздействию хищника у особей группы А, по сравнению с группой В (Герасимов, Слынько, 1990); отмечены различия в их пищевом, исследовательском, оборонительном (Герасимов, Слынько, 1991) и терморегуляционном поведении (Слынько, Голованов, Герасимов, 1992). Кроме того лещи группы В обладали большей плавательной способностью (Герасимов, Поддубный, 1999). Наиболее четким признаком, по которому поведение лещей группы А отличалось от лещей группы В, был уровень их агрессивности. Агрессивность среди лещей была отмечена только у рыб группы А.

При исследовании лещей указанных групп в естественной среде была отмечена разница в выборе нагульного местообитания и спектре питания (Герасимов, Поддубный, 1999).

Анализ содержимого кишечника у отловленных тралом особей показал, что все лещи группы А имели более узкий спектр питания, чем особи

группы В (соответственно 7 и 16 компонентов). Это было отмечено для выборки леща как из Моложского, так и из Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища.

Основу питания леща обеих групп составляли личинки хирономид и олигохеты. По весу они составляли до 99% у лещей группы А и до 90% у представителей группы В. Однако при этом у лещей группы А в пище всегда доминировали олигохеты, а у лещей группы В – личинки хирономид. Максимальные межгрупповые различия наблюдались в содержании моллюсков (в первую очередь, брюхоногих): у лещей группы А они составляли около 1%, а в группе В – 7–11%. Прочие организмы бентоса (личинки насекомых, высшие ракообразные и т.д.) у лещей группы А отсутствовали, а в группе В составляли от 2 до 2.8% от массы содержимого кишечника. Содержание низших ракообразных в кишечниках лещей группы А почти в 4 раза ниже, чем у особей группы В. Сходные различия отмечены и по показателям встречаемости указанных групп организмов в пищеварительных трактах исследованных рыб. Моллюски отмечены у 60% лещей группы В и только у 22% лещей группы А. Высшие ракообразные и личинки ручейников отмечены только у лещей группы В. Ширина и качественный состав спектра питания у сравниваемых групп леща указывают на использование ими различных нагульных местообитаний, лещ группы А занимает участки русел затопленных водохранилищем рек, а лещ группы В, наряду с затопленными руслами рек, использует участки затопленной поймы этих рек.

Лещи не относятся к стайным рыбам. Скопления леща, образующиеся в водоемах, обусловлены их концентрацией на местообитаниях с наиболее благоприятными условиями нагула (Герасимов, Линник, 1993). Предполагается, что такие скопления леща имеют определенную структуру, которая определяется иерархическим типом взаимоотношений особей в условиях разнокачественности микробиотопов (Пьянов, 1992). По данным А.И. Пьянова, некоторые особи занимают наиболее благоприятные места на нагульном участке, вытесняя других на периферию.

При исследованиях на грызунах пяти инбредных линий (Vale et al., 1971) было показано, что с численностью популяции достоверно связан показатель уровня агрессивности особей. Кроме того, для этого показателя была установлена взаимосвязь между генотипом и численностью популяции. Это означает, что при растущей численности популяции изменения в агрессивности не у всех линий одинаковы.

По аналогии с грызунами, толерантными к перенаселению являются лещи группы А. При усилении взаимодействия особей у них резко возрастает время, затрачиваемое на агонистическое поведение, увеличивается число преследований и атак. Кроме того, лещи группы А более устой-

чивы к стрессорным факторам и имеют сравнительно низкий уровень подвижности (Герасимов, Слынько, 1991; Герасимов, Поддубный, 1999).

Обладая более высоким уровнем реактивности (Герасимов, Слынько, 1991), лежи группы В сильнее реагируют на возрастание плотности скоплений, которое приводит к увеличению частоты контактов между особями, особенно если некоторые из этих особей (лежи группы А) обладают выраженной агрессивностью и активно вытесняют других с предпочитаемых участков местообитаний. В данной ситуации лежи группы В могут покидать местообитания с повышенной плотностью особей и, реализуя свое преимущество в уровне подвижности, совершают протяженные кормовые миграции из затопленного русла на местообитания затопленной поймы.

В подобных исследованиях на популяции окуня Рыбинского водохранилища в качестве маркера внутривидовых групп был использован коэффициент пигментированности (далее КП), предложенный Н.М. Зеленецким (1992). Показано, что у окуня особенности окраски закреплены наследственно (Зеленецкий, Изюмов, 1994), и сочетание элементов поперечно-полосатой пигментированности не изменяется в течение жизни (Шайкин, 1990; Павлов, в печати). Значения КП у окуней Рыбинского водохранилища распределяются в диапазоне от 8 до 18.

Проведенные нами полевые исследования показали, что особи со значениями  $KP \leq 11$ , тяготеют к открытым участкам водохранилища, тогда как окуни с  $KP \geq 12$  чаще встречаются в закрытой литорали. Эти группировки, по всей видимости, соответствуют описанным ранее «травяным» и «глубинным» окуням (Берг, 1949), причем использование КП позволяет объективно выделять эти группировки.

Лабораторные эксперименты продемонстрировали, что оборонительное поведение у окуней с низкими значениями КП направлено, прежде всего, на защиту от хищников в условиях пелагиали при отсутствии маскирующих субстратов. Окунь же с более высокими значениями КП для эффективной защиты нуждаются в наличии укрытий. Это позволяет им более полно использовать те преимущества, которые дает им большее количество полос на теле. Эти же различия существенны и при пищевом поведении: окуни с низкими КП являются «угонщиками», с высокими – «засадчиками», также активно использующими укрытия. Кроме того, по данным экспериментов, окуни с более низкими значениями КП оказались устойчивее к воздействию течения, поскольку обладают более высокой плавательной способностью.

Таким образом, на основании полученных данных можно говорить о существовании в Рыбинском водохранилище двух субпопуляций речного окуня: обитателей открытой части водохранилища (с  $KP \leq 11$ ) и обитате-

лей прибрежья (с  $KП \geq 1$ ), которые отличаются характерными адаптивными поведенческими признаками.

При изучении внутрипопуляционной структуры плотвы Рыбинского водохранилища также выявлен ряд маркерных морфологических признаков и показателей, которые могут быть использованы для прижизненной дифференциации особей на разные экологические группы (Столбун, 2004 а).

Уже у сеголетков плотвы из открытой части водохранилища и защищенной литорали (заливы, заостровные участки, эстуарии притоков) наблюдаются достоверные отличия гидродинамических особенностей строения тела и относительной величины ротового отверстия. Показатель формы тела у плотвы, обитающей в открытой части водохранилища, достоверно выше, чем у рыб из защищенной литорали, что свидетельствует о ее лучших гидродинамических свойствах. Относительная величина ротового отверстия у молоди в открытой части водохранилища также больше, что позволяет ей питаться более крупными кормовыми объектами, преимущественно пелагическими формами ракообразных. Молодь на защищенных участках литорали питается более мелкими зоопланктонными организмами. Указанное соотношение показателя формы тела и относительной величины ротового отверстия сохраняется у особей, принадлежащих к этим экологическим группам, во всех встречающихся в уловах возрастных группах (до 8+) (Столбун, 2004 б).

Исследованные виды используют различную тактику освоения наземных местообитаний. Данные траловых и эхолокационных съемок говорят о том, что кормовые миграции леща на пойму имеют периодический характер. Устойчивость пойменных скоплений определяется гидродинамической активностью на мелководьях. При ее повышении практически все особи леща уходят на русловые, глубоководные участки и доля этого вида в уловах снижается с 53 до 17%. В периоды длительного затишья лещи могут задерживаться на пойме в течение нескольких суток без возвращения на русловые участки (Малинин и др., 1990; Герасимов, Поддубный, 1999).

У плотвы и окуня наблюдается более устойчивая пространственная сегрегация указанных экологических групп. Скопления плотвы на пойменных участках с глубинами 4–6 м в меньшей степени реагируют на возрастание гидродинамической активности, чем лещ. При усилении волнового воздействия доля плотвы в уловах, за счет ухода с поймы других рыб, возрастает с 18 до 66%. «Малоротая» плотва придерживается в основном защищенной литорали.

Подобная внутривидовая структура у исследованных видов имеет адаптивный характер, и здесь мы согласны с К.А. Савванитовой (Savvai-

това, 1995) в том, что «это не динамический процесс, а квазистационарное состояние приостановившейся дивергенции, способной в ряде случаев к реверсии», например в случае значительных изменений условий среды.

Результаты исследований показывают, что в водоемах умеренных широт внутривидовое разнообразие играет не менее важную роль, чем видовое, в освоении имеющегося разнообразия местообитаний. Оно в значительной мере способствует устойчивому функционированию водных сообществ. Доминирующие виды, обладающие высокой пластичностью и популяционным полиморфизмом, осваивают практически весь спектр имеющихся местообитаний и быстро занимают освобождающиеся экологические ниши, препятствуя процессу восстановления утраченного вида или сводя на нет попытки акклиматизации нового.

### Список литературы

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 3. М.—Л., 1949. С. 1032-1038.
- Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль, 1999. 171 с.
- Герасимов Ю.В. Линник В.Д. Условия освоения рыбами индивидуальных нагульных участков // Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов // СПб: Гидрометеониздат, 1993. С. 211-259.
- Герасимов Ю.В., Слынько Ю.В. Пищевое и оборонительное поведение рыб на экспериментальных субстратах различной сложности (экологический и генетический аспекты) // Искусственные рифы для рыбного хозяйства. М.: ВНИРО, 1990. С. 177-193.
- Герасимов Ю.В., Слынько Ю.В. Различия в элементах оборонительного и социального поведения генотипированных по локусу пероксидазы групп сеголетков леща // В кн.: Труды всесоюзного совещания по вопросам поведения рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1991. С. 160-168.
- Зеленецкий Н.М. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков окуня (*Perca fluviatilis* L.) в ареале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1992. 24 с.
- Зеленецкий Н.М., Изюмов Ю.Г. Предварительные данные по наследованию поперечно-полосатой пигментации тела у обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Биол. внутренних вод. 1994. Вып. 96. С. 54-58.
- Матинин Л.К., Кияшко В.И., Линник В.Д. Экологическая дифференциация нагульных скоплений леща // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. С. 23-37.



- Пьянов А.И.** Распределение леща *Abramis brama* L., в водохранилище рудного типа (на примере Воткинского водохранилища) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 22 с.
- Решетников Ю.С.** Изменчивость и многообразие форм сигов в связи с особенностями их обитания в водоемах Севера // Докл. АН СССР. 1963. Т. 152. № 6.
- Савваитова К.А.** Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.
- Слынько Ю.В.** Полиморфизм мышечных изоферментов карповых рыб СССР. II. Пероксидаза (По, К.Ф. 11.1.7) // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1992. № 92. С. 69–78.
- Слынько Ю.В., Голованов В.К., Герасимов Ю.В.** Распределение генотипированной по локусу пероксидазы молоди леща *Abramis brama* (L.) в гетеротермальной среде // Распределение и поведение рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1992. С. 108–118.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu.** Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. 1996. № 48. P. 383–404.
- Savvaitova K.A.** Patterns of diversity and processes of speciation in Arctic charr // Nordic. J. Freshwater Res. 1995. V. 71. P. 81–91.
- Столбунов И.А.** Разнокачественность раннего онтогенеза карповых видов рыб // Проблемы естественного и искусственного воспроизводства рыб в морских и пресноводных водоемах. Ростов-на-Дону. 2004 а. С. 138–140.
- Столбунов И.А.** Особенности варьирования морфологических параметров карповых рыб Рыбинского водохранилища в раннем и позднем онтогенезе // Биоразнообразие Верхневолжья: современное состояние и проблемы сохранения. Ярославль. 2004 б. С. 137–142.
- Bock W.J.** Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models // Evolution. 1970. № 24. P. 704–722.
- Schluter D.** Adaptive radiation in sticklebacks: size, shape and habitat use efficiency // Ecology. 1993. № 74. P. 699–709.
- Schluter D.** Adaptive radiation in sticklebacks: trade-off in feeding performance and growth // Ecology. 1995. № 76(1). P. 82–90.
- Schluter D., Grant P.R.** Determinants of morphological patterns in communities of Darwin's finches // Amer. Nat. 1984. № 123. P. 175–196.
- Vale J.R., Vale C.A., Harley J.P.** 1971. Interaction of genotype and population number with regard to aggressive behavior, social grooming, and adrenal and gonadal weight in male mice // Commun. Behav. Biol. 1971. V. 6. P. 209–221.

УДК 597-151(26)

**ОСОБЕННОСТИ СУТОЧНОГО, ЛУННОГО И  
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ЦИКЛОВ ПОВЕДЕНИЯ И ИХ  
ОТРАЖЕНИЕ В МИКРОСТРУКТУРЕ ОТОЛИТОВ У МАССОВЫХ  
ВИДОВ СВЕЯЩИХСЯ АНЧОУСОВ (МУСТОРНИДАЕ)  
ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА**

**В.Е. Гилагов**

*Институт биологии южных морей НАН Украины, Севастополь,  
giragos@ibss.iuf.net*

Исследование поведения светящихся анчоусов, или миктофид, представляет научный интерес для выявления закономерностей функционирования пелагических сообществ открытого океана. Этим рыбам принадлежит исключительно важная роль как основному звену в трофической цепи между мезозoopланктоном и nekтоном. Методы непосредственного наблюдения за поведением миктофид, например из подводных аппаратов, имеют ограниченные возможности. По этой причине основным источником сведений о ритмах поведения этих рыб служат косвенные методы исследования: гидроакустические и траловые съемки, лабораторный анализ состояния пищеварительной и репродуктивной систем и анализ микроструктуры отолитов.

Для исследования использован материал (23,5 тыс. особей четырех видов миктофид), собранный на 232 дрейфовых и 140 траловых станциях в 16 научно-исследовательских рейсах в открытых водах тропической Атлантики. Среднюю индивидуальную частоту икротелания определяли по количественному соотношению самок в преднерестовом состоянии (с гидратированными ооцитами в яичниках) и всех половозрелых самок в уловах. Сагиттальные отолиты препарировали методом их двусторонней шлифовки. Ориентировочные данные по среднесуточной температуре среды обитания миктофид рассчитаны для восточно-экваториального района на основании результатов собственных исследований и литературных сведений о скорости и диапазоне вертикальных миграций этих рыб и о термической структуре вод.

Характерная особенность поведения большинства видов миктофид – их вертикальные суточные миграции. Пик численности взрослых особей наблюдается в дневное время на глубинах 300–1200 м, а в ночное (период активного питания) – в верхнем 100-метровом слое. В ходе вертикальных миграций миктофиды могут образовывать гомотипные и селективные гетеротипные агрегации с другими представителями пелагической фауны

как для избегания контакта с хищниками, так и для эффективного использования кормовых ресурсов.

Знание общих закономерностей формирования микроструктурных неоднородностей отолитов, их анализ и интерпретация дают уникальные возможности описания истории жизни особи. Структура отолитов формируется в соответствии с эндогенным ритмом активности рыб, изменением температуры воды, интенсивности метаболизма и питания особей в ходе вертикальных миграций. На шлифах отолитов миктофид четко просматриваются три зоны роста: *центральная* (соответствующая личиночному периоду развития), *переходная* (зона метаморфоза) и *внешняя* (соответствующая периоду активных вертикальных миграций). Суточный прирост отолитов состоит из L-зоны (широкого прозрачного слоя, в составе которого преобладает карбонат кальция) и D-зоны (узкого оптически плотного белкового слоя), которые формируются в периоды максимальной и минимальной активности особей, соответственно.

Личинки миктофид в течение 25–39 сут (до начала метаморфоза) обитают в верхнем 200-метровом слое (обычно до 75 м) и совершают незначительные вертикальные миграции. В отличие от взрослых особей, личинки активны днем и в это время концентрируются на меньших глубинах, чем ночью. Эти особенности биологии личинок дают основание утверждать, что в их отолитах D-зона формируется ночью, а L-зона – днем. Последовательное увеличение ширины суточных приростов отолитов свидетельствует о повышающейся интенсивности питания и роста особей вплоть до начала их миграции в более глубокие горизонты океана, где у личинок происходит метаморфоз.

Микроприросты зоны метаморфоза отолитов узкие и оптически плотные, что является следствием сравнительно пассивного состояния особей и низкой температуры воды в глубоких горизонтах океана.

У *Diaphus vanhoeffeni*, вида с ранним половым созреванием и коротким жизненным циклом (до 10 мес), метаморфоз происходит быстро (переходная зона отолитов практически не формируется), на сравнительно небольшой глубине и не сопровождается значительным изменением условий среды обитания.

Диаметрально противоположная характеристика периода метаморфоза свойственна *Ceratoscopelus warmingii* – виду с поздним половым созреванием и сравнительно большой продолжительностью жизни (до 20 мес). Личинки этого вида миктофид накануне метаморфоза опускаются на глубину 750 м и более. При температуре воды 5–7°C метаморфоз проходит очень медленно – в среднем за 45 сут.

*Myxophum nitidulum* и *Myxophum asperum* занимают по продолжительности метаморфоза и ряду биологических параметров промежуточное положение между описанными выше двумя видами.

Продолжительность метаморфоза положительно коррелирует с общей видовой продолжительностью жизни и отражает степень сложности физиологической и анатомической перестройки, адаптирующей организм к определенному типу миграций. Судя по структуре переходной зоны отолитов, глубина, на которой происходит метаморфоз, а также его продолжительность пропорциональны диапазону вертикальных миграций взрослых особей: чем шире диапазон миграций, тем больше продолжительность метаморфоза и глубина, на которой этот процесс происходит. Например, минимальная протяженность вертикальных миграций (300–400 м) характерна для *D. vanhoeffeni* – у этого вида мы наблюдаем лишь «следы» зоны метаморфоза в отолитах. Для других исследованных видов характерно следующее соотношение диапазона миграций и продолжительности метаморфоза (по возрастанию): *M. asperum* – 400–600 м и 14.1 сут; *M. nitidulum* – 600–800 м и 26.8 сут; *C. warmingii* – 600–1800 м и 45 сут соответственно.

После завершения метаморфоза миктофиды начинают совершать регулярные суточные миграции. Ширина суточных приростов отолитов и значения суточных приростов длины и массы тела с возрастом снижаются, но не плавно, а с цикличностью, обусловленной различиями в поведении рыб и условиях среды их обитания в разные фазы луны.

По мере снижения интенсивности лунного освещения поднимается верхняя граница диапазона миграций зоопланктона и его потребителей, в том числе миктофид. Высокая температура воды способствует повышению активности миктофид. Одновременно повышается обеспеченность пищей, так как планктонные организмы в безлунные ночи образуют более плотные скопления, чем в лунные. Косвенным подтверждением активного питания миктофид в новолуние является формирование в отолитах оптически плотной (опаковой) зоны с широкими суточными приростами.

В полнолуние, когда верхняя граница миграций ограничена более глубокими и холодными горизонтами, у миктофид снижаются: интенсивность питания, скорость роста отолитов и оптическая плотность их приростов (формируется гиалиновая зона).

У *M. nitidulum* и *M. asperum* среднее количество суточных приростов в лунном цикле роста отолита меньше (на 3.3 и 2.5 прироста соответственно), чем продолжительность синодического месяца (29.5 сут). Очевидно, это является следствием периодических пропусков особями ночной миграции в верхние слои океана. В отношении *D. vanhoeffeni* такое явление представляется маловероятным в связи с ограниченным диапазоном ми-

граций и, соответственно, их низкой энергетической «ценой». Нерегулярность миграций *S. warmingii* подтверждена результатами траловых съемок, но как часто особи этого вида остаются ночью на «дневной» глубине рассчитать сложно по причине слабой структурированности лунного цикла роста их отолитов.

Диапазон значений температуры среды обитания исследованных нами видов миктофид очень широк – от 4.5–11°C днем до 22–27°C ночью.

Лунный цикл поведения миктофид проявляется в структуре их отолитов тем значительнее, чем больше разница между диапазонами миграций, температурой воды и интенсивностью питания рыб в разные фазы Луны. Так, максимальная структурная дифференциация отолитов характерна для *M. nitidulum* – типичного «приповерхностного» вида, у которого разница между значениями температуры верхнего горизонта обитания в новолуние и полнолуние достигает 7.0°C, а разница между среднесуточными значениями температуры – 4°C.

У *M. asperum* цикличность роста отолитов выражена слабее, чем у *M. nitidulum*, но и характер вертикального распределения *M. asperum* значительно сложнее – этот вид даже в безлунные ночи встречается не только у поверхности моря, но и в нижней части верхнего квазигомогенного слоя и в слое термоклина. Разница между значениями температуры верхнего горизонта обитания *M. asperum* в новолуние и полнолуние достигает 5.5°C, а разница между среднесуточными значениями температуры – 3.1°C.

У *D. vanhoeffeni* цикличность роста отолитов проявляется слабее, чем у представителей рода *Myctophum*. В новолуние особи этого вида концентрируются непосредственно над термоклином и в верхней его части, а в полнолуние не пересекают верхнюю границу термоклина. Разница между значениями температуры верхнего горизонта обитания *D. vanhoeffeni* в новолуние и полнолуние составляет 5.0°C, между среднесуточными значениями температуры – 2.6°C.

В наименьшей степени смена фаз луны отражается на структуре отолитов *S. warmingii*, который ночью встречается в верхнем 200-метровом слое, но у поверхности редок и обитает преимущественно в слое термоклина. Разница между значениями температуры верхнего горизонта обитания *S. warmingii* в новолуние и полнолуние составляет 4°C, между среднесуточными значениями температуры – 2.1°C.

Следует отметить, что описанные выше поведенческие реакции четырех видов миктофид на смену фаз Луны являются наиболее типичными для всего семейства *Myctophidae*, хотя некоторые виды проявляют индифферентное отношение к этому процессу или даже увеличивают диапазон вертикальных миграций в период полнолуния.

Для исследованных видов миктофид характерны непрерывный тип оогенеза, многопорционное икрOMETание и круглогодичное размножение в тропической Атлантике. Хотя их ареалы не разделены на районы нагула и размножения, репродуктивный потенциал миктофид реализуется преимущественно в динамически активных зонах.

Судя по результатам гистологического анализа яичников, визуальной оценке их стадии зрелости, динамике гонадо-соматического индекса (ГСИ) и диаметра ооцитов старшей генерации, миктофиды нерестятся в ночное время. Признаки предстоящего икрOMETания (начало гидратации ооцитов) проявляются в дневное время.

Расчетная индивидуальная периодичность икрOMETания у *M. nitidulum* составила 1.1–2.2 сут, в среднем 1.94 сут. В период от наступления половой зрелости до завершения жизненного цикла, т.е. в возрасте от 6.7 до 12 мес, что соответствует диапазону значений стандартной длины тела (SL) 60.0–84.9 мм, самка *M. nitidulum* способна нереститься в среднем 113 раз и выметать в сумме 204 тыс. икринок.

Периодичность икрOMETания у *M. asperum* – 2.5–7.8 сут, в среднем 3.9 сут. В возрасте от 7.1 до 14.5 мес (SL – 59.0–78.7 мм) самка этого вида миктофид нерестится в среднем 74 раза и выметывает в сумме 407 тыс. икринок.

У *D. vanhoeffeni* периодичность икрOMETания составила 2.4–3.7 сут, в среднем 3.1 сут. В возрастном интервале 3.7–10 мес (SL – 25.8–37.8 мм) самка этого вида миктофид способна выметать 98 «порций» икры. Суммарная плодовитость – 82.2 тыс. икринок.

Для *C. warmingii* характерна низкая частота нереста. Период между последовательными икрOMETаниями – 4–9 сут, в среднем 6.2 сут. Самка в возрасте от 7.2 до 20.0 мес (SL – 52.0–80.1 мм) способна нереститься в среднем 80 раз. Суммарная абсолютная индивидуальная плодовитость сравнительно высока (550.4 тыс. икринок) вследствие большой продолжительности репродуктивного периода жизни самки и высокой порционной плодовитости.

Сведения о непосредственном наблюдении за нерестовым поведением миктофид отсутствуют, поэтому в данной области этологии исследованных видов мы можем ограничиться лишь рядом предположений. Семенники у миктофид очень малы, – диапазон средних значений ГСИ у половозрелых самцов составляет от 0.21 у *D. vanhoeffeni* до 0.33 у *M. nitidulum*. Низкий уровень генеративного обмена у самцов предполагает наличие у миктофид особых форм нерестового поведения, обеспечивающих эффективное оплодотворение икры. Реализации этого процесса способствует, очевидно, коммуникативная функция полового диморфизма, выраженного в различном строении и расположении светящихся желез у самцов и самок миктофид.

УДК 597-112.84:574

## **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ РЫБ**

**В.К. Голованов**

*Институт биологии внутренних РАН, Борок, Россия,  
golovan@ibiw.yaroslavl.ru*

Терморегуляционное поведение как одна из форм температурной адаптации рыб широко распространено среди животных различных классов от беспозвоночных до млекопитающих. Почти вековой опыт изучения термопреферендума рыб позволил выявить ряд характерных особенностей поведения разных видов в градиентных условиях температуры. Около 230 видов рыб, как тепло-, так и холодолюбивых, включая антарктических, более чем из 50 семейств, обитающих на различных широтах Земного шара, демонстрируют явление «самопроизвольного выбора» в гетеротермальном поле зоны температур, которую справедливо ассоциируют с оптимальной температурой питания, роста и поведения гидробионтов (Reynolds, Casterlin, 1979; Голованов, 1996), т.е. диапазоном их эколого-физиологического оптимума (Brett, 1971).

Богатый экспериментальный материал, накопленный отечественными (В.С. Ивлев, Г.Л. Шкорбатов, В.В. Лапкин, А.С. Константинов, В.В. Зданович, В.Я. Пушкарь, В.К. Голованов, А.М. Свирский и др.) и зарубежными (Fry, Brett, Alabaster, Reynolds, Casterlin, Beitinger, Cherry, Coutant, McCauley, Neill, Crawshaw et al.) исследователями, позволяет обсудить ряд вопросов, которые обычно остаются «за кадром».

Соглашаясь в принципе с предположением Б.З. Кауфмана (1985) о том, что термопреферендум, очевидно, отражает температуру района видообразования пойкилотермных, следует сделать ряд уточнений. По мнению данного автора, попав в термоградиентные условия, животные первоначально стремятся в зону, соответствующую температуре их происхождения. Затем, по мере адаптации к новым условиям, гидробионты начинают выбирать температуру их местообитания в настоящее время. Эти предположения, основанные на кратковременных опытах с беспозвоночными, не совсем верны применительно к имеющимся данным на рыбах. Общепринятая «парадигма термопреферендума» рыб (Лапкин и др., 1979; Reynolds, Casterlin, 1979; Голованов, 1996) свидетельствует о том, что при длительном пребывании в гетеротермальном поле рыбы вначале демонстрируют переходный процесс от температур акклимации в зону конечных избираемых температур конечного термопреферендума (КИТ).

Достигнув его, рыбы под влиянием различных факторов (сезон года, возраст животных, время суток, присутствие или отсутствие пищи в среде, разное физиологическое состояние, инфекции, токсиканты, тяжелые металлы и др.) начинают совершать своего рода колебательные передвижения вверх и вниз по градиенту фактора. Таким образом, об избирании температур современного местообитания (на начальном этапе эксперимента) речи не идет, а конечный термопреферендум (КИТ) отражает именно ту зону, которую и ассоциируют с температурой возможного происхождения конкретного вида. Именно поэтому у карпа *Cyprinus carpio* (L.) с его вероятным происхождением из районов Юго-Восточной Азии наблюдаются и наиболее высокие КИТ среди изученных отечественных карповых рыб ~ 30°C.

Колебания температур, избираемых особями различных видов рыб по достижении зоны КИТ, как правило, не превышающие значений  $\pm 2-4^\circ\text{C}$  (иногда несколько шире), по всей видимости, отражают так называемую оптимальную термальную нишу водных животных (Magnuson et al., 1979). Тем самым, терморегуляционное поведение (в эксперименте, естественных условиях или аквакультуре) наглядно подтверждает важность астатичности температурных условий существования для оптимизации среды обитания рыб, а также ускорения их роста и эффективности питания (Зданович, 1997; Константинов, 1997; Пушкар, Зданович, 1997). Вместе с тем, полигоны температурной устойчивости рыб (в градусоднях), вычисляемые по опытным данным о верхних и нижних температурных границах жизнедеятельности водных животных (Шмидт-Ниельсен, 1982), конкретизируют в количественной форме тот диапазон температур, в котором вообще возможно существование рыб в той или иной точке ареала. Таким образом, конечный термопреферендум «определяет» оптимум существования, а летальные температуры – границы диапазона возможного обитания животных.

Несмотря на очевидное сходство процессов температурной акклимации и терморегуляционного поведения рыб, самопроизвольный выбор температур в градиенте фактора – принципиально иной тип адаптации (Голованов, 2001). Акклимация преимущественно носит вынужденный характер, в то время как выбор эколого-физиологического оптимума и последующие за этим реакции в градиенте температур – чисто самопроизвольные акты. В природе поведенческая терморегуляция успешно дополняет широко распространенные краткосрочные и длительные акклимации гидробионтов.

Важный эволюционный аспект терморегуляционного поведения рыб – возможность переживания инфекции посредством ухода из зоны эколого-физиологического оптимума (КИТ) в более высокие или низкие темпера-



туры среды ( $\pm 2-5^{\circ}\text{C}$ ), в результате чего процесс болезни или замедляется, или животные выздоравливают полностью (Kluger, 1979; Голованов, 2004). Характерно, что данная реакция известна не только у водных животных, но также у беспозвоночных и млекопитающих, что свидетельствует о вероятности приобретения данной формы адаптации в процессе эволюции. Не менее интересен тот факт, что особям рыб, например, карасю и карпу, приходится «забираться» в запредельно высокие температуры (от  $30-32$  до  $34-35^{\circ}\text{C}$ ), где их существование, питание и рост явно угнетены, а возможность токсикогенных последствий весьма велика.

Существуют ярко выраженные сезонные и возрастные закономерности изменчивости КИТ (Голованов, 1996). Обнаруженное деление на виды, у которых сезонная динамика конечного термопреферендума проявляется (молодь и взрослые особи леща и плотвы) и не проявляется (молодь окуня, молодь и взрослые особи золотого карася), позволяет предположить наличие у рыб разной сезонной стратегии освоения температурных зон естественных водоемов и участков «термального загрязнения» в них. В то же время, в температурном диапазоне жизнедеятельности существует 4 уровня или зоны избираемых температур (большая часть из которых связана с пребыванием животных в «летнем» и «весенне-осеннем» состоянии, меньшая – в «зимнем» состоянии). Регуляция и выбор соответствующего уровня у разных видов зависят как от температуры акклимации и наличия в окружающей среде корма, так и от количества резервных веществ и степени половой зрелости рыб (Свирский, Голованов, 1999).

Характерно, что большинство изученных отечественных и североамериканских видов рыб по типу возрастной динамики КИТ также подразделяется на две группы. В одной из них половозрелые особи избирают более низкие (на  $5-12^{\circ}\text{C}$ ) температуры, чем сеголетки и годовики, в другой – разница в уровнях конечного термопреферендума молоди и взрослых рыб не превышает нескольких градусов. Во второй группе выбор пониженных температур, как правило, связан с наступлением половой зрелости рыб.

Исследование сезонно-возрастных особенностей термоизбирания рыб позволяет «выстраивать» креоды температурных требований видов, представляющие исключительную ценность для рыбопромыслового прогнозирования и нормирования тепловых нагрузок на естественные водоемы (Голованов, 1996; Голованов, Валтонен, 2000).

Исследований, однозначно трактующих закономерность изменения конечного термопреферендума рыб в ареале вида, практически нет. Одни авторы придерживаются мнения, что небольшие изменения КИТ существуют, другие свидетельствуют в пользу неизменности конечного изби-

раемого уровня в ареале (Голованов, 1996). По всей видимости, исходя из наших единичных исследований, как уровни верхних и нижних летальных температур, так и уровень конечного термопреферендума рыб (при прочих равных условиях!), генетически предопределены. Будущие эксперименты в южных, северных и центральных участках ареала вида у различных видов (прежде всего у леща, плотвы, карпа, карася и окуня, как наиболее изученных модельных объектов) должны пролить свет на эту проблему.

В рамках диапазона жизнедеятельности от верхних до нижних летальных температур области КИТ (при прочих равных условиях!) представителей разных семейств сильно различаются. Минимальные уровни конечного термопреферендума, менее 3°C, отмечены у некоторых видов антарктических рыб. По мере повышения температур обитания наиболее характерные семейства выстраиваются следующим образом: Gadidae (3–12°C), Cottidae (10–17°C), Salmonidae (11–16°C), Gasterosteidae (16–18°C), Catostomidae (18–23°C), Clupeidae (20–23°C), Serranidae (22–25°C), Percidae (19–26°C), Cyprinidae (20–28°C), Cichlidae (28–32°C), Ictaluridae (25–30°C), Centrarchidae (24–32°C), Poeciliidae (29–34°C) и, наконец, Cyprinodontidae (28–36°C) (Cherry, Cairns, 1982; Голованов, 1996). Как видно из приведенного перечня, КИТ тресковых (Christiansen et al., 1997), лососевых, чукучановых, каменных окуней, окуневых, карповых, ушастых окуней и карпоzubых соответствуют разным диапазонам температур, отражающим основные области температур обитания видов. Рыб – представителей разных семейств – можно условно подразделить на 4 группы, в которых конечный термопреферендум конкретных видов находится на уровне от 0 до 10, от 10 до 20, от 20 до 30 и от 30 до 40°C). Каждый из этих уровней принципиально различен, поскольку не только отражает оптимальное существование вида на определенной широте, но и в целом определяет ареал его обитания. Кроме того, температуры на уровне  $5 \pm 5^\circ\text{C}$ ,  $15 \pm 5^\circ\text{C}$ ,  $25 \pm 5^\circ\text{C}$  и  $35 \pm 5^\circ\text{C}$  – совершенно разные по возможности проявления эколого-физиологических, иммунологических и биохимических реакций водных организмов.

Одним из самых важных аспектов изучения экологии и эволюции терморегуляционного поведения является определение того, насколько прогнозируемые изменения климата (краткосрочные и долгосрочные) влияют на температурные адаптации водных животных, прежде всего на их температурный эколого-физиологический оптимум (конечный термопреферендум) и температурные границы жизнедеятельности (летальные температуры). Биологическая значимость каждого градуса, в особенности в диапазонах  $5 \pm 5^\circ\text{C}$  и  $35 \pm 5^\circ\text{C}$ , существенно возрастает. Остается пока

невьясненным, произошли или происходят изменения уровней конечного термопреферендума многих пресноводных видов отечественных рыб за последние 20–25 лет, в течение которых отмечены явные изменения термического режима рек, озер и водохранилищ (теплые зимы и периоды экстремально высоких температур летом). Несомненно, что в продвижении ряда беспозвоночных и рыб (тюлька, бычки и др.) на север Европейской части России большую роль сыграли и изменения температуры водной среды.

Терморегуляционное поведение (или поведенческая терморегуляция) – только часть комплекса термоадаптаций, в который входят акклимация, поведенческая терморегуляция, адаптация к кратковременному пребыванию в сублетальных температурах (у границ жизнедеятельности), а также оцепенение или «спячка» (Голованов и др., 1997). Выявление особенностей терморегуляционного поведения рыб позволит внести существенный вклад, как в общую теорию адаптаций, так и в фундаментальные теоретические положения гидробиологии, ихтиологии, экологии и эволюции.

#### Список литературы

- Голованов В.К. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всерос. совещ. «Поведение рыб». Борок, 1996. С. 16–40.
- Голованов В.К. Температурная акклимация и поведенческая терморегуляция рыб // Экологические проблемы онтогенеза рыб. Физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 255–265.
- Голованов В.К. Методологические аспекты лечения и профилактики болезней рыб с использованием температурного фактора // Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб. Расширенные материалы докл. Всерос. науч.-практ. конф. М., 2004. С. 456–463.
- Голованов В.К., Валтонен Т. Изменчивость термоадаптационных свойств радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum в онтогенезе // Биол. внутренних вод. 2000. № 2. С. 106–115.
- Голованов В.К., Свицкий А.М., Извеков Е.И. Температурные требования рыб Рыбинского водохранилища и их реализация в естественных условиях // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. С. 92–123.
- Зданович В.В. Рост и поведение молоди рыб в условиях температурного градиента // 1 Конгр. ихтиологов России, Астрахань, сент., 1997: Тез. докл. Астрахань, 1997. С. 277.

- Кауфман Б.З. Возможное эволюционное значение реакции термопреферендума пойкилотермных животных // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 4. С. 509–515.
- Константинов А.С. Статический и астатический оптимум абиотических факторов в жизни рыб // 1 Конгр. ихтиологов России, Астрахань, сент., 1997: Тез. докл. Астрахань, 1997. С. 221–222.
- Лапкин В.В., Сонов Ю.Н., Свирский А.М. Избираемая температура и температура акклимации рыб // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 11. С. 1659–1670.
- Пушкарь В.Я., Зданович В.В. Астатичность температурных условий как фактор оптимизации среды и кормовой базы рыб в аквакультуре // 1 Конгр. ихтиологов России, Астрахань, сент., 1997: Тез. докл. Астрахань, 1997. С. 296.
- Свирский А.М., Голованов В.К. Изменчивость терморегуляционного поведения рыб и ее возможные причины // Успехи соврем. биологии. 1999. Т. 119. № 3. С. 259–264.
- Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир, 1982. Т. 1. 416 с.
- Brett J.R. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Amer. Zool. 1971. V. 1. № 11. P. 99–113.
- Christiansen J.S., Schurmann H., Karamushko L.I. Thermal behaviour of polar fish: a brief survey and suggestion for research // Cybium. 1997. V. 21. № 4. P. 353–362.
- Cherry D.S., Cairns J.Jr. Biological monitoring. Part V. Preference and avoidance studies // Water Res. 1982. V. 16. № 3. P. 263–301.
- Kluger M.J. Fever in ectotherms: evolutionary implications // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978 // Amer. Zool. 1979. V. 19. № 1. P. 295–304.
- Magnuson J.J., Crowder L.B., Medvick P.A. Temperature as an ecological resource // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978 // Amer. Zool. 1979. V. 19. № 1. P. 331–343.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation and the «final preferendum» paradigm // Amer. Zool. 1979. V. 19. № 1. P. 211–224.

УДК 597-154.343.(282.2)

## **ДИНАМИКА ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ В РЕКЕ СЫНЯ (НИЖНЯЯ ОБЬ)**

**О.А. Госькова, А.Л. Гаврилов**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург,  
Россия, goskova@ipae.uran.ru*

Весенняя миграция личинок сиговых рыб с нерестилищ к местам нагула является необходимым звеном жизненного цикла, обеспечивающим выживание и, соответственно, определяющим численность поколения. На нижней Оби естественное воспроизводство сиговых рыб протекает в левобережных уральских притоках, в основном в реках Северная Сосьва, Сыня, Войкара (Юданов, 1932; Москаленко, 1971; и др.). Большая часть производителей откладывает икру перед ледоставом, и она развивается подо льдом в течение всей зимы. С весенним снеготаянием и расплыванием льда начинается выклев личинок разных видов сигов и их пассивная миграция по течению реки. В низовьях нерестовых рек течение резко замедляется и порой меняет свое направление на обратное в связи с подпором паводковых обских вод. Личинки рыб на таких участках начинают распределяться по залитой пойме, где сначала переходят на смешанное, а затем – на внешнее питание. Изучение динамики покатной миграции личинок разных видов сиговых рыб в связи с динамикой гидрологических характеристик позволяет характеризовать видовые особенности поведения ранней молодежи и влияние на миграцию абиотических факторов.

Отдельные сведения о скате личинок сиговых рыб в р. Сыня были опубликованы в работах В.С. Юхневой (1967), а также С.М. Мельниченко и И.А. Паракецова (1974). Однако видовая принадлежность покатников, распределение личинок в потоке, интенсивность миграции ранее не изучались. С 1992 г. на р. Сыня проводятся ежегодные исследования покатной миграции молодежи четырех видов сиговых рыб: пеляди, пыжьяна, чира и тугуна на нижней границе нерестилищ. Для сбора материала использовался метод учета стока (Павлов и др., 1981; Богданов, 1987). На створе каждой из трех станций (правый, левый берега и стрежень) проводился отлов личинок в потоке воды на трех горизонтах (дно, середина потока и поверхность). Отбор проб в течение суток производился от 2 до 6 раз через равные промежутки времени на протяжении всего периода миграции. Продолжительность взятия проб составляла от нескольких часов до 1 мин (чаще от 2 до 20 мин). Для отлова применялись конусные ловушки из капронового сита № 20 с площадью входного отверстия 0.25 м<sup>2</sup>. Эффектив-

ность фильтрации ловушки определялась опытным путем и изменялась от 0.65 до 0.87 в зависимости от объема фильтруемой воды и ее мутности. Одновременно с отловом личинок фиксировали температуру, скорость течения и уровень воды в русле, динамику расхода воды. Интенсивность миграции личинок оценивали в экз./100 м<sup>3</sup> воды. Определение видовой принадлежности личинок сиговых рыб на этапе эндогенного питания проводили по описанию В.Д. Богданова (1998).

Многолетние исследования выявили сроки и продолжительность миграции в разные по гидрометеорологическим условиям годы. Скат личинок с нерестилищ начинался еще подо льдом с началом весеннего «оцветения» воды, когда скорость течения в реке повышалась до 0.2 м/с. Наиболее раннее начало ската отмечено в середине апреля (1995 г.), самое позднее – в конце мая (1999 г.). Через несколько дней после окончания ледохода миграция прекращалась: самые ранние сроки – 4 мая (1995, 1997 гг.), поздние – 10 июня (1999 г.). Продолжительность миграции изменялась в зависимости от хода весны, сокращаясь в теплую, дружную весну до 1–2 нед (1992, 1995, 1997, 2004 гг.) и растягиваясь до 20–29 сут в затяжную и холодную, когда наблюдались неоднократные возвраты холодов (1993, 1994, 1996, 2000, 2002 гг.). В среднем период миграции личинок сиговых рыб на р. Сыня – около 17 сут, близкая к средней продолжительность ската наблюдались нами гораздо реже (1999, 2001, 2003 гг.), чем отклонения от средней продолжительности в ту или иную сторону.

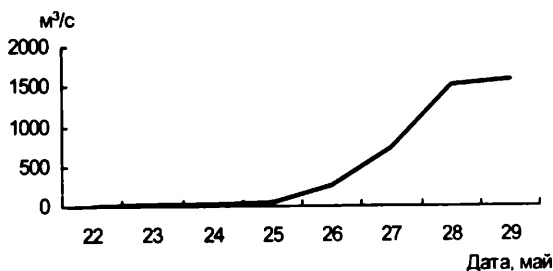
Личинки преобладающего по численности вида начинают скатываться с нерестилищ первыми и заканчивают миграцию последними: в р. Сыня это чаще всего пелядь, и лишь в отдельные годы (1997, 2003) – сиг-пыжьян или чир. Пелядь, как правило, доминировала, составляя среди покатной молоди от 65% до 97%. В 1993 г. личинок пеляди было меньше (30.2%), чем чира (52.6%), и скат пеляди был менее продолжительным (начался всего на 1 сут раньше, а закончился на 5 сут раньше, чем скат чира).

У нижней границы нерестилищ на р. Сыня личинки сиговых рыб скатываются чаще в поверхностных слоях воды (до 40–60%) и в толще потока (18–40%), наибольшее количество личинок мигрирует у вогнутого берега, придерживаясь фарватера, где выше скорость течения. Та же особенность отмечается в процессе миграции личинок на других уральских притоках Оби и объясняется положительными рео- и фотореакциями личинок в потоке (Богданов, 1987).

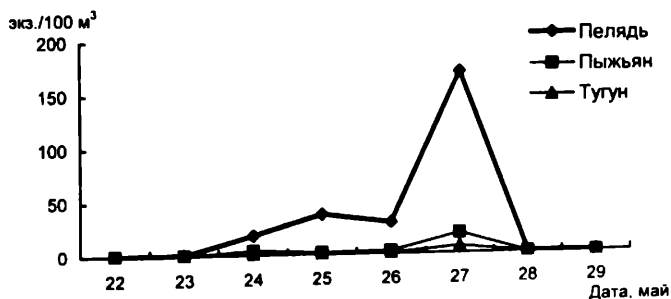
Суточная динамика миграции не закономерна. Стоит лишь отметить, что суточный ритм может проявиться только в дни с резкими суточными колебаниями температуры воздуха. Когда ночью температура воздуха

опускается до  $-5^{\circ}\text{C}$ , а днем поднимается до  $+14-18^{\circ}\text{C}$ , то интенсивность миграции может колебаться в несколько десятков раз.

Интенсивность миграции зависит от динамики расхода воды в реке, так как скат личинок протекает пассивно (Богданов, 1987). С резким увеличением расхода воды интенсивность миграции личинок начинает быстро нарастать (рис. 1, 2). Максимальная концентрация личинок в потоке меняется в различные годы (от 94 до 1340 экз./100 м<sup>3</sup>), зависит от численности поколения и отмечается обычно перед началом или во время ледохода.



**Рис. 1.** Динамика расхода воды в в период покатной миграции личинок сеговых рыб в р. Сыня, 2004 г.



**Рис. 2.** Динамика покатной миграции личинок сеговых рыб в р. Сыня, 2004 г.

В течение миграции наблюдается один, реже два–три пика (если возврат холодов замедляет вскрытие реки, и русло открывается на отдельных участках, что тормозит вылупление личинок) (рис. 2, 3). В пик миграции скатывается от 70 до 90% молоди, продолжительность его на р. Сыня колеблется в разные годы от нескольких часов до двух суток. Пик ската не всегда совпадает у личинок разных видов сиговых рыб, разница по времени в отдельные годы может составлять одни–двое суток, что связано с особенностями размещения нерестилищ разных видов. Чир в р. Сыня в период нерестовой миграции поднимается на самые верхние участки, и пик ската его личинок в 1993 г. наступил 14 мая, а у пеляди и пыжьяна – 12 мая.

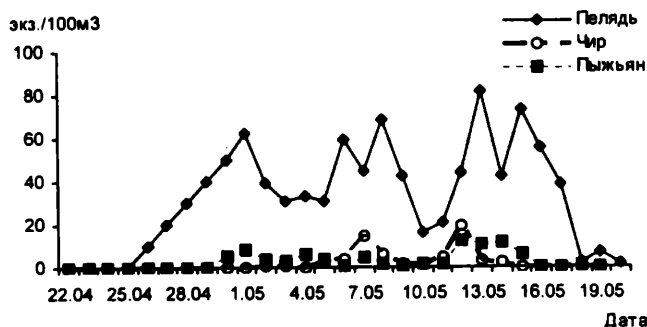


Рис. 3. Динамика ската личинок сиговых рыб в р. Сыня, 2000 г.

На основе полученных за 12 лет данных показано, что, как правило, инкубация икры сиговых рыб в р. Сыня протекает в благоприятных условиях (Богданов и др., 2004). В отличие от других уральских притоков Оби в р. Сыня периодически (один–два раза в десятилетие) зимой наблюдаются заморные явления из-за падения содержания кислорода в воде. Низкая осенняя межень и суровые зимы способствуют промерзанию многочисленных в этой реке мелководных участков русла. Снижение проточности подо льдом становится причиной гибели зимующих рыб, икры сиговых и налима, а также других гидробионтов. Заморы чаще бывают локальными (в среднем течении), но иногда приобретают обширный характер, захватывая почти всю реку. Влияние заморов на воспроизводство сиговых рыб в р. Сыня в количественном отношении ранее не изучалось.



Наши исследования покатной миграции личинок показали, что после локальных заморозов вместе с молодью сигов в потоке наблюдается дрейф погибшей икры. Вследствие обширного замора зимой 1997–1998 гг. в период ската личинки сиговых рыб встречались единично. Обычно количество погибших в период миграции личинок у нижней границы нерестилищ составляет 0.2–0.9% от всей учтенной молоди, но в годы, когда на реке возникают ледовые заторы, может достигать 6%.

Таким образом, изучение покатной миграции личинок позволяет вести ежегодный мониторинг воспроизводства и на основе количественного учета скатывающейся с нерестилищ молоди оценивать численность рожденного в р. Сыня поколения у четырех видов сиговых рыб, а также характеризовать условия инкубации икры на нерестилищах.

#### Список литературы

- Богданов В.Д.* Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы // Научные доклады УНЦ АН СССР. Свердловск, 1987. 59 с.
- Богданов В.Д.* Морфологические особенности развития и определитель личинок сиговых рыб р. Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 54 с.
- Богданов В.Д., Госькова О.А., Гаврилов А.Л., Копориков А. Р.* Современное состояние воспроизводства сиговых рыб в пределах Сынского-Войкарской этнотерритории // Науч.-практ. конф. «Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера» 25–29 окт. 2004 г. Материалы докл. Сыктывкар, 2004. с. 11–13.
- Мельниченко С.М., Паракецов И.А.* К изучению выклева и ската личинок сиговых рыб на реке Сыня // Информ. материалы ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974. Ч. 1. С. 65–67.
- Москаленко Б.К.* Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищепромиздат, 1971. 182 с.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др.* Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
- Юданов И.Г.* Река Сыня и ее значение для рыболовства Обского севера // Работы Обь-Иртышской науч. рыбохоз. станции. Тобольск, 1932. Т. 1. Вып. 1. 92 с.
- Юхнева В.С.* Наблюдения за нерестом и развитием икры сиговых рыб на реке Сыня // Озерное и прудовое хозяйство в Сибири и на Урале. Тюмень, 1967. С. 190–199.

УДК 597-14

## **ВЛИЯНИЕ ХРОНИЧЕСКОГО АНОСМИРОВАНИЯ НА МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ВКУСОВОЙ СИСТЕМЫ РЫБ**

**Г.В. Девицина**

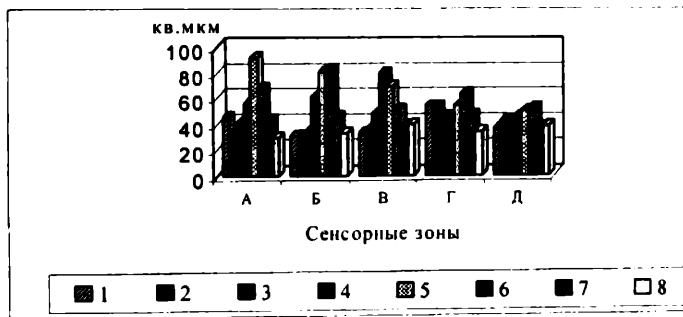
*Московский государственный университет, Россия,  
gdevicina@mail.ru*

Одной из ведущих форм поведения рыб является пищевое поведение, которое формируется на полисенсорной основе. Изучение процессов полисенсорной интеграции является фундаментальной проблемой физиологии сенсорных систем (Адрианов, 1980). На разных этапах формирования пищевого поведения функции «ведущей афферентации» (Вацуро, 1949) могут выполнять различные сенсорные системы в соответствии с экологической спецификой вида (Павлов, Касумян, 1990). В пищевом поведении рыб, населяющих придонные биотопы, особенно большое значение имеет химическая рецепция. Хемосенсорные системы (вкусовая, обонятельная и общая химическая), имея сходные спектры воспринимаемых стимулов, функционально взаимосвязаны друг с другом (Devicsina, 2003). При этом на последнем этапе пищевого поведения важнейшая роль принадлежит вкусовой рецепции (Касумян, 1997). Ранее было обнаружено, что вкусовая система осетровых рыб может подвергаться значительным морфофункциональным перестройкам компенсаторного характера после хронического выключения обонятельной системы (Касумян, Девицина, 1997; Девицина, Касумян, 2000). Однако осетровые, обладая весьма слабым зрением, имеют чрезвычайно высоко развитую систему тригеминолицевого комплекса, связанную с вкусовой рецепцией и электрорецепцией.

В задачи настоящей работы входило изучение возможности компенсаторной изменчивости вкусовой системы у видов с полисенсорным обеспечением поведения. Карп (*Cyprinus carpio*) в этом отношении является удобным модельным объектом, поскольку обладает хорошо развитыми зрением, различными хемосенсорными и сейсмосенсорными системами. Многие физиологические исследования показали, что у карпа обонятельная система имеет хорошо развитые связи со зрительной системой и с системой тройничного нерва (Никаноров, 1982; Флерова, 1983; Belousova et al., 1983). При этом вкусовая система карпа также взаимодействует с системой тройничного нерва (Marui, Funakoshi, 1979; Morita, Finger, 1985). Однако прямые ольфакто-вкусовые взаимодействия у рыб не были

обнаружены. В данной работе изучались компенсаторные ольфакто-вкусовые взаимодействия, которые могут проявляться после хронической ольфакторной депривации рыб.

В работе использованы годовики карпа (*Cyprinus carpio*). Аносмирование проводили методом термокаутеризации (Касумян, Девицина, 1997). Рыб брали для морфологического исследования вкусовых рецепторов через 1, 2, 3, 7, 9 и 18 мес после операции. Всего исследовано 73 особи карпа. Препараты, напыленные смесью золота и палладия, изучали на микроскопе CamScan или Hitachi-S-405A (Девицина, 1990). Измерения вкусовых почек и обработку результатов производили на компьютере с помощью программы Image-Pro. Материалы исследований представлены на рисунке.



Динамика изменения площади сенсорного поля вкусовых почек у карпа после билатерального аносмирования.

А – малый усик, Б – большой усик, В – верхняя губа снаружи, Г – нижняя губа снаружи, Д – небо. 1 – норма, 2 – через 1 мес, 3 – через 2 мес, 4 – через 3 мес, 5 – через 7.5 мес, 6 – через 9 мес, 7 – через 16 мес, 8 – через 18 мес.

У оперированных карпов обонятельные мешки зарастали нормальной кожей через 3 мес, при этом у них отсутствовали обонятельные розетки и обонятельные нервы. Выключение обонятельных рецепторных нейронов приводило к развитию обширных дегенеративных изменений в первичном обонятельном центре – обонятельной луковице. Эти изменения затрагивали вторичные обонятельные нейроны (митральные клетки). Тела митральных нейронов в несколько раз уменьшались в размерах, приобретая одинаковую шаровидную форму. При этом в обонятельной луковице исчезал наружный волокнистый слой, гломерулярный слой и пучки нерв-

ных волокон, дающие начало обонятельным трактам. Через 5-6 мес после операции активная дегенерация митральных аксонов приводила к сокращению длины обонятельных трактов и общего размера обонятельных луковиц. Мелкие обонятельные луковицы, потерявшие обонятельный нерв, начинали сравнительно быстрое центростремительное движение к мозгу за счет сокращения длины обонятельных трактов. К 6-му месяцу после операции обонятельные луковицы смыкались с полушариями переднего мозга, превращаясь из «стебельчатой» формы в «сидячую». В обонятельных луковицах уменьшался диаметр переднего обонятельного ядра, но увеличивался просвет переднего мозгового желудочка и толщина перивентрикулярного глиального слоя. Такие изменения в обонятельной системе аносмированного карпа являются необратимыми, поскольку они не восстанавливались через 18 мес после аносмии. Дегенеративные процессы в первичном обонятельном центре сопровождалась повышением активности нейронов в ядрах переднего мозга, представляющих вторичные и третичные обонятельные проекции. Наиболее высокая активация выявлена в ядрах вентро-медиальной и вентро-латеральной зон переднего мозга.

Полная деафферентация обонятельной системы приводила к существенным изменениям и во вкусовой системе. У аносмированных рыб в первичных вкусовых центрах продолговатого мозга (сенсорные ядра тройничного, лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов) также обнаружена достоверная активация нейронов. Наиболее интенсивные изменения морфометрических показателей проявили нейроны лицевой доли мозга, которые принимают афференты наружной вкусовой системы (Finget, 1983).

Одновременно у аносмированных карпов отмечена достоверная деформация вкусового рецепторного аппарата, расположенного на усиках. Если у интактных рыб на ровной поверхности усиков преобладали вкусовые почки, на небольших папиллах или погруженного типа, то после операции на усиках появлялись крупные эпидермальные бугры, несущие по одной или несколько вкусовых почек достоверно большего размера, которые возвышались над поверхностью эпидермиса. Среднее число почек, приходящихся на единицу площади поверхности усика, увеличивалось на 27-30%. Однако в слизистой выстилке неба такие изменения вкусовых рецепторов не проявлялись. Наблюдаемые изменения вкусового рецепторного аппарата у аносмированных карпов носили адаптивный характер и, очевидно, направлены на интенсификацию функции поиска химического сигнала.

Сложные процессы, происходящие во вкусовой системе карповых рыб после острого и хронического аносмирования показаны в поведенческих экспериментах (Касумян, Марусов, 2002).

Можно заключить, что обонятельная и вкусовая системы рыб функционально взаимосвязаны, что выражается в изменениях морфометрических показателей нейронов не только обонятельных, но и вкусовых центров. Отметим, что у карпа характер компенсаторных изменений вкусовой системы в ответ на хроническую ольфакторную деафферентацию был идентичен таковым у осетровых рыб, исследованных нами ранее (Касумян, Девицина, 1997; Девицина, Касумян, 2000). Тот факт, что виды, имеющие различный эволюционный уровень развития головного мозга, проявили одинаковые адаптивные реакции указывает на определенный консерватизм в функциональной организации хемосенсорных систем рыб.

Таким образом, вкусовая система рыб характеризуется высоким потенциалом адаптивной изменчивости. В условиях хемосенсорного дефицита (ольфакторная депривация) компенсаторная гипертрофия наружной вкусовой системы составляет основу сложного механизма формирования поведенческих адаптаций и обеспечения хемосенсорной ориентации за счет процессов интеграции хемосенсорных афферентаций на уровне их первичных мозговых центров.

Работа выполнена при поддержке Грантов: РФФИ № 03-04-49230 и «Университеты России».

#### **Список литературы**

- Адрианов О.С. Узловые вопросы локализации и организации церебральных функций // Современные аспекты учения о локализации и организации церебральных функций. М.: Медицина, 1980. С. 200–216.
- Вацуро Э.Г. Принцип ведущей афферентации в учении о высшей нервной деятельности // Физиол. журн. СССР. 1949. Т. 35. Вып. 5. С. 535–540.
- Девицина Г.В. Исследование морфологии хемосенсорных систем // Сенсорная физиология морских рыб (Методические аспекты). Апатиты, 1990. С. 7–10.
- Девицина Г.В., Касумян А.О. Центральное взаимодействие хемосенсорных систем у осетровых рыб // Сенсорные системы. 2000. Т. 14. № 2. С. 107–117.
- Касумян А.О. Вкусовая рецепция и пищевое поведение рыб // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. Вып. 1. С. 78–93.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. Поведенческие ответы голяка, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae), на химические сигналы в норме и после острого

- и хронической аносмии // *Вопр. ихтиологии*. 2002. Т. 42. № 5. С. 684–696.
- Касумян А.О., Девитина Г.В.* Влияние ольфакторной депривации на хемосенсорную чувствительность и состояние вкусовых рецепторов у осетровых рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1997. Т. 37. Вып. 6. С. 823–835.
- Никоноров С.И.* Передний мозг и поведение рыб. М.: Наука, 1982. 355 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О.* Сенсорные основы пищевого поведения рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1990. Т. 3. Вып. 5. С. 720–732.
- Флерова Г.И.* Функциональное взаимодействие сенсорных систем на уровне центральных звеньев обонятельного анализатора // *Сенсорные системы*. Л.: Наука, 1983. С. 84–94.
- Belousova T.A., Devitsina G.V., Malyukina G.A.* Functional peculiarities of fish trigeminal system // *Chemical senses*. 1983. V. 8. № 2. P. 121–130.
- Devitsina G.V.* On the interaction of chemosensory systems in fish // *J. Ichthyol.* 2003. Supplementum-2. P. 214–227.
- Finger T.E.* The Gustatory System in Teleost Fishes // *Fish Neurobiology*. 1983. V. 1. P. 285–309.
- Marui T., Funakoshi M.* Tactile input to the facial lobe of the carp, *Cyprinus carpio* L. // *Brain Res.* 1979. V. 177. P. 479–488.
- Morita Y., Finger T.E.* Reflex connections of the facial and vagal gustatory systems in the brainstem of the bullhead catfish, *Ictalurus nebulosus* // *J. Comp. Neurol.* 1985. V. 31. P. 547–558.

УДК 597-113

## СТРУКТУРА ИНТРАОРАЛЬНОГО ВКУСОВОГО АППАРАТА РЫБ В СВЯЗИ СО СПЕЦИФИКОЙ ИХ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Г.В. Девicina

Московский государственный университет, Россия,  
gdevicina@mail.ru

Жизненно важное значение вкусовой рецепции связано с обеспечением трофической функции, когда через вкусовое тестирование осуществляется отбор элементов внешней среды, превращающихся в элементы внутренней среды организма. Вкусовая рецепция у всех позвоночных связана в первую очередь с ротовой полостью, поскольку формирует контролирующий и пусковой механизм при потреблении пищи. Вместе с тем рыбы, как первично водные, отличаются наличием у многих видов развитой наружной вкусовой рецепции. Разносторонние исследования вкусовой рецепции рыб позволяют полагать, что интраоральный и экстраоральный вкусовой рецепторный аппарат у рыб представляет две сенсорные системы (Finger, 1983; Певзнер, 1985; Smith, Marui, 1989). Одно из различий этих двух систем связано с тем, что наружная вкусовая система, обладая особенно высоким потенциалом изменчивости, присутствует не у всех видов, а степень ее развития соответствует особенностям экологии рыб (Певзнер, 1985; Касумян, 1997). Вместе с тем, интраоральная вкусовая рецепция свойственна всем позвоночным, в том числе и рыбам различного эколого-сенсорного статуса (Певзнер, 1985; Jakubowski, Whitear, 1990; Hara et al., 1993; Касумян, 1997). При этом вкусовая избирательность к стимулам у ротовых рецепторов видоспецифична (Kasumyan, Doving, 2003).

В настоящей работе проводили изучение особенностей морфологии и распределения вкусовых рецепторов в ротовой полости у экологически различных видов. Объекты исследования – обитатели пресных вод: 2 вида карповых рыб (обыкновенный карп *Cyprinus carpio*, горчак *Rhodeus sericeus amarus*) и речной хищник – кунджа *Salmo trutta trutta*, а также морские рыбы – 2 вида тресковых (треска *Gadus morhua marisalbi* и навага *Eleginus navaga*) и сельдь *Clupea harengus*, обитающие в Белом море.

Изучение поверхности слизистой выстилки ротовой полости этих видов на электронном сканирующем микроскопе показало, что у всех рыб вкусовые рецепторы располагаются по зонам, имеющим одинаковую анатомическую локализацию. Вместе с тем, каждая вкусовая зона ротовой

полости имеет характерную для вида морфологию вкусовых сосочков и может отличаться по плотности распределения вкусовых почек, площади и морфологии их сенсорного поля. Количество рецепторов в каждой сенсорной зоне ротовой полости связано с интенсивностью ее функциональной нагрузки в соответствии с видоспецифичными особенностями захвата и тестирования пищи.

Наиболее сложно организованные и хорошо развитые сенсорные зоны во всех отделах ротовой полости имеет карп (табл. 1). Этот вид, согласно физиологическим исследованиям, обладает чрезвычайно чувствительной и высоко организованной вкусовой системой (Marui, 1977; Marui, Funakoshi, 1979). Пищевое поведение карпа включает несколько этапов многократного тестирования пищевого объекта (Касумян, 1997), что соответствует обилию морфологически разнообразных вкусовых рецепторов в его ротовой полости.

Таблица 1

**Морфометрические показатели вкусовых рецепторов  
ротовой полости карпа ( $n = 11$ )**

Сенсорные зоны	$S$ ВП, $\text{мкм}^2$	Численность ВП, шт./ $\text{мм}^2$
Усик большой	$34 \pm 10$ (82)	$540 \pm 140$ (22)
Усик малый	$31 \pm 9$ (80)	$450 \pm 140$ (16)
Верхняя губа снаружи	$46.5 \pm 9.5$ (65)	$750 \pm 250^*$ (23)
Верхняя губа внутри	$33.5 \pm 7.5$ (65)	$290 \pm 40$ (44)
Нижняя губа снаружи	$41 \pm 16$ (44)	$260 \pm 80$ (35)
Нижняя губа внутри	$29 \pm 8$ (44)	$200 \pm 50$ (30)
Небо твердое	$32 \pm 3$ (44)	$190 \pm 80$ (30)
Небный орган	$45 \pm 15$ (50)	$790 \pm 150^*$ (42)
Язык	$30 \pm 10$ (53)	$285 \pm 35$ (25)

*Примечания.*  $n$  – число особей;  $S$  – площадь апикальной поверхности; в скобках – число измерений каждой зоны.

Представитель того же семейства, горчак обыкновенный, отличается от карпа более слабым развитием вкусовых рецепторов губ, небного органа и языка (табл. 2). Как известно, горчак обладает и сравнительно узким спектром вкусовых предпочтений (Kasumyan, Doving, 2003).

У обоих видов тресковых рыб, факультативных хищников, наиболее развиты максиллярная и мандибулярная вкусовые зоны, но слабее – зоны неба и языка (табл. 3). Однако выделяются крупные вкусовые бугры озуленного небного органа. Морфология интраорального вкусового аппарата



у хищной кунджи (табл. 4) существенно отличается от таковой трески и наваги.

Таблица 2

**Морфометрические показатели вкусовых рецепторных структур горчача ( $n = 8$ )**

Зоны	S ВП, мм <sup>2</sup>	Плотность ВП, шт./1 мм <sup>2</sup>	Количество рецепторных клеток на 1 ВП	Длина / ширина рецепторных микровилл, мкм
Небо	25±2.2 (32)	35±9 (10)	14±3 (12)	а) 0.9±0.11 / 0.37±0.01 б) 0.51±0.02 / 0.16±0.01
Нижняя губа внутри	20±3.1 (23)	40±10 (9)	10±2 (12)	а) 0.79±0.12 / 0.33±0.01 б) 0.36±0.02 / 0.16±0.01
Верхняя губа внутри	26±1.1 (23)	100±20 *	17±4 (12)	а) 0.71±0.05 / 0.41±0.01
Язык	36±2.7 (30)	45±3 (12)	25±4 (12)	а) 0.65±0.06 / 0.37±0.01
Небный орган	30±6 (32)	94±20 *	15 ± 4 (12)	а) 0.96±0.08 / 0.37±0.01 б) 0.51±0.02 / 0.16±0.01

*Примечания.*  $n$  – число особей; в скобках – число измерений; а) – вершины олиговиллярных клеток; б) – вершины мультивиллярных клеток; \* – Различия между двумя зонами губ и между двумя зонами неба достоверны.

Кунджа, речной хищник, не имея наружных вкусовых рецепторов, обладает особенно хорошо развитым рецепторным аппаратом ростральных челюстных зон, где специфические вкусовые сосочки несут мелкие и крупные различной формы ВП. Центральные же зоны ротовой полости кунджи (твердое небо и язык) имеют меньшее количество вкусовых почек.

У сельдей, также отсутствует наружное вкусовое тестирование пищи, но и внутриротовая вкусовая рецепция выражена очень слабо. Вкусовой рецепторный аппарат сельдей расположен преимущественно в зонах иннервации IX и X нервов, т.е. на языке и в каудальных зонах неба. В зонах иннервации лицевого нерва (мандибулярные, максиллярные зоны и ростральное небо) классические вкусовые почки не обнаружены. Вместе с тем, в этих зонах многочисленны одиночные хемосенсорные клетки (Whitear, 1971), а также специфические скопления одиночных сенсорных клеток, которые погружены в глубокие ямки между дермальными клетками. Этот факт можно рассматривать как адаптацию вкусовой системы сельди к условиям постоянного и быстрого течения через ротовую по-

лость (Лапин, 1972), что по-видимому связано не только с пищевой функцией, но и с общим химическим тестирования потока воды. Одиночные сенсорные клетки многочисленны в различных зонах ротовой полости всех исследованных видов, но особенно их много на поверхности губ и мягкого неба.

Таблица 3

Морфометрические показатели вкусовых рецепторов трески

Сенсорные зоны	Средняя площадь 1 ВП, мкм <sup>2</sup>	Средняя плотность ВП, шт./мм <sup>2</sup>	Длина / ширина рецепторной микровиллы, мкм
Усик, вершина	143.5±1.4 (65)	278±9.7 (33)	а) 0.7±0.02 / 0.3±0.01 б) 1.03±0.02 / 0.11±0.01
Усик, основание	116.4±8.9 (63)	292±12.1 (30)	а) 0.7±0.02 / 0.29±0.01 б) 0.9±0.02 / 0.11±0.01
Нижняя губа снаружи	58.3±5.5* (57)	267±21 (28)	а) 0.83±0.02 / 0.19±0.01 б) 0.42±0.02 / 0.12±0.01
Нижняя губа внутри	140.6±0.7 (55)	271±18 (26)	а) 0.9±0.02 / 0.27 б) 0.9±0.02 / 0.1±0
Верхняя губа снаружи	62.2±3* (50)	164±28 (45)	а) 0.74±0.002 / 0.27±0.01 б) 0.44±0.02 / 0.12±0.01
Верхняя губа внутри	137.5 (65)	94±10.6* (40)	а) 1.5±0.002 / 0.6±0.01 б) 0.88±0.02 / 0.08±0.01
Небо твердое	120.8±11.3 (40)	24±5** (24)	а) 0.8±0.02 / 0.36±0.01 б) 0.94±0.02 / 0.06±0.01
Небо мягкое	107.5±185 (62)	69±22* (25)	а) 0.88±0.02 / 0.25±0.01
Язык	122.7±5.8 (42)	25±13** (20)	а) 0.71±0.02 / 0.18±0.02
Грудной плавник	89±7.3 (50)	125±8 (65)	а) 0.71±0.02 / 0.31±0.01 б) 0.82±0.02 / 0.12±0.01

Примечание. «\*» и «\*\*» – уровень достоверности различий между ВП наружными и внутриворотными ( $p < 0.05$  и  $0.01$  соответственно); в скобках – число измеренных ВП и сенсорных зон площадью 300–500 мкм<sup>2</sup>; а) – олиговиллярные вкусовые клетки, б) – мультивиллярные клетки.

Таким образом, хищные виды, в отличие от карповых, проявляют тенденцию к снижению численности вкусовых рецепторов ротовой полости в rostro-каудальном направлении. У сельди наоборот практически отсутствуют ростральные вкусовые зоны не только наружные, но и ротовые, а

редкие ВП сохранились лишь в центральной части ротовой полости около зубов языка и твердого неба, а также на жаберных дугах. Подобное распределение вкусовых рецепторов имеет определенную функциональную обусловленность.

Таблица 4

Морфометрические показатели вкусовых рецепторов кунджи (n = 4)

Сенсорные зоны	Средняя площадь 1 ВП (мкм <sup>2</sup> )	Средняя плотность ВП (шт./мм <sup>2</sup> )	Длина / ширина рецепторной микровиллы (мкм)
Усик вершина	143.5±1.4 (65)	278±9.7 (33)	а) 0.7±0.02 / 0.3±0.01 б) 1.03±0.02 / 0.11±0.01
Усик основание	116.4±8.9 (63)	292±12.1 (30)	а) 0.7±0.02 / 0.29±0.01 б) 0.9±0.02 / 0.11±0.01
Нижняя губа снаружи	58.3±5.5* (57)	267±21 (28)	а) 0.83±0.02 / 0.19±0.01 б) 0.42±0.02 / 0.12±0.01
Нижняя губа внутри	140.6±0.7 (55)	271±18 (26)	а) 0.9±0.02 / 0.27 б) 0.9±0.02 / 0.1±0
Верхняя губа снаружи	62.2±3* (50)	164±28 (45)	а) 0.74±0.002 / 0.27±0.01 б) 0.44±0.02 / 0.12±0.01
Верхняя губа внутри	137.5 (65)	94±10.6* (40)	а) 1.5±0.002 / 0.6±0.01 б) 0.88±0.02 / 0.08±0.01
Небо твердое	120.8±11.3 (40)	24±5** (24)	а) 0.8±0.02 / 0.36±0.01 б) 0.94±0.02 / 0.06±0.01
Небо мягкое	107.5±185 (62)	69±22* (25)	а) 0.88±0.02 / 0.25±0.01
Язык	122.7±5.8 (42)	25±13** (20)	а) 0.71±0.02 / 0.18±0.02
Грудной плавник	89±7.3 (50)	125±8 (65)	а) 0.71±0.02 / 0.31±0.01 б) 0.82±0.02 / 0.12±0.01

Примечания. n – число особей; в скобках – число измерений; \*\* – различия между зонами достоверны (p < 0.01). а) олиговиллярные клетки; б) мультивиллярные клетки.

Сравнительно-морфологический анализ вкусовых почек в разных зонах ротовой полости и в наружных покровах головы показал сходство их строения у одного вида рыб. Очевидно, что различная природа иннервации вкусового рецепторного аппарата не является определяющим фактором в формировании особенностей его морфологии.

Сравнение структуры поверхности вкусового сенсорного поля у представителей разных видов и отрядов на основании собственных данных и данных других авторов позволило заключить, что вкусовые почки имеют сходные черты у видов, относящихся к одному семейству или отряду, но обнаруживают морфологические различия у представителей разных отрядов – Acipenseriformes, Siluriformes, Salmoniformes, Cypriniformes, Esociformes, Gadiformes (Jakubowski, Whitear, 1990; Reutter, 1992; Devitsina, Gadjieva, 1996; Devitsina, 1997, 1998).

Согласно нашим данным, для рыб из сем. Cyprinidae характерна значительная разноразмерность апикальных вершин светлых рецепторных клеток в пределах одной ВП. Если полиморфность большой рецепторной микровиллы является отражением различных стадий дифференцировки светлых рецепторных клеток (Graziadei, 1969), то это свойство также можно считать спецификой ВП карповых рыб. Тресковые виды (сем. Gadidae) отличаются обилием ВП с преобладающим количеством мультивиллярных клеток, имеющих очень длинные и тонкие микровиллы. У тресковых рыб, как правило, на поверхности сенсорного поля ВП все апикальные отростки имеют почти одинаковую длину. У осетровых рыб вкусовые почки характеризуются относительно большой толщиной и равной высотой микровилл светлых рецепторных клеток, которая значительно превышает высоту микровилл темных вкусовых клеток. Повидимому, особенности морфологии ВП сходны у рыб близких видов, но могут различаться у представителей крупных таксонов на уровне семейств и отрядов.

Таким образом, особенности морфологии вкусового рецепторного аппарата имеют видовую специфику, а его распределение связано с экологией вида и характером его пищевого поведения (Casinos, 1978; Павлов, Касумян, 1990; Марусов, 1997).

Отмечено, что наиболее стабильным уровнем развития у всех исследуемых видов отличаются вкусовые рецепторы в зонах, иннервируемых IX и X нервами, т.е. на жабрах, языке и небе. Именно эти зоны сохраняются в эволюции позвоночных, как основной орган вкуса. Возможно, высокий уровень морфологической стабильности хеморецепторов системы языкоглоточного и блуждающего нервов в отличие от хеморецепторов системы лицевого нерва, является не только основой морфо-экологических адаптаций, но и играет определенную роль в эволюции вкусовой системы.

Работа выполнена при поддержке грантов: РФФИ № 03-04-49230 и «Университеты России».

### Список литературы

- Касумян А.О. Вкусовая рецепция и пищевое поведение рыб // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 1. С. 78–93
- Латин Ю.Е. Экология рыб Белого моря. М.: Наука, 1972. 270 с.
- Марусов Е.А. Особенности реагирования беломорской трески *Gadus morhua marisalbi* и молоди беломорской кумжи *Salmo trutta* на корм и пищевые химические стимулы // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 1. С. 138–142.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 3. Вып. 5. С. 720–732.
- Певзнер Р.А. Роль вкусовой сенсорной системы в пищевом поведении рыб // Сигнализация и поведение рыб. АН СССР. Апатиты, 1985. С. 63–72.
- Casinos A. The comparative feeding mechanism of Gadidae and Macrouridae // Gegenbaurs morph. Jhrb. – Leipzig. 1978. V. 124. № 3. P. 434–449.
- Devitsina G.V. On chemosensory and tactile provision of feeding behavior in Gadid fishes of the White Sea // J. Ichthyol. 1997. V. 37. № 1. P. 87–92.
- Devitsina G.V. Development of chemoreception organs in the pike *Esox lucius* // J. Ichthyol. 1998. V. 38. № 6. P. 468–477.
- Devitsina G.V., Gadzhieva A.R. Dynamics of morphological development of gustatory system during the early ontogenesis of two representatives of Acipenserids *Acipenser nudiiventris* and *A. persicus* // J. Ichthyol. 1996. V. 36. № 8. P. 642–653.
- Finger T.E. The gustatory system in teleost fish // Fish Neurobiology. Brainstem and sense organs. 1983. V. 1. P. 285–309.
- Jakubowski M., Whitear M. Comparative morphology and cytology of taste buds in teleosts // Z. Mikrosk. anat. Forsch. Leipzig. 1990. V. 104. P. 529–560.
- Hara T.J., Sveinsson T., Evans R.E., Klaprat D.A. Morphological and functional characteristics of the olfactory and gustatory organs of three *Salvelinus* species // Can. J. Zool. 1993. V. 71. P. 414–423.
- Kasumyan A.O., Doving K. Taste preference in fish // Fish and Fisheries. 2003. V. 4. P. 289–347.
- Marui T. Taste responses in the facial lobe of the carp *Cyprinus carpio* // Brain Res. 1977. V. 217. P. 59–68.
- Marui T., Funakoshi M. Tactile input to the lobe of the carp, *Cyprinus carpio* L. // Brain Res. 1979. V. 177. P. 479–488.
- Reutter K. Structure of the peripheral gustatory organ, represented by the silurid fish *Plotosus lineatus* (Thunberg) // Fish Chemoreception. (Fish and Fisheries Series). London: Chapman and Hall, 1992. P. 60–78.
- Smith D.V., Marui T. Brainstem mechanisms of gustation // Neural Mechanisms in Taste. Florida: CRC Press, 1989. P. 180–194.
- Whitear M. Cell specialization and sensory function of fish epidermis // J. Zool. Lond. 1971. V. 163. P. 237–264.

УДК 639.3 07

## **ПОВЕДЕНИЕ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ**

**Н.Ф. Дзюменко**

*ФГУП «Восточно-Сибирский научно-производственный центр  
рыбного хозяйства», Улан-Удэ, Россия, VSRC@egregor.ru*

Как известно, отношение рыб к условиям обитания по сравнению с другими животными отличается чрезвычайно высокой пластичностью (Дрягин, 1953; Исаев и др., 1965; Никольский, 1974; Ивлев, 1977). К настоящему времени накоплен большой фактический материал по влиянию абиотических и биотических факторов на поведение различных видов рыб в эксперименте и в искусственных сооружениях (Мантейфель, 1967; Павлов, 1967; 1970, 1979; и др.). Вместе с тем, аналогичные сведения по поведению производителей рыб весьма ограничены (Смирнов, 1965; Дрягин, 1967), несмотря на их актуальность для решения проблем аквакультуры.

Изучение поведения производителей байкальского омуля в искусственных условиях стало возможным благодаря разработке и внедрению в производство экологического способа сбора икры в «Устройстве для нереста омуля» (а.с. № 1 064930, Дзюменко, 1982).

Байкальский омуль является литофильным видом, который нагуливается в оз. Байкал, а нерестится в его притоках (Мишарин, 1958). Первые наблюдения за нерестом омуля в естественных условиях на р. Кичера были проведены П.В. Тюриным и П.И. Сосиновичем (1937). Дальнейшие исследования позволили установить, что вымет икры у омуля происходит небольшими порциями в течение 3–5 сут, а процент оплодотворяемости икры достаточно высок – 95% (Мишарин, 1937).

В результате работ, начатых в 1972 г., было установлено, что омуль может откладывать качественную икру в вынужденных (экстремальных) условиях в отсутствие обычного нерестового субстрата (например, илистое дно дельтовой части нерестовой реки, дно деревянных, дюралюминиевых лотков и др.). Была доказана принципиальная возможность успешности естественного нереста омуля в условиях стационарных баз, т.к. вычленение нерестового субстрата не вело к ухудшению качества полчаемой икры и нормальному протеканию процесса созревания и нереста рыб. Отработке биотехники содержания производителей омуля при этом уделялось особое внимание.

Для оптимального созревания и нереста омуля большое значение имеют гидрологический, температурный и гидрохимический режимы, а также соотношение полов и плотность содержания производителей. Температура воды ( $8.0-0.2^{\circ}\text{C}$ ) и содержание кислорода ( $10-12 \text{ мг/л}$ ) в условиях эксперимента соответствовали природным, прочие показатели весьма варьировали, что требовало определения их оптимума. В искусственных условиях наибольшую значимость имела установка параметров скорости течения, поскольку реореакция – наиболее важная поведенческая реакция рыб, связанная с их обитанием в потоке воды. В связи с этим изучалась проблема утомляемости производителей омуля, ведь, как известно, в нерестовый период физиологическое состояние рыб весь зависит от скорости течения. Н.Е. Асланова (1952) установила, что дольше всех сопротивляются течению рыбы с незрелыми половыми продуктами (II–III стадий зрелости). По мере созревания производителей их утомляемость увеличивается, причем на V стадии зрелости утомляемость самок больше, чем у самцов; максимум наблюдается у отнерестившихся рыб. В связи с этим важно отметить, что в естественных условиях производители омуля поднимаются на нерестилища «прерывисто»; они задерживаются (залегают) в ямах и местах отстоя до нескольких суток, экономно и расчетливо используя запасы накопленной энергии на преодоление течения и на созревание половых продуктов (особенно самки). Это также необходимо было учитывать при содержании зрелых рыб в искусственных условиях.

Первые опыты проводились в садках (размер  $3 \times 2 \times 1.5 \text{ м}$ ) непосредственно на реке (р. Большая Речка), где выбирались участки с разной скоростью течения. Плотность посадки рыб варьировала от 50 до  $75 \text{ экз./м}^3$ , соотношение полов изменялось от 1:1 до 1:2; длительность опыта составляла 15–25 сут (Дзюменко, 1981). В отсутствии течения движение рыб в садках носило беспорядочный характер, у производителей наблюдалась задержка созревания половых продуктов (до 7 дней). При скорости течения в садках менее 0.1 м/с сроки начала нереста сдвигались на 2–4 дня, а количество отнерестившихся самок за рыбоводный сезон снижалось до 55–68%. Повышенные скорости течения (0.4–0.7 м/с) вызывали значительную смертность производителей, особенно страдали самки (в 1974 г. отход достигал 21%). Ориентация рыб против течения воды наблюдалась даже при низких скоростях потока (до 0.05–0.1 м/с). Было установлено, что течение в садках способствует созреванию половых продуктов и прохождению нереста, при этом скорость воды при содержании производителей не должна превышать 0.1–0.2 м/с, при нересте – 0.3 м/с.

При использовании нерестовых устройств (лотков) с гладкой поверхностью у некоторых самцов наблюдался преждевременный выбой спермы (Дзюменко, Семенченко, 1987). Наблюдения, проведенные за поведе-

нием производителей, позволили установить, что это отмечалось у рыб, которые двигались вдоль гладкой стенки устройства и соприкасались с ней. По-видимому, контакт со стенкой ассоциировался у самцов с прикосновением к самке, что затем и определяло срабатывание условного рефлекса. Это отрицательно сказывалось на оплодотворяемости икры, в дальнейшем лотки с гладкими стенками не использовались.

Работы 1978–1983 гг. носили несколько иной характер, т.к. проводились уже в каналах стационарной садковой базы Большереченского рыбобоводного завода (эксперимент – в деревянных лотках, при внедрении новой биотехнологии – в устройствах со створками). В 1984 г. для обеспечения оптимальных условий содержания производителей омуля каждый из каналов с помощью шандор был разделен на две секции длиной 32–52 м. Установка шандор помогла решить сразу две проблемы: во-первых, скорость течения в каналах возросла с 0.05–0.1 м/с до 1.0–1.8 м/с, а во-вторых, в каналах, благодаря шандорам, появились зоны с различными скоростями течения. Это позволяло рыбам, как и в естественных условиях в реке, выбирать нужные участки в соответствии с их потребностями и способствовало их более равномерному распределению.

Особую значимость равномерность распределения рыб приобретала при смыве икры, т.к. вследствие сброса воды (для создания перепада горизонтов перед шандорой и за ней) в каналах появлялась мутная вода, которая отпугивала рыб, и производители омуля концентрировались в нижней части каналов. Разрешить эту проблему на Большереченском рыбобоводном заводе удалось за счет установки промежуточных шандор, а на Селенгинском – установкой в каждом из каналов шести перемычек. Совместное выдерживание и нерест производителей омуля в условиях стационарных садковых баз в промышленных масштабах начали осуществляться на байкальских заводах с 1985 г.

Проведенные наблюдения позволили отметить ряд интересных фактов в поведении зрелых рыб. Так, оказалось, что нерест омуля происходит в поверхностном слое воды, и освещение садковой базы не влияет на этот процесс, но зато благоприятствует выеданию выметанной икры, что отмечалось и в естественных условиях (Тюрин, Сосинович, 1937; Мишарин, 1958). В садках при неглубокой воде (0.5 м) и скорости течения 0.1 м/с выедание икры, выметанной омулем, составляло 20–25%; с увеличением глубины (до 1.0–2.0 м) и скорости течения (до 0.2–0.3 м/с) степень выеданности икры возрастала и достигала 85%. Это увеличение в основном связано с тем, что в условиях небольших глубин и слабого течения траектория движения икры короткая и крутая. Икра достаточно быстро опускается на дно и становится недоступной для омуля, т.к. дно огорожено делевым полотном. С увеличением глубины и скорости течения траектория



оседания икры возрастает, время пребывания в парящем состоянии увеличивается, что повышает ее доступность для потребления.

Установлено также, что в начале рыбоводного сезона нерест омуля начинается в темное время суток (19–20 ч); затем с середины и до конца рыбоводной кампании происходит смещение нерестового периода на светлое время суток. Этот сдвиг времени нереста, по-видимому, следует рассматривать как специфическое приспособление, играющее важную роль в экологии вида, ведь к середине–концу нерестового периода производители, голодающие уже в течение продолжительного времени (более месяца), теряют значительное количество энергии. Омуль, как и другие пелагические рыбы, при ориентации и питании пользуется в основном зрительными рецепторами, поэтому смещение нереста на светлое время суток дает возможность отдельным особям использовать выметанную икру в пищу. Тем самым частично компенсируются энергетические траты, и шансы отнерестившихся рыб в естественных условиях на выживание при скате и повторный нерест реально возрастают.

Отмечено, что при нересте самки омуля выметывают икру небольшими порциями – от нескольких сот до одной–двух тысяч икринок. При традиционном сборе икры омуля методом отцеживания в одной порции зрелой икры содержится значительно большее количество живых икринок – от 5 до 10 тыс. шт. В условиях садковой базы, где условия нереста максимально приближены к естественным, вымет самкой зрелой икры происходит несколько раз в течение суток. Движение рыб разных полов в нерестовый период происходит большей частью на расстоянии 30–50 см; случаи, когда это расстояние увеличивается, единичны. Отмечено также, что чем длиннее путь нерестового хода рыб, тем большее количество икры выметывается.

Как правило, движение рыб во время нереста большей частью происходит против течения или же под некоторым углом к течению. Действие законов гидродинамики позволяет омулям разного пола легче совершать нерест, максимально сближая анальные отверстия и создавая оптимальные условия для более полного осеменения икры. Нерестовое движение рыб сопровождается образованием светлой «рыхлой» водяной дорожки, отчетливо различимой в сумеречное и ночное время. Выметанная самками икра на какое-то время «фиксируется» в этой зоне с большой концентрацией сперматозоидов, что способствует ее оплодотворению. Затем икра опускается на дно лотков, где происходит ее набухание.

Большое значение для обеспечения нереста и сбора качественной икры при искусственном воспроизводстве рыб придается соотношению полов. В естественных условиях в нерестовом стаде омуля, который воспроизводится на Большереченском рыбоводном заводе, соотношение по-

лов в среднем за сезон составляет 1:1.5. Учитывая, что самки выметывают икру в течение 3–5 сут (Мишарин, 1937; Селезнев, 1942), а созревание и нерест самцов происходит в течение 3–4 нед (Ходжер, 1981), для более рационального и эффективного использования мощности садковой базы было рекомендовано соотношение самок и самцов в пропорции 1:0.8. Для нерестового стада омуля р. Селенги этот период составляет 10–12 сут, поэтому на Селенгинском рыбобродном заводе практикуется соотношение полов 1:1. Оптимальная плотность посадки производителей варьирует от 100 экз./м<sup>3</sup> (Большереченский завод) до 125 экз./м<sup>3</sup> (Селенгинский завод) и 150 экз./м<sup>3</sup> (Баргузинский завод). Для каждого из заводов нормативы довольно близки – 50 кг/м<sup>3</sup>, что обусловлено разницей массы производителей, относящихся к разным морфо-экологическим группам омуля.

Успешность искусственного воспроизводства байкальского омуля, как было установлено в результате проведенных работ, обеспечивается высокой экологической пластичностью производителей и в основном:

- 1) их нетребовательностью к нерестовому субстрату;
- 2) индифферентностью к освещению;
- 3) нерестом на ограниченной площади.

Многолетние исследования показали, что выживаемость производителей омуля в стационарных садковых базах преимущественно зависит от условий отлова рыб, их транспортировки и отсадки в садки. Кроме того, было установлено, что самки при нересте в садках выметывают практически всю икру (остаток икры в одной самке колеблется от нескольких штук до нескольких десятков штук) (Дзюменко, 1982, 2003).

Таким образом, при использовании экологического метода сбора икры байкальского омуля нерест производителей в садках наиболее соответствует их поведению в природе. Создание оптимальных условий содержания рыб способствует высокой эффективности этого метода, поскольку процент оплодотворения икры всегда остается высоким (свыше 90%) как в начале, так и в конце рыбобродного сезона.

УДК 597-154.343

## **ОСОБЕННОСТИ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ РЫБ ИЗ КРАСНОЯРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

**П.М. Долгих, А.Н. Гадинов**

*ФГНУ Научно-исследовательский институт экологии  
рыбохозяйственных водоемов (НИИ ЭРВ), Красноярск,  
dolgikh@krasfish.krsn*

Настоящая работа, проведенная за период с июля 2004 по май 2005 гг. посвящена исследованию особенностей покатной миграции рыб из Красноярского водохранилища, сформированного в результате строительства гидроузла в среднем течении р. Енисея.

Видовой состав и пространственное распределение рыб на приплотинном участке водохранилища (в зоне изъятия стока и прилегающей акватории) исследовалось методом контрольных обловов стандартным набором ставных сетей с ячейей от 20 до 110 мм, проводимых в период открытой воды на плесовых, русловых участках и заливах на глубинах от 2 до 105 м. Видовой состав и распределение рыб в прибрежных зонах верхнего бьефа плотины изучались с использованием малькового невода, распределение молоди рыб в пелагиальной зоне верхнего бьефа – методом траления ихтиопланктонными ловушками.

В контрольных уловах на приплотинном участке присутствовали только 10 из 23 видов рыб и рыбообразных, обитающих в Красноярском водохранилище – пелядь, щука, плотва, лещ, карась, сазан, елец, окунь, ерш, налим. Абсолютным доминантным по численности и биомассе является окунь. Относительная численность окуня (по данным сетных уловов) в различные сезоны достигала 46–87%, у субдоминанта – плотвы – 10–27%. Доля прочих видов была незначительной и не превышала 0.3–8.0%. Видовой состав молоди в значительной степени схож с таковым половозрелых рыб. Доминировала по численности и биомассе молодь окуня. Ее относительная численность в среднем достигала 90%, плотвы – 9%. По абсолютным показателям концентрации молоди окуня превышают концентрации прочих видов в 10–2500 раз по численности и в 34–510 раз по биомассе. Встречаемость молоди прочих видов крайне незначительна.

Как известно, интенсивность покатной миграции рыб из водохранилищ определяется расположением зоны изъятия стока относительно экологических зон водоемов. Морфологически приплотинная зона водохранилища представляет собой каньонообразный участок с глубинами, дости-

гающими 110 м (средняя – около 70 м), и шириной 1000–1500 м. Правобережные зоны малоприспособлены для обитания большинства массовых промысловых видов рыб. Здесь практически не развита литоральная зона и глубины резко нарастают до 50–60 м, и только в нескольких небольших по величине заливах, первый из которых находится на расстоянии 3–6 км от плотины, создаются относительно благоприятные для рыб условия обитания. В левобережной зоне приплотинного участка литоральная и сублиторальная зоны с глубинами до 20–30 м занимают полосу шириной около 100–200 м, за пределами этих зон глубины также резко нарастают. Ряд небольших заливов по левобережной стороне непосредственно примыкает к створу плотины. Наличие заливов и развитой литорали создают относительно благоприятные условия для нереста и нагула наиболее распространенных видов рыб водохранилища.

Как показали контрольные обловы, а также результаты гидроакустической съемки, подавляющая масса рыб как в летний, так и в осенний периоды обитает на относительно пологих левобережных участках литорали на горизонтах от 3 до 15 м. При этом картина вертикального распределения рыб в приплотинной зоне весьма схожа с их распределением на прочих участках водохранилища. Плотва обитает почти исключительно в литоральной зоне и предпочитает горизонты до 5–6 м, но встречается на глубинах до 8–10 м. Окунь предпочитает глубины 3–10 м литоральной зоны, но встречается до 15–20 м, на свале глубин. Еще шире диапазон встречаемости леща. В период нагула он предпочитает глубины 3–8 м литоральной зоны, но встречается и в сублиторали до 15–20 м. Единичные экземпляры пеляди присутствовали в уловах в летний период на границе пелагиали и сублиторали на глубине 15–35 м. На глубинах свыше 35 м рыба в контрольных уловах не отмечена. Молодь в летний период при незначительном волнении преимущественно обитает на прибрежных участках с глубинами 0.5–1.5 м. При усилении ветра молодь покидает прибойную зону берега и держится более глубоко, что увеличивает вероятность ее попадания в зону влияния стокового течения.

В соответствии с особенностями зонального распределения различных видов рыб наибольшее влияние может оказываться на пелагического планктофага – пелядь, относящуюся, согласно принятой классификации (Павлов и др., 1999) к монозонально пелагиальному типу распределения, а также окуня на всех стадиях развития (полизональный постоянный тип), наименьшее – на виды, постоянно обитающие в литорали – щуку, карася, сазана (монозональный литоральный тип), а также в бентали водохранилища – налима, ерша (монозонально бентальный тип).

Видовой состав рыб-покатников, межсезонные и суточные закономерности ската рыб через гидросооружения Красноярской ГЭС исследова-

лись в нижнем бьефе плотины с использованием ихтиопланктонных конусных сетей (ИКС).

В уловах ИКС в июле–мае 2004–2005 гг. нами отмечено 6 видов рыб – щука, плотва, лещ, елец, окунь, ерш. В уловах ИКС отсутствовала обитающая в верхнем бьефе пелядь. Однако в контрольных уловах ставными сетями в нижнем бьефе ГЭС этот вид присутствовал с характерными для рыб-покатников травмами. Пелядь также зафиксирована в сборах ихтиологическим сачком погибших и травмированных рыб с поверхности воды в нижнем бьефе. Перечисленные выше виды отмечены среди рыб-покатников в период штатного режима работы ГЭС. В период холостых сбросов воды через водосливную плотину (2.07–19.07.2004 г) среди скатывающихся промысловых видов рыб отмечены также пелядь, карась, сазан, налим. Индекс видового сходства, характеризующий отношение количества видов покатников к числу видов обитателей водохранилища, достигает величины 43%, для видов, имеющих промысловое значение, этот показатель увеличивается до 90%, т.е. практически все промысловые виды рыб подвержены скату через плотину ГЭС. Исключение составляет язь, обитающий преимущественно в верхней части водохранилища, численность которого крайне незначительна.

Окунь как вид, относящийся к полизональному постоянному типу распределения, к тому же доминирующий по численности, в наибольшей степени из массовых видов подвержен выносу из водохранилища (табл. 1). Доля представителей всех возрастных групп окуня, по данным контрольных обловов ИКС, превышает 99%. Соответственно суммарная доля всех прочих видов – менее 1%. Относительная численность плотвы из оставшейся группы покатников в 5–11 раз выше долей всех прочих видов. Такие результаты отражают, с одной стороны, реальное соотношение численностей видов в водохранилище, а с другой, явно указывают на влияние фактора экологической зональности изъятия стока.

Таблица 1

**Видовой состав рыб-покатников (%) в нижнем бьефе Красноярской ГЭС  
в контрольных уловах (ихтиопланктонные конусные сети,  
июль–май 2004–2005 гг.)**

Плотва	Лещ	Елец	Окунь	Ерш	Щука
0.53	0.09	0.05	99.18	0.10	0.05

Из видов, относящихся к полизональному временному типу распределения (плотва, лещ, елец), наибольшая доля среди покатников наблюда-

ется у плотвы, так как этот вид занимает второе место по численности в водохранилище вообще и на приплотинном участке в частности. Прочие виды рыб среди покатников отмечались единично. Пелядь и байкальский омуль, которые относятся к монозональному постоянному типу и обитают в пелагиали водохранилища, в наибольшей степени подвержены риску выноса из водохранилища, но, тем не менее, отсутствовали в икhtiопланктонных пробах. Этот факт может объясняться вообще крайне низкой численностью этих видов в водохранилище.

Как показывают исследования покатных миграций для различных ГЭС, для большинства видов рыб максимальный скат наблюдается на первом году жизни (Павлов и др., 1999). Наблюдения за скатом рыб на Красноярской ГЭС подтверждают эту закономерность. У большинства видов среди покатников доминировали личинки и мальки. Максимальных значений относительная численность этих групп достигала у окуня – 99.4%, из них 99.1% скатывались на стадии личинки. У плотвы соотношение относительной численности этих стадий развития была несколько иным – 63.4 и 27.3% соответственно, суммарно для рыб первого года – 90.7%. Единичные экземпляры ерша среди покатников были представлены как личинками, так и мальками. Лещ и елец, по данным уловов икhtiопланктонными сетками, мигрировали во взрослом состоянии. Абсолютное большинство покатников мигрируют на стадии ранней и поздней личинки с размерами тела 9–20 мм и массой тела 5–40 мг.

Пик покатной миграции молоди рыб определяется сроками выклева личинок, которые в 2004 г. для массовых видов рыб нижней части Красноярского водохранилища приходились на третью декаду июня. По результатам контрольных обловов икhtiопланктонными ловушками максимальная концентрация скатывающихся личинок наблюдалась в первой половине июля и совпала с моментом холостого сброса воды через водосливную плотину ГЭС. Среднесуточная концентрация скатывающихся в период холостого сброса воды личинок рыб составляла 149 экз./1000 м<sup>3</sup>. Среднесуточная концентрация скатывающейся взрослой рыбы была значительно ниже – около 0.5 экз./1000 м<sup>3</sup>. Прекращение верхнего сброса через водосливную плотину сопровождалось некоторым снижением интенсивности ската взрослых рыб и их молоди. Среднесуточная концентрация ската личинок рыб в этот период составляла 50.1 экз./1000 м<sup>3</sup>, концентрация взрослой рыбы достигала  $2.45 \cdot 10^{-3}$  экз./1000 м<sup>3</sup>.

Как показали наши наблюдения, наиболее массовый скат молоди рыб продолжался практически до конца июля. Подавляющее число скатившихся через плотину рыб в этот период представлены личинками окуня, что объясняется отмеченными выше особенностями экологии этого вида. Скат половозрелых особей плотвы и леща также отмечен только в июле

(табл. 2). В августе зафиксировано резкое (в 264 раза) снижение интенсивности ската как молоди, так и взрослых рыб. Средняя концентрация молоди достигала 0.332 экз./1000 м<sup>3</sup>. Минимальная интенсивность ската в осенний период отмечена в сентябре, когда в уловах ихтиопланктонными ловушками покатники отсутствовали вообще. Однако полностью миграция рыб в этот период не прекращалась, что подтверждает наличие скачивающейся из-под плотины всплывшей, травмированной рыбы.

Таблица 2

Средняя концентрация рыб-покатников (экз./1000 м<sup>3</sup>) по месяцам,  
июль–май 2004–2005 гг.

VII	VIII	IX	X	XI
87.634	0.332	0.000	0.031	0.054
I	II	III	IV	V
1.200·10 <sup>-5</sup>	3.171·10 <sup>-5</sup>	0.000	0.000	0.000

В октябре–ноябре интенсивность ската рыб через плотину ГЭС несколько возрастает (табл. 2), в среднем до 0.042 экз./1000 м<sup>3</sup>. Очевидно, это связано с усилением штормовых явлений в верхнем бьефе ГЭС, что вынуждает рыбу покидать мелководные прибрежные зоны и мигрировать на более глубокие участки литорали и сублиторали, где вероятность попадания в зону изъятия стока значительно выше. В октябре несколько видоизменяется видовая и размерная структура покатников. Так, относительная численность окуня снижается до 50–60% и соответственно увеличиваются доли плотвы, ельца и ерша. В ноябре феврале среди покатников в ихтиопланктонных ловушках зафиксирован только окунь. В марте – первой половине мая по данным уловов ихтиопланктонными ловушками скат рыбы через плотину ГЭС не зафиксирован.

Как показал анализ суточной динамики покатной миграции, в период массового ската личинки и взрослые рыбы катились как днем, так и ночью, с некоторым преобладанием интенсивности в ночное время. Коэффициент суточной неравномерности ската ( $K_c$ ) колеблется от 0.29 до 0.44, (в среднем 0.36). В осенний период как молодь рыб, так и взрослые особи присутствовали в уловах ихтиопланктонными сетями преимущественно ночью, средняя величина  $K_c$  равна 0.81 при колебаниях на станциях от 0.43 до 1.

УДК 597-154.343

## ИЗУЧЕНИЕ НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ РУССКОГО ОСЕТРА В ВОЛГЕ В СОВРЕМЕННЫЙ ПЕРИОД

О.Л. Журавлева, Л.А. Иванова

Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
Астрахань, Россия, [kaspiy@astranet.ru](mailto:kaspiy@astranet.ru); [acipenser@rambler.ru](mailto:acipenser@rambler.ru)

Нерестовая миграция русского осетра – *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt из Каспийского моря в Волгу изучена многими исследователями (Державин, 1913; Беляев, 1932; Павлов, 1964; Сливка, 1974; Павлов, Красиков, 1979; Поддубный, Калинин, 1988; Журавлева, 2001; Ходоревская, 2002). Установлено, что мигрирует русский осетр с распаления льда (март–апрель) и до ледостава.

В настоящем сообщении проводится сравнительный анализ исследований нерестовой миграции русского осетра в Волге по разным водотокам дельты реки в 1971–2004 гг. Рассматривается динамика соотношения яровой и озимой частей нерестовой популяции, характеристика репродуктивных возможностей производителей осетра, мигрирующих на различных участках дельты реки, в настоящие годы в сравнении с многолетним периодом.

Интенсивность нерестовой миграции осетра оценивали по относительным величинам вылова (за одно притонение закидного невода) производителей, находящихся на стадии зрелости половых желез III, IV. Коэффициенты зрелости гонад (%) рассчитаны как отношение массы половых продуктов к общей массе тела. В исследованиях привлечены данные по уровням и температуре воды Астраханской гидрометобсерватории. В работе использованы материалы сотрудников лаборатории анадромных рыб КаспНИРХ, данные А.В. Павлова.

Установлено, что нерестовый заход осетра из Каспийского моря в р. Волга осуществляется по многочисленным водотокам дельты реки, важными из которых являются Волго-Каспийский или Главный, Гандуринский и Кировский банки, относящиеся к западной части дельты, а также Белинский банк, расположенный в восточной части дельты. Основным миграционным каналом в современный период был и остается Главный банк.

Вследствие растянутости нерестового хода, миграции осетра в реке проходят при различных гидрологических и температурных условиях, оказывающих непосредственное влияние на интенсивность захода производителей. Ранее нами (Журавлева, 2001) при наблюдениях в апреле–октябре 1971–1999 гг. на тоне «Чкаловская» (Главный банк) выявлены



достоверные положительные коэффициенты корреляции между относительными показателями вылова ходовых особей осетра и температурой воды (0.43–0.86, средний – 0.57). В то же время с уровнем воды отмечена слабая положительная корреляция. Выявленные разные зависимости этих двух факторов на развитие нерестовой миграции обусловлены наличием в популяции яровых и озимых рас.

Яровые производители осетра мигрируют в апреле–мае и для стимулирования их на нерест необходимо повышение уровня и температуры воды (Ходоревская, 2002). Их нерест осуществляется в год миграции в противоположность озимых, нерестящихся только на следующий год после захода. Озимая часть популяции совершает миграцию на спаде половодья и высоких показателях температуры воды. Она наиболее многочисленна по сравнению с яровой, что и определяет эти взаимосвязи с интенсивностью миграции в целом для всей нерестовой популяции. Корреляция между интенсивностью нерестовой миграции производителей яровой расы русского осетра, уровнем и температурой воды в реке не достоверна, а у озимой расы осетра интенсивность нерестовой миграции имеет отрицательную связь с уровнем воды (Ходоревская, 2002).

Продолжение наиболее полных в течение всего сезона исследований за динамикой нерестовой миграции осетра (ярового и озимого) в 2000, 2001, 2004 гг. на тонах «10-я Огневка», «Чкаловская» (Главный банк), подтвердило установленные корреляционные связи. С температурой воды они оказались также самыми высокими, соответственно:  $r = +0.63$ ,  $r = +0.64$ ,  $r = +0.48$ . С уровнями воды в 2000 г. и 2001 г. выявлена отрицательная слабая корреляция, соответственно,  $r = -0.09$ ,  $r = -0.01$ , в 2004 г. – положительная слабая корреляция:  $r = +0.16$ .

Нерестовая миграция осетра в р. Волга на тоне «10-я Огневка» в апреле 2004 г. осуществлялась при температуре воды от 4.8°C до 8.5°C и уровнях воды от 102 см до 170 см. Средние показатели вылова осетра за месяц за одно притонение (прит.) составили 0.9 экз. В мае, с повышением температуры и уровней воды, соответственно, до 11.4–16.4°C и 171–216 см, анадромная миграция усилилась до 1.8 экз./прит. Дальнейшее нарастание температуры (до 20.6°C) и начало спада уровней воды (до 146 см) в III декаде июня стимулировало заход в реку озимой части популяции (4.6–8.2 экз./прит.). Массовая миграция осетра наблюдалась в июле, с максимумом в III декаде – 9.2 экз./прит., на спаде половодья (135 см) и температуре воды 23.0°C. Средние уловы за этот месяц составили 8.7 экз./прит. В августе, сентябре и октябре интенсивность нерестового хода снизилась: до 2.0, 1.4 и 0.8 экз./прит. соответственно.

Сравнение выявленной от апреля к октябрю динамики вылова ходовых производителей осетра в 2004 г. показало однотипность сезонного

изменения нерестового хода на основном миграционном участке осетровых. Закономерности сезонной миграции осетра в многолетнем плане сохранились. Она нарастает, как и в предыдущие годы, от весны к лету и замедляется к осени.

Если динамика нерестового хода в течение сезона в многолетнем разрезе не нарушалась, то его интенсивность, по результатам ежегодных исследований на тоне «Чкаловская», начатых с 1971 г., достигала максимальных значений в 1975–1977 гг. – 26.8–30.1 экз./прит., заметно сократилась к 1999–2000 г. до 9.4–4.0 экз./прит., а в 2004 г. – до 1.7 экз./прит. На тоне «10-я Огневка» относительные показатели вылова осетра уменьшились в 3.6 раза – с 11.6 (2000 г.) до 3.2 экз./прит. (2000 г.). Причины снижения численности и как следствие интенсивности нерестового хода осетра – влияние гидростроительства, сокращение воспроизводства, сохраняющаяся высокая интенсивность браконьерского лова.

Результаты наблюдений за нерестовой миграцией осетра на экспериментальных тонях: «Средне-Рытая» (Кировский банк) и «5-я Огневка» (Белинский банк) с апреля по октябрь в 1996–2002 гг. выявили те же сезонные изменения. Массовая нерестовая миграция на данных участках отмечалась в июле–августе. Осенью она закономерно снижалась. Наиболее ослаблен был нерестовый ход осетра по Кировскому банку в 1999–2000 гг., по Белинскому – в 1999–2001 гг. Тенденция к сокращению интенсивности нерестовой миграции осетра на данных банках, как и на Главном, очевидна. Усиление нерестового хода осетра в 2002 г. связано с эффективными рыбоохранными мероприятиями.

Наличие двух рас осетра было обусловлено, как проявление адаптации к условиям существования вида, и являлось своеобразным механизмом регулирования его численности. Длительная в течение всего года миграция в реку особей с различной степенью зрелости гонад (менее зрелых, озимых, – на III и более зрелых, яровых, – на IV стадиях) позволяла им максимально использовать для нереста участки разной протяженности, вплоть до истока реки. Места нерестилищ, в основном, для озимой части в связи с полным в 1958 г. зарегулированием реки у Волгограда, практически были потеряны. Поэтому продуктивность от естественного нереста осетра стала определяться наличием на местах нерестилищ, в первую очередь, производителей яровых форм. Озимые, задерживающиеся в реке на более длительный срок, подвергаются интенсивному облову браконьерами, что приводит к резким потерям естественного воспроизводства.

Соотношение двух рас у осетра, как и у других осетровых, всегда являлось основой для определения сроков их запрета и вылова в Волго-Каспийском бассейне (Сливка, Павлов, 1982). Если до 1981 г. яровая часть осетра составляла 12.1%, то в связи с изменением режима рыболов-

ства, предусматривающего ее охрану, в 1981–1996 гг. удалось увеличить ее долю до 15.0% (1981–1985 гг.) – 15.3% (1986–1990 гг.) – 13.2% (1991–1996 гг.). В нерестовой популяции осетра в 1996 – 2000 гг. количество яровых особей сократилось до 9.5, а в 2001–2004 гг. – до 8.6%, что было вызвано усилением нелегального промысла, направленного на изъятие преимущественно более зрелых особей, мигрирующих в весенний период. Этому способствовал также перенос начала сроков промысла с 2001 г. на более ранний, по сравнению с предыдущим периодом: с 16 апреля, вместо 15 мая, и удлинением до 20 июня, вместо 5 июня.

В связи с происходящими негативными количественными изменениями в структуре популяции осетра, репродуктивность ее рас снижается. Половые продукты (икра и молоки) анадромных мигрантов при заходе из моря в реку (тони: «Чкаловская», «10-я Огневка») в апреле, из-за преобладания в уловах яровых особей, высоко развиты и коэффициенты их зрелости в этом месяце в 1980–1989, 1991–1992, 1997–1999, 2000–2004 гг. колебались у самок – от 18.7% до 25.3% и у самцов – от 3.9 до 4.9%. К июню, когда миграция яровых производителей прекращалась, коэффициенты зрелости становились минимальными: самок – 13.7–10.7%, самцов – 2.9–3.3%. В июле–октябре отмечается рост коэффициентов зрелости обоих полов, достигая в сентябре–октябре наиболее высоких значений (19.8–22.6% и 5.8–5.9% соответственно), т.к. в реку входит озимый осетр осеннего хода, у которого степень развития половых желез неотличима от ярового осетра (Гербильский, 1972). Подобные, в большинстве случаев, сезонные изменения зрелости половых желез наблюдаются и у производителей, выловленных на тоне «Мужичья», расположенной выше промысла. Однако сопоставление коэффициентов зрелости производителей, проходящих к нерестилищам через тону «Мужичья» и мигрирующих по Главному банку дельты Волги, показывает, что для самок и самцов они, в каждом из рассматриваемых лет исследований всегда оставались выше в среднем на 0.8–2.0% и 0.2–0.7% соответственно. Это связано с созреванием половых желез по мере продвижения особей к местам нереста (Павлов, 1964).

Наиболее зрелыми мигрировали в реку на нерест осетры в 1991–1992 гг., что соответствовало показателям качественной структуры. Средние показатели коэффициентов зрелости самок и самцов на тоне «Мужичья» за 2000–2002 гг., а на тонях Главного банка за 2000–2004 гг., по сравнению с 1991–1992 гг., сократились в среднем на 3.0% и 2.0%, на 3.8% и 1.3% соответственно, оставаясь в последние годы самыми минимальными. Таким образом, ухудшение полноценного состояния половых продуктов осетра, вместе с сокращающимся количеством пропускаемых

на нерест производителей в современный период, может привести к подрыву генофонда волжской популяции вида.

Выделение объемов квот на вылов осетра в 2005 г. только для научных и целей воспроизводства, при ограничении тоневых участков и усилении охранных мероприятий в Волго-Каспийском бассейне, снизит интенсивность его вылова, позволит в целом уменьшить антропогенную нагрузку на популяцию.

### Список литературы

- Беляев В.Н. Осетр // Бюллетень Всекаспийской научн. рыбохоз. экспедиции. 1932. № 5–6. Баку. С. 66–76.
- Гербильский Н.Л. Сравнительное исследование проявлений внутривидовой биологической разнокачественности у осетровых в связи с особенностями гидрографии южных рек СССР // Тр. Центр. лабор. по воспроизводству рыбных запасов Главрыбвода МРХ СССР, ЛГУ. М.: Пищ. пром-сть, 1972. С. 71–78.
- Державин А.Н. Материалы по ходу рыб в дельте р. Волги в 1910 г. // Тр. ихтиолог. лабор. управл. Касп.-Волжских рыбных и тюленых промыслов. 1913. Т. 2. Вып. 3. Астрахань. С. 15–18.
- Журавлева О.Л. Интенсивность нерестовой миграции русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt и ее зависимость от уровня и температуры воды // Межд. конф. «Проблемы изучения и рационального использования природных ресурсов морей». Астрахань, 2001. С. 51–54.
- Павлов А.В. Материалы по ходу и составу стада осетровых в р. Волге в 1958–1962 гг. // Тр. ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. 1964. Т. 54. Сб. 2. С. 137–159.
- Павлов А.В., Красиков Е.В. Результаты наблюдений за динамикой хода и составом нерестовой популяции русского осетра в р. Волге в 1971–1974 гг. // Отчетная сессия ЦНИОРХ (тез. докл.). Гурьев, 1979. С. 31–33.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах // М.: Агропромиздат, 1988. С. 29–31.
- Сливка А.П. Миграции осетровых в дельте и нижнем течении р. Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 27 с.
- Сливка А.П., Павлов А.В. Биологические основы изменения режима промысла осетровых (*Acipenseridae*) в дельте Волги // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22. Вып. 5. С. 738–745.
- Ходоревская Р.П. Поведение, распределение и миграции осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2002. 49 с.

УДК 597-442(282.2)

## К ВОПРОСУ О МИГРАЦИИ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЯХ НЕПОЛОВОЗРЕЛЫХ ОСОБЕЙ РУССКОГО ОСЕТРА р. ВОЛГА В МНОГОЛЕТНЕМ АСПЕКТЕ

О.Л. Журавлева, Л.А. Иванова

Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
Астрахань, Россия, [kaspiy@astranet.ru](mailto:kaspiy@astranet.ru); [acipenser@rambler.ru](mailto:acipenser@rambler.ru)

При наблюдениях за нерестовой миграцией русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt в Волге на тоне «Мужичья» в 1958–1966 гг. (Павлов, 1964, 1971) в уловах наряду с ходовыми производителями регистрировались разновозрастные неполовозрелые особи с ювенальной и стадией зрелости половых желез I и II.

Продолжение изучения неполовозрелого осетра осуществлялось в апреле–октябре в 1967–2004 гг. на тонях: «Мужичья» (выше промыслового участка), «Чкаловская» и «10-я Огневка» (Главный банк дельты реки) с использованием речных закидных неводов. Собранные авторами материалы и привлечение неопубликованных данных А.В. Павлова позволили дополнить сведения о миграции незрелых рыб в реке.

Согласно данным литературы, молодь осетра при скате с нерестилищ в р. Волга могла задерживаться в реке на 1–2 года (Коробочкина, 1970). Однако, исследуя осетров, не достигших половой зрелости в начале 60-х годов, А.В. Павлов (1971) отмечал, что в отличие от прошлых лет их количество в речных уловах стало расти. Казалось бы, зарегулирование Волги плотиной у Волгограда в 1958 г. должно было способствовать ускорению ската молодых рыб, однако рост их доли в уловах и длительная задержка в реке свидетельствовали об обратном. Образование Волгоградского водохранилища и пересадка в его верхний бьеф производителей осетра в 1959–1967 гг. создавало предпосылку эффективного нереста (Батычков, 1972). С созданием ранее в 1955 г. Куйбышевской плотины был также отрезан путь для наиболее быстрого ската рожденных и остававшихся там рыб более старших поколений. Анализ возрастного состава молоди осетра выше Волгограда в 1957–1964 гг. А.Т. Дюжиковым, В.И. Шиловым (1965) показал, что в уловах присутствовали неполовозрелые особи 1947–1964 гг. рождения.

При изучении нами возрастной структуры выловленных незрелых особей осетра на тоне «Мужичья» в 1962–1967 гг., 1969–1972 гг., включающий еще 7-летний и более поздний период исследований, выявлено, что они были представлены в возрасте от 3 до 18 лет поколениями 1945,

1947–1962 гг. Если в первые 4 года средний возраст рыб колебался от 9.3 (1962 г.) до 10.7 лет (1963 г.), то в последующие годы он стал составлять от 11.3 (1967 г.) до 12.7 лет (1971 г.). При этом, наряду с появлением в уловах рыб, рожденных в 1960–1965 гг., встречаемость молодых особей 50-х годов не снижалась, что косвенным образом, указывало на их урожайность, доказанную работами В.И. Шилова (1965), А.В. Павлова (1970), В.Н. Беляевой, В.С. Лагуновой (1971), Р.П. Ходоровской с соавторами (2001). Поэтому переход их в наиболее старшие возрастные группы способствовал увеличению среднего возраста для этой группы рыб. Минимальное количество молоди согласуется с числом пересаженных в верхний бьеф гидроузла производителей (Батычков, 1972). Поэтому молодь, рожденная на нижних до плотины участках нерестилищ, скатывалась в более раннем возрасте сразу, не задерживаясь в реке, а сокращение ее пополнения за счет дополнительных мероприятий способствовало уменьшению численности, в связи с чем уловы ее стали сокращаться.

Если доля неполовозрелых особей осетра на тоне «Мужичья» в 1964–1971 гг. достигала от 1.8% (1967 г.) до 6.5% (1965 г.), то в 1973 г. она уменьшилась до 1.3%, а в 1979–1980 гг. – до 0.4%. За 12 последующих лет наблюдений она стала составлять в среднем 0.38%, в 1997–1998 гг. – 0.2–0.1%. В 1999–2002 гг. незрелые особи не были зарегистрированы на этом участке. Соответствующим образом изменялась динамика вылова незрелых рыб. Наибольшим он был в 1964–1971 и 1973 гг. (2.0–5.5 экз./притонение). В 1979–1980 гг. за одно притонение вылавливалось менее одного экземпляра (0.41–0.35), в 1981–1989 гг. – 0.16 экз. и в 1997–1998 гг. – 0.02–0.03 экз. Отсутствие их в уловах последних лет вполне закономерно в связи с сокращающимися масштабами естественного воспроизводства вида (Власенко, 2001).

Преобладание неполовозрелых осетров на данном участке отмечено в мае–июле. Их абсолютная длина в 1964–1967 гг. варьировала от 30 см до 140 см. В 1968–1969 гг. незрелые особи стали встречаться в уловах с 55–65 см с предельными показателями 115–145 см. С 1970 г. минимальная длина таких рыб возросла до 85 см. Задерживающиеся во время ската в реке единичные экземпляры незрелых особей в 1980–1983, 1987 гг. имели длину от 85 см до 125 см, в 1997–1998 гг. – от 95 см до 121 см.

Покатная миграция молоди и незрелых особей осуществляется от тони «Мужичья» в море по различным протокам, включая Белинский и Главный банки.

Параллельными исследованиями структуры всего стада волжского осетра в 60-е годы на участках, расположенных в низовьях дельты Волги на Белинском и Главном банках, с продолжением мониторинговых наблюдений в 70–90-е годы прошлого столетия и в начале XXI века на

Главном банке, было выявлено, что неполовозрелые особи в уловах также регистрируются. Однако присутствие здесь этих особей есть результат их покатной миграции к морю, но также – возможной миграции их, наоборот, в реку вместе с половозрелыми производителями (Павлов, 1964).

Исследования в 1965–1966 гг. на тонях Белинского банка («Контрольная», «Комсомольская») показали, что встречаемость здесь неполовозрелых рыб была довольно высокой, превышая 5% (5.1–5.8%) при колебаниях уловов 0.1–0.6 экз./прит. Особи, по сравнению с тоней «Мужичья», были на этом участке в эти годы крупнее. Длина варьировала от 85 см до 135 см. Наблюдениями в апреле–июне, сентябре–октябре в 2004 г. на тоне «5-я Огневка» на данном банке было выявлено, что неполовозрелые особи в общем стаде осетра также присутствовали в мае – июне, октябре. Их длина изменялась от 87 см до 124 см.

Относительное количество незрелых особей в общем объеме выловленных осетров на тонях Главного банка: «Чкаловская» за 18 лет исследований, начиная с 1971 г., «Молодежная» в 1963 г., «9-я Огневка» в 1969–1970 гг. никогда не превышало 1.4%. Среднегодовая величина улова за одно притонение в многолетнем аспекте на этих участках составляла всегда менее одного экземпляра (0.007–0.35).

Результаты начатых наблюдений в 2000–2002, 2004 гг. на тоне «10-я Огневка», находящейся от тони «Чкаловская» на 3 км ближе к устью реки, указывают на большие величины встречаемости здесь незрелых рыб (0.7–5.1%), по сравнению с вышерасположенным участком. Относительный показатель вылова таюке был выше по сравнению с таковым на тоне «Чкаловская» и изменялся от 0.09 (2000 г.) до 0.8 экз./прит. (2002 г.).

Линейные показатели вылавливаемых молодых особей в 1963, 1969–1970 гг. на Главном банке изменялись от 90 см до 130 см при отсутствии особей с размерами менее 90 см, характерными в эти годы для тони «Мужичья». О подмеченной закономерности и обусловленности роста молоди на разных участках реки указывалась А.В. Павловым (1971). Минимальная длина вылавливаемых незрелых особей в последующих исследованиях на тонях Главного банка никогда не была ниже 96 см.

Многолетние данные свидетельствуют о том, что наибольшее количество особей, не достигших половой зрелости, отмечается в весенне-летний период при высоких уровнях паводковых вод. Анализ корреляции относительных показателей вылова неполовозрелого осетра с апреля по октябрь и уровнями воды на тоне «Чкаловская» в 1976, 1978, 1980–1992, 1996–1999, 2000–2002, 2004 гг. показал в целом тесную взаимосвязь двух параметров. Корреляция оказалась во всех случаях положительной, но наиболее высокой в 1980, 1982, 1986–1990, 1997, 2001–2002 гг. (от  $r = +0.53$  до  $r = +0.74$ ), средней – в 1976, 1978, 1981, 1983, 1991, 1992.

1996, 1998, 2000, 2004 гг. (от  $r = +0.20$  до  $r = +0.4$ ) и слабой – только в 1984, 1985, 1999 гг. (от  $r = +0.03$  до  $r = +0.18$ ).

Таким образом, многолетние исследования за неполовозрелой частью волжской популяции русского осетра показали, что увеличение уловов незрелых рыб на тоне «Мужичья» в 60-е – начале 70-х годов было обусловлено ростом численности поколений особей, воспроизведенных от производителей, пересаженных в Волгоградское водохранилище. Прекращение пересадок производителей в верхний бьеф плотины из-за потери там нерестилищ после сооружения в 1968 г. Саратовской ГЭС, последовательное сокращение объемов естественного воспроизводства вида к настоящему времени – это причины, в результате которых незрелые особи в уловах этого участка в настоящий период не стали регистрироваться.

Относительные показатели вылова неполовозрелых рыб на Главном банке не имеют резких, как на тоне «Мужичья», колебаний. Но если названные выше причины отсутствия таких особей на тоне «Мужичья» объяснимы, то на тоне «Чкаловская», где встречаемость таких рыб, хотя с тенденцией к сокращению вылова, но продолжает сохраняться, может свидетельствовать только о заходе их из моря в реку. Это подтверждается и материалами исследований по наибольшему показателю вылова на удаленном к морю участку – тоне «10-я Огневка», по сравнению с тоней «Чкаловская», при одинаковой уловистости неводов обоих участков.

Важным доказательством этого факта стал проведенный нами сравнительный анализ линейного и весового роста неполовозрелых и мигрирующих на нерест осетров одного возраста на тоне «10-я Огневка» в 2004 г., который не выявил достоверных различий в длине и массе. Незрелые осетры, имея одинаковый темп роста с половозрелыми, питающимися только в море, не могут скатываться и задерживаться в реке, где кормовая база намного беднее. Следовательно, заходят они в реку вместе с ходовыми особями с нагульных пастбищ Северного Каспия. Поскольку русскому осетру присуща эвригалинность (Легеза, 1972), то он может встречаться и в сильно опресненных волжских водах, что, возможно, позволяет ему при нагуле до достижения половой зрелости расширять ареал нагула, посещая мелководные хорошо прогреваемые с богатой кормовой базой участки. Мощное опреснение в момент высокого объема паводковых вод р. Волга стимулирует нагуливающих особей искать эти места, где происходит обильное формирование кормовой базы и вместе с анадромными производителями осуществлять заход в протоки реки, но, не поднимаясь в ней до вершины их слияния. Этим и обусловлена высокая взаимосвязь относительных показателей вылова неполовозрелых рыб и уровней воды.



Таким образом, встречаемость неполовозрелых осетров в уловах тони «Мужичья» после зарегулирования р. Волга плотиной у Волгограда свидетельствует об их покатной миграции с мест естественного размножения. На участках Главного и Белинского банков в дополнении к ней происходит обратная миграция в реку.

### Список литературы

- Батычков Г.А.* Оценка эффективности размножения осетра в верхнем бьефе Волгоградского гидроузла по результатам покатной молоди в нижнем бьефе // Труды Волгоградского отд. ГосНИОРХ. Т. 6. Волгоград: Нижне-Волжское изд-во, 1972. С. 79–87.
- Беляева В.Н., Лагунова В.С.* Миграция молоди осетровых в дельте Волги // Тр. ЦНИОРХ. 1971. Т. 3. С. 54–63.
- Власенко А.Д.* Оценка влияния естественных и антропогенных факторов на формирование численности осетровых в Каспийском море // Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2001. С. 26–40.
- Дюжиков А.Т., Шилов В.И.* Пути интенсификации воспроизводства осетровых в верхнем бьефе Волгоградской ГЭС // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ. Саратов, 1965. Т. 8. С. 174–186.
- Коробочкина З.С.* Длительность речного периода жизни у молоди осетровых // Тр. ЦНИОРХ. 1970. Т. 2. С. 69–73.
- Легеза М.И.* Роль абиотических факторов среды при распределении осетровых (сем. Acipenseridae, Pisces) в Каспийском море // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12. Вып. 1(72). С. 13–24.
- Павлов А.В.* Материалы по ходу и составу стада осетровых в р. Волге в 1958–1962 гг. // Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр. 1964. Т. 54. Сб. 2. С. 137–159.
- Павлов А.В.* Оценка влияния нового режима рыболовства на запасы осетровых // Тр. Всесоюз. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр. 1970. Т. 71. С. 20–29.
- Павлов А.В.* Результаты наблюдений за неполовозрелой молодью волжского осетра // Тр. ЦНИОРХ. 1971. Т. 3. С. 269–273.
- Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л.* Формирование промысловых запасов осетровых в Каспийском море // Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2001. С. 59–81.
- Шилов В.И.* Размножение осетровых в верхнем бьефе Волгоградской ГЭС в 1962–1964 годах // Труды Саратовского отд. ГосНИОРХ. Саратов, 1965. Т. 8. С. 187–200.

УДК 597-118

## ПОВЕДЕНИЕ И ИОННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ У ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ В НИЗКИХ СУБЛЕТАЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

Р.А. Запруднова

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
rimma@ibiw.yaroslavl.ru

Уже почти полвека в результате исследований на клеточном уровне установлена зависимость возбудимости нейронов от ионных (натрия и калия) концентрационных градиентов на мембране. Кроме того, известна роль ионов (в первую очередь, натрия) в околочлеточной среде как одного из четырех способов регуляции функций в организме (наряду с нервным, гормональным и аутокринным). Однако нами не обнаружено работ, посвященных выявлению связи поведения с ионными показателями у животных. Исследования на рыбах, как водных животных, в жизни которых роль ионов особенно велика, открывают новые перспективы для выяснения участия ионов в регуляции поведения. Целью настоящего исследования стало выявление зависимости между интенсивностью двигательной активности и некоторыми ионными показателями системы водно-солевого равновесия пресноводных рыб в низких сублетальных температурах (НСТ). Исследование поведения рыб в НСТ и его регуляции ионами также связано с решением проблемы выживания гидробионтов на границах толерантного диапазона и выяснения механизмов адаптации к экстремальным условиям существования.

Опыты проводили, главным образом, на половозрелом или близком к половозрелости леще *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища. В ряде случаев использовали щуку *Esox lucius* L., окуня *Perca fluviatilis* L. и налима *Lota lota* (L.). Состояние системы водно-солевого равновесия оценивали по концентрации ионов натрия, калия, кальция и магния в плазме крови, эритроцитах и мышцах, а также обмену ионов натрия и калия между организмом и водой. Кроме того, в опытах *in vitro* исследовали интенсивность активного транспорта ионов калия в эритроциты и его регуляцию адреналином. Концентрацию ионов в пробах определяли спектрофотометрическим методом. Поведенческую реакцию оценивали визуально.

Установлено, что наименьшая температура, которую выдерживали лещи летом, в среднем составляла 2°C. При этой температуре у половины исследуемых рыб наблюдали нарушение координации движений. Однако единичные особи выдерживали и более низкую температуру: 1°C. В зим-

ний период лещ мог длительно (до 2 мес и более) находиться при 0.1°C без каких-либо видимых нарушений в поведении. С ухудшением условий содержания (увеличение плотности посадки, числа шумовых и световых раздражителей, недостаточной аэрации воды, колебательного режима температур и др.) переворот на бок у лещей наблюдали летом уже при температуре 3–5°C, зимой при 1–2°C. В связи с сказанным к НСТ у леща была отнесена область 1–5°C летом и 0.1–2°C зимой. У других исследуемых рыб области НСТ были примерно такими же.

В указанных температурных диапазонах можно было наблюдать как минимум 4 типа поведенческой реакции и соответствующие им состояния ионного гомеостаза. 1-й тип – нормальная двигательная активность – чаще всего регистрировали у рыб, отловленных из естественной среды или содержащихся в благоприятных условиях в зимовальных прудах или больших затененных аквариумах в нешумных помещениях лаборатории. Содержание ионов в тканях у рыб в этих условиях также соответствовали норме и практически не отличались от таковых у рыб, акклиматизированных к температурам в средней зоне толерантности. Концентрация ионов натрия и калия в плазме крови, эритроцитах и мышцах составляла, соответственно,  $133 \pm 4$  ммоль/л ( $n = 26$ ) и  $2.9 \pm 0.1$ ;  $24 \pm 3$  и  $101 \pm 3$ ;  $20 \pm 2$  и  $96 \pm 6$ . Концентрация кальция и магния в указанных тканях составляла, соответственно,  $3.6 \pm 0.1$  ммоль/л и  $1.2 \pm 0.1$ ;  $0.4 \pm 0.03$  и  $7.2 \pm 0.6$ ;  $3.4 \pm 0.4$  и  $13 \pm 1$ . При оценке 2-й тип поведенческой активности) к числу наиболее значимых отклонений ионного гомеостаза относились гипонатриемия (в среднем  $102 \pm 7$ ;  $n = 18$ ), а также уменьшение содержания калия в эритроцитах до  $62 \pm 4$  ммоль/л и увеличение в них ионов натрия до  $19 \pm 1$ , а также снижение концентрации натрия в мышцах до  $7 \pm 1$ . Концентрация других ионов в других тканях достоверно не отличались от тех, что имели рыбы в средней области температурной толерантности, за исключением слабо выраженной гиперкалиемии. 3-й тип поведения в НСТ – переходный от нормы к опеченению, представлял разную интенсивности сниженную двигательную активность. Концентрация натрия в плазме крови колебалась от 122 до 108 ммоль/л ( $n = 21$ ). Уже при концентрации натрия в плазме крови в 120 ммоль/л количество завершенных двигательных циклов у леща вдоль стенок аквариума уменьшалось почти в 2 раза в сравнении с рыбами с концентрацией натрия в плазме крови в 130–133 ммоль/л. Содержание других ионов в других тканях было близко к тем, что имели рыбы в средней части температурной толерантности. 4-й тип поведения – переворот на бок и спину – регистрировали в условиях разного рода дополнительных стрессовых воздействий: увеличения плотности посадки, числа шумовых и световых раздражителей, недостаточной аэрации воды, колебательного режима температур и др. Концентрация натрия в плазме крови у леща снижалась до 90–96 ммоль/л ( $n = 18$ ). Со-

держание калия в эритроцитах уменьшалось почти вдвое, а уровень магния в них вдвое увеличивался, концентрация натрия в мышцах уменьшалась втрое, т.е. другие ионные показатели были примерно такими же, что и при оцепенении.

У щуки, окуни и налима в НСТ уменьшение двигательной активности вплоть до нарушения координации сопровождалось снижением концентрации натрия в плазме, соответственно, с  $146 \pm 2$  ммоль/л (в средней области температурной толерантности ( $n = 24$ )) до  $111 \pm 3$  ( $n = 12$ ); с  $150 \pm 3$  ( $n = 16$ ) до  $106 \pm 7$  ( $n = 11$ );  $138 \pm 5$  ( $n = 15$ ) до  $114 \pm 5$  ( $n = 7$ ).

При изучении обмена ионов между организмом и водой у леща в различных температурных условиях выявлено значительное снижение абсорбции ионов натрия из воды. Так концентрация ионного баланса (минимальная концентрация иона в воде, при которой рыба оставалась живой) в НСТ составляла 0.3–0.36 ммоль/л ( $n = 12$ ), в то время как в других температурах толерантного диапазона колебалась в пределах 0.002–0.2 (в среднем 0.1) ммоль/л ( $n = 27$ ). Однако потери ионов калия у рыб в НСТ были немного ниже, чем в средней области температурной толерантности.

В средней зоне температурной толерантности (10–20°C) у леща скорость перехода ионов калия в эритроциты в опытах *in vitro* составляла 66–114 мкг/л · ч ( $n = 56$ ). Под влиянием добавленного в кровь адреналина (в дозе 1 мкг/мл) интенсивность активного транспорта ионов в клетки повышалась примерно в 1.5 раза ( $n = 32$ ). В верхней зоне температурной толерантности (24–31°C) оба этих показателя были выше в 2–3 раза, чем в средних температурах ( $n = 18$ ), а в НСТ, напротив, наблюдали ингибирование как активного транспорта ионов калия в эритроциты, так и регуляции этого процесса катехоламинами ( $n = 15$ ).

Таким образом, результаты проведенных исследований выявили 4 группы реакций в системе водно-солевого равновесия у рыб, которые обеспечивают адаптацию организма к НСТ.

1. Установлена прямая зависимость между степенью нарушения поведения рыб в НСТ (норма → сниженная двигательная активность → оцепенение → переворот на спину) и величиной гипонатриемии (у леща округленно: 130 → (120–110) → 100 → 90 ммоль/л). Хотя в литературе и встречаются сведения о падении уровня натрия в плазме крови у других видов рыб в низких температурах, однако авторы практически не принимали во внимание поведенческий аспект реакции и тем более не пытались установить связь между интенсивностью двигательной активности и ионной регуляцией рыб в НСТ. Исходя из важной роли ионов натрия, как главной энергетической валюты на наружной мембране животных клеток, резонно предположить, что снижение концентрации этих ионов во внутренней среде организма (а следовательно, и в околоклеточной жид-

кости) уменьшает энергообеспеченность клетки и ведет к метаболической депрессии. Уменьшение двигательной активности, вплоть до потери координации, несомненно, в первую очередь, определяется процессом торможения в клетках центральной нервной системы. Установлено, что динамика ионного состава черепно-мозговой жидкости следует за изменением таковой в плазме крови, так как ионы проникают через гемато-энцефалический барьер (Запруднова, 1999). Кроме того, из работ, проведенных на клеточном уровне на высших позвоночных, известно (Уайт и др., 1978), что снижение содержания натрия во внеклеточной жидкости вызывает процесс торможения в нейроне.

2. Установлено уменьшение активного транспорта ионов калия в эритроциты в опытах *in vitro*, а также ионов натрия из воды при обмене ионов между организмом и водой у леща в НСТ.

Гипонатриемия, на наш взгляд, в значительной степени, определялась уменьшением абсорбции ионов натрия из воды хлоридными клетками жаберного эпителия. Полученные данные также указывают на то, что первоосновой метаболической депрессии является ослабление активного транспорта ионов через мембраны клеток. Факт ингибирования активного транспорта ионов через клеточную мембрану низкими температурами общезвестен.

3. Снижение реакции калиевого гомеостаза на введенные катехоламины у леща в НСТ, выявленное при изучении активного транспорта ионов калия в клетки, также согласуется со сниженной двигательной активностью рыб.

4. Установленные нами изменения ионного состава эритроцитов (уменьшение концентрации калия и повышение – магния) у леща в НСТ, судя по результатам исследований на высших позвоночных животных (Иржак, 1975; и др.), должны способствовать повышению сродства гемоглобина к кислороду. Вероятно, за счет таких изменений функциональных свойств гемоглобина и происходит уменьшение потребления кислорода из воды рыбами в НСТ, что, несомненно, коррелирует с уменьшением их двигательной активности.

Описанные отклонения в поведении и ионорегуляции хорошо согласуются с известным состоянием животных в низких температурах – гипобиозом и сопутствующими ему изменениями в поведении и обмене веществ: снижением интенсивности метаболизма и уменьшением потребления кислорода. Состояние гипобиоза обратимо и регулируемо: изменения в поведении и ионорегуляции происходят до определенного уровня. Рыбы могут находиться в этом состоянии до 2 мес и более. Из результатов проведенных исследований также следует, что гипобиоз у рыб наблюдается лишь тогда, когда одновременно с НСТ на животных действуют еще какие-либо другие неблагоприятные факторы (или фактор), а одни только

НСТ не вызывают состояние гипобии. Однако в любом случае отклонения в поведении и ионорегуляции у рыб в НСТ несут защитный приспособительный характер и соответствуют стратегии выживания животных в экстремальных условиях.

Как следует из проведенных исследований, состояние гипобии обеспечивается целым комплексом реакций на всех уровнях биологической организации (от молекулярного до организменного), где системе водно-солевого равновесия принадлежит одна из ведущих ролей. В частности, снижение двигательной активности у рыб в НСТ, в первую очередь, определяется уменьшением содержания ионов натрия в среде, окружающей нервные клетки. Механизм этого способа торможения мы бы назвали метаболическим и пассивным, так как он обусловлен метаболической депрессией в центральной нервной системе. На основании настоящих и ранее проведенных исследований (Запруднова, 1999) можно заключить, что этот тип торможения возникает в экстремальных условиях: помимо гипобии он установлен еще при хроническом стрессе, подостром и остром с летальным исходом, а также на определенных этапах сильного острого обратимого стресса. Гипонатриемия в указанных случаях составляла, соответственно, 10–30, 10, 20, 50 и 20–30%. Во всех этих состояниях, вероятно, наблюдалась деполяризация клеточных мембран за счет в той или иной степени выраженной гиперкалиемии. Однако существует иной (активный) тип торможения, который возникает у рыб в нормальных условиях существования на действие несильных, непродолжительных стрессоров и во время размножения. Основной механизм его реализации состоит в гиперполяризации клеточной мембраны за счет снижения содержания калия в плазме крови (и, следовательно, в околоклеточной среде) в 5–6 раз. Содержания натрия во внутренней среде в этом случае повышено в среднем на 10%. Усилены активные ионо-транспортные процессы через клеточные мембраны. Однако адаптивная реакция на уровне дыхательных пигментов, вероятно, такая же, как и при гипобии, поскольку отклонения в ионном окружении направлены на повышение сродства гемоглобина к кислороду. Изменение поведения при активном торможении проявляется в большей его целенаправленности, уменьшении числа хаотических движений и степеней свободы.

#### **Список литературы**

- Запруднова Р.А.* Изменения поведения и ионной регуляции у пресноводных рыб при стрессе // *Успехи соврем. биол.*, 1999. Т. 119. № 3. С. 265–270.
- Иржак Л.И.* Гемоглобины и их свойства. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Уайт А., Хендлер Ф., Смит Э. и др.* Основы биохимии. М.: Мир, 1981. Т. 3. С. 1619–1622.

УДК 597.442

## **НЕКОТОРЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТЕРМОПРЕФЕРЕНДНОГО ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ ОСЕТРОВЫХ РЫБ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ НАКОРМЛЕННОСТИ**

**В.В. Зданович**

*Московский государственный университет, Россия,  
zdanovich@fryazino.net*

Запасы осетровых рыб в последнее столетие катастрофически уменьшаются, особенно в Евразии, что связывают с чрезмерным промыслом, деградацией окружающей среды, возрастающим уровнем химического загрязнения водоемов, сокращением естественных нерестилищ, уменьшением стока рек в бассейны морей. В связи с этим в последнее время интенсивно развивается индустриальное выращивание осетровых рыб, которое сейчас дает более 2 тыс. т продукции и около 15 т икры, что соизмеримо с выловом в естественных водоемах. Основная цель индустриального осетроводства – максимальная реализация ростовых потенциалов выращиваемых рыб. Поскольку температура окружающей среды оказывает наиболее существенное влияние на рост и энергетику рыб, выявление наиболее оптимальных термических режимов, необходимых для эффективного выращивания осетровых, является одной из основных задач. В наших работах показано, что рыбы, в частности и осетровые, растут заметно быстрее в условиях осцилляции температуры, чем при оптимальных для роста постоянных терморежимах. В наибольшей степени оптимизация роста и энергетики рыб отмечена в условиях термоградиентного поля, когда рыбы самопроизвольно перемещаясь в нем, создают для себя такой терморежим, который в наибольшей степени способствует оптимизации метаболизма и нормальному функционированию всех систем организма. Известно, что значение оптимального для роста терморежима в значительной степени определяется величиной суточного рациона и составом корма. Выявление взаимосвязи между степенью накормленности и выбираемой температурой у молоди осетровых является одним из важнейших факторов, определяющих успех выращивания рыб в индустриальных условиях. Поскольку в термоградиентном поле рыбы формируют для себя наиболее оптимальный терморежим, соответствующий физиологическим потребностям организма, поэтому наблюдение за термопреферендным поведением рыб с разной степенью накормленности позволяет наиболее объективно выявлять особенности и параметры терморежимов.

которые в дальнейшем можно будет воспроизводить в промышленных условиях, что открывает новые перспективы совершенствования биотехнологии выращивания рыб, которая до настоящего времени базируется на использовании стационарных терморежимов, рассматриваемых в качестве оптимальных.

Цель настоящей работы – исследование термопреферендного поведения молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L. и сибирского осетра *A. baerii* (Brandt) в зависимости от накормленности (сытые и голодные).

Молодь осетровых рыб (средняя масса 1.3–1.4 г) в лабораторию кафедры ихтиологии МГУ завозили с Конаковского рыбзавода (Тверская обл.). До начала опытов рыб содержали в аквариальных условиях при температуре 18–20°C и концентрации кислорода в воде, близкой к насыщающей. Кормление вели «по поедаемости» живым мотылем. Особенности термопреферендного поведения рыб изучали в термоградиентных лотках (150 × 20 × 20 см), разделенных полуперегородками на 10 отсеков, где линейно поддерживался градиент температуры в пределах от 15 до 30°C. В лоток помещали по 5–6 экз. одного вида, однако наблюдения за термопреферендным поведением вели поочередно каждой экспериментальной особи. В течение 5–10 мин непрерывно каждую секунду отмечали нахождение рыбы в том или ином отсеке лотка. В результате получали этограмму, описывающую все перемещения рыбы как во времени, так и в термоградиентном пространстве. На основе статистической обработки полученных данных для каждого вида рассчитывали средние число, дальность, длительность и температурный диапазон векторного перемещения, проплываемый рыбами за один час путь, средние величины нижней, верхней границ термопреферендного диапазона и его широту, также среднюю интегральную преферендную температуру и скорость изменения температуры во время перемещения рыб в термоградиентном пространстве. Поскольку предварительные опыты показали, что насыщающий суточный рацион молоди стерляди и сибирского осетра (живой мотыль) находится в пределах 30–35% от массы их тела в лотки, где исследовали термопреферендное поведение сытых рыб, один раз в сутки вносили корм, масса которого соответствовала насыщающему рациону. Наблюдения за поведением рыб начинали через 2–3 ч после внесения корма. Термопреферендное поведение голодных рыб оценивали через 1–2 сут после их кормления, так как предварительные опыты показали, что именно такой интервал времени необходим для изменения термопреферендного поведения рыб в результате голодания (табл. 1).

Полученные данные по термопреферендному поведению голодной и сытой молоди осетровых рыб представлены в таблице 2.



Таблица 1

Изменение средней интегральной преферендной температуры (°C) у молоди сибирского осетра в зависимости от времени голодания

Сытая рыба	Время голодания, сут			
	0.5	1	2	3
24.4	23.0	22.5	22.3	22.4

Таблица 2

Некоторые показатели термопреферендного поведения стерляди и сибирского осетра в зависимости от накормленности ( $n = 10$ )

Показатели	Стерлядь ( $m = 1.3$ г)		Сибирский осетр ( $m = 1.4$ г)	
	голодная	сытая	голодный	сытый
Среднее число векторных перемещений за 1 ч	159 ± 20.8	151 ± 16.6	294 ± 24.4	305 ± 59.8
Средняя дальность векторного перемещения, м	0.36 ± 0.02	0.31 ± 0.01*	0.34 ± 0.003	0.32 ± 0.02
Средняя длительность векторного перемещения, с	28.1 ± 5.1	28.1 ± 4.5	13.3 ± 1.5	15.3 ± 5.1
Средний температурный диапазон векторного перемещения, °C	3.4 ± 0.1	2.8 ± 0.1**	3.2 ± 0.03	3.1 ± 0.1
Средний путь, проплываемый рыбами за 1 ч, м	54.4 ± 7.2	45.7 ± 6.1	99.7 ± 8.8	103.0 ± 18.6
Средняя нижняя граница термопреферендного диапазона, °C	17.5 ± 0.6	21.1 ± 0.6***	19.2 ± 0.4	21.0 ± 1.3
Средняя верхняя граница термопреферендного диапазона, °C	23.2 ± 0.7	25.4 ± 0.2**	26.1 ± 0.5	26.2 ± 0.5
Средняя ширина термопреферендного диапазона, °C	6.0 ± 0.5	4.4 ± 0.5*	7.1 ± 0.5	5.2 ± 0.9*
Средняя интегральная преферендная температура, °C	20.1 ± 0.7	23.0 ± 0.2***	22.3 ± 0.3	24.4 ± 0.6**
Средняя скорость изменения температуры, °C/с	0.14 ± 0.02	0.12 ± 0.02	0.26 ± 0.02	0.23 ± 0.03

Примечания. \* $p < 0.05$ ; \*\* $p < 0.01$ ; \*\*\* $p < 0.001$ .

Видно, что все учитываемые показатели термопреферендного поведения как стерляди, так и сибирского осетра закономерно изменяются у голодных рыб по сравнению с таковыми у сытых. У голодных рыб достоверно возрастают средняя дальность и температурный диапазон векторного перемещения, расширяются границы термопреферендного диапазона, особенно в сторону низких температур, снижается средняя интегральная преферендная температура (на 2.9°C у стерляди и на 2.1°C у сибирского осетра). Двигательная активность голодных рыб (число векторных перемещений; путь, проплываемый рыбами за один час) несколько возрастает у стерляди ( $p > 0.05$ ) и практически одинакова с сытыми особями у сибирского осетра. Другими словами, голодные рыбы, по сравнению с накармливаемыми, становятся более подвижными, расширяют свой температурный диапазон обитания, предпочитают более низкие температуры. Подопытные голодные и сытые рыбы перемещались соответственно в температурном диапазоне 6.0–7.1 и 4.4–5.5°C, при этом для каждого вида имеются свои характерные крайние границы. У молоди стерляди они оказались несколько сдвинуты в сторону более низких температур, тогда как у сибирского осетра – в обратном направлении.

Таким образом, исследование термопреферендного поведения сытой и голодной молоди стерляди и сибирского осетра позволяет предположить, что наиболее благоприятными температурными условиями, соответствующих физиологическим потребностям этих рыб, является термоградиентное поле в диапазоне 17–25°C для стерляди и 19–26°C для сибирского осетра.

УДК 597.442:53

## ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ И ЭНЕРГОБЮДЖЕТ МОЛОДИ СТЕРЛЯДИ *ACIPENSER RUTHENUS* В ТЕРМОГРАДИЕНТНОМ ПОЛЕ

В.В. Зданович, В.Я. Пушкарь

Московский государственный университет, Россия,  
zdanovich@fryazino.net

Энергобюджет рыб является интегральной характеристикой их энергетики, эффективности конвертирования потребленной пищи на рост. Доля энергии рациона рыб, идущая на прирост, в значительной степени определяется величиной энерготрат, которая, в свою очередь, прежде всего зависит от температуры, степени подвижности и накормленности рыб. В ряде наших работ показано, что в переменных терморегимах рыбы, в частности осетровые, растут заметно быстрее, чем в оптимальных для роста постоянных температурных условиях. При этом повышение скорости роста сопровождается снижением энерготрат, сокращением потребления кислорода на прирост единицы массы тела, улучшением использования потребленной пищи на рост, т.е. оптимизацией энергобюджета. В наибольшей степени эффект оптимизации энергобюджета рыб наблюдается в термоградиентном пространстве, когда рыбы самопроизвольно перемещаясь в нем, активно формируют для себя наиболее оптимальный режим температурного разнообразия. Существует мнение, что оптимизация энергобюджета рыб в условиях термоградиентного поля в значительной степени обуславливается снижением двигательной активности рыб, что, в свою очередь, приводит к повышению доли энергии рациона, идущей на прирост массы их тела.

В настоящей работе мы попытались выяснить, в какой мере условия термоградиентного пространства влияют на двигательную активность молоди стерляди *Acipenser ruthenus* при различной накормленности и оказывает ли влияние изменение двигательной активности рыб на параметры балансового уравнения энергобюджета.

Молодь стерляди (средняя масса 3.5 г, длина тела 4.5–5.0 см) перед началом опытов содержали при температуре 18–19°C и концентрации кислорода близкой к насыщающей. Кормление вели «по поедаемости» живым мотылем. Для выяснения оптимальной для роста молоди стерляди постоянной температуры часть рыб подращивали в 20 л аквариумах (плотность посадки 10 экз./аквариум) при температурах 18, 20, 22, 24 и 26°C. После 7 сут пребывания рыб в этих условиях определяли удельную скорость их роста. Наибольшая скорость роста стерляди (15% г/сут) на-

блюдалась при температуре 24°C. На основании этих данных в качестве оптимальной для роста молоди стерляди постоянной температуры приняли 24°C. Далее по 10 экз. рассаживали в лотки (100 × 40 × 20 см). В первых трех лотках рыбы содержались при постоянной температуре 24°C, в других трех создавали градиент температуры воды по продольной оси лотка в диапазоне 22–26°C. Поскольку предварительные опыты показали, что насыщающий суточный рацион рыб (живой мотыль) лежит в пределах 30–35% от массы их тела в наших исследованиях градиция обеспечения рыб пищей была близкой к насыщающему рациону (30%), его половине (15%) и четверти (7.5%). Корм в лотки вносили одноразово. Для регистрации двигательной активности рыб дно лотков было размечено квадратной сеткой (сторона квадрата 13 см). Двигательную активность рыб регистрировали за 1–2 ч до кормления и после него. Учитывали число пересечений рыбами границ квадратов в течение 3–5 мин, при этом полагали, что при пересечении любой стороны квадрата рыбы проплывали 0.13 м. Далее рассчитывали среднее расстояние, проплываемое рыбами в течение одного часа. В конце опыта (длительность 8 сут) в каждом лотке оценивали интенсивность дыхания рыб, прирост массы тела, рассчитывали трофические коэффициенты первого ( $K_1$ ) и второго ( $K_2$ ) порядков, параметры балансовых уравнений энергобюджета.

Полученные данные показали, что в условиях термоградиентного поля рыбы не только лучше растут, но и лучше используют потребленную пищу на рост. При суточных рационах 30, 15 и 7.5% от массы тела скорость роста стерляди по сырой массе в термоградиентном поле превышала наблюдаемую при оптимальной для роста постоянной температуре 24°C соответственно в 1.30 ( $p < 0.05$ ), 1.31 ( $p < 0.05$ ) и 1.18 ( $p < 0.05$ ), а по сухой массе соответственно в 1.29, 1.28 и 1.12 раза. При испытанных рационах в условиях термоградиента по сравнению с постоянной температурой трофические коэффициенты  $K_1$  и  $K_2$  возрастали соответственно в 1.28, 1.30, 1.06, 1.17, 1.36 и 1.10 раза. В наибольшей степени повышение скорости роста рыб, улучшение эффективности использования пищи на рост в условиях термоградиентного поля наблюдается при суточном рационе, равном половине насыщающего. Балансовые уравнения энергобюджета молоди стерляди при оптимальной для роста постоянной температуре 24°C и в термоградиенте 22–26°C при суточных рационах 30, 15 и 7.5% от массы тела рыб соответственно имели вид:

$$\begin{array}{ll} 100 P = 19.1 \Pi + 26.0 T + 54.9 H & \text{и} \quad 100 P = 18.5 \Pi + 46.9 T + 34.6 H; \\ 100 P = 23.5 \Pi + 71.5 T + 5.0 H & \text{и} \quad 100 P = 24.6 \Pi + 24.7 T + 50.7 H; \\ 100 P = 24.0 \Pi + 38.3 T + 37.7 H & \text{и} \quad 100 P = 25.0 \Pi + 66.7 T + 8.3 H, \end{array}$$

где Р, П, Т и Н соответственно (в калориях) – рацион, прирост, энерготраты и неиспользованная энергия. Видно, что с уменьшением суточного рациона как при постоянной температуре, так и в условиях термоградиентного поля возрастает доля энергии рациона, идущая на прирост, повышаются энерготраты рыб и резко снижается величина неиспользованной энергии. Обращает на себя одно важное обстоятельство – во всех случаях величина энерготрат у рыб в термоградиентном поле несколько ниже, чем при постоянной температуре.

Наблюдения за двигательной активностью молоди стерляди показали, что по мере снижения величины рациона она достоверно возрастает как при постоянной температуре, так и в термоградиентном пространстве как до, так и после кормления рыб (см. таблицу). При рационе, близком к насыщающему (30% массы тела в сутки), проплываемое за один час расстояние оказалось практически одинаковым у рыб при постоянной температуре и в термоградиентном поле.

**Расстояние, проплываемое молодью стерляди за один час при постоянной температуре (24°C) и в термоградиентном лотке (22–26°C) в зависимости от величины рациона**

Показатели	24°C			22–26°C		
	30	15	7.5	30	15	7.5
Рацион, % от массы тела/сут						
Расстояние, проплываемое рыбами за 1 ч до кормления, м ( $n = 8$ )	280.0 ± 19.5	297.2 ± 9.4	324.5 ± 10.1	244.1 ± 16.4	321.4 ± 18.7*	362.7 ± 15.6**
Расстояние, проплываемое рыбами за 1 ч после кормления, м ( $n = 13$ )	216.1 ± 14.0	289.4 ± 21.1*	326.8 ± 9.4***	230.9 ± 10.1	317.5 ± 14.0**	342.4 ± 20.3***
Среднее расстояние, м ( $n = 21$ )	241.0 ± 13.3	292.5 ± 13.4*	325.3 ± 7.0***	236.3 ± 8.6	319.0 ± 10.9***	348.7 ± 11.7***

*Примечание.* \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$  (достоверность различий средних по сравнению с двигательной активностью рыб при рационе 30% массы тела/сут).

Однако по мере снижения суточного рациона с 30 до 7.5% от массы тела двигательная активность стерляди в большей степени возрастала в условиях термоградиентного поля, чем при постоянной температуре. При этом средний путь, проплываемый рыбами за один час, увеличился соответственно в 1.47 и 1.35 раза. Некоторое превышение двигательной активности в термоградиентном пространстве у молоди стерляди над таковой при постоянной температуре, по-видимому, связано с тем, что рыбы, испытывая потребность в переменном терморегиме, активно создают его, плавая по термоградиенту. Наблюдаемое повышение двигательной активности молоди стерляди в термоградиентных лотках по сравнению с лотками, где поддерживался постоянный терморегим, не сопровождалось снижением величин трофических коэффициентов  $K_1$  и  $K_2$ , т.е. снижением эффективности использования пищи на рост.

Таким образом, в условиях термоградиентного пространства по сравнению с постоянным терморегимом двигательная активность молоди стерляди не только не снижается, а наоборот, значительно возрастает по мере уменьшения величины суточного рациона рыб. При этом повышение двигательной активности не приводит к снижению доли энергии рациона, идущей на прирост.

В последнее время получены данные, позволяющие приблизиться к пониманию особенностей влияния переменных терморегимов на энергетический обмен у рыб (Podrabsky, Somero, 2004). Показано, что хронические и циклические изменения температуры среды вызывают различные эффекты уже на уровне транскрипции. Флуктуации температуры инициируют колебательные изменения экспрессии ряда генов, кодирующих ключевые ферменты различных метаболических процессов, что может быть причиной многих наблюдаемых физиолого-биохимических ответов организма. Поскольку модификация активности ферментов энергетического метаболизма может при изменении температуры осуществляться независимо от уровня их транскриптов, пока нельзя установить прямую связь между энерготратами и выполнением работы, в частности связанной с двигательной активностью.

УДК 577.3:538

## ВЛИЯНИЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ НА ПОВЕДЕНИЕ РЫБ И РАКООБРАЗНЫХ

А.В. Зимин

Санкт-Петербургский филиал Института океанологии РАН,  
Россия, zimin2@mail.ru

При исследовании среды обитания гидробионтов в настоящее время, как правило, практически не учитываются электрофизические факторы. Хотя установлено, что естественные электромагнитные поля (ЕЭМП) в крайне низкочастотном (КНЧ) диапазоне воспринимаются некоторыми видами гидробионтов и имеют для них большое информационное значение. Предположительная область использования водными организмами этих полей может быть представлена следующим образом:

а) восприятие полей биологического происхождения для внутривидовой и межвидовой коммуникации, поиска добычи и избегания хищников;

б) восприятие полей геофизического происхождения для пространственной ориентации, а также получения оперативной и прогностической информации о биологически опасных гидрометеорологических процессах.

Согласно современным представлениям ЕЭМП геофизического происхождения содержат информацию о внутренней структуре процессов, которые их вызывают, и связаны с такими явлениями погоды как прохождение циклональных образований, атмосферных фронтов, конвективной облачности, выпадение ливневых осадков и т. д. Восприятие этих ЕЭМП позволяет гидробионтам корректировать свое поведение при изменяющейся гидрометеорологической ситуации.

Следует отметить, что наряду с естественными в прибрежных районах формируются антропогенные электромагнитные поля, напряженность которых может в сотни раз превышать естественные. Несомненно, что влияние антропогенных электромагнитных полей на биоценозы, может оказаться пагубным, если не учитывать особенности восприятия ЭМП гидробионтами.

Целью описываемой работы являлось выявление особенностей восприятия этих полей принципиально разными гидробионтами прибрежных зон: карпами *Cyprinus carpio* (L.), радужной форелью *Salmo gairdneri* Rich. и длиннопалыми раками *Astacus leptodactylus* Esch.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

изучить особенности восприятия гидробионтами прибрежных зон вариаций электромагнитных полей на различных частотах;

выявить реакции гидробионтов на вариации электромагнитных полей, соответствующие биологически важным (опасным) изменениям гидрометеорологических условий.

Для решения поставленных задач использовался метод физического моделирования, заключающийся в создании искусственных вариаций ЭМП и воздействие этими вариациями на исследуемые виды гидробионтов;

Для выполнения экспериментов был разработан и смонтирован ряд специальных установок, позволяющих создавать искусственные электрические и магнитные поля в экспериментальных бассейнах и садках, как в лабораторных условиях, так и в условиях естественных водоемов и наблюдать поведенческие реакции гидробионтов.

Исследовали преимущественно влияние неоднородного и комбинированного переменных магнитных полей. Таким образом моделировали условия, возникающие при приближении циклона, атмосферного фронта или воздействия за счет различных техногенных индукционных наводок, которые могут появляться, например, в результате влияния трасс электропередач.

Во время проведения экспериментов соблюдали ряд обязательных методических требований:

постоянство внешних условий;

отсутствие стрессового состояния т.е. возвращение подопытных гидробионтов к норме после каждого воздействия;

отсутствие других раздражителей кроме рассматриваемых полей.

Кроме того, наблюдения производились над группами гидробионтов по 3–6 экз., что минимизировало влияние индивидуальных реакций на результаты экспериментов.

Порядок проведения опыта включал три периода наблюдений за гидробионтами:

фиксация фоновой активности;

фиксация активности во время воздействия полем;

фиксация активности после отключения поля.

Длительность периода наблюдений варьировала от 30 мин до 6 ч. Значения активности определялись как изменения расположения гидробионтов в течение 1 мин.

Обобщая результаты выполненных экспериментов по воздействию ЭМП на гидробионтов, можно отметить, что: частотные характеристики чувствительности к электромагнитным полям у столь разных видов, как форель, карповые и ракообразные, как и у



ранее исследовавшихся рыб (скаты, треска, сомики) содержит максимум в области основной моды шумановских резонансов (7–8 Гц); что подтверждает универсальность «настройки» гидробионтов на этот диапазон;

«поведенческие реакции» на воздействие неоднородным полем позволили выделить у исследовавшихся гидробионтов следующие биологически «активные» частоты, на которых формируется реакция «избегания» зоны с повышенной напряженностью поля:

- у ракообразных – 0.15–0.2 Гц и 7–8 Гц (при воздействии электрическим полем), причем при воздействии комбинированными полями (переменное + постоянное) диапазон «активных» частот претерпевает изменения,

- у карповых рыб – 0.7 Гц и 7 Гц (при воздействии магнитным полем),

- у форели – 0.1 Гц и 2 Гц (при воздействии электрическим полем), 2 Гц и 7.5 Гц (при воздействии магнитным полем).

Воздействие поля на биологически «активных» частотах формирует реакцию подавление двигательной активности у изучавшихся гидробионтов.

Отмечена взаимосвязь двигательной карповых рыб с барическими ситуациями (циклон, антициклон). ЕЭМП, соответствующие прохождению циклона, подавляют биоритмику рыб примерно в 2 раза. Это косвенно подтверждает предположение о предчувствии рыбами приближения циклона посредством восприятия электромагнитных полей, распространяющихся на частотах первой моды шумановских резонансов.

Часть биологически «активных» частот, «привязанных» к физиологическим частотам гидробионтов и являющихся специфическими для каждого изученного вида в задачах управления поведением могут быть с успехом использоваться для коррекции их двигательной активности и пищевого поведения. «Универсальную» область частот целесообразно также использовать для создания электромагнитных барьеров, обеспечивающих локализацию выращиваемых биообъектов в фиксированных границах. Так как, обладая «универсальностью» воздействия, поле такого барьера не только позволяет блокировать уход гидробионтов из системы аквакультуры, но также препятствует проникновению хищников в эту зону.

Лабораторное моделирование отдельных систем электромагнитного управления поведением (барьеры, устройства подавления активности и др.), основанных на анализе частотных характеристик гидробионтов, показали их эффективность.

УДК 597-15:626/627

## **ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ВОДЯНЫХ СТРУЙ ДЛЯ ЗАЩИТЫ МОЛОДИ РЫБ НА ВОДОЗАБОРАХ РАЗЛИЧНОГО НАЗНАЧЕНИЯ**

**А.В. Иванов, Г.Г. Филиппов**

*Филиал ОАО «Инженерный центр ЕЭС» – «Институт Гидропроект»,  
Москва, Россия, ivanovrz@land.ru*

При разработке рыбозащитных устройств необходимо учитывать как предъявляемые к ним требования рыбоохранных органов, так и пожелания владельцев водозаборов.

С точки зрения требований рыбоохранных органов рыбозащитное устройство – это техническое решение, препятствующее попаданию и гибели рыб в водозаборах, обеспечивающее сохранение жизнеспособности молоди и отведение рыб за пределы зоны влияния водозабора в безопасный участок рыбохозяйственного водоисточника для сохранения их дальнейшего естественного воспроизводства.

Ключевыми в данной формулировке являются следующие понятия.

### **1. «Препятствующее попаданию и гибели рыб в водозаборах».**

Это означает, что рыбозащитная система должна включать мероприятия и устройства, не допускающие (предотвращающие) скат рыб в водозабор. В основном, это достигается с применением различного рода защитно-водоприемных поверхностей – экранов (сетчатых, перфорированных, электрических, водо-воздушных, гидравлических и т.д.).

### **2. «Обеспечивающее сохранение жизнеспособности молоди рыб».**

Это означает, что при осуществлении защиты рыб не должен допускаться их физический или поражающе-физиологический контакт с защитно-водоприемным экраном (сетчатым, перфорированным или электрическим), т.е. идеальная защита рыб должна осуществляться бесконтактным способом.

### **3. «Обеспечивающее отведение рыб за пределы зоны влияния водозабора в безопасное место рыбохозяйственного водоисточника».**

Это означает, что необходимо не только остановить жизнеспособную рыбу перед водозабором, но и отвести ее от него в безопасное место.

Из вышесказанного следует, что для выполнения всех требований, предъявляемых к рыбозащитному устройству, оно должно включать комплекс элементов, выполняющих следующие функции:

- входную, потокоформирующую функцию – обеспечивающую перераспределение скатывающейся к водозабору молоди рыб в сторону от защитно-водоприемного экрана;

- рабочую, защитно-водоприемную функцию – обеспечивающую равномерные скоростные режимы транзитного течения и забора воды к потребителю;

- выходную, рыбоотводящую функцию – обеспечивающую отвод защищенных рыб из зоны действия водозабора в безопасный участок водотока.

С точки зрения владельца водозабора идеальное рыбозащитное устройство должно быть:

- дешевым и простым в изготовлении (с возможностью изготовления собственными силами);

- простым в эксплуатации (не иметь сетчатых экранов и движущихся механизмов, нуждающихся в постоянном обслуживании, чистке и ремонте);

- надежным (не ломаться в работе и не подвергаться негативным разрушающим воздействиям окружающей среды – ледовым, волновым нагрузкам, наносам, шуге и т.д.);

- обладать минимальным гидравлическим сопротивлением (обеспечивать забор воды с требуемым расходом при минимальных энергетических и эксплуатационных затратах);

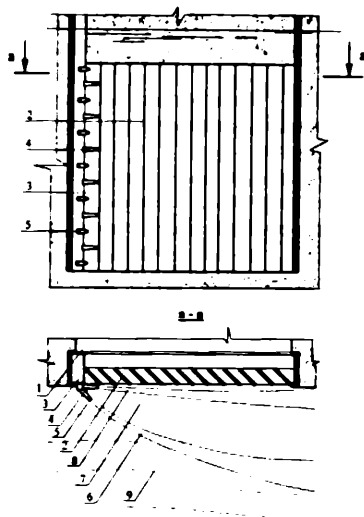
- эффективно предотвращать попадание в водозабор молоди рыб, наносов, шуги, плавающего мусора и иных загрязнений.

Попытка дать положительный ответ на вопрос «Существуют ли рыбозащитные устройства, одновременно удовлетворяющие и требованиям рыбоохранных органов и желаниям водопользователя?» была предпринята в «Институте Гидропроект» при разработке бесконтактных рыбозащитных устройств нового поколения «Локальный объемный искусственный стрежень» (рис. 1) и «Объемный гидравлический экран» (рис. 2).

Разработка устройств нового поколения проводилась на основе одного из наиболее распространенных рыбозащитных устройств – «Жалюзийного экрана, омываемого искусственно созданным транзитным течением». Конструкция данного устройства включает комбинацию двух экранов: собственно жалюзийного и гидравлического. В связи с этим совершенствование конструкции осуществлялось в направлении модернизации как жалюзийного, так и гидравлического экранов.

При обтекании транзитным течением жалюзийного экрана перед ним формируется обеспечивающий определенный рыбозащитный эффект турбулентный пограничный слой. Для повышения степени его влияния на защищаемых рыб, а именно для увеличения его ширины и объема рабо-

чисе кромки пластин жалюзи были выполнены волнистыми, а гребни и впадины смежных пластин расположены в шахматном порядке.



**Рис. 1. Схема работы  
рыбозащитного устройства  
«Локальный объемный  
искусственный стреленый».**

1 – водозаборное окно; 2 – защитно-водоприемный экран; 3 – патрубок струегенератора; 4 – сопла основного ряда; 5 – сопла дополнительного ряда; 6 – I этап защиты; 7 – II этап защиты; 8 – III этап защиты; 9 – транзитное течение.

При модернизации же гидравлического экрана было учтено следующее. Как правило, жалюзийные экраны наиболее целесообразно размещать непосредственно в водозаборных окнах потребителя в пазах сорудерживающих решеток. В тоже время скорости втекания воды в водозаборные окна, а, следовательно, и жалюзийный экран, часто превышают критические значения для защищаемой молодежи рыб. Вынос же жалюзийного экрана в водоисточник с целью снижения величины втекающей в него скорости не всегда технически возможен или нецелесообразен из-за сложной волновой или ледовой обстановок. Вынос же в водоисточник гидравлического экрана и возможен и целесообразен. В связи в этом струегенератор рыбозащитного устройства, создающий обтекающее жалюзийный экран искусственное транзитное течение, был дооборудован дополнительным рядом сопел, расположенных с мористой стороны и под большим углом к водозаборному фронту нежели основные сопла.

Модернизация струегенератора и создаваемого им объемного гидравлического экрана позволила организовать многоступенчатую бесконтактную защиту молодежи рыб и начать ее еще на подступах к водозабору, там,

где скорости втекания воды в него еще не превышают критических для защищаемых рыб значений. Созданный таким образом объемный гидравлический экран, обтекающий жалюзийный экран, получил название «Локальный объемный искусственный стрезень».

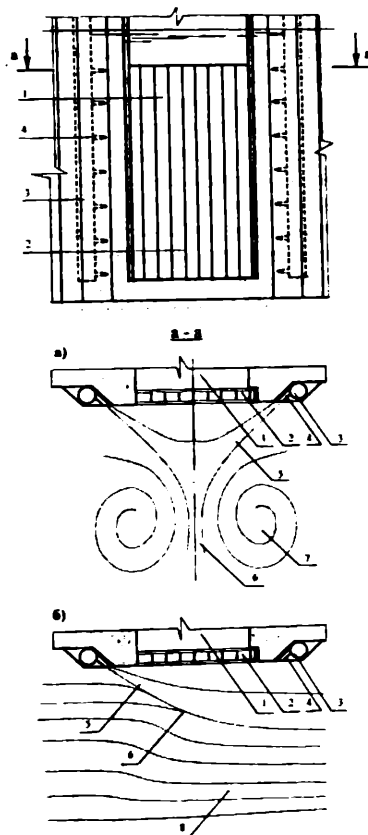


Рис. 2. Схема работы  
рыбозащитного устройства  
«Объемный гидравлический  
экран» в водоеме (а) и на  
водотёке (б).

1 – водозаборное окно; 2 – грубая  
решетка; 3 – патрубок  
струегенератора; 4 – сопло;  
5 – гидравлический экран;  
6 – кумулятивная рыбоотводящая  
струя; 7 – водоворотная зона;  
8 – транзитное течение.

Дальнейшие разработки объемных гидравлических экранов, направленные на упрощение конструкции рыбозащитных устройств и на расширение области их применения, в т.ч. и на слабопроточных водоемах при-

вели к созданию бесконтактного рыбозащитного устройства нового поколения, названного «Объемный гидравлический экран».

Бесконтактное рыбозащитное устройство нового поколения включает верховой и низовой водораспределительные патрубки струегенератора, которыми с боков оборудовано водозаборное окно потребителя. На патрубках установлены сопла, обрамляющие водозаборное окно попарно, симметрично к оси и под углом к водозаборному фронту. Патрубки, подключены к источнику напорной воды.

Устройство работает как в стоячем (слабопроточном) водоеме, так и на водотоке.

Скорость втекания воды в водозаборные окна может превышать критические значения для защищаемой покатной молоди рыб, поэтому защиту рыб целесообразно проводить в зоне влияния водозабора, где направленные в него скорости течения не превышают критических значений. Для этого перед водозаборными окнами с помощью водяных струй, бьющих из симметрично расположенных сопел струегенератора, организуются гидравлические экраны, вынесенные из зон «высокоскоростного» течения воды в водозабор и ограждающие его со стороны водоема. При этом течения, сливаясь в вершине образовавшейся треугольной зоны, формируют кумулятивную струю, обладающую повышенными скоростью течения и транспортирующей способностью, и действующую в зоне «незначительных» скоростей втекания воды в водозабор. Это обеспечивает захват струями молоди рыб и плавучего мусора вывод их из зоны действия водозабора.

На образование струй, в зависимости от геометрии водозаборного окна требуется расход воды, составляющий 0.5–5% от производительности водозабора.

Потери напора на входе в водозаборное окно при работе струегенераторов не превышают нескольких миллиметров.

В 2003 г. «Объемным гидравлическим экраном» был оборудован водозабор ФГУП «ПО «Электрохимический завод»» (Красноярский край, р. Кан).

Испытания «Объемного гидравлического экрана» выявили его рыбозащитную эффективность на уровне 83.4–94.7%, что существенно выше норматива, определенного «рыбозащитным» СНиП 2.06.07–87. Было отмечено также, что при транзитной скорости течения реки, превышающей критическую скорость защищаемой молоди рыб, возможна работа только верхового струегенератора.

Указанная выше величина рыбозащитной эффективности позволила сделать вывод о возможности использования в качестве самостоятельного рыбозащитного устройства:

- верхового и низового струегенераторов с соплами, обрамляющими водозаборное окно попарно, симметрично его оси и расположенными под углом к водозаборному фронту для применения на водоемах и водотоках;
- верхового струегенератора с соплами, обрамляющими водозаборное окно и расположенными под углом к водозаборному фронту для применения на водотоках.

Изучив результаты испытаний и принимая во внимание достигнутый уровень рыбозащитной эффективности, ФГУ «ЦУРЭН» сообщило, что не возражает против возможности применения бесконтактного рыбозащитного устройства типа «Объемный гидравлический экран» на водозаборах различного назначения.

УДК 597-15:626/627

## **ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЗОНТИЧНЫХ РЫБОЗАЩИТНЫХ УСТРОЙСТВ ДЛЯ ВОДОЗАБОРОВ С ЗАТОПЛЕННЫМИ ОГОЛОВКАМИ**

**В.С. Иванов<sup>1</sup>, А.И. Ноженко<sup>1</sup>, Л.П. Фильчагов<sup>1</sup>, В.А. Бердинских<sup>1</sup>,  
С.В. Казяков<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт Укррыбпроект, Киев, Украина, rybpro@i.kiev.ua*

<sup>2</sup> *Украинский научно-исследовательский институт гидротехники и  
мелиорации, Киев, Украина*

В настоящее время на Украине, по данным Главрыбвода, для отборов 36 км<sup>3</sup> воды построено и эксплуатируется более 12 тыс. водозаборных сооружений производительностью от нескольких литров до 530 м<sup>3</sup>/с воды (Каховская оросительная система, Северо-Крымский канал, Запорожская АЭС и др.).

Согласно действующим нормативным документам (СНиП 02.06.07-87) (Строительные нормы..., 1987) на водозаборных сооружениях к использованию рекомендуются прошедшие испытания временем рыбозащитные устройства (РЗУ). Строящиеся новые водозаборы и большинство эксплуатируемых напрямую забирают из рыбохозяйственных водоемов воду, чем наносят огромные ущербы как рыбному населению, так и рыбной промышленности в целом.

Отсутствие специальных исследований сдерживает широкое внедрение и использование эффективных конструкций РЗУ, в том числе и наиболее простых по конструктивным особенностям – зонтичных сооружений. Более 90% действующих водозаборов на Украине имеют производительность до 0.5 м<sup>3</sup>/с и, как правило, (после утверждения СНиП 02.06.07.87) их оборудуют указанным типом РЗУ (Фильчагов, 1990). Эксплуатируются они и на крупных водозаборах.

Зонтичные РЗУ установлены и на водозаборе Запорожской атомной станции с производительностью более 120 м<sup>3</sup>/с воды, где они успешно эксплуатируются до настоящего времени, Северо-Рогачинской оросительной системы – более 50 м<sup>3</sup>/с и др. (Кириллов и др., 1986; Фильчагов, 1990).

Рассматриваемые РЗУ имеют самую различную конструкцию (рис. 1). Эти сооружения могут эксплуатироваться на водоемах, где обитают рыбы различных экологических групп при условии выполнения требований по скоростям отбираемых потоков воды на сооружении, заглублению верх-



ней крышки РЗУ и т.д. (Кириллов и др., 1986; Строительные нормы..., 1987; Филчагов, 1990).

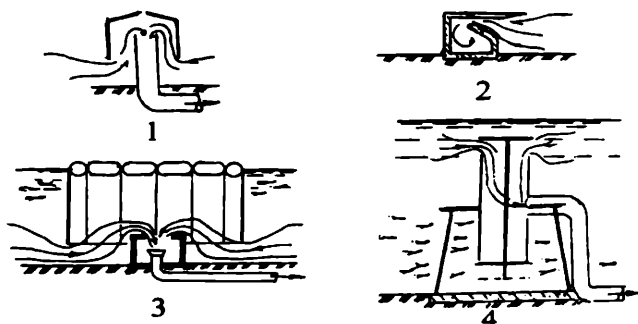


Рис. 1. Схемы образцов некоторых конструкций зонтичных РЗУ

На основании натуральных и лабораторных ихтиологических и гидравлических исследований создана методика расчета зонтичных РЗУ.

Площадь рабочего сечения РЗУ (кольцевое отверстие оголовка) для схемы (рис. 2.) определяется по формуле:  $\omega = Q/v_3$ , где  $Q$  – необходимое количество воды, забираемой водозабором из водосточника, м<sup>3</sup>/с;  $v_3$  – скорость потоков воды между стенками цилиндра и всасывающей или самотечной трубой, задаваемая на основании данных ихтиологических изысканий, м/с, с учетом плавательной способности защищаемых рыб (Павлов, 1979; Строительные нормы..., 1987).

Формулу можно представить в следующем виде:

$$\omega = \pi D_{зон}^2 / 4 - \pi d^2 / 4,$$

где  $D_{зон}$  – внутренний диаметр зонтика, м;  $d$  – наружный диаметр всасывающей трубы, м, откуда

$$D_{зон} = \sqrt{1.27 / v_3 + d^2}.$$

Исследованиями, проведенными в Укрыбпроекте, Укрводпроекте (г. Киев), УГУВХиП (г. Ровно) установлено, что рабочий диаметр зонтичного РЗУ:

$$D_{раб.з} = D_{зон} + 0.1 D_{зон},$$

где  $0.1 D_{зон}$  равняется двум размерам застойной зоны  $b_k$  по периметру зонта ( $b_k = 0.05 D_{зон}$ ).

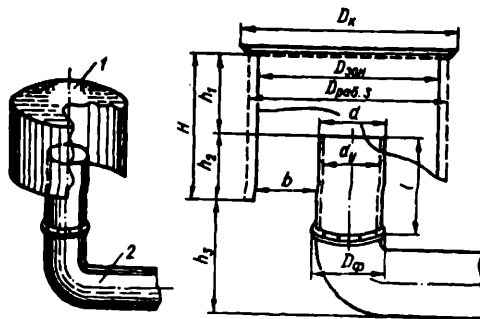


Рис. 2. Зонтичное рыбозащитное устройство ЗРЗ-1:  
1 – цилиндр; 2 – всасывающая труба

Зная значения  $D_{\text{раб.з.}}$ , определяют высоту цилиндра зонта  $H = h_1 + h_2$ , где  $h_1$  – расстояние от верхней крышки цилиндра до края всасывающей трубы;  $h_2$  – расстояние от края всасывающей трубы до края цилиндра.

Скорость движения воды через всасывающую трубу принимается  $v_{\text{мп}} = 0.7-0.8$  м/с. Значения выбраны с учетом бросковой скорости молоди карповых рыб длиной до 20 мм, которую она может развить, попадая во всасывающую трубу (Павлов, 1979).

При  $\omega = Q/v_3$  или  $\pi d h_1 = Q/v_3$  определяем  $h = Q/v_3 \pi d$  или  $h_1 = Q/2.5 d$ .

Установлено, что оптимальным можно считать  $h_1 = 0.45 D_{\text{раб.з.}}$ ;  $h_2 = (1.3-1.5) b$ , где  $b$  – расстояние от стенки цилиндра до всасывающей трубы, м.

Проведенными исследованиями отмечено, что высота зонтичных РЗУ может принимать значения в диапазоне:  $0.6 D_{\text{зон}} < H < 0.9 D_{\text{зон}}$ .

Важно правильно задаться расстоянием  $h_2$  от края РЗУ до дна, которое должно приниматься из такого расчета, чтобы скорости подхода воды к водозабору не превышали скорости между стенками цилиндра и стенкой всасывающей трубы:  $h_2 \geq 0.5 D_{\text{раб.з.}}$ .

На практике можно пользоваться данными, приведенными на рисунке 2 и в таблице. Заглубление над минимальной отметкой уровня воды в водоеме зонтичных РЗУ должно быть не менее  $0.6 D_{\text{зон}}$ .

В верхней части крышки зонта можно делать отверстие для выхода остаточного воздуха. Установлено, что вследствие разности статического давления под крышкой зонта и за ее пределами при любых соот-

ношениях диаметра отверстия и величины подзонтичного пространства  $d_{om}/h_1$  происходит подсос поверхностных слоев воды, поэтому необходимо назначать отверстие минимальных размеров:  $d_{om} = 20-30$  мм. Скорость подсоса для  $h_1 > D_{зм} > 0.2$  равна примерно скорости входа воды под зонтик, а при меньших значениях начинает резко возрастать. Из эпюры распределения скоростей на входе в зонтик в транзитном потоке при изменении угла атаки было отмечено, что значительная неравномерность втекания воды под крышку зависит от скорости потока. В результате работ была определена закономерность соосного смещения зонта по отношению к оси всасывающей трубы (Кириллов и др., 1986). Формула для нахождения величины соосного смещения имеет вид:

$$\varepsilon = 0.15 d_y \sqrt{v_m / v_z}.$$

Размеры деталей ЗРЗ-1 (мм) при различных значениях внутреннего диаметра всасывающей трубы  $d$  (мм)

$d_y$	$D^*1$	$H$	$H_3$	$D_k$	$D_\phi$
200	219 × 500	500	300	530	315
300	325 × 620	720	420	730	435
400	425 × 680	780	480	1150	535
500	529 × 800	1020	600	1520	640
600	630 × 920	1240	720	1840	755
700	720 × 1000	1380	800	2110	850
800	820 × 1100	1540	900	2400	975
900	920 × 1200	1750	1000	2700	1075
1000	1020 × 1500	1940	1100	3000	1175

Примечание. 1 – длина стояка рыбозащитного устройства;  $D_k$  – диаметр крышки;  $D_\phi$  – диаметр фланца стояка.

Зонтичные РЗУ эффективно работают на водозаборных устройствах. Натурные наблюдения за эффективностью их работы проводились на многих водозаборах, выбор которых определялся различием режима эксплуатации и производительности, конструкцией зонтичного РЗУ, расположением оголовка, экологическими факторами обитания рыб и другими показателями функциональной эффективности всегда соответствовали требованиям, предъявляемым к подобному типу сооружений.

В целях быстрого внедрения зонтичных РЗУ нами рекомендуются технические характеристики сооружений, рассчитанных на пропуск различных расходов воды, которые приведены в таблице.

Одним из значимых требований к применению зонтичных РЗУ на водозаборах является фактор заглубления зонта. Уровень отметки верхней крышки ЗРЗ должен быть заглублен не менее чем на 1 м от отметки уровня воды, что гарантирует высокую надежность экологической эксплуатации подобных РЗУ.

### **Список литературы**

- Кириллов А.А., Курганов А.М., Фильчагов Л.П.* Исследования зонтичных РЗП на затопленных водоприемниках // Исследование сетей и сооружений систем водоснабжения городов и поселков. Л.: ЛИСИ, 1986. С. 54–60.
- Павлов Д.С.* Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 320 с.
- Строительные нормы и правила (СНиП 2.06.07-87). Подпорные стены, судоходные шлюзы, рыбопропускные и рыбозащитные сооружения. М.: Стройиздат, 1987. 47 с.
- Фильчагов Л.П.* Охрана рыбы при интенсификации водопотребления. Киев: Урожай, 1990. 167 с.

УДК 597.583.1-151

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА НА ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И РОСТА ЩУКИ *ESOX LUCIUS* В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

М.Н. Иванова, А.Н. Свирская

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
svirs@ibiw.yaroslavl.ru

Многолетние наблюдения за биологическими особенностями популяции щуки Рыбинского водохранилища показали, что сеголетки в течение первого лета жизни держатся на мелководье, на глубине до 1,5 м (табл. 1), среди зарослей водной растительности, в тех же районах, где нерестятся производители. Это наиболее прогреваемая зона водохранилища, для которой характерна высокая сумма градусодней в течение всего нагульного периода с мая по октябрь (табл. 2). Наиболее интенсивно нагуливаются мальки в мае–июне (Иванова и др., 1982). Постепенно в течение летних месяцев интенсивность их питания снижается. С осенним похолоданием, в сентябре молодь щуки покидает мелководную зону и отходит на глубину 3–4 м (табл. 1), где и зимует.

Таблица 1

Сезонное распределение (%) щуки в Рыбинском водохранилище

Месяц	Место обитания (глубина, м)	Размерно-возрастная группа (мм)		
		< 200*	200–400	400–700
Май	1–1,5	100	66,0	52,0
	3–4	–	26,4	35,0
	10	–	1,6	13,0
Июнь–август	1–1,5	100	2,4	11,0
	3–4	–	55,0	6,0
	10	–	42,6	83,0
Сентябрь–октябрь	1–1,5	–	–	–
	3–4	100	73,5	–
	10	–	26,5	100

Примечание. \* – сеголетки.

Молодые щуки (возраст 2–4 года, длина 200–400 мм) в мае встречаются преимущественно в прибрежных участках: на самом мелководье и на глубине 3–4 м. В июне–августе они держатся в основном на глубинах 3–4

и 10 м (табл. 1). В начале осени с понижением температуры воды наибольшие скопления рыб этой размерно-возрастной группы снова наблюдаются на глубине 3–4 м, где они интенсивно откармливаются подростом за лето молодь разных видов рыб. Сопоставление температурного режима в отдельных зонах водохранилища (табл. 2), показало, что большую часть вегетационного периода молодые (впервые созревающие) особи в популяции обитают в зоне с высокой температурой воды, хотя их температурный градиент расширяется по сравнению с молодь (за счет отхода в глубинные участки в июне–августе).

Таблица 2

Сезонные изменения температуры воды в прудах (собственные данные) и Рыбинском водохранилище (по данным Государственного водного кадастра, 1986)

Месяц	Пруды		Рыбинское водохранилище			
	глубина 1–1.5 м		прибрежье до 2 м		русло рек > 10 м	
	средняя температура, °С	сумма тепла, градусо-дни	средняя температура, °С	сумма тепла, градусо-дни	средняя температура, °С	сумма тепла, градусо-дни
I	0.7	22	–	–	1.6	50
II	0.5	14	–	–	1.8	50
III	0.6	19	–	–	2.6	81
IV	3.6	108	1.6	48	7.3	219
V	14.1	437	12.2	378	11.9	369
VI	18.7	561	18.4	552	14.0	420
VII	21.0	651	19.0	589	17.5	543
VIII	18.6	577	17.8	552	15.7	487
IX	11.8	354	9.5	285	8.6	258
X	5.8	180	3.8	118	2.6	81
XI	1.9	57	–	–	0.4	12
XII	0.9	28	–	–	0.9	28

Старшие особи в популяции щуки (возраст – 4–12 лет, длина – 400–700 мм и более) более чувствительны к температуре окружающей среды и поэтому совершают значительные перемещения в водоеме, выбирая оптимальные для роста и развития условия. В мае они выходят на быстро прогреваемое мелководье для размножения (табл. 1). Сумму тепла в прибрежье в этот период, равную 378 градусо-дней (табл. 2), для них можно считать комфортной. В этих районах они не только откладывают икру, но в отдельные годы успешно откармливаются. В зависимости от степени доступности кормовых объектов (излюбленным кормом в этот

период является нерестящаяся плотва) взрослые щуки в мае всего за 7–10 дней могут съесть количество пищи, составляющее до 28% их годового рациона (Иванова, 1966). В июне, когда вода на мелководье прогревается (552 градусодня), щуки его покидают и уходят в глубинные участки водоема (10 м и более), где сумма тепла значительно ниже – 420 градусодней (табл. 2). В сентябре–октябре в этой глубоководной зоне (русла бывших рек, озера) обитают все старшие особи популяции щуки (табл. 1). На территориальную разобщенность обитания молоди и взрослых особей в популяции щуки указывают и другие исследователи (Попова, 1965; Орлова, 1981).

Для выяснения степени влияния температуры воды на жизнедеятельность щук нами был проведен длительный эксперимент. Группу щук, из потомства одной самки, с момента их выхлыва из икры и до достижения десятилетнего возраста содержали в прудах. В летний период они находились в мелководных прудах (выростных и нагульных) с глубинами 1–1.5 м, которые очень сильно прогревались. Осенью щук пересаживали в зимовальные пруды (глубина 2.5–3 м), где они находились до весны. Щук содержали при избытке корма. На всем протяжении эксперимента в прудах, где обитали подопытные рыбы, ежедневно измеряли температуру. Обобщенные данные по среднемесячной температуре в прудах и на отдельных глубинах Рыбинского водохранилища приведены в таблице 2. Они показывают, что теплосодержание вод в прудах было выше, чем в мелководном прибрежье Рыбинского водохранилища в течение всего вегетационного периода.

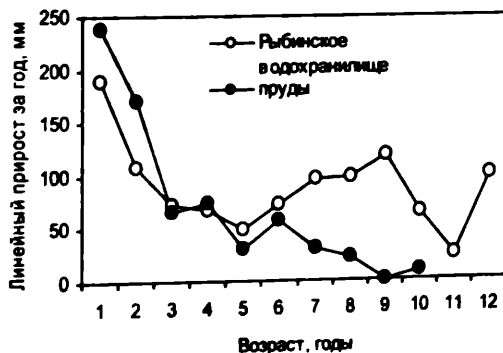


Рис. 1. Годовые линейные приросты щук

Нами проведено сравнение темпа линейного и весового роста шук, проживших жизнь в прудах (собственные данные), и шук из Рыбинского водохранилища – данные И.Е. Пермитина (1959). Установлено, что на первом и втором годах жизни приросты длины тела у шук в мелководных прудах были больше, чем в водохранилище. На третьем и четвертом годах величины линейных приростов рыб в обоих водоемах сравнялись (рис. 1). Начиная с пятого года жизни, «прудовые» шуки стали отставать в росте от «водохранилищных»: величина ежегодных приростов их тела была в 1.6–4.5 раза меньше, чем у шук из Рыбинского водохранилища. На девятом году жизни линейный рост «прудовых» шук полностью прекратился, на десятом году составил всего 8.7 мм, поскольку возобновился только у одной особи. У «водохранилищных» шук в возрасте 9 и 10 лет прирост длины тела оставался достаточно высоким (рис. 1). В результате, десятилетние «прудовые» шуки имели длину в среднем 695 мм, а «водохранилищные» – 937.

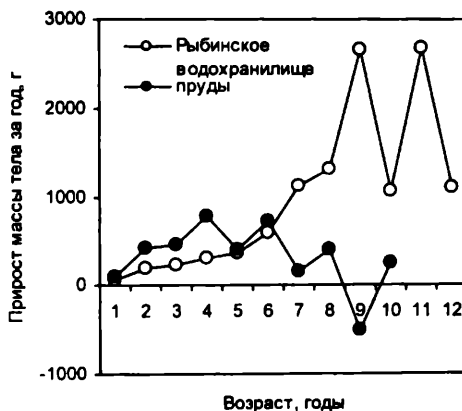


Рис. 2. Годовые весовые приросты шук

Весовой рост рыб, как и линейный, в первые годы жизни был более интенсивным в прудах (рис. 2). До четырехлетнего возраста величины ежегодных приростов массы тела «прудовых» рыб были в 1.5–2.5 раза больше, чем у «водохранилищных». На пятом году жизни значения этих показателей у исследуемых групп шук почти сравнялись, а с шестого года ежегодные приросты массы тела у шук в прудах, ритмично колеблясь,



стали постепенно уменьшаться (рис. 2). На девятом году они перешли в область отрицательных значений: щуки потеряли в среднем около 15% массы тела. В водохранилище кривая величин весовых приростов рыб после шестого года резко устремилась вверх (рис. 2). В итоге, масса тела «прудовых» щук в десятигодовалом возрасте была равна в среднем 3215 г, а «водохранилищных» – 7921 г.

Анализ температурного режима в двух водоемах показал, что в прудах в июне сумма тепла оказалась даже несколько выше, чем в прибрежье водохранилища, которое щуки покидали и уходили в более глубокие участки. В июле вода в прудах прогревалась до 651 градусоградусной, в августе – до 577. Длительное пребывание щук в зоне сильного прогрева воды привело к тому, что, несмотря на наличие пищи, щуки старшего возраста перестали питаться (у них исчезал весенний пик откорма, характерный для хищников в водохранилище). И как следствие, прекратился линейный рост, наблюдались потери массы тела, нарушилась регулярность нереста. Влияние температуры воды в районе обитания на интенсивность питания щук отмечают О.А. Попова (1971) и другие авторы.

Проведенные исследования показали ведущую роль температуры в сезонных особенностях распределения щуки в Рыбинском водохранилище.

#### **Список литературы**

- Государственный водный кадастр. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1986. Часть 2. Озера и водохранилища. Т. 1. Вып. 23. Обнинск: ВНИИГМИ-МЦД, 1988.
- Иванова М.Н.* Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1966. 17 с.
- Иванова М.Н., Лопатко А.Н., Мальцева Л.В.* Пищевые рационы и кормовые коэффициенты молоди щуки *Esox lucius* L. в Рыбинском водохранилище // *Вопр. ихтиологии*. 1982. Т. 22. Вып. 2. С. 233–239.
- Пермитин И.Е.* Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища // *Тр. Ин-та биологии водохранилищ*. 1959. № 2(5). С. 148–158.
- Попова О.А.* Экология щуки и окуня в дельте Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1965. 24 с.
- Попова О.А.* Биологические показатели щуки и окуня в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью // *Закономерности роста и созревания рыб*. М.: Наука, 1971. С. 102–152.
- Орлова Э.Л.* Особенности экологии сома и щуки в дельте Волги при зарегулировании стока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 25 с.

УДК 639.2.081.193.51

## **АСИММЕТРИЯ ПОРОГОВ ОТВЕТНЫХ РЕАКЦИЙ РЫБ РАЗНОГО ВОЗРАСТА ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ПОСТОЯННОГО ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ТОКА РАЗЛИЧНОЙ ПОЛЯРНОСТИ**

**Е.И. Извеков**

*Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
izvekov@iblv.yaroslavl.ru*

Явление биологической асимметрии привлекает к себе растущее внимание исследователей. Чаще всего предметом изучения становится билатеральная асимметрия, связанная с различной выраженностью того или иного признака на правой и левой сторонах тела. При этом в последние годы все активнее исследуется асимметрия поведенческих реакций (Val-lortigera et al., 1999; и др.). Однако не меньший интерес представляет существование морфо-функциональной неоднородности вдоль центральной оси тела. Такая асимметрия, пытаемая также полярностью, издавна рассматривалась в неразрывной связи с билатеральной асимметрией (Puxley, de Beer, 1934).

У рыб ярко выраженным примером подобной асимметрии служит различие ответных реакций на воздействие постоянным или прерывистым импульсным током различной полярности. В зависимости от ориентации рыб в полях постоянного и униполярного тока различают восходящий ток (голова рыбы направлена к катоду) и нисходящий ток (голова направлена к аноду). Восходящий ток обычно оказывает на рыб возбуждающее действие, а нисходящий – тормозящее (Scheminsky, 1924; и др.).

У многих видов рыб асимметрия физиологических и поведенческих характеристик выражается также в анодной реакции – безусловно-рефлекторном движении головой в сторону положительного электрода. Кроме того, при действии восходящего тока пороги реакции возбуждения рыб, как правило, оказываются ниже, чем в поле нисходящего тока (McBury, 1956; Мурапейко, 1980; Абдыматова и др., 1983; Данилюте и др., 1983; Балаев, 1986). Замечен и ряд отклонений от указанной закономерности, связанных с внутри- и межвидовыми особенностями экологического стереотипа поведения (Балаев, Фурса, 1980; Балаев, 1986).

Вопрос о возможности возрастных изменений соотношения порогов первичной реакции рыб при различной полярности раздражителя до сих пор остается открытым. Поэтому целью работы стало изучения асимметрии порогов реакции возбуждения рыб разного возраста при действии восходящего и нисходящего постоянного тока.

**Материал и методы.** Объектами исследования служили лещ *Abramis brama* (L.), окунь *Perca fluviatilis* L. и щука *Esox lucius* L. Эксперименты проводили в широком возрастном интервале, начиная с момента выхода личинок из икры (у щуки – с возраста 7 сут). Личинки были получены путем искусственного оплодотворения икры и выращены в лабораторных условиях. Рыб более старших возрастных групп (лещ – от 90 сут до 16 лет, окунь – от 20 сут до 5 лет, щука – от 75 сут до 5 лет) отлавливали мальковой волокушей или неводом на естественных биотопах. Опыты с ними проводили после предварительной акклимации к стандартным условиям в течение 10–14 сут. Изучено 10 возрастных групп леща, 6 – окуня и 4 – щуки. Каждая выборка рыб одного возраста включала 10 (в отдельных случаях 5–7) особей.

Электрический ток различной полярности поступал с источника постоянного тока УИП-1 через реостат. Температура воды составляла 17–21°C, электропроводность 33–38 мС/см/м, продолжительность стимуляции – 3 с.

Для представления основных результатов анализа асимметрии было выбрано вздрагивание тела (как основная форма поведенческого ответа, односторонне проявляющаяся у всех возрастных групп). Пороги более ранних поведенческих реакций также фиксировались в ходе эксперимента, чтобы сравнить степень асимметрии при ее оценке по вздрагиванию тела и по минимальной реакции рыб.

Количественным выражением асимметрии служило отношение разности между пороговыми значениями напряженности при воздействии нисходящего ( $E_n$ ) и восходящего тока ( $E_v$ ) к сумме этих величин (выраженное в процентах):

$$K_{as} = \frac{E_n - E_v}{E_n + E_v} \cdot 100\%.$$

Статистическую достоверность различий коэффициента асимметрии оценивали по критерию Стьюдента.

**Результаты исследования.** Соотношение порогов реакций на воздействие восходящего и нисходящего тока существенно изменяется в процессе развития. Для младших возрастных групп изученных видов рыб характерен минимальный уровень коэффициента асимметрии  $K_{as}$ . В первые месяцы жизни значения коэффициента колеблются вокруг нулевой линии в интервале от -7,7 до +3,6%, а затем достоверно повышаются с возрастом ( $p < 0,01$ ). У взрослых рыб, в зависимости от их видовой принадлежности и возраста, значения  $K_{as}$  составляют от 13,5 до 64,1%.

У половозрелых лещей обнаружено достоверное снижение асимметрии по сравнению с 4-летними особями ( $p < 0,05$ ) и некоторая тенденция к ее дальнейшему уменьшению с возрастом у особей старше 7 лет.

( $p > 0.05$ ). Асимметрия порогов реакций на постоянный ток различного направления наиболее ярко выражена у щуки, в меньшей степени у окуня и в минимальной – у леща. Так, у щуки в возрасте 5 лет  $K_{ас}$  достигает  $64.1 \pm 3.9\%$ , у окуня того же возраста  $40.1 \pm 1.3\%$ , у леща в возрасте 4 года  $29.0 \pm 1.4\%$ , а старше 7 лет –  $13.5\text{--}20.7\%$  ( $p < 0.05$  для всех сравниваемых видов).

Сравнение величины асимметрии при оценке по вздрагиванию корпуса и по минимальной реакции показало, что в последнем случае регистрируются более низкие значения  $K_{ас}$ . Разница обусловлена тем, что движения спинного или хвостового плавников чаще проявляются при воздействии нисходящего тока, в то время как преобладающим типом ответа на восходящий ток остается вздрагивание.

Существенное влияние на величину асимметрии может оказывать и физиологическое состояние рыб. В частности, закономерные изменения коэффициента асимметрии наблюдались у 7-летних лещей из неводного улова в процессе адаптации к лабораторным условиям. Непосредственно после поимки были отмечены крайне низкие значения  $K_{ас}$  ( $-7.7 \pm 4.4\%$ ), которые на 10-е сутки возросли до  $+20.7 \pm 4.0\%$ .

**Обсуждение.** Результаты исследований показывают, что характерная для взрослых рыб асимметрия реакций на постоянный ток различной полярности возникает не сразу, а постепенно формируется в ходе развития. Об этом же свидетельствуют и данные литературы. В частности, молодь форели приобретает способность к ориентации в поле электрического тока лишь с 36-го дня развития (Scheminzky, 1924). У личинок глоссы *Platichthys flesus luscus* (Pall.) (1 сут) пороги первой реакции при воздействии восходящего тока (Абалмазова и др., 1983) были выше, чем в случае нисходящего, соответственно 14.6 и 9.3 В/м (коэффициент асимметрии  $K_{ас} = -22.2\%$ ). В возрасте 13 сут соотношение между порогами этих реакций изменяется на противоположное – соответственно 10.2 и 15.8 В/м (коэффициент асимметрии =  $+21.5\%$ ). У глоссы размером 17–24 см (Балаев, Фурса, 1980)  $K_{ас}$  снова приобретает отрицательный знак ( $-10.3\%$ ).

При анализе имеющихся в литературе данных обращает на себя внимание тот факт, что наибольший уровень асимметрии порогов возбуждения при различной ориентации рыб в электрическом поле характерен для рыб с ярко выраженной анодной реакцией. Для проведения анализа мы рассчитали коэффициент асимметрии  $K_{ас}$  первичной реакции 22 видов рыб по материалам ряда исследователей (Mc Vay, 1956; Бараускас, 1978; Балаев, Фурса, 1980; Муравейко, 1980; Абалмазова и др., 1983; Данюлите и др., 1983; Балаев, 1986). У большинства видов рыб, имеющих анодную реакцию,  $K_{ас}$  варьирует от 12 до 43%. Рыбам, не имеющим анодной реак-

цин (за исключением ласкиры *Diplodus annularis* (L.)), свойственны близкие к нулю или отрицательные значения коэффициента асимметрии ( $K_{as} = -18 \dots 0\%$ ).

Еще в 1968 г. И.В. Никоноров попытался связать механизм реакций рыб в поле постоянного тока, и прежде всего анодной реакции, с генерацией ими биоэлектричества. Недостаточно обоснованная гипотеза подверглась справедливой критике со стороны В.Р. Протасова (1973), отметившего значительную разницу между порогами анодной реакции и амплитудой внешних электрических полей, создаваемых рыбами. Однако эта идея может оказаться весьма плодотворной для объяснения различий в порогах первичной реакции при действии восходящего и нисходящего тока. Как известно, вокруг рыб существуют так называемые квазипостоянные электрические поля. Они представлены полями постоянного тока и инфранизкочастотными колебаниями потенциала, имеющими частоту, близкую к нулевой. Распределение биопотенциала вдоль тела рыб близко к дипольному, причем у большинства видов голова заряжена положительно по отношению к хвосту (Барон, 1982; Басов, 1985). По мнению В.М. Муравейко (1980), в случае восходящего тока, вероятно, происходит деполяризация естественного диполя (или составляющих его возбудимых тканей), что ведет к снижению порога чувствительности к постоянному току. Нисходящий ток, напротив, может приводить к гиперполяризации и соответственно к повышению порога реакции.

По оценке Б.М. Басова (1985), значения амплитуды постоянных потенциалов лежат в пределах милливольтового диапазона (на расстоянии 0.5–1 см от особи). Измерения квазипостоянных электрических полей, проведенные на расстоянии в 2–3 длины рыбы (Барон, 1982), показали, что плотва длиной 12 см обладает квазипостоянным токовым дипольным  $97.5 \text{ мкА} \cdot \text{см}$  вдоль продольной оси тела. Весьма значительные амплитуды трансэпителиального потенциала у пресноводных и морских рыб были зарегистрированы в цикле исследований Б.И. Бессонова и С.В. Буцука (Бессонов и др., 1975; Буцук, 1983). В этих опытах потенциалы у поверхности тела рыбы измерялись на расстоянии около 1 мм по отношению к электроду сравнения, удаленному от рыбы на 20–30 см, причем максимальная напряженность поля вдоль тела рыбы достигала  $10 \text{ мВ/см}$ .

Таким образом, полностью сбрасывать со счетов возможность взаимодействия внешнего электрического поля с собственным электрическим полем рыбы, по-видимому, еще рано. Возможно также, что различия в порогах реакции возбуждения рыб, степень выраженности у них анодной реакции и наличие разности потенциалов между головой и хвостом связаны между собой и представляют собой выражение более общего морфо-физиологического градиента вдоль центральной оси тела. В этом плане существование каудо-ростральной разности потенциалов может ока-

заться не причиной асимметрии порогов реакций рыб на восходящий и нисходящий постоянный ток (или анодного гальванотаксиса), а, скорее, коррелятом этой асимметрии.

**Вывод.** Таким образом, асимметрия порогов реакций рыб на восходящий и нисходящий ток меняется в процессе онтогенеза. Она минимальна у личинок после выклева из икры и остается на низком уровне в течение первых нескольких месяцев развития. Максимальные значения коэффициента асимметрии, как правило, наблюдаются у взрослых рыб или неполовозрелых особей.

При количественной оценке степени асимметрии следует учитывать, что максимальные значения показателя асимметрии регистрируются при использовании вздрагивания тела в качестве поведенческого критерия. В первую очередь это касается представителей старших возрастных групп, у которых при увеличении силы восходящего тока вздрагиванию предшествуют более тонкие поведенческие и физиологические ответы. Отмеченную особенность следует учитывать как при сравнении разных видов или возрастных категорий, так и при сопоставлении данных, полученных разными авторами. Соответственно, необходимо, по возможности, фиксировать всю гамму проявления реакции возбуждения от ее первых визуально заметных признаков до вздрагивания тела (или оборонительной реакции – броска). При проведении экспериментов необходимо также учитывать возможность изменений асимметрии в процессе адаптации рыб к лабораторным условиям.

Физиологические механизмы асимметрии рыб на воздействие постоянным током различного направления и причины наблюдаемых онтогенетических изменений, а также их связь с анодной реакцией и полярностью естественного квазипостоянного поля организма требуют дальнейшего изучения. Результаты таких исследований представляют большой интерес для понимания природы биологической асимметрии, выяснения механизмов действия тока на рыб, а также для совершенствования способов управления их поведением и создания новых методов диагностики физиологического состояния гидробионтов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 05-04-48633-а).

#### **Список литературы**

- Абалмазова М.Г., Балаев Л.А., Запорожец О.М.* Влияние продолжительности содержания гидробионтов в аквариуме на величину порогов их реакций в электрическом поле // Возможности использования физико-химических раздражителей для управления поведением рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1983. С. 21–30.

- Балаев Л.А. Роль различных отделов ЦНС в поведении рыб в электрическом поле // Электрические свойства гидробионтов. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1986. С. 239–268.
- Балаев Л.А., Фурса Н.Н. Поведение рыб разной экологии в электрических полях. I. Пороги первой реакции // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 4(123). С. 751–755.
- Бараускас Р. Действие одиночных электрических стимулов на активность нейронов продолговатого мозга щуки *Esox lucius* L. // Журн. эвол. биохимии и физиологии. 1978. Т. 14. № 6. С. 601–603.
- Барон В.Д. Электрогенераторные системы рыб: эволюция и механизмы адаптации. М.: Наука, 1982. 112 с.
- Басов Б.М. Электрические поля пресноводных незлектрических рыб. М.: Наука, 1985. 73 с.
- Бессонов Б.И., Буцук С.В., Федоров А.И. Электрическое поле кожи рыб // Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15. Вып. 5(94). С. 929–931.
- Буцук С.В. Электрическое поле постоянного тока и сверхнизких частот некоторых видов морских костистых рыб // Возможности использования физико-химических раздражителей для управления поведением рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1983. С. 77–82.
- Данюлите Г.П., Нактинис И.М., Симоновичене Б.И., Швейстите А.И. Пороги чувствительности рыб к электрическому току, определенные разными методами // Возможности использования физико-химических раздражителей для управления поведением рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1983. С. 7–11.
- Муравейко В.М. Электрическая чувствительность лососевых рыб // Сигнализация и поведение морских рыб. Л.: Наука, 1980. С. 11–23.
- Никоноров И.В. Непрерывные способы лова рыбы. М.: Пищевая промышленность, 1968. 103 с.
- Протасов В.Р. Бионические аспекты использования электрическими рыбами приемов лова и обороны // Электрические и акустические поля рыб. Гл. V. М.: Наука, 1973. С. 183–194.
- Huxley J.S., de Beer G.R. The origin of polarity, symmetry, and asymmetry // The elements of experimental embryology. Cambridge: Cambridge University Press., 1934. P. 60–82.
- McBary B. The effect of the electric fields on marine fishes // Marine Research. 1956. № 1. 32 p.
- Scheminzy F. Versuche uber Elektrotaxis und Elektronarkose // Pflugers Arch. ges. Physiol. 1924. Bd. 202. S. 200–216.
- Vallortigara G., Rogers L.J., Bisazza A. Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization // Brain Res. Rev. 1999. V. 30. P. 164–175.

УДК 639.2.081.193

## **ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ РЫБ В ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПОЛЯХ**

**Е.И. Извеков**

*Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
izvekov@ibiw.yaroslavl.ru*

Последние десятилетия характеризуются резким увеличением интенсивности и расширением спектра электромагнитного фона в водной среде по сравнению с естественными значениями, к которым исторически приспособлены гидробионты (Протасов и др., 1982; Александров, 1991). Наиболее значительные по величине электрические поля возникают при электролове рыбы. Поэтому неотложной задачей становятся оценка воздействия источников электромагнитного загрязнения среды на фауну водохранилищ и обеспечение экологической безопасности создаваемых электрозаградителей и систем электролова (Извеков, Асланов, 2000; Извеков, 2001; Мишелович, 2004).

Знания о чувствительности рыб к электрическим полям необходимы не только для экологического нормирования электромагнитных нагрузок на водоемы и управления поведением животных, но также для понимания механизмов электровосприятия и эволюции сенсорных систем (Александров, 1991; Протасов и др., 1982). Кроме того, они представляют большой интерес для разработки методов прижизненной оценки функционального состояния организма.

Рыбы, не имеющие специализированных электрорецепторов и составляющие подавляющее большинство всех видов рыб (около 98%) во многих отношениях остаются менее изученными, чем электрочувствительные виды. В связи с этим нами были проведены комплексные исследования, включавшие эксперименты по изучению наиболее дискуссионных – возрастных и спектральных – аспектов воздействия электрического тока на пресноводных рыб, не имеющих электрорецепторов, а также экологическую оценку применения орудий электролова на практике (на примере близнецового электротрала ЭЛУ-6М).

Среди большого разнообразия форм ответа рыб на электрическое воздействие в качестве базовых были выбраны реакции возбуждения (вздрагивание тела или плавников рыбы) и электрошока или тетануса (потеря подвижности), которые наиболее четко и однозначно регистрируются при визуальных наблюдениях. Определение порогов реакций



осуществлялось в широком возрастном интервале (от момента выклева из икры до достижения взрослого состояния). Исследования проводили как в условиях физиологической нормы, так и при изменениях функционального состояния особи.

В ходе экспериментов определены пороги ответных реакций рыб при воздействии постоянного электрического тока и синусоидального тока различной частоты (в диапазоне 20–20000 Гц). Выполнена оценка уровня индивидуальной изменчивости и асимметрии порогов ответных реакций рыб при воздействии постоянного тока различной полярности. Проведены исследования спектральной чувствительности рыб в различные периоды их жизненного цикла. Разработаны количественные методы анализа спектральной чувствительности рыб к электрическим полям. На основе собственных материалов и данных литературы проведено сравнение частотных спектров электровосприятия и разрядной деятельности рыб, а также осуществлен анализ взаимосвязи этих показателей с особенностями энергетического обмена и организации развивающегося индивида.

Выполнены комплексные исследования экологических последствий применения близнецового электротрала ЭЛУ-6М на Горьковском водохранилище (на территории Костромской и Ивановской областей). Измерены реальные значения напряженности электрического поля, создаваемого электротралом в водной среде. Проведен анализ эффективности тралового электролова и его влияния на видовую, размерно-массовую структуру уловов и состояние выловленных рыб

**Результаты исследований.** Установлено, что чувствительность рыб существенно зависит от частоты раздражения. В области 50–200 Гц имеются определенные оптимальные частоты, которые вызывают ярко выраженный поведенческий отклик. Остальные частоты оказывают более слабый эффект. При этом для реакции тетануса характерны более узкие и высокочастотные спектры электровосприятия по сравнению с первичной реакцией. Видовая специфика ответных реакций проявляется в различии оптимальных частот стимуляции, а также в особенностях формы частотного спектра воспринимаемых электрических колебаний.

По мере развития рыб (лещ, окунь и щука) частотный спектр электровосприятия претерпевает ряд закономерных изменений, наиболее рельефно выраженных в первые месяцы жизни. На ранних стадиях развития, начиная с момента выклева из икры и кончая переходом на внешнее питание, максимум электрочувствительности располагается в области низких частот 20–50 Гц. Затем зона максимума постепенно расширяется и в мальковом периоде развития занимает интервал от 100 до 800–5000 Гц в зависимости от видовой принадлежности рыб. В дальнейшем спектр электровосприятия сужается и к концу лета прини-

мает куполообразную форму с пиком в области 100–200 Гц, характерную и для взрослых животных.

Сравнительный анализ собственных материалов по частотным спектрам электровосприятия с данными по спектрам разрядной деятельности незлектрических рыб (Протасов, 1972; Басов, 1985; и др.) показал их близкое соответствие. С позиций теории нелинейных колебаний механизм этого явления объясняется резонансными эффектами, связанными с синхронизирующим действием внешних электрических колебаний на внутренние автоколебательные процессы, протекающие в сенсорных и двигательных нейронах рыб и имеющие характерную собственную ритмику. Наличие тесной связи оптимальных (резонансных) частот стимуляции с интенсивностью энергетического обмена и проницаемостью клеточных мембран позволяет использовать частотный спектр электровосприятия и генерации в качестве своеобразного «портрета» изучаемой системы. При этом значение резонансной частоты спектра отражает энергетические особенности объекта, а форма спектра – информационные особенности, связанные с разнообразием функциональных свойств отдельных возбудимых образований и силой их взаимодействия.

Предложено несколько методических подходов, позволяющих перейти от визуального описания спектров частотных спектров электровосприятия к их количественному анализу. В основе первого подхода лежит «инверсия» частотно-пороговых кривых и последующее их рассмотрение в качестве резонансных кривых, изучаемых в физике и радиотехнике или обычных вариационных кривых, используемых в математической статистике. Кроме того, предложен регрессионный подход к определению функциональной подвижности возбудимых образований и целостного организма. Метод основан на аппроксимации реальных частотно-пороговых кривых уравнением полинома второй степени с предварительной логарифмической нормализацией исходных данных. На основе указанных выдвинутых подходов разработано семейство количественных показателей, учитывающих различные аспекты формы эмпирических кривых. К числу этих показателей относятся средняя взвешенная частота, дисперсия, ширина кривой резонанса, энтропия и другие критерии.

Прослежены изменения количественных критериев электровосприятия при изменении температуры, степени минерализации воды, а также при адаптации рыб к лабораторным условиям. Показано, что понижение температуры и перенос рыб из природного водоема в искусственных условия приводят к уменьшению средней взвешенной частоты электровосприятия, что сопровождается сужением спектра и обеднением его высокочастотными составляющими. Наблюдаемые сдвиги функционального

состояния рыб находят наглядное отражение в изменениях предложенных количественных показателей.

Для выяснения характера изменений чувствительности и устойчивости рыб к полю электрического тока в ходе их жизненного цикла проведены исследования реакций леща, окуня и щуки на воздействие переменного тока частотой 50 Гц. Пороги ответных реакций рыб наиболее резко снижаются от момента выклева из икры до наступления половозрелости, после чего наступает их относительная стабилизация, которая отчетливее выражена в случае первичной реакции. Наблюдаемые изменения описываются степенным уравнением, причем для реакции тетануса характерно более точное соответствие между эмпирическими и расчетными значениями. Эти факты свидетельствуют о различии физиологических механизмов данных реакций и объясняются тем, что тетанус в большей степени связан с раздражением протяженных двигательных путей спинного мозга, а первичная реакция – с преимущественным воздействием тока на периферические нервные аппараты.

В процессе развития рыб изменяются не только абсолютные значения порогов возбуждения и электрошока, но и их соотношение, определяющее динамический диапазон реакций живой системы на внешнее воздействие. У всех исследованных видов рыб отношение порога электрошока к порогу возбуждения повышается до возраста 35–45 сут, а в дальнейшем – уменьшается. Это свидетельствует об опережающем развитии чувствительных структур организма по сравнению с формированием локомоторного аппарата на ранних стадиях развития. Таким образом с возрастом чувствительность рыб к воздействию электрического поля в целом повышается, а абсолютная устойчивость, определяемая порогом наступления шокового состояния, – снижается. Динамический диапазон, служащий обобщенной характеристикой функций чувствительности и устойчивости, может рассматриваться в качестве меры относительной устойчивости. Широкий диапазон реагирования означает для рыбы более обширную зону пространственной ориентации в электрическом поле.

Эксперименты на леще, окуне и щуке показали, что возрастная динамика индивидуальной изменчивости порогов первичной реакции при воздействии синусоидального тока частотой 50 Гц носит сложный колебательный характер. На ранних этапах онтогенеза коэффициент вариации порогов возбуждения составляет 10–14%. После непродолжительного спада уровень изменчивости заметно повышается и достигает максимальных значений (23–30%) в возрасте 20–40 сут. У 2–3-месячных мальков прослеживается устойчивое снижение вариабельности порогов ответ-

ных реакций (до 4–5%). Через 1–3 года после начала массового полового созревания исследуемых видов рыб проявляется второй пик индивидуальной изменчивости. В старших возрастных группах значения коэффициента вариации снова уменьшаются (с 27 до 5% у леща, с 14 до 8% у окуня и с 23 до 15% у щуки). Периодическое повышение variability пороговых значений реакции возбуждения, по всей видимости, связано с гетерохронным созреванием сенсорных систем у отдельных особей.

Сравнение очередности проявления различных форм ответа на электрическое раздражение и количественный анализ наблюдаемых соотношений между порогами различных ответных реакций у незлектрических и электрочувствительных рыб позволили выделить некоторые общие закономерности изменения сенсорных характеристик, сопровождающие появление специальной чувствительности. Одна из эволюционных тенденций проявляется в значительном расширении динамического диапазона реагирования (на 80–90 дБ). У животных, обладающих специальной чувствительностью, пороги обнаружения смещаются в область малых величин сигнала. Одновременно происходит расширение интервалов, разделяющих логарифмы пороговых значений различных ответных реакций. Организм как бы переходит к использованию растянутой шкалы измерения интенсивности воздействующего фактора.

В ходе комплексных исследований по воздействию близнецового электротрала ЭЛУ-6М на биоценозы Горьковского водохранилища были определены значения напряженности вертикальной и горизонтальной компонент электрического поля, создаваемого электротралом. Напряженность поля достигает наибольшей величины (порядка 3000 мВ/см) вблизи электродов. На расстоянии 2 м от электрода вертикальная компонента электрического поля не превышает 40, а горизонтальная – 34 мВ/см. Разработана математическая модель электрического поля трала, позволявшая сравнить характеристики электрического поля орудия лова с порогами ответных реакций рыб.

Средняя уловистость электроловильного комплекса ЭЛУ-6М при облове разреженных группировок рыб составила 33–97 кг/ч (при облове плотных скоплений до 600 кг/ч). Часовые уловы электротралом со включенными электроподборами на 73–143% превышали уловы без тока. Зарегистрировано увеличение уловов электротралом в вечерние и ночные часы по сравнению с дневными в 2–4 раза, связанное с изменениями концентрации рыб в течение суток и их периодическими миграциями по вертикали.

Видовой состав уловов при использовании электрифицированного и обычного тралов не имел принципиальных отличий. Погибшей рыбы по-

зади электрифицированного трала не обнаружено. Небольшая часть рыб всплывает на поверхность в состоянии электронаркоза в количестве не более 4 экз./ч ( $< 2.6\%$  от общего числа пойманных рыб). Как правило, всплывшие особи восстанавливают нормальную координацию движений через 5–7 мин. Рыбы из улова электротрала не имели травм и проявляли высокую двигательную активность. Восстановление плавательной способности у них происходило практически мгновенно или через несколько минут (если рыбы находились в кутке не более 10 мин).

Прилов молодого леща оказался одинаково высоким как в опытных уловах (с электротоком), так и в контрольных (без тока), достигая 64–65% у г. Кинешмы и 89–92% у г. Костромы (по числу экземпляров). В то же время, применение близнецового электротрала в условиях Горьковского водохранилища позволяет несколько улучшить размерную структуру уловов – главным образом за счет уменьшения доли мелких особей ( $< 200$  мм), а также за счет некоторого увеличения вылова наиболее крупных рыб, обеспечивая общее повышение средней длины леща на 5–10% и его средней навески на 17–26%. Однако существенно уменьшить прилов маломерного леща электротрал может только в тех случаях, когда в облавливаемом стаде значительна численность особей с длиной тела  $> 400$  мм (Сечин, 1980), что нехарактерно для исследованных русловых участков водохранилища. Особенности размерного состава леща в уловах установки ЭЛУ-6М хорошо согласуются с результатами изучения порогов реакций этого вида рыб в экспериментальных условиях.

**Заключение.** Обнаруженные закономерности возрастной динамики порогов ответных реакций дают представление о нормальном уровне устойчивости и чувствительности рыб к кратковременным воздействиям сильных электрических полей в различные периоды жизненного цикла. Подобная информация прежде всего необходима для экологического обоснования допустимых электромагнитных нагрузок на пресноводную ихтиофауну. Установленные частотные и возрастные закономерности электровосприимчивости могут быть использованы в целях оценки функционального состояния рыб. Особый интерес в этом отношении представляют спектральные характеристики электровосприимчивости, тесно связанные с таким важным диагностическим критерием, как физиологическая лабильность.

Знания о возрастных и спектральных закономерностях электровосприимчивости представляют интерес и для разработки методов управления поведением рыб. Они могут помочь с учетом стадии развития объекта выбрать оптимальные параметры тока для электролова и предотвращения их попадания в водозаборы, в зоны дноуглубительных и других подводных работ.

Результаты полевых исследований на Горьковском водохранилище показали, что специально созданные и производственно изготовленные средства электролова, при надлежащей их эксплуатации и соблюдении действующих Правил рыболовства, не создают прямой угрозы для водной экосистемы. Тем не менее в перспективе необходимы дальнейшие исследования по таким аспектам электролова, как эффект многократно повторяющегося раздражения; отсроченная смертность; отдаленные последствия длительного применения электролова для популяций рыб, обитающих на облавливаемой акватории (включая возможные изменения их генофонда); влияние на репродуктивный успех рыб, их воспроизводительную систему и ранние стадии эмбрионального развития; воздействие тока на невыловленных особей, а также на те виды рыб, которые не являются непосредственными объектами промысла. Еще менее изучены последствия браконьерского лова рыбы с применением самодельных установок, амплитудно-частотные характеристики которых, как правило, существенно отличаются от оптимальных.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 05-04-48633-а).

#### Список литературы

- Александров В.В.* Поведенческие и ориентационные физиологические реакции высших гидробионтов в условиях изменения фоновых электромагнитных характеристик среды обитания // *Экология моря*. 1991. Вып. 37. С. 64–73.
- Басов Б.М.* Электрические поля пресноводных незлектрических рыб. М.: Наука, 1985. 73 с.
- Извеков Е.И.* Влияние электромагнитных полей // *Экологические проблемы Верхней Волги*. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 308–323.
- Извеков Е.И., Асланов Г.А.* Экологическая безопасность электролова и эффективность промысла во внутренних водоемах // *ВНИЭРХ. Сер. Актуальные научно-технические проблемы отрасли*. М., 2000. Вып. 2. С. 1–68.
- Мишелович Г.М.* Техничко-биологическое обоснование экологически безопасных параметров электромагнитного поля для промысла и защиты рыб // *Проблемы экологической безопасности промысла рыб на внутренних водоемах*. Сб. науч. трудов ФГНУ ГосНИОРХ. Спб. 2004. Вып. 330. С. 43–60.
- Протасов В.Р.* Биоэлектрические поля в жизни рыб. М.: ЦНИИТЭИРХ. 1972. 228 с.
- Протасов В.Р., Бондарчук А.И., Ольшанский В.М.* Введение в электрофизиологию. М.: Наука, 1982. 336 с.
- Сечин Ю.Т.* Развитие тралового промысла на водохранилищах // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1980. Вып. 151. С. 8–87.

УДК 597-151(28)

## **ОРИЕНТАЦИЯ РЫБ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО В ВОДНОЙ СРЕДЕ**

**Д.В. Измятинский**

*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
Владивосток, Россия, vdovin@tinro.ru*

Известно, что надкласс Рыбы включает в себя очень широкое разнообразие жизненных форм, за счет которых данные животные приспособились к весьма неоднородным условиям среды. Это же касается небольшого по площади залива Петра Великого (Японское море). В свою очередь выработанные приспособления у рыб определяют их ориентацию в водном пространстве.

Цель работы – показать ориентацию разных групп рыб в водном пространстве на фоне биотических и абиотических факторов.

Материалы по видовому составу, распределению рыб и данные по физико-химическим параметрам среды, используемые в работе, получены в экспедициях ТИНРО-Центра по заливу Петра Великого на судах типа МРС, МРТК и СЧС с 1984 по 2004 гг.

В первую очередь ориентация рыб в пространстве связана с тяготением их к конкретным факторам среды. Характеристики воды, как правило, значительно варьируют не только в разных районах залива, но и в одних и тех же точках на различных горизонтах водной толщи (Мануйлов, 1990). Так, летом на поверхности температура принимает максимальные значения, а соленость – минимальные, у дна – наоборот. Поверхностные слои воды богаче растворенным кислородом, кроме того, сюда интенсивно проникают солнечные лучи, действие которых сильно ослабевает по мере приближения ко дну. По указанным и другим причинам разные рыбы обычно образуют определенные группы, приуроченные к тем или иным слоям воды. Известно, что это регулируется нервнорефлекторной деятельностью рыб, реагирующей на изменения химизма воды (Наумов, 1982).

Рыбы по своему образу жизни могут быть разделены на три группы: обитающие у дна, придонно-пелагические и пелагические. Рыбы, обитающие у дна, предпочитают наиболее низкие значения температуры (менее 10°C), высокие показатели солености (32–34‰) и сравнительно слабую освещенность. Частота их вертикальных миграций в пелагические слои может возрастать в ночное время суток. Обитающие у дна тоже делятся на две хорошо отличающиеся группы. Первая – это донные, которые почти неразрывно связаны с грунтом. У таких рыб вырабатываются

свои специальные приспособления, облегчающие их ориентацию в указанном биотопе. У некоторых из них для ползания по дну видоизменяется конечности. Так, у большинства бычков из семейства керчаковых для улучшения опоры на грунт первый луч брюшного плавника обособляется в хорошо развитую колючку. У других бычков из семейства бычковых наблюдается еще более сильное преобразование брюшных плавников. Поскольку эти рыбы живут в прибрежной зоне с ярко выраженными приливно-отливными явлениями, у них брюшные плавники, сливаясь воедино, превращаются в присоску. За счет этой присоски они прикрепляются к камням, чтобы не быть унесенными в открытое море или выброшенными на берег.

С другой стороны, у тех или иных рыб могут недоразвиваться элементы строения, не нужные им при ориентации в пространстве. У очень многих донных рыб сильно, вплоть до полного исчезновения, редуцируется чешуя, основная функция которой – улучшение трения при плавании. Донные рыбы, как правило, не являются хорошими пловцами и не совершают протяженных миграций. Зато они лучше приспособлены к жизни и ориентации в конкретных экосистемах шельфа, для чего у них выработались соответствующие особенности строения тела. Донные хищные рыбы имеют сравнительно большие размеры и вооружены всевозможными шипами, которые наблюдаются в области головы и плавников. Шипы на голове могут иметь самую разнообразную форму, особенно у уже упомянутых керчаковых. Например, характеризующаяся весьма значительными размерами передняя пара шипов двурогого бычка внешне очень напоминает рога оленя. У бентосоядных донных рыб, в основном потребляющих мелких беспозвоночных, наоборот, вырабатываются приспособления для защиты от хищников. В частности, тело большинства морских лисичек вместо чешуи покрыто сравнительно прочным костным панцирем. Многие рыбы в целях маскировки способны менять свет тела подстать окружающей среде. Случаи, когда камбалы, попавшие в рыбацкую сеть, приобретают окраску наподобие шахматной доски, не так редки. Обычно маскировка под окружающую обстановку используется как средство защиты, но есть данные об использовании этого приема и для нападения. Все перечисленные особенности донных рыб позволяют им более ловко ориентироваться в пространстве при осуществлении физиологических нужд.

Среди донных рыб можно выделить еще одну категорию видов – не просто обитающих у дна, а зарывающихся в грунт. Такая форма ориентации в воде выработалась не только в целях добывания кормов, но и для защиты от хищников. Зарывающиеся рыбы в своем большинстве характеризуются некрупными размерами и отсутствием защитных образований на теле. Существует около 10 видов, которые не попадают в донный



трал по причине зарывания в грунт (психролют удивительный, птилихт Гудда и прочие), хотя на ранних стадиях постэмбрионального развития они обитают в пелагиали и облавливаются планктонными сетями. Некоторые из них, например, птилихт Гуда и криворот Берга, имеют узкое и длинное тело. Они обычно большей частью тела погружаются в грунт, откуда высовывается лишь его передний конец. Бычки подсемейства *Artediellinae* эпизодически отмечаются в траловых уловах в игучных количествах. Однако при использовании драги для лова беспозвоночных, захватывающей грунт, их уловы увеличиваются во много раз. Для улучшения ориентации во время зарывания данные бычки имеют не нижний или конечный рот, как у других донных видов, а верхний рот, как у многих представителей пелагической ихтиофауны. Подобная форма рыла облегчает им и дыхание.

Вторая группа обитающих у дна рыб – это придонные формы. Они отличаются от донных тем, что не имеют такой жесткой привязанности к грунту. И эти рыбы тяготеют к условиям среды, наблюдающимся в придонных слоях, но в связи с особенностями питания они приспособились к более подвижному образу жизни. По сравнению с донными рыбами, в их пищевом спектре повышается доля планктонных и нектонных форм (Борец, 1997). Придонные рыбы, в сущности, отмечаются в толще воды, но занимают ее самые глубокие слои, непосредственно примыкающие ко дну. Их тело обычно покрыто чешуей. Несмотря на то, что и эти рыбы не являются очень хорошими пловцами, среди них имеются даже космополиты южного происхождения, ориентированные на перемещения в больших горизонтальных пространствах. Примечательны особенности питания некоторых из них в заливе Петра Великого. В частности, спинороги и собаки-рыбы ориентируются на отыскание баянусов, имеющих в изобилии в ряде районов залива. Мощные зубные пластинки помогают данным видам отгрызать баянусов от друз.

Группа придонно-пелагических видов обитает как в придонных слоях, так и в толще воды, поскольку менее привязана к ее определенным параметрам. Это в основном широко распространенные рыбы, наиболее свободно ориентирующиеся в водном пространстве, чьи скопления рассредоточены по всему шельфу и простираются далее на свал глубин. Самые массовые из видов данной группы – минтай и южный одноперый терпуг. Несмотря на широкое распределение, нерестовые миграции части таких видов строго ориентированы в определенном направлении. Некоторые нерестятся исключительно возле берега. Один из них – южный одноперый терпуг, нерестящийся в августе–ноябре, преимущественно на скалах (Вдовин, 1998). Ему свойственно интересное нерестовое поведение. Самцы терпуга подходят к нерестилищам раньше и занимают определенные нерестовые участки, которые они охраняют от иных представителей сво-

его же пола или других рыб. Затем к местам нереста подтягиваются самки. При этом одна самка способна посещать целый ряд нерестовых участков, везде оставляя икру. После нереста самцы продолжают охранять отложенную икру, а самки уходят с нерестилищ. Таким образом, сохранение необходимого количества икры терпуга в инкубационный период является сложной задачей, и на это ориентированы его самцы. Подобное нерестовое поведение свойственно и для других терпугов, а также для керчаков.

Горизонтальная ориентация многих донных, придонных и придонно-пелагических видов связана с их избирательным отношением к определенным типам грунтов. Например, южный одноперый терпуг в нагульный период избегает пелитовых илов и предпочитает алевроитовые и песчанистые донные отложения. У полосатой камбалы прослеживается обратная тенденция (Измятинский и др., 2002). Понятно, что приуроченность рыб к грунтам определяется распространением на них пищевых организмов.

Пелагические рыбы характеризуются тем, что они, как правило, локализуются в толще воды, т.е. для них желательно наличие высокого содержания газообразных элементов в воде, хорошей освещенности, относительно высокой температуры воды и низкой солености. Однако на распределение рыб, как уже говорилось, влияет и обеспеченность пищей, поэтому некоторые из них (наиболее эврибатные) в поисках пищевых организмов временами опускаются ко дну и образуют там значительные концентрации, например, тихоокеанская сельдь.

Среди пелагической ихтиофауны залива Петра Великого можно выделить четыре основных группы рыб. К первой относятся неритопелагические виды, которые распространены только в пределах шельфа и не мигрируют из залива в другие биогеографические области земли. Сюда относятся тихоокеанская сельдь, некоторые представители семейства корюшковых, лапша-рыба и другие. Во вторую группу входят тихоокеанские лососи, являющиеся проходными рыбами. Они нагуливаются в основном в открытом море, но на размножение заходят в реки. В связи с этим залив Петра Великого для них, как правило, является транзитной зоной, находящейся на пути нерестовых миграций. Третья группа включает в себя пелагические тропические и субтропические виды, проникающие в залив Петра Великого в теплый период года. Некоторые из них способны размножаться в наших водах и встречаются здесь большую часть года. По ориентации в воде, южные пришельцы могут быть поделены на две категории. Одни из них, будучи хорошими пловцами, активно перемещаются в водном пространстве, для чего в большинстве случаев имеют торпедообразную прогонистую форму тела (типичный представитель – синий тунец). Вторые переносятся пассивно с проникающими те-

чениями, например, рыба-луна и рыба-клоун. И, наконец, четвертую группу пелагических рыб залива формируют донные, придонные и придонно-пелагические виды местного происхождения, но на ранних стадиях онтогенеза (личинки, мальки и т.д.). Другими словами, в целях избежания внутривидовой конкуренции и каннибализма, разные возрастные группы массовых донных и придонных видов ориентируются в пространстве так, что ранние стадии распространены в пелагиали, а взрослые особи – у дна.

Отметим, что на малых глубинах (менее 15 м) ориентация пелагических рыб относительно поверхностных и придонных слоев воды меняется. В связи с незначительной высотой водной толщи температура на поверхности воды летом может составлять более 20°C, а соленость – менее 25‰. Это становится неблагоприятным для пелагических рыб, и многие из них перемещаются в придонные слои воды.

Говоря о влиянии динамики водных масс на распределение морских рыб, интересно привести пример с тихоокеанской сельдью. В связи с приливными явлениями морские воды могут подниматься по руслу рек довольно далеко от устьевых участков. Вслед за движением морских вод наблюдалось проникновение в реки плотных концентраций сельди (до 20 т). Вследствие ограниченного пространства рек и быстрого замерзания воды в осенний период, у сельди в реках случались мощные заморы.

Таким образом, ориентация рассмотренных групп рыб в водной среде определяется двумя основными факторами: приуроченностью их к конкретным водным массам и особенностями распространения пищевых организмов. Изменение расположения водных масс или распространения объектов питания обычно приводит к изменению распространения конкретных рыб. К более частным факторам, обуславливающим ориентацию рыб, можно отнести особенности биологического состояния (возраст, миграции, нерестовое поведение).

#### **Список литературы**

- Борец Л.А.* Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: ТИНРО-центр, 1997. 217 с.
- Вдовин А.Н.* Биология и динамика численности южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azonus*) // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 16–45.
- Измайтинский Д.В., Вдовин А.Н., Басюк Е.О., Рачков В.И.* Пространственная изменчивость состава рыб в придонных слоях воды Амурского залива // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 141–155.
- Мануйлов В.А.* Подводные ландшафты залива Петра Великого. Владивосток: ДВГУ, 1990. 168 с.
- Наумов Н.П.* Зоология позвоночных. М.: Просвещение, 1982. 464 с.

УДК 597.58

**РОЛЬ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА В  
ИЗМЕНЕНИИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ МИНТАЯ  
*THERAGRA CHALCOGRAMMA* ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ  
ПРОМЫСЛА**

**Ю.Г. Изюмов<sup>1</sup>, Ю.В. Герасимов<sup>1</sup>, О.М. Лапшин<sup>2</sup>, Б.Н. Котенев<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
[izyumt@ibiw.yarislavl.ru](mailto:izyumt@ibiw.yarislavl.ru)

<sup>2</sup> Федеральный научно-исследовательский институт морского рыбного  
хозяйства и океанографии, Москва, Россия,  
[oleg.lapshin@mtu-net.ru](mailto:oleg.lapshin@mtu-net.ru)

Теория эксплуатируемых популяций промысловых рыб базируется на предположении о неизменности генетического состава популяции в рассматриваемые отрезки времени (Меншуткин и др., 1989). Такое предположение вполне приемлемо при умеренной интенсивности промысла. Однако достаточно сильные промысловые воздействия могут вызвать заметные количественные и качественные изменения популяции, в том числе и изменение поведения, которые могут отрицательно сказаться как на состоянии самой популяции, так и на успехе ее промысловой эксплуатации. Поведение рыб находится под генетическим контролем и полиморфно как фенотипически, так и генотипически. Отдельные биотипы вследствие различных поведенческих характеристик могут иметь различную доступность для промысла теми или иными орудиями лова.

Минтай (*Theragra chalcogramma* Pallas), вид, интенсивно облавливаемый, в основном, тралами, в прибрежье – снюрреводами и ставными неводами. На начальных этапах промыслового освоения данного вида (60–70-е годы) малая подвижность особей минтая в промысловых скоплениях определяла небольшие скорости траления. В настоящее время для сохранения соответствующей промысловой эффективности скорости траления минтая возросли с 3.5 до 5.2 узлов (М.Н.Коваленко, персональное сообщение).

Нами была сформулирована гипотеза, что вынужденное увеличение скоростей траления связано с отбором особей минтая по плавательной способности. Для ее проверки был собран материал из мест, где промысел ведется различными орудиями лова (табл. 1). Оценка отбора проводилась по исследованию изменчивости осевого скелета в выборках, поскольку плавательная способность определяется, в том числе, и строением осевого скелета (Izyumov, Kas'yanov, 2000).

Таблица 1

Исследованные выборки минтая, орудия и места лова

№	Орудие лова	Дата отбора пробы	Координаты	Зона (подзона) промысла
1.	Трал	20.03.1999	56°37' с.ш. 152°30' в.д.	Охотское море (Западно-Камчатская)
2.	Трал	21.01.1999	55°30' с.ш. 146°10' в.д.	Охотское море (Северо-Охотоморская)
3.	Трал	23.02.1999	55°50' с.ш. 151°48' в.д.	Охотское море (Северо-Охотоморская)
4.	Трал	25.05.1999	59°30' с.ш. 164°25' в.д.	Восточно-Камчатская (Карагинская)
5.	Трал	21.03.1999	44°46' с.ш. 147°43' в.д.	Южно-Курильская
6.	Снюрревод	09.10.1999	52°76' с.ш. 159°12' в.д.	Восточно-Камчатская (Петропавловско-Командорская)
7.	Ставной невод	18.10.1999	43°09' с.ш. 134°93' в.д.	Японское море (Приморье)
8.	Трал	27.02.2000	54°18' с.ш. 150°34' в.д.	Охотское море (Северо-Охотоморская)
9.	Трал	19.03.2000	54°48' с.ш. 151°40' в.д.	Охотское море (Северо-Охотоморская)
10.	Трал	22.04.2000	42°43' с.ш. 134°10' в.д.	Японское море (Приморье)
11.	Снюрревод	23.05.2000	43°40' с.ш. 135°22' в.д.	Японское море (Приморье)
12.	Ставной невод	15.05.2000	42°59' с.ш. 132°94' в.д.	Японское море (Приморье)
13.	Снюрревод	01.10.2000	52°78' с.ш. 158°74' в.д.	Восточно-Камчатская (Петропавловско-Командорская)

В выборках анализировалась изменчивость числа позвонков. У минтая в осевом скелете хорошо выделяются два отдела – передний, состоящий из грудных и переходных позвонков (Va), и задний, состоящий из хвостовых и преуральных позвонков (Vc). Для анализа изменчивости использовался принцип независимой комбинаторики признаков, в данном случае –

независимость изменчивости числа позвонков в отделах позвоночника. Этот подход позволил вычислить теоретические частоты сочетаний числа позвонков в  $V_a$  и  $V_c$ , сопоставить их с наблюдаемыми, а также посчитать значения критерия  $\chi^2$  для каждой выборки.

Теоретические частоты сочетаний ( $T$ ) рассчитывались по формуле:

$$T = \frac{Va_i \cdot Vc_j}{n}$$

где  $Va_i$  – количество рыб с данным числом позвонков в переднем отделе,  $Vc_j$  – количество рыб с данным числом позвонков в хвостовом отделе,  $n$  – объем выборки.

Поясним применение этой методики на условном примере. Представим себе, что мы имеем выборку минтая (100 экз.). Среди этой сотни рыб имеется 30 экз., у которых в переднем отделе ( $V_a$ ) – 18 позвонков, у остальных 70 в  $V_a$  – 19 позвонков. Иными словами, имеется такое распределение частот вариантов:

Вариант $V_a$	18	19
Его доля (частота, вероятность)	0.300	0.700

В этой же выборке встречаются рыбы с разным количеством позвонков в хвостовом отделе ( $V_c$ ), рыбы с 31, 32 или 33 позвонками. Допустим, встречаемость рыб с этими вариантами будет следующей:

Вариант $V_c$	31	32	33
Его доля (частота, вероятность)	0.200	0.600	0.200

Вероятность нахождения рыбы с каким-либо сочетанием вариантов (например, 18–31) равна произведению вероятностей (долей, частот) этих вариантов. В нашем примере частота сочетания 18–31 должна быть равна  $0.300 \times 0.200 = 0.060$ . Для того, чтобы перейти от теоретической частоты к теоретическому количеству рыб с данным сочетанием, следует эту частоту умножить на объем выборки, то есть на 100. Таким образом, мы получим, что в данной выборке должно быть 6 рыб с сочетанием 18–31. Аналогичным образом вычисляются теоретические количества рыб в выборке с прочими сочетаниями и получается теоретическое распределение. Разделив эмпирическое количество рыб с данным сочетанием на теоретическое, мы получим значение относительного преимущества (приспособленности) данного сочетания.

Для прямого изучения возможности отбора по плавательной способности и связи этой способности с особенностями строения осевого скелета минтая был проведен модельный эксперимент. Исследования проводились в пластиковом лотке длиной 2 м, шириной 0.5 м и глубиной 0.3. Поток создавался за счет подачи воды из пожарной системы судна, через патрубок в торцевой стенке лотка. Перед патрубком помещалась решетка из обрезков пластиковых труб, служащая для ламинаризации потока. Пространство садка, куда помещалась рыба ограничивалось с двух сторон решетками. Слив воды из лотка осуществлялся через патрубок в дне лотка. Скорость потока, создаваемая в установке, – 50 см/с.

Тестировали минтая, взятого из крыльев снюрревода в момент его выборки на борт судна (чтобы избежать попадания в эксперимент травмированных сжатием в мотне особей). Для обеспечения тестируемым особям свободы маневра отбирались рыбы размером 40–50 см (особи меньшего размера в уловах не встречались). Время тестирования особей в лотке составляло 30 мин. Устойчивость рыб к потоку определяли по времени ее ската к задней заградительной сетке. По истечении 30 мин особей, прижатых потоком к задней заградительной решетке, и особей, оставшихся на потоке головой на течение, изымали из лотка в отдельные емкости. Было проведено 10 повторностей и протестировано 50 особей минтая.

**Результаты.** В таблице 2 приведены значения  $\chi^2$  в выборках, а также наименования сочетаний, имеющих наибольшую приспособленность.

Таблица 2

Значения  $\chi^2$  в выборках из уловов, полученных разными орудиями  
и сочетания с наибольшей приспособленностью

Характеристики выборки	Орудие лова													
	Трал								Снюрревод			Ставной невод		
№ выборки	1	2	3	4	5	8	9	10	6	11	13	7	12	
$\chi^2$	6.9	9.8	7.1	22.1	10.5	10.1	7.6	92.6	0.2	3.6	1.5	4.0	1.4	
Сочетания	19– 33	19– 32	18– 33	18– 33	18– 32	18– 33	19– 33	18– 33	нет	нет	нет	нет	нет	

Значения критерия  $\chi^2$  для выборок из траловых уловов колеблются в пределах 6.9–92.6, в то время как  $\chi^2$  для выборок из снюрревода и ставного невода находятся в пределах 0.2–4.0 и не превышают табличных. Кро-

ме того, в выборках из снюрревода и из ставного невода не выделяются какие-либо сочетания числа позвонков с повышенной приспособленностью. В выборках из траловых уловов таковые выделяются всегда, причем это рыбы с числом позвонков в хвостовом отделе 32–33. Это говорит о том, что в районах, где промысел ведется тралом, нарушено внутривидовое равновесие за счет отбора промыслом в пользу таких особей.

Результаты модельного эксперимента показали, что группа рыб, устойчивых к потоку, отличается от группы рыб, неустойчивых к потоку, увеличенным общим числом позвонков (Vert, табл. 3). При этом число позвонков в туловищном отделе у рыб обеих групп одинаково, а различия существуют за счет увеличенного количества позвонков в хвостовом отделе.

Таблица 3

Средние значения признаков в группах устойчивых и неустойчивых к потоку особей

Группы особей	Va	Vc	Vert	n
Неустойчивые к потоку	18.58±0.136	31.42±0.183	50.00±0.151	50
Устойчивые к потоку	18.64±0.100	32.16±0.113	50.80±0.144	50
Уровень значимости (p)	> 0.05	< 0.001	< 0.001	–

В конце 60-х – начале 70-х годов японские исследователи Ивата и Хамаи подробно изучили межпопуляционную изменчивость числа позвонков минтая из разных промысловых зон (Iwata, Hamai, 1972; Iwata, 1975). Мы провели сравнения наших данных с результатами, полученными Ивата в близких точках (табл. 4).

Оказалось, что в тех случаях, когда наши выборки были взяты в прибрежье ставным неводом (точки 6 и 7), средние значения для этих выборок совпадают со значениями, полученными Ивата. В других случаях, когда лов производился тралом за пределами прибрежья, наши данные оказались отличными от данных Ивата (точки 1, 2, 4). При этом различия имеют ярко выраженную направленность. По сравнению с данными Ивата, в наших выборках у минтая в среднем больше позвонков в хвостовом отделе осевого скелета (Vc). Соответственно, увеличилось и общее число позвонков (Vert). Ивата обнаружил, что в грудном отделе у минтая из исследованных регионов от 17 до 20 позвонков, а в хвостовом от 29 до 33. В наших материалах ни разу не встретились рыба с 29 позвонками в хвостовом отделе, зато встретились экземпляры, у которых в хвостовом отделе



34 позвонка, не встречавшиеся в 60-е и 70-е годы. Возможно, минтай с 29 позвонками в хвостовом отделе исчез в результате тралового лова.

Таблица 4  
Средние значения  $V_a$ ,  $V_c$  и  $V_{ert}$  по собственным материалам (1) и по данным М. Ивата (2)

Зона (подзона) промысла	№ точки лова	$V_a$	$V_c$	$V_{ert}$	Данные
Восточно-Камчатская (Карагинская)	1	18.5±0.13	32.3±0.09*	50.8±0.11*	1
		18.2±0.11	31.5±0.08	49.7±0.09	2
Охотское море (Северо-Охотоморская)	2	18.4±0.08	32.3±0.12*	50.7±0.12*	1
		18.6±0.08	31.5±0.09	50.1±0.13	2
Охотское море (Западно-Камчатская)	4	18.6±0.09	32.2±0.11*	50.8±0.08*	1
		18.5±0.10	31.9±0.14	50.4±0.12	2
Восточно-Камчатская (Петропавловско-Командорская)	6	18.7±0.09	31.2±0.07	49.9±0.06	1
		18.9±0.08	31.3±0.11	50.2±0.10	2
Японское море (Приморье)	7	18.1±0.12	31.2±0.14	49.3±0.11	1
		18.2±0.08	31.2±0.11	49.4±0.10	2

*Примечания.* \* – статистически достоверные различия по критерию Стьюдента ( $p < 0.05$ ) между собственными материалами и данными М. Ивата (Iwata, 1975).

Представленный в работе материал и результаты полевого эксперимента свидетельствуют, что одним из факторов, отбирающих из популяции менее подвижных, с малым числом позвонков в хвостовом отделе, особей, является траловый лов. Отсутствие промыслового отбора в прибрежных участках, возможно, связано со спецификой лова на них, поскольку здесь используются преимущественно снюрреводы и ставные невода. Ставные невода, являясь пассивным орудием лова, могут облавливать различные фенотипы, выделенные по плавательной способности и результаты эксперимента совпадают с теоретическими предположениями. То же и для снюрреводов: количество рыбы, сгоняемой к мешку, пропорционально площади облова дна урезами невода, но в отличие от донного траления, выметка урезом предшествует буксировке невода. Поэтому и ставные невода, и снюрреводы дают нам схожие данные по отбору рыб.

Механизм данного явления заключается в наличии связи между количеством позвонков в хвостовом отделе минтая и его плавательной способностью, которая была нами показана в описанном выше эксперименте. Особи с меньшим количеством позвонков в хвостовом отделе, обладая меньшей плавательной способностью, в первую очередь облавливались тралами, тогда как «длиннохвостые» особи, с более высокой плавательной способностью, уходили из зоны действия орудия лова, избегая элиминации. Выборки из районов, где промысел ведется пассивными (ставной невод) и обметными (снюрревод) орудиями лова, уловистость которых не связана с плавательной способностью облавливаемого вида, подобного изменения структуры популяции не отмечено. Таким образом, нами получены подтверждения первоначального предположения о возможности изменения признаков у данного вида под действием многолетнего тралового промысла.

Мы предполагаем, что последствия селективности тралового лова минтая с учетом поведенческого полиморфизма будут проявляться в преимущественном вылове «короткохвостых» рыб, соответственно доля «длиннохвостых» в популяции будет возрастать. Такой процесс смены структуры популяции приведет к тому, что «короткохвостые» рыбы будут выловлены, установится новое равновесие между фенотипами, но промысловая доступность минтая для тралового лова изменится, что потребует изменения тактики и техники промысла минтая.

Рефугиями для короткохвостых особей останутся районы, где промысел ведется ставными неводами и снюрреводами, – прибрежные участки и участки шельфа с глубинами около 50 м.

#### Список литературы

- Меншуткин В.В., Китаин В.Д., Цейтлин В.Б. Имитационная модель популяции дальневосточных лососей, учитывающая изменения ее генетической структуры под влиянием промысла // *Вопр. ихтиологии*. 1989. Т. 29. Вып. 3. С. 399–405.
- Iwata M. Population identification of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), in the vicinity of Japan // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1975. V. 22. № 2. P. 192–258.
- Iwata M., Hamai I. Local forms of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), classified by number of vertebrae // *Bull. Japan. Soc. Sci. Fisheries*. 1972. V. 38. № 10. P. 1129–1142.
- Izyumov Yu.G., Kas'yanov A.N. Intraspecific structure and morphological variation of *Prochilodus lineatus*, (Characoidei, Curimatidae) in the Rio Pilcomayo Basin (South America) // *J. Ichthyol.* 2000. V. 40. № 6. P. 415–424.

УДК 639.4/6

## ДЕЙСТВИЕ ПИРАЦЕТАМА НА ПОВЕДЕНИЕ ЗОЛОТЫХ РЫБОК В УСТАНОВКЕ «ОТКРЫТОЕ ПОЛЕ»

А.Н. Иноземцев<sup>1</sup>, В.А. Непомнящих<sup>1</sup>, В.А. Гремячих<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Московский государственный университет, Россия,  
A\_Inozemtsev@protein.bio.msu.ru

<sup>2</sup> Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
nepom@ibiw.yaroslavl.ru

Ноотропный препарат пирacetам стимулирует память (Воронина, Середенин, 1998) и повышает устойчивость к стрессогенным воздействиям у животных различных видов (Иноземцев, 1997; 2002). Было обнаружено, что у рыб он стимулирует формирование реакции избегания (Иноземцев и др., 1992), а также реакции на пищу (Кузьмина и др., 2003). В настоящей работе показано, что пирacetам, помимо влияния на память, стимулирует также исследовательское поведение золотых рыбок *Carassius auratus* L. в установке «открытое поле».

**Материал и методика.** Работа выполнена на рыбах в возрасте ~ 1 мес, размером 1.0–1.5 см. Рыбы были взяты из лабораторной культуры и перед наблюдением содержались в течение 72 ч в аквариумах, в водном растворе пирacetама (100 мг/л), или в чистой воде, заменяемых ежедневно. Рыб кормили дважды в день стандартным сбалансированным кормом. Температуру поддерживали в пределах 19–20°C. Установка «открытое поле» представляла собой кольцевой коридор из белого пластика, заполненный водой. Внешний диаметр коридора – 9.0 см при ширине 2.0 и высоте стенок 1.5 см. Коридор равномерно освещался сверху точечным источником света 40 лк.

Перед экспериментом каждую особь помещали в коридор и, после 1 мин адаптации, наблюдали за ней в течение 30 мин. Движение рыбы регистрировали с помощью телевизионной установки, на экран которой была нанесена разметка, делившая коридор на 8 равных сегментов. Скорость движения определяли как число сегментов, пройденных рыбой в каждом из 5-минутных периодов эксперимента. Если рыба, после перехода из одного сегмента в другой, возвращалась в предыдущий сегмент, то регистрировался поворот. Как в контроле, так и в опыте проведены наблюдения за 35 особями. Длину пробегов и скорости рыб сравнивали с помощью двустороннего критерия Манна-Уитни. Изменения поведения в ходе эксперимента описывали регрессионными уравнениями на основе метода наименьших квадратов.

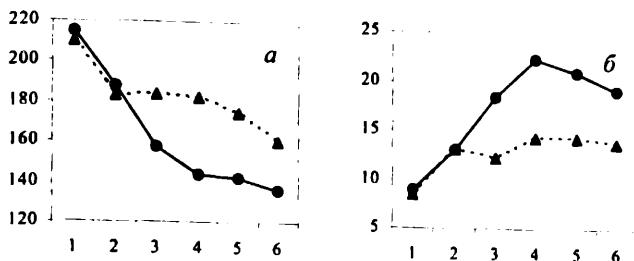
**Результаты и выводы.** Рыбы двигались вдоль коридора и периодически меняли направление движения на противоположное. Поэтому движение рыб можно представить в виде последовательности прямых пробегов между поворотами в противоположных направлениях. Относительно длинные поступательные пробеги чередовались с возвращениями в только что пройденные сегменты. Эти возвраты чаще всего повторялись сериями, так что рыбы несколько раз подряд посещали один и тот же сегмент. Поведение рыб при поступательном движении и во время возвратов отличалось: в первом случае рыбы двигались параллельно стенке, а во втором – поворачивались головой к стенке, касались ее, останавливались, а также меняли направление движения в пределах одного сегмента. Это поведение согласуется с результатами, полученными ранее в экспериментах с карасями и золотыми рыбками (Непомнящих, Гремячих, 1997), в которых возвраты были идентифицированы как обследования участков коридора, а поступательные пробеги – как смещения между участками.

Скорость движения рыб в контроле уменьшалась в первом и втором периодах. В дальнейшем наблюдалась лишь незначительная тенденция к ее снижению (рис. 1 а). В растворе пирецетама скорость продолжала снижаться на протяжении всего опыта, достигая величины, значительно меньшей, чем в контроле.

Одновременно со скоростью мы регистрировали отношение числа поворотов в сегментах к числу их посещений рыбой, т.е. относительную частоту поворотов. Эта частота увеличивалась по мере снижения скорости. Под действием пирецетама увеличение частоты поворотов продолжалось дольше и достигало более высокого уровня (рис. 1 б).

Указанные изменения скорости и относительной частоты поворотов наиболее удовлетворительно описываются уравнениями нелинейной регрессии вида  $Y = aX^b$ . Различие между коэффициентами регрессии, отражающее различие в темпах снижения скорости рыб в контроле и опыте, оказалось статистически значимым (в контроле  $b = -0.12 \pm 0.02$ , в опыте  $b = -0.27 \pm 0.02$ ,  $p < 0.001$ ). Начиная с 3-го периода и сами скорости в опыте и контроле (рис. 1 а) значительно различались ( $p < 0.05$ ). Различие между коэффициентами регрессии, отражающими темпы увеличения частоты поворотов в опыте и контроле (рис. 1 б), также оказалось значимым (в контроле  $b = 0.27 \pm 0.07$ , в опыте  $b = 0.49 \pm 0.10$ ,  $p < 0.01$ ).

Сравнение рисунков 1 а и 1 б показывает, что изменения скорости и частоты поворотов в контроле и в опыте взаимосвязаны. Пока в течение двух первых периодов скорости движения контрольных и опытных рыб практически не отличались (рис. 1 а), были близкими и частоты поворотов (рис. 1 б). В последующие периоды скорость в опыте оказалась существенно ниже, чем в контроле, а частота поворотов – выше.



**Рис. 1. Действие пирacetамa на поведение золотых рыбок.**  
По оси ординат – число пройденных сегментов (а) и отношение числа поворотов к числу посещений сегментов в коридоре (б); по оси абсцисс – последовательные 5-минутные периоды наблюдения. Треугольники – контроль, кружки – пирacetам (100 мг/л).

Ввиду этой взаимозависимости скорости и частоты поворотов можно предположить, что пирacetам влияет или непосредственно на каждый из этих показателей, или опосредованно (например, скорость может снижаться из-за увеличения числа поворотов). Для понимания механизма действия пирacetамa необходимо, насколько возможно, проанализировать изменение одного показателя при фиксированном значении другого. С этой целью мы измеряли характеристики движения рыб в последние 15 мин наблюдения, когда изменения частоты поворотов и скорости были относительно невелики. Мы выделяли в движении рыб смещения длиной не менее 10 сегментов и измеряли скорость в середине этих смещений. Пирacetам снижал скорость с 0.5 до 0.4 сегментов в секунду ( $p = 0.02$ ), т.е. влиял на нее непосредственно, независимо от поворотов. Кроме того, пирacetам вызывал уменьшение средней длины этих смещений (с 22 до 10 сегментов), а также обследований (с 5 до 4 сегментов,  $p = 0.04$ ), что говорит о более интенсивном обследовании участков.

Согласно наиболее распространенной точке зрения, двигательная активность в «открытом поле» связана с двумя мотивациями: страха и исследования (Whimbe, Denenberg, 1967). Реакции, обусловленные указанными конкурирующими мотивациями, смещены во времени. Вначале двигательная активность вызвана страхом, который уменьшается со временем. Позже на смену страху приходит исследовательская реакция. Можно предположить, что уменьшение по ходу опыта числа пройденных сегментов в наших экспериментах указывает на уменьшение страха. Большая выраженность этого процесса при действии пирacetамa свиде-

тельствует о его стресспротекторном влиянии.

Увеличение частоты поворотов по ходу опыта мы, в соответствии с предположением о двухфакторной природе локомоторных реакций в «открытом поле», рассматриваем как усиление исследовательской активности и ослабление страха под действием пирцетама: как уже отмечалось выше, увеличение частоты поворотов и соответствующее уменьшение длины смещений и обследований и связано с исследованием ограниченных участков. Кроме того, известно, что ноотропные препараты влияют на скорость привыкания в «открытом поле» (Platel et al., 1984; Островская, Гудашева, 1991; Иноземцев и др., 1998). Уменьшение числа пройденных сегментов под влиянием пирцетама может указывать на то, что он ускоряет привыкание к стрессирующей обстановке – другими словами, влияет на память.

Стимулирующее влияние пирцетама на исследовательскую активность животных в экспериментах других авторов еще не было показано. Более того, некоторые авторы сделали вывод о более быстром ее угасании у мышей под действием пирцетама (Platel et al., 1984). Однако у этих авторов исследовательская активность не была предметом специального изучения, а использовалась только как модель памяти. Заметим также, что их вывод был сделан на основе традиционного измерения двигательной активности. В наших опытах, помимо скорости движения, использована еще одна мера – обследование участков. Эта мера непосредственно связана с исследовательским поведением, тогда как скорость движения может зависеть и от факторов, не имеющих отношения к исследовательскому поведению. Таким образом, полученные нами результаты демонстрируют усиление исследовательской активности под действием пирцетама, связанное, на наш взгляд, с его мнотропным влиянием, а также с уменьшением на его фоне страха.

Отметим, что пирцетам не влиял на поведение рыб в течение первых двух периодов опыта. Его действие сказалось, только начиная с третьего периода. У крыс и беспозвоночных пирцетам также устраняет последствия стрессогенной процедуры не сразу после нее, а спустя некоторое время (Иноземцев, 1997; Иноземцев и др., 1998). Это сходство результатов, полученных у животных различных групп, указывает, по-видимому, на некоторую существенную характеристику механизма стрессогенного воздействия на поведение и его психофармакологической коррекции ноотропными препаратами.

### Список литературы

- Воронина Т.А., Середенин С.Б. Ноотропные препараты: достижения и новые проблемы // Эксп. клин. фармакол. 1998. Т. 1. № 4. С. 3–9.
- Иноземцев А.Н. Исследование закономерностей нарушения и коррекции различных форм поведения животных с помощью нейротропных средств: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1997. 44 с.
- Иноземцев А.Н. Сравнительно-физиологический анализ нейротропных влияний на высшую нервную деятельность животных // Проблемы нейрокибернетики. Ростов-на-Дону, 2002. Т. 1. С. 65–67
- Иноземцев А.Н., Марусов Е.А., Абросимов И.Ю. Условные оборонительные рефлексы у рыб на экологически адекватном подкреплении и влияние на них психотропных препаратов // Труды Всесоюзного совещания по вопросам поведения рыб. М.: 1992. С. 282–291.
- Иноземцев А.Н., Целкова Н.В., Бернуй Л.Х. и др. Поведение тараканов *Nauphoeta cinerea* в «открытом поле» и влияние на него пирacetам // Журн. высш. нервн. деят. 1998. Т. 48. № 2. С. 260–266.
- Кузьмина В.В., Гарина Д.В., Илюшкина А.Г. Влияние адреналина и пирacetам на пищевое поведение рыб // Журн. эвол. биохим. физиол. 2003. Т. 39. № 4. С. 360–364.
- Непомнящих В.А., Гремячих В.А. Модель исследовательского поведения *Cyprinus carpio* L. и *Carassius auratus* L. (Cyprinidae, Pisces) // Журн. общей биологии. 1997. Т. 58. № 1. С. 60–69.
- Островская Р.У., Гудашева Т.А. Выявление активности ноотропов по показателю острого угашения ориентировочной реакции // Бюлл. эксп. биол. 1991. Т. 111. № 5. С. 498–500.
- Platel A., Jafre M., Pawelec C. et al. Habituation of exploratory activity in mice: effects of combination of piracetam on memory processes // Pharmacol. Biochem. Behav. 1984. V. 21, № 2. P. 209–212.
- Whimbe F., Denenberg V. Two independent behavioral dimensions in open field performance // J. Comp. Physiol. Psychol. 1967. V. 63. P. 500–504.

УДК 597.554.3-151

## ИССЛЕДОВАНИЕ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО ВКУСОВОГО ОТВЕТА У ЛЕЩА, ЛИНЯ И ГОРЧАКА

О.М. Исаева, А.О. Касумян

Московский государственный университет, Россия,  
alex\_kasumyan@mail.ru

Пищевое поведение рыб представляет собой сложную последовательность действий, в которой выделяют ряд этапов и фаз – от получения пищевого сигнала и поиска потенциальной добычи, до ее обнаружения, предварительной оценки, схватывания, внутриротовой обработки и заглатывания или отвергания после окончательного сенсорного контроля соответствия пищевым запросам потребителя. Большинство работ, посвященных изучению пищевого поведения, направлено на изучение особенностей и закономерностей проявления рыбами поиска и выбора объектов питания и преодоление разнообразных защитных адаптаций жертв. Важное внимание уделяется выяснению влияния разнообразных внешних и внутренних факторов на успешность питания рыб, формирование у них соответствующих навыков при переходе на потребление нового корма и т.д. Заключительные фазы пищевого поведения, наступающие после схватывания жертвы, остаются, как правило, вне поля внимания исследователей. В задачи настоящей работы входило выяснение закономерностей проявления рыбами поведенческого вкусового ответа, опосредуемого внутриротовыми рецепторами.

Объектами исследования были линь *Tinca tinca* (двухлетки, средняя длина тела 7.8 см), горчак *Rhodeus sericeus amarus* (двухлетки, 5.3 см) и лещ *Abramis brama* (сеголетки, 7.5 см). Опыты проводили на особях, содержавшихся в изолированных аквариумах. Предварительно у рыб было определено отношение к вкусу свободных аминокислот и классических вкусовых веществ по методике, подробное изложение которой приведено в нескольких опубликованных статьях (см. «Вопр. ихтиологии», 2001, т. 21, № 5, с. 670–685). Для проведения основной серии экспериментов среди подопытных рыб были отобраны особи (линь и горчак – по две рыбы, лещ – семь), вкусовые ответы которых были близки к среднegrupповым величинам. В качестве модельных вкусовых стимулов были использованы вещества, включение которых в состав агар-агаровых (2%) гранул вызывало, согласно результатам предварительных опытов, потребление, близкое к 50%: аланин (0.1 М) – в опытах с линем и горчаком, цистеин и глутамин (0.1 М) – в опытах с лещом. В этой серии экспери-



ментов регистрировали продолжительность каждого из последовательных удержаний гранулы рыбой и периодов между схватываниями гранулы. В опытах с лещом и горчаком регистрировали также и время от момента падения гранулы в воду и до момента ее схватывания. Регистрацию осуществляли с помощью разработанной компьютерной программы «ВН-Fish» с точностью 0.1 с. За общую продолжительность опыта в экспериментах с лещом принимали время от момента первого схватывания до заглатывания или окончательного отвергания гранулы, в экспериментах с лещом и горчаком – время от момента падения гранулы в воду. Всего выполнено 110 опытов с лещом, 353 – с лещом и 22 с горчаком.

**Лещ, опыты с цистеином.** Гранулы с цистеином потреблялись лещом в 79% случаев, средняя продолжительность опыта составила 48.1 с. Наиболее многочисленными были опыты, в которых гранулы схватывались по 2 и 3 раза, максимальное число схватываний – 16. Средняя продолжительность опыта варьировала от 17.3 с в случае одного схватывания до 92.2 с при 14 схватываниях. Средняя продолжительность удержаний гранулы была несколько больше (4.1 с), чем средняя продолжительность интервалов между схватываниями (3.1 с). Почти во всех случаях интервалы между схватываниями были короче предшествовавшего или последующего удержания гранулы. Наиболее длительным было удержание гранулы после первого схватывания ( $U_1 = 12.3$  с), которое было в 3–4 раза продолжительнее всех последующих удержаний. Длительность первых 7–8 удержаний закономерно снижалась. Продолжительность интервалов между схватываниями варьирует гораздо слабее – от 4.3 до 2.1 с, какой-либо отчетливой тенденции в изменении этого параметра по мере прохождения опыта выявить не удастся.

Тенденции, описанные выше, в полной мере справедливы и для опытов, закончившихся заглатыванием лещом гранулы с цистеином. В этих опытах абсолютные величины длительности удержаний гранулы всегда были в несколько раз выше, чем в опытах, закончившихся отверганием гранулы. Наиболее резко отличалась длительность удержания гранулы при первом схватывании, почти в 10 раз (15.1 и 1.7 с соответственно). В целом, в ОГ-опытах длительность удержаний гранулы слабо варьировала и не проявляла какой-либо заметной тенденции к повышению или снижению по мере протекания опыта. В этих опытах интервалы между схватываниями всегда были более длительными, чем в опытах, где гранула рыбами заглатывалась. Продолжительность вкусового ответа была более длительной в ЗГ-опытах, эта разница была сильнее выражена в опытах с небольшим числом схватываний (1–2) и слабее в опытах с 4–5 схватываниями гранулы.

Как и интервалы между схватываниями гранулы, в ОГ-опытах более продолжительным был период реагирования рыб на упавшую в воду гранулу, т.е. интервал между падением ее в воду и схватыванием рыбой ( $I_0$ ). В ОГ-опытах эта величина превышала 6 с, т.е. была почти в 2 раза выше, чем в ЗГ-опытах.

Если рассматривать то, как изменяются параметры вкусового ответа в зависимости от числа схватываний гранулы, то для ЗГ-опытов и суммарно для всех опытов (ЗГ-опыты + ОГ-опыты) обнаруживается отрицательная связь: длительность удержаний гранулы и интервалов между схватываниями обычно наиболее высоки в опытах с небольшим числом схватываний и быстро снижаются по мере увеличения числа актов схватывания гранулы. Продолжительность реагирования рыб на гранулу ( $I_0$ ) в зависимости от числа актов схватывания изменяется иным образом – в ЗГ-опытах наблюдается отчетливая тенденция к росту этого показателя, в ОГ-опытах эти связи (зависимости  $I_0$ , удержаний и интервалов между схватываниями от числа актов схватываний гранулы в опыте) либо не выражены вовсе, либо проявляются неотчетливо, что возможно, обусловлено ограниченностью выборки (небольшим количеством ОГ-опытов с большим числом актов схватываний гранулы).

**Лещ, опыты с глутамином.** Потребление гранул с глутамином составило 60%, средняя продолжительность опыта – 44,7 с. В большинстве опытов наблюдалось 1–4 схватывания, максимальное количество схватываний гранулы было 15. Продолжительность опыта в зависимости от числа актов схватывания гранулы имеет сложную динамику: после закономерного увеличения к опытам с 5–6-ю схватываниями этот параметр начинает снижаться к опытам с 7-ю схватываниями, а затем вновь возрастает. Опыты, где было лишь одно схватывание гранулы, имели среднюю длительность 15,8 с, опыты с 10 схватываниями – 78,9 с. В ЗГ-опытах и ОГ-опытах этот показатель варьировал не столь широко – от 29,4 до 78,9 с и от 8,2 до 53,1 с соответственно.

Продолжительность последовательных периодов удержания гранулы и интервалов между схватываниями и динамика их изменений в экспериментах с глутамином была близкой к тому, что наблюдали в опытах с цистеином как при суммарном, так и при раздельном рассмотрении ОГ-опытов и ЗГ-опытов. В экспериментах с глутамином абсолютные величины длительности удержания гранул в ОГ-опытах были несколько выше, чем в опытах с цистеином. Длительность удержаний гранулы была в целом больше, чем интервалы между схватываниями в ЗГ-опытах и при суммарном анализе ЗГ-опытов и ОГ-опытов. В ОГ-опытах интервалы между схватываниями длительнее, чем удержания гранулы. С каждым

следующим схватыванием гранулы ее удержание и интервалы между схватываниями имеют тенденцию к уменьшению.

**Линь, опыты с алаином.** Потребление гранул с алаином составило 54%, а средняя продолжительность опыта 12.4 с. В большинстве опытов наблюдалось 1–2 схватываний гранулы, максимальное число схватываний – 6. Продолжительность опыта прямо зависела от числа повторных схватываний гранулы и варьировала от 5.7 с в случае одного схватывания до 33.1 с при 6 схватываниях. В среднем, периоды удержания гранулы были значительно короче (2.72 с), чем интервалы между схватываниями (4.52 с). Наиболее длительным было удержание гранулы после первого схватывания гранулы ( $U_1$ ) и интервал между 1-м и 2-м схватываниями ( $I_{1-2}$ ). При последующих схватываниях проявляется тенденция к сокращению продолжительности периодов удержания гранулы и интервалов между схватываниями.

Ближние результаты были получены и при анализе динамики проявления рыбами вкусового поведенческого ответа отдельно в опытах, закончившихся заглатыванием (ЗГ-опыты) или отверганием гранулы (ОГ-опыты) – удержания после первого схватывания были наиболее продолжительными, чем все последующие, причем длительность удержаний уменьшалась с каждым следующим схватыванием гранулы. Интервалы между схватываниями последовательно уменьшались в ОГ-опытах и сохранялись приблизительно на одном уровне в ЗГ-опытах, т.е. завершившихся заглатыванием гранулы. Продолжительность вкусового ответа ЗГ-опытах была намного выше, чем ОГ-опытах.

**Горчак, опыты с алаином.** Потребление гранул с алаином было около 82%, а средняя продолжительность опыта 27.5 с. В большинстве опытов было всего по одному схватыванию гранулы, максимальное число схватываний было 6. Периоды удержаний гранулы значительно продолжительнее, чем интервалы между ними, наиболее длительным было удержание гранулы после 1-го схватывания, причем в опытах, где происходило заглатывание гранулы, этот показатель был почти в 20 раз выше (25.3 с), чем в опытах, где рыбы отвергали гранулу (1.4 с).

Таким образом, у исследованных рыб заглатывание или окончательное отвергание гранулы происходит после нескольких отверганий и повторных схватываний гранулы. Чем больше число повторных актов схватывания гранулы, тем длительнее вкусовой ответ. Это в полной мере относится к опытам, закончившихся заглатыванием гранулы и к опытам, в которых гранула в итоге была рыбой отвергнута. Продолжительность вкусового ответа в последнем случае значительно короче, прежде всего из-за менее длительных периодов удержания гранулы в ротовой полости.

Продолжительность удержания гранулы быстро и закономерно снижается с каждым последующим схватыванием, тогда как интервалы между схватываниями изменяются менее существенно. Следовательно, время, затрачиваемое рыбами на оценку вкусовых качеств схваченного пищевого объекта, последовательно уменьшается с каждым повторным его схватыванием.

Особый интерес представляют величины, характеризующие длительность однократного (разового) удержания рыбами гранулы. Это время требуется для реализации целого комплекса процессов – рецепции содержащегося в грануле вкусового вещества, передачи полученной информации во вкусовых центрах и ее переработки, на формирование и осуществление одного из возможных поведенческих сценариев: заглатывание гранулы, отвергание гранулы с целью последующего ее схватывания, окончательное отвергание гранулы. В опытах с линем среднее минимальное значение продолжительности однократного удержания гранулы составляло 1.0 с в ЗГ-опытах и 0.6 с в ЗГ-опытах, в опытах с лещом это время в ряде случаев было еще меньше – 0.3–0.4 с. Согласно имеющимся данным из литературы, большая часть этого времени затрачивается на обработку информации в мозговых центрах и формирование соответствующего поведенческого ответа.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 04-04-48157а.

УДК 597-151

## **ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ И ВКУСОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ У РЫБ**

**А.О. Касумян**

*Московский государственный университет, Россия,  
alex\_kasumyan@mail.ru*

Вкусовая система рыб служит предметом специальных исследований уже около двух столетий. На протяжении большей части этого времени доминирующими в изучении вкусовой системы были морфологические методы, позволившие выяснить структурные особенности и многообразие вкусовых почек и их топографию у рыб разного образа жизни, систематики и возраста. С середины прошлого века большое развитие получили электрофизиологические методы, благодаря которым определены многие функциональные характеристики вкусовой системы, такие как спектры эффективных вкусовых стимулов и чувствительность, специфичность вкусовых рецепторов, сравнение эффективности вкусовых веществ при изолированном и комплексном воздействии на рецепторы и многое другое. В конце прошлого века были начаты целенаправленные исследования по выяснению у рыб вкусовых предпочтений, которые до этого времени оставались неизвестными. Для выполнения таких работ были созданы специальные методы, основанные на наблюдениях за поведением рыб и их реакцией на искусственные пищевые объекты разного вкусового качества.

Применение таких методов позволило установить ряд важных особенностей вкусовой рецепции рыб. Прежде всего, на примере большого числа видов рыб было показано, что вкусовые предпочтения характеризуются высоким уровнем видовой специфичности, в том числе у близкородственных видов или рыб сходного образа жизни. При этом выраженная популяционная специфичность вкусовых предпочтений у особей, относящихся к изолированным и географически удаленным популяциям, отсутствует. Не найдено существенных отличий во вкусовых предпочтениях у рыб смежных поколений или у особей разного иерархического статуса и разной пловой принадлежности, у рыб с разным индивидуальным пищевым опытом. Вместе с тем у некоторых особей вкусовые предпочтения могут существенно отличаться от среднегрупповых показателей, однако такие индивидуальные отклонения проявляются не ко всем, а лишь к некоторым веществам. Выявлены минимальные количества действующих веществ, которые достаточны для стимулирования у рыб адекватных вку-

совых ответов. Обнаружены новые типы вкусовых веществ (эроузанты). Показано, что способность рыб проявлять адекватные вкусовые ответы формируется у молоди в момент перехода молоди на внешнее питание, при этом развитие функции ротовой и наружной вкусовой рецепции происходит гетерохронно. Сравнение этих двух вкусовых субсистем обнаруживает их существенное различие по спектрам воспринимаемых стимулов, величине пороговых концентраций, уровню видовой специфичности и срокам формирования в онтогенезе.

Вместе с данными, характеризующими отношение рыб к вкусовым веществам, использование поведенческих тестов позволило выяснить многие особенности собственно поведенческого ответа, опосредуемого вкусовой рецепцией. Установлено, что решение о заглатывании или окончательном отвергании добычи крайне редко принимается рыбами после однократного вкусового тестирования. Чаще всего это происходит после многократных отверганий и повторных схватываний объекта. Число таких повторных тестирований может достигать 10–15, оно на много выше у рыб, обитающих в стоячих водах и ниже у рыб, живущих на течении. Чем больше число повторных актов схватывания гранулы, тем продолжительнее вкусовой ответ. Продолжительность удержания гранулы быстро и закономерно снижается с каждым последующим схватыванием, тогда как интервалы между схватываниями изменяются менее существенно. Поэтому общее время, затрачиваемое рыбами на оценку вкусовых качеств пищевого объекта, последовательно уменьшается с каждым повторным его тестированием. Продолжительность отдельного удержания объекта в ротовой полости, в течение которого осуществляется рецепция стимула, передача информации в мозговые центры, ее обработка и формирование на ее основе соответствующего поведенческого ответа, также сильно варьирует – от нескольких десятков секунд до нескольких сотен миллисекунд. Параметры вкусового ответа рыб – число повторных схватываний и продолжительность вкусового тестирования зависят от вкусовой привлекательности. Эта зависимость проявляется разным образом у рыб разных видов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 04-04-48157а.

УДК 597-113

## СТЕРЕОТИПЫ ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ ПИЩЕВОЙ РЕАКЦИИ У РЫБ В НОРМЕ И ПОСЛЕ ОСТРОЙ И ХРОНИЧЕСКОЙ АНОСМИИ

А.О.Касумян, Е.А.Марусов

Московский государственный университет, Россия,  
alex\_kasumyan@mail.ru

Обеспечиваемая обонятельной системой поисковая реакция на пищевые запахи состоит у большинства видов рыб из ряда последовательных элементов. Интенсивность, продолжительность и частота их проявления зависит главным образом от экологических особенностей, способов добывания пищи и сенсорной оснащенности конкретного вида рыб. У большинства исследованных к настоящему времени рыб блокирование обоняния приводит к полной потере способности проявлять пищевой поиск в ответ на стимуляцию пищевыми химическими сигналами. Обонятельные рецепторы непосредственно открыты в окружающую среду и слабо защищены от различных повреждающих факторов естественного и искусственного происхождения. Однако, даже после экспериментально вызванной полной и необратимой аносмии, рыбы через некоторое время восстанавливают способность реагировать на пищевые химические раздражители благодаря компенсаторному усилению вкусовой рецепции. Целью настоящей работы служило сравнение особенностей проявления поведенческого ответа на пищевые химические стимулы у интактных особей, опосредуемого обонятельной системой, и ответа особей после хронической ольфакторной депривации, опосредуемого вкусовой рецепцией.

Эксперименты выполнены на интактных и ольфакторно-депривированных особях гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (5–7 см), карпа *Cyprinus carpio* (L.) (8–12 см) и усатого гольца *Barbatula barbatula* (L.) (6–9 см). После доставки в лабораторию рыб в течение нескольких месяцев содержали в аквариумах объемом 100–200 л. После акклиматизации к аквариумным условиям часть рыб каждого вида аноснировали прижиганием в течение 2–3 с металлическим каутером обеих обонятельных розеток. За два месяца до начала экспериментов на гольцах и карпах часть интактных и билатерально аноснированных особей была лишена предметного зрения путем удаления хрусталика через узкий крестообразный надрез роговицы (энуклеация). Рыбы легко переносили операции и через

несколько часов начинали питаться, гибели среди оперированных рыб не наблюдалось.

Для поведенческих экспериментов использовали аквариумные установки нескольких типов. Установка с четырьмя параллельными потоками воды представляла собой аквариум ( $75 \times 40 \times 45$  см), совмещенный с внешним биофильтром, имеющим две последовательные секции, заполненные соответственно крупным речным песком и активированным углем. На дне аквариума находилась мелкая речная галька. Вода из аквариума поступала в биофильтр с помощью аэролифта, а после очистки по подающим трубкам возвращалась в аквариум в параллельные частично изолированные отсеки. При проведении опыта подачу чистой воды в один из произвольно выбранных отсеков аквариума заменяли подачей в течение 5 мин стимульного раствора из резервуара, расположенного на одном уровне с биофильтром.

Использовали также близкие по конструкции установки с локальной (точечной) подачей запахового стимула ( $24 \times 14 \times 14$  см, объем воды 3.5 л), в которые помещали рыб по одиночке за 2–3 нед до начала экспериментов. Грунт в аквариуме отсутствовал. Вода из биофильтра поступала по направленной вниз трубке, закрепленной на высоте 8 см над дном. Пройдя вдоль длинной оси аквариума, вода вновь направлялась с помощью аэролифта в биофильтр. Стимульные растворы подавали со скоростью 0.01 л/мин в течение 3 мин из резервуара по специальной трубке в зону поступления в аквариум очищенной воды из биофильтра.

Поведенческую реакцию рыб в установке с параллельными потоками воды оценивали по бальной шкале, реакцию одиночных рыб в установке с локальной подачей запахового стимула по продолжительности проявления рыбой характерных для пищевого поведения элементов ответа в течение всего времени подачи стимульного раствора вблизи его источника.

В качестве химических стимулов использовали свежеприготовленные растворы водного экстракта мотыля (личинки Chironomidae). Кормили рыб мотылем до насыщения (*ad libitum*) один раз в сутки после окончания экспериментов.

**Карп.** Интактные карпы (6–10 рыб) в установке с четырьмя параллельными потоками воды в предстимульный период большую часть времени держатся у дна или в средних слоях воды и свободно перемешаются. Случайно заходя в отсеки они в них не задерживаются и вновь продолжают спокойно плавать по аквариуму. При введении в аквариум экстракта мотыля концентрацией 0.1 г/л поведение рыб быстро меняется: их перемещения становятся более быстрыми и резкими, они опускаются ко дну, «склевывают» с его поверхности, как бы тестируя ртом грунт. Спустя 10–20 с после начала реакции все рыбы собираются в отсеке, куда по-



дается стимульный раствор. Здесь их поисковое поведение достигает максимального проявления – рыбы не только продолжают совершать с большой частотой тестирующие движения ртом по поверхности дна, но и ведут поиск предполагаемой добычи в толще грунта, активно перерывают его, в большом количестве захватывают мелкие камни и песок и пропускают их через ротовую полость и жаберные отверстия. В это время рыбы, принимая почти вертикальное положение и оттесняя друг друга, пытаются оставаться рядом с выходным отверстием трубки, по которой в отсек подается запаховый раствор. Однако уже спустя 1.5–2.5 мин постепенно – вначале единичные особи, а затем и большинство рыб, беспорядочно двигаясь и продолжая совершать поклевки, выходят из отсека и начинают исследовать дно в прилегающих к отсеку с запахом участках аквариума, а также и в других отсеках, куда подавалась чистая вода. Около 5 мин после максимального проявления реакции поведение рыб начинает возвращаться к норме, движения рыб становятся спокойными, они начинают плавать уже не у самого дна, а поднявшись над ним, и лишь изредка некоторые из рыб схватывают с поверхности грунта или возвращаются в отсек с запахом. Повышенная двигательная активность в большинстве опытов сохраняется в течение 10–15 мин после прекращения подачи стимульного раствора.

Спустя 7–10 дней после двухстороннего аносмирования ни в одном из опытов реакция рыб на введение в аквариум раствора экстракта мотыля концентрацией 0.1 г/л не выявлена. Спустя 5 месяцев после билатеральной аномии рыбы проявляют типичный для интактных особей поведенческий ответ на экстракт мотыля, однако интенсивность ответов рыб-аносмиков ниже, чем у интактных карпов, продолжительнее и латентный период реакции – обычно привлечение рыб-аносмиков в отсек с запахов становится заметным лишь через 4–5 мин после начала опыта.

В установке с локальной подачей запахового стимула экстракт мотыля вызывает у хронически аносмированных и энуклеированных карпов и у карпов с интактным обонянием хорошо выраженное и продолжительное пищевое поисковое поведение. У рыб изменяется привычная ритмика плавания – они на короткое время замирают, а затем опускаются и начинают поисковое плавание по поверхности дна, часто меняют направление плавания, совершают рыскание (зигзаги). Часто рыбы плавают в это время с наклоном тела вниз головой под углом до 45°, задерживаются под током, в некоторых случаях у них становятся хорошо заметными выставленные вперед усы. Характерным элементом ответа служат также единичные или серийные поклевки дна и подающей трубки. Проявление реакции может прерываться уходом рыб в заднюю часть аквариума и в верхние слои воды, временным восстановлением фонового поведения. Во

всех случаях реакция аносмированных карпов была менее продолжительной, чем рыб с неповрежденными органами обоняния.

**Гольяны.** В установке с четырьмя параллельными потоками воды интактные гольяны (6–10 шт.) в предстимульный период большую часть времени держатся компактной стайей у дна в дальней от отсеков части аквариума. Периодически это состояние сменяется кратковременным проявлением исследовательской активности, когда рыбы начинают плавать стайей по всему аквариуму, заходят в отсеки, но нигде не задерживаются и вскоре вновь возвращаются к своему обычному месту расположения. При введении в аквариум экстракта мотыля двигательная активность рыб резко возрастает. В результате быстрых и случайных перемещений отдельные особи легко обнаруживают отсек с запахом, а затем и вся стая сосредоточивается у его источника. В этот момент активность рыб возрастает еще больше, они быстро перемещаются у выходного отверстия подающей экстракт трубки, часто склеивают со дна, схватывают поднятые в толщу воды мелкие органические частицы. Спустя небольшое время (5–10 с) отдельные особи, а затем большая часть подопытных рыб покидает отсек с запахом и быстро плавает в непосредственной к нему близости в поисках корма, при этом рыбы непременно вновь на несколько секунд возвращаются в отсек. Постепенно интенсивность плавания рыб снижается, их перемещения по всему аквариуму становятся все более спокойными, заходы в отсек, в который подавался пищевой запах, прекращаются и через 5–10 мин поведение рыб уже слабо отличается от такового в предстимульный период. Спустя 10–15 дней после аносмирования рыбы полностью теряют способность реагировать на экстракт мотыля и введение в аквариум стимульного раствора не вызывает у них поведенческого ответа.

Поведение интактных гольянов в установках с точечной подачей стимульных растворов иное. Энукелированные одиночные рыбы с неповрежденными органами обоняния при введении в аквариум экстракта мотыля быстро подходят к зоне распространения химического стимула, их поисковая активность – плавание по дну в наклонном положении и частые схватывания, резко усиливается. Поведение гольянов, подвергнутых аносмированию и лишению предметного зрения, отличается низкой активностью, отдельные особи периодически замирают у поверхности воды или у дна в углах аквариума, питание полностью восстанавливается через 3–5 недель. По своему характеру ответ аносмированных гольянов на экстракт мотыля был таким же как и у одиночных особей с неповрежденными органами обоняния. Можно лишь отметить некоторое увеличение времени от начала подачи тестируемого раствора до проявления первых признаков поиска корма.

**Усатые гольцы.** Подача экстракта корма вызывает у интактных гольцов хорошо выраженное привлечение и поисковую реакцию. В ряде опытов привлечение к источнику запаха проявлялось не только в подходе в запаховую зону, но и в подъеме над дном и схватываниях и толчках головой трубки, подающей стимульный раствор. Несмотря на меньшую чем у интактных рыб продолжительность пищевого поиска, anosмированные за 3 недели до эксперимента особи проявляли в большинстве опытов привлечение к источнику пищевого запаха, а в некоторых случаях даже подъем к трубке. Их пищевая поисковая реакция включала все элементы, характерные для нормальных рыб.

Известно, что у рыб реализация поведенческого пищедобывательного стереотипа на основе обонятельных стимулов осуществляется за счет многоступенчатых центральных нервных связей обонятельных луковиц и моторных центров. Под влиянием хронической anosмии происходит частичная деструкция обонятельных луковиц, и одновременно усиливается развитие наружной вкусовой системы. Первичные сенсорные ядра наружной вкусовой системы имеют хорошо развитые связи с моторными центрами мозга. Полученные нами результаты показывают, что хроническая anosмия не меняет существенным образом характер поведенческого ответа на пищевые химические стимулы, пищевой поисковый стереотип реагирования поведения у интактных и хронически ольфакторно депривированных особей не отличается. Сходной оказывается и интенсивность ответа рыб с интактным или депривированным обонянием на концентрации экстракта, превышающие пороговый уровень на 1–2 порядка. Это указывает на принципиальную возможность реализации рыбами видового поведенческого стереотипа реагирования на пищевые химические сигналы на основе информации, поступающей по двум разным хемосенсорным каналам – обонятельному и вкусовому. Такая особенность достигается благодаря функциональному взаимодействию этих систем, что повышает надежность хемоориентации и хемокommunikации рыб.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 04-04-48157а.

УДК 597.554.4

**ВКУСОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ОСОБЕЙ РАЗНОГО  
ИЕРАРХИЧЕСКОГО СТАТУСА У МЕШКОЖАБЕРНОГО  
СОМА *HETEROPNEUSTES FOSSILIS***

**А.О. Касумян, А.С. Пацева**

*Московский государственный университет, Россия,  
alex\_kasumyan@mail.ru*

Известно, что вкусовые предпочтения у рыб характеризуются высокой видовой специфичностью и стабильностью. Они близки у особей, относящихся к разным географически изолированным популяциям, у рыб с разным индивидуальным пищевым опытом, у самок и самцов. Целью настоящей работы служило сравнение вкусовых предпочтений и вкусового поведенческого ответа у особей с разным иерархическим статусом.

Эксперименты выполнены на 10 особях мешкожаберного сома (*Heteropneustes fossilis*), длиной около 8–11 см. Для проведения опытов рыб рассаживали попарно в 5 небольших отсадников (5 л) с продувкой воздуха от микрокомпрессора (АЭН-4) и постоянной температурой воды (22–23°C, терморегуляторы «Aquarel-100»). Задние и боковые стенки отсадников были оклеены бумагой для зрительной изоляции рыб соседних отсадников. Сверху каждый отсадник был закрыт крышкой с отверстием для подачи гранул и корма. Рыб подбирали внешне отличных друг от друга по окраске или размерам (но не более чем на 2–3 см). В течение 4 сут рыб тренировали схватывать предлагаемый корм (мотыль) сразу после внесения его в отсадник. Опыт начинали с внесения в отсадник агар-агаровой гранулы (2%), содержащей одно из тестируемых веществ (0.1–0.001 М). После внесения гранулы в аквариум подсчитывали число касаний рыбами гранулы усами или головой, с момента первого схватывания гранулы регистрировали число актов схватывания внесенной гранулы; продолжительность удержания гранулы во рту при первом схватывании ее рыбой; общую продолжительность удержания гранулы рыбой во рту за все время опыта; потребление гранулы. В последующем определяли процент съеденных гранул от общего числа схваченных, а также процент опытов со схватыванием гранулы от числа опытов, в которых рыбы касались гранулы. Момент окончания удержания гранулы во рту и ее заглатывания фиксировали по характерным движениям челюстей и жаберных крышек у рыб. Все указанные параметры регистрировали в ходе опыта раздельно для каждой из двух сидящих в аквариуме особей. Опыты, в которых внесенная в отсадник гранула не схватывалась рыбами в течение

одной минуты, не учитывали. Опыты, в которых рыбы разрушали гранулу и не заглатывали ее, или заглатывали менее половины разрушенной гранулы, относили к тем, в которых не происходило потребление. Подачу гранул, содержащих тестируемые вещества, чередовали с подачей гранул, содержащих экстракт мотыля. Гранулы с тестируемыми веществами (классические вкусовые вещества, свободные аминокислоты) подавали в случайной последовательности. После завершения отдельного эксперимента гранулу, если она рыбами не заглатывалась, из отсадника удаляли. Каждый отдельный опыт продолжался до тех пор, пока гранула не была съедена или окончательно отвергнута рыбами. Обычно для принятия решения рыбой о заглатывании или полном отвержении гранулы требовалось не более 2 мин. Окончательный отказ от гранулы определяли по поведению рыб: рыбы удалялись от гранулы и не проявляли какого-либо интереса к грануле, по крайней мере, в течение последующих 3–5 мин. Длина гранул составляла 4 мм, диаметр – 1,35 мм. Всего было выполнено 1929 экспериментов.

После помещения в отсадники, рыбы очень быстро привыкали к новым условиям, начинали свободно плавать по аквариуму, не проявляли испуг или беспокойство при приближении экспериментатора, сразу же начинали питаться предлагаемым кормом (мелкий мотыль). Уже на второй день после посадки произошло разделение рыб на доминантов и субдоминантов. Доминанты занимали участки, которые были наиболее выгодны (с точки зрения питания), а субдоминанты располагались обычно либо за терморегулятором, либо в углах отсадника. Агрессивность в виде преследований и атак субдоминанта обычно наблюдалась у доминанта во время кормления. Ответной агрессии субдоминанты не проявляли. Доминанты активно разыскивали внесенный корм, субдоминанты же не покидали своих мест и схватывали корм только в том случае, если мотыль или гранула оказывались в непосредственной близости от них или касался их головы или усов.

Несмотря на явные различия в характере пищевого поведения отношение доминантов и субдоминантов к вкусовым свойствам схваченных объектов сходное. Так, у доминантов и субдоминантов многие из испытанных веществ не вызывают усиления потребления относительно контроля. Таких веществ было 11 для доминантов и 9 – для субдоминантов, из числа этих веществ общими для доминантов и субдоминантов были хлористый натрий, сахароза, лейцин, изолейцин, треонин, аспарагин, глицин и лизин. Совпадает и спектр веществ, стимулирующих потребление гранул (стимулянты). Например, превышение 25% уровня потребления гранул у доминантов вызывают лимонная кислота, хлористый кальций, норвалин, валин, фенилаланин, тирозин, цистеин, метионин. У суб-

доминантов таким эффектом обладали те же вещества, а также аланин, глутаминовая и аспарагиновая кислоты. Достоверное повышение потребления гранул у доминантов вызывали 3 аминокислоты, у субдоминантов – 4. Близость вкусовых предпочтений доминантов и субдоминантов подтверждают и результаты корреляционного анализа ( $r_s = 0.71^{**}$ ). Не выявлены статистически значимые различия между потреблением доминантами и субдоминантами гранул с аминокислотами и при использовании для сравнения нескольких непараметрических критериев ( $p > 0.05$ ).

Характерной особенностью пищевого поведения мешкожаберных сомов является обязательное касание гранулы усами или головой перед схватыванием. Однако далеко не во всех случаях после касания гранулы следует ее схватывание, во многих опытах после касания гранулы рыбы теряют к ней интерес и уплывают. Известно, что у многих рыб, особенно у представителей отряда сомообразных, вкусовые почки находятся не только в ротовой полости, но покрывают наружную поверхность тела. У таких рыб особенно высока концентрация наружных вкусовых почек на усах и нижней поверхности головы. Это дает основание считать, что во время касания гранулы происходит предварительная оценка сомом вкусовых качеств гранул с помощью наружной вкусовой рецепции. В результате такой оценки рыбы либо схватывают гранулу, если она содержит вещества, привлекательные для наружных вкусовых рецепторов (инсайтанты), либо ее отвергают уже на этапе предварительного тестирования, если в грануле находятся вещества обратного действия (супрессанты).

Нами привлекательность веществ для наружной вкусовой рецепции сома оценена по доли опытов со схватыванием гранулы от общего числа опытов, где происходило касание гранулы. Сравнение ответов сомов-доминантов и сомов-субдоминантов по этим двум параметрам – потребление гранул и доля опытов со схватыванием гранулы относительно числа опытов с касанием гранулы обнаруживает некоторые особенности, связанные с иерархическим статусом рыб. Так, если по числу аминокислот, вызывающих усиление потребления гранул, доминанты и субдоминанты практически не различаются (соответственно 3 и 4 аминокислоты), то по числу аминокислот, вызывающих значимое повышение вероятности схватывания рыбами гранулы различия значительные – 7 и 16 аминокислот соответственно, т.е. более чем в 2 раза. Более узкий спектр эффективных веществ для наружной вкусовой рецепции у доминантных рыб указывает на то, что ими осуществляется более строгая предварительная оценка вкусовых качеств найденного объекта. У субдоминантов такая оценка менее строгая, что приводит к схватыванию субдоминантами более широкого круга потенциально пригодных объектов питания.

Для доминантов и субдоминантов свойственно относительно небольшое число повторных схватываний гранулы, отвергания и повторные схватывания гранулы наблюдаются в опытах редко. Число повторных схватывания в опытах с аминокислотами у доминантов варьирует от 1.0 до 1.4, а у субдоминантов – от 1.0 до 1.2. В опытах с классическими вкусовыми веществами интервал значений еще более узкий: у доминантов – от 1.0 до 1.2, а у субдоминантов – от 1.0 до 1.1. По частоте отверганий и повторных схватываний гранулы мешкожаберный сом напоминает рыб-реофилов, живущих на потоке, где отвергнутая добыча может быть потеряна из-за сноса течением. У сомов адаптивный смысл такого поведения заключается в том, что отвергнутый после схватывания пищевой объект может быть ими потерян из-за низкой вероятности его повторного обнаружения, поскольку зрение у сомов развито слабо.

Сомы-доминанты и сомы-субдоминанты затрачивают одинаковое время на вкусовое тестирование корма с помощью внутриротовых вкусовых рецепторов. У доминантов и субдоминантов продолжительность такого тестирования при первом схватывании и в течение всего опыта практически совпадает в абсолютном выражении для многих веществ. В целом, сом затрачивает на оценку вкусовых свойств добычи относительно небольшое время, по крайней мере, если сравнивать его с другими исследованными рыбами, относящимися к типичным бентофагам.

Таким образом, доминантные и субдоминантные особи мешкожаберного сома характеризуются близостью вкусовых предпочтений и одинаковыми особенностями проявления поведенческого ответа, опосредуемого внутриротовой вкусовой рецепцией. В то же время, доминантные и субдоминантные особи используют отличающиеся стратегии пищевого поведения, основанного на функции наружных вкусовых рецепторов: доминанты осуществляют более строгую предварительную оценку вкусовых качеств найденного объекта. У субдоминантов такая оценка менее строгая, за счет этого достигается схватывание более широкого круга пищевых объектов питания, большая часть которых однако рыбами не потребляется, а отвергается после контроля внутриротовыми рецепторами. Можно предположить, что при возникновении жестких конкурентных отношений на почве питания более высокая лабильность наружной вкусовой системы позволит рыбам низкого социального внутригруппового ранга перейти на питание другими пищевыми объектами.

Известно, что социальный ранг особи в группе может легко меняться, например, при удалении прежнего лидера или при появлении в группе новой особи. Социальный ранг может изменяться и в группах с постоянным составом, когда одна из рыб теряет лидирующие позиции и место доминанта занимает одна из субдоминантных особей. Следовательно, при

таких изменениях один и тот же индивидуум, в зависимости от конкретной ситуации, может приобретать статус лидера или статус подчиненной особи. Такие изменения социального ранга сопровождаются значительными гормональными перестройками. Однако, как показывают наши опыты, это не приводит к явным изменениям во вкусовых предпочтениях у африканских сомов. Возможно такие изменения могут наступать у рыб, у которых внутригрупповые иерархические взаимодействия протекают с большей, чем у африканского сома интенсивностью и сопровождаются более сильной агрессией, особенно на этапе формирования иерархии, например, как у лососевых рыб. Для выяснения этого вопроса необходимы специальные исследования.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 04-04-48157а.



УДК 597-153

## ВЛИЯНИЕ ГОЛОДАНИЯ НА ВКУСОВОЙ ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ ОТВЕТ У КАРПА

А.О. Касумян, С.С. Сидоров

Московский государственный университет, Россия,  
alex\_kasumyan@mail.ru

Пищевая мотивация существенно модифицирует поведение рыб, обостряя их восприимчивость к стимулам, связанным с регуляцией пищевого поиска и питания и подавляя чувствительность к стимулам, вызывающим оборонительные и некоторые другие типы поведенческих реакций. Влияние голодания на вкусовые предпочтения рыб ограничены экспериментальными данными, полученными на молоди сибирского осетра *Acipenser baerii*, согласно которым с увеличением времени от момента последнего кормления подопытных рыб (17–18 ч), значительно расширяется спектр веществ, обладающих для рыб привлекательными вкусовыми свойствами. Эти изменения выражены сильнее для внутриротовой вкусовой рецепции рыб. Цель настоящей работы заключалась в оценке динамики изменений вкусовых предпочтений у рыб в течение первых 6 суток пищевой депривации. В задачи работы входило также выяснить какие изменения происходят и в проявлении собственно поведенческого вкусового ответа, опосредуемого внутриротовыми вкусовыми рецепторами.

Работа выполнена на двухлетках карпа (13 рыб) средней длиной тела около 13.2 см и массой 24.8 г. Рыб содержали в общем аквариуме при температуре воды 18–19°C. За две недели до начала экспериментов рыб переводили на избыточный режим кормления (*ad libitum*), при котором ежедневно подаваемый корм (живой мотыль) оставался не съеденным рыбами в течение 2–3 ч. За несколько дней до опытов рыб рассаживали поодиночке в небольшие отсадники (5 л), в которых продолжали поддерживать избыточный режим кормления, а также обучали рыб схватывать подаваемые им агар-агаровые гранулы (2%). Эксперименты проводили через 2, 12, 18, 24 и 72 ч после последнего кормления (внесения корма). В ходе опыта рыбам предлагалась одна гранула, содержащая экстракт мотыля (175 г/л) или какую-либо свободную аминокислоту (L-форма) из 21, использовавшихся для тестирования (0.1–0.001 М). Контрольные гранулы не содержали вкусовых веществ. Все типы гранул имели ярко-красный цвет, создаваемый красителем кошенилевым красным. В ходе опыта отмечали была ли схвачена рыбой внесенная в отсадник гранула в течение 1 мин. Если схватывание гранулы происходило, то

регистрировали ряд параметров: число повторных схватываний гранулы, продолжительность удержания гранулы при первом схватывании гранулы и в течение всего опыта, а также потребление гранулы, т.е. завершился ли опыт заглатыванием гранулы или ее окончательным отверганием. Всего выполнено около 4724 опыта.

Установлено, что в течение первых суток голодания у рыб происходят существенные изменения уровня пищевой мотивации, т.е. доли опытов, в которых внесенная в отсадник гранула схватывалась рыбой: если через 2 ч после кормления таких опытов было в среднем около 14%, то через 18 ч – свыше 80%, а еще через 6 ч – 100%. Полученные величины были близкими для всех типов гранул, т.е. не зависели от состава гранул (табл. 1). Этот факт указывает на то, что схватывание гранул не стимулировалось какой-либо из хемосенсорных систем рыб – обонятельной, вкусовой или общим химическим чувством.

Таблица 1

Изменение пищевой активности карпов по мере увеличения времени с момента последнего кормления *ad libitum* (достоверность отличий – по отношению к контрольным гранулам)

Тип гранул	Время после кормления, ч	Доля схваченных гранул от предъявленных, %	Доля съеденных гранул от схваченных, %
С экстрактом мотыля, 175 г/л	2	14.3	0
	12	71.2***	8.1
	18	80.8	66.7*
	24	100	97.7***
	72	100	100***
	144	100	100***
С цистеином, 0.1 М	2	15.4	0
	12	59.6**	6.5
	18	76.9	60.0
	24	100	85.8***
	72	100	94.9***
	144	100	100***
Контрольные гранулы	2	13.2	0
	12	28.8	0
	18	84.6	36.4
	24	100	43.1
	72	100	55.1
	144	100	58.5

По мере голодания закономерно возрастает и уровень потребления гранул рыбами. Это касается как гранул с экстрактом мотыля и цистеином и контрольных гранул, которые использовались в первые 18 часов опыта, так и гранул с остальными 20-ю аминокислотами, которые использовались после 24, 72 и 144 часов голодания (табл. 1, 2). В первые 18 часов опыта потребление рыбами лишь гранул с экстрактом мотыля статистически отличается от потребления контрольных гранул. Однако к 24-му часу голодания рыбы проявляли достоверное предпочтение не только гранул с экстрактом мотыля, но и с цистеином, глутаминовой кислотой, пролином и аспарагиновой кислотой. Перечень стимулянтов и порядок их в ранжированном ряду эффективности сохранялся практически таким же и к 72-му и 144-му часам голодания. У рыб после 24 часов голодания в детеррентную группу аминокислот входили норвалин, аспарагин, лизин, серин, валин и фенилаланин. Состав этой группы аминокислот мало изменился к 72-му часу голодания – детеррентные свойства приобрел лейцин, но потерял валин. Однако к 144-му часу голодания статистически достоверное отталкивающее действие сохранил только фенилаланин.

Несмотря на увеличение абсолютных величин потребления всех типов гранул и сужение размаха варьирования этого показателя (13.5–97.7%, 21.2–100%, 40.0–100% соответственно для 24, 72 и 144 часов голодания, все типы гранул), положение аминокислот в ранжированном ряду изменяется незначительно. Коэффициент корреляции при любых вариантах попарного сравнения гранул с аминокислотами рыбами после 24, 72 и 144 часов голодания имел значения от 0.83 до 0.91 ( $p < 0.001$ ). Достоверным было значение коэффициента корреляции (0.72,  $p = 0.0013$ ) и при сравнении наших данных с результатами выполненного около 10 лет назад исследования по оценке вкусовой привлекательности аминокислот для карпа при 24-часовом голодании (Касумян, Морси, 1986).

Потребление или окончательное отвергание гранулы в опытах с карпом обычно происходит после нескольких повторных схватываний гранулы, во время которых происходит вкусовое распознавание добычи. Число повторных схватываний гранулы изменяется слабо на протяжении 6 суток голодания рыб. Время, которое рыбы затрачивают на вкусовое тестирование гранулы, изменяется более заметным образом, причем наиболее резко в первые сутки голодания, когда этот параметр увеличивается более чем в 3 раза. В последующем длительность вкусового тестирования вкусовых свойств гранул в среднем продолжает увеличиваться (табл. 2).

Большой набор стимулов, использованных в опытах с рыбами после 24, 72 и 144 часов голодания позволил провести корреляционный анализ между различными регистрировавшимися в опыте параметрами вкусового

ответа. Было найдено, что к 144-му часу голодания рыб теряется характерная для карпа высоко значимая положительная связь между уровнем потребления гранул и продолжительностью их вкусового тестирования. Вместе с тем сохраняется тесная ( $p < 0.001$ ) позитивная связь между продолжительностью удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта.

Таблица 2

Изменение потребления гранул карпами по мере увеличения времени с момента последнего кормления *ad libitum* (средняя средних) (А – для гранул с экстрактом мотыля, цистеином и контрольных гранул;  
Б – для всех гранул)

Параметр ответа	Продолжительность голодания, ч					
	2	12	18	24	72	144
Потребление гранул, %						
А	0	4.9	54.4	75.6	83.3	86.2
Б	–	–	–	40.0	48.1	63.0
Схватывания гранулы						
А	1.27	1.33	1.37	1.20	1.20	1.23
Б	–	–	–	1.43	1.46	1.35
Удержание гранулы после первого схватывания, с						
А	1.07	1.57	2.77	3.70	3.37	3.77
Б	–	–	–	2.68	2.74	3.41
Удержание гранулы в течение опыта, с						
А	1.20	1.93	3.47	4.07	3.67	4.13
Б	–	–	–	3.30	3.31	3.90

Таким образом, повышение пищевой мотивации приводит к значительным изменениям вкусовой привлекательности пищевых объектов и проявления рыбами вкусового поведенческого ответа, особенно в первые 24 часа голодания. В последующем наблюдается увеличение уровня потребления пищевых объектов (гранул), в том числе и обладающих неприятными для рыб вкусовыми свойствами. Однако в целом, положение вкусовых стимулов в ранжированном ряду вкусовой привлекательности сохраняется.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 04-04-48157а.

УДК 597(28)

## **РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛОДИ РЫБ В ВОДОЗАБОРНОМ КОВШЕ**

**В.О. Клеуш, Л.В. Ким, Е.А. Корнеев, С.В. Михалев**

*Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных  
водоемов и наземных биосистем, Красноярск, Россия,  
kleush@krasfish.krsn.ru*

Изучение причин попадания молоди рыб в водоприемники водозаборов невозможно без учета ее поведения в реке и внутри водозаборных ковшей, главным образом у водоприемных оголовков. Задачей настоящей работы являлось изучение распределения молоди рыб в водозаборном ковше при проектировании и строительстве рыбозащитного устройства.

Гидравлико-ихтиологические исследования проводились на водозаборе Красноярской ТЭЦ-2 с мая по октябрь 2004 г.

Сбор ихтиологического материала по изучению пространственно-временной структуры распределения молоди рыб в зоне влияния водозабора осуществляли путем проведения суточных съемок конусными ловушками ИКС-80, ИКС-40 (площадь входного отверстия – 0.50, 0.13 м<sup>2</sup>, газ № 1 5, № 7). Пробы отбирали в водозаборном ковше и на реке Енисей у входа в водозаборный ковш.

Помимо пассивного лова молоди рыб у водозаборных окон с июля проводился активный лов методом буксировки конусной ловушки вдоль берегов, перед водозаборными окнами и посередине ковша. В августе-октябре проводился лов мальковым неводом с ячеей 4 мм длиной 15 м. Во все сезоны молодь отлавливали также сачком.

Водозаборное сооружение располагается на правом берегу р. Енисей в черте города Красноярска на острове Отдыха, ниже по течению от плотины Красноярской ГЭС на 40 км. В состав водозаборного сооружения входят: водозаборный ковш с низовым подводом воды, береговая насосная станция (БНС). Насосная станция совмещенная, сифонная, имеет два водозаборных отверстия площадью 9 м<sup>2</sup> каждое.

Водозаборный ковш огорожен насыпными дамбами – верхней и нижней. Длина водозаборного ковша – 50 м, ширина – 40 м (при уровне 135.90 м БС). Максимальная глубина в ковше – 6.8 м. Берега водозаборного ковша крутые, дно заилено. Вдоль берегов ковша расположены заросли элодеи (на расстоянии 2–3 м от уреза воды и на глубине около трех метров). Растения достигают поверхности воды к августу. На входе в во-

дозаборный ковш установлена запань с отбойным козырьком высотой 1 м.

Объемы забора воды из реки Енисей Красноярской ТЭЦ-2 за последние пять лет колеблются в пределах 2.1–2.3 м<sup>3</sup>/с.

После зарегулирования р. Енисей плотиной Красноярской ГЭС, уровень реки определяется режимом работы ГЭС. Суточные колебания уровня в отдельные дни равны 0.65 м. В июле 2004 г. уровень воды достиг высшей отметки – 137.30 м ГС (городская система) в связи с холостыми сбросами Красноярской ГЭС. При уровне 135.90 м ГС открывается вход в ковш, перегороженный плавучей запанью.

С подъемом уровня воды в р. Енисее увеличиваются скорости течения. Максимальные скорости на Енисее у водозабора Красноярской ТЭЦ-2 наблюдались в июле 2004 г. – 1.10 м/с, в ковше у верхней дамбы – 0.26 м/с, у водозаборных окон – 0.12 м/с, у нижней дамбы – 0.11 м/с. Векторы скоростей направлены от входа в ковш вдоль верхней дамбы к водозаборным окнам и в обратном направлении вдоль нижней дамбы к Енисею. В средней части ковша значений скоростей на уровне чувствительности гидрометрической вертушки не зафиксировано.

Из-за строительства Красноярской ГЭС зимой температура воды на исследуемом участке Енисей стала выше, а летом ниже. Максимальная температура воды в 2004 г. (13.1°C) наблюдалась 13 и 26 августа, минимальные температуры отмечены с января по март (1.0°C). Наступление температуры 7–8°C, необходимой для нереста рыб, сдвинулось с конца апреля – начала мая на конец мая – начало июня.

Прозрачность воды в течение 2004 г. изменялась от 0.55 м в мае до 4.15 м в августе сентябре.

Сезонный ритм интенсивности попадания рыб в водозаборы связан с нерестом производителей и миграцией молоди рыб.

Скат молоди рыбы в исследуемом районе начался с подъемом уровня воды в р. Енисее в июне 2004 г. Молодь скатывалась через плотину Красноярской ГЭС, из правобережных притоков (рек Манна и Базаиха) и Абаканской протоки.

На Енисее возле плотины Красноярской ГЭС пик интенсивности ската молоди в 2004 г. наблюдался в первой–второй декадах июля. Среднесуточная концентрация личинок рыб в этот период составляла 0.15 экз./м<sup>3</sup>. Доминировали среди покатников личинки окуня, в меньшей степени – плотвы (Долгих, 2004). На входе в водозаборный ковш молодь рыб попадалась в ловушки короткий период времени – конец июня – начало июля. Позже рыба в ловушках не отмечалась.

Массовый занос личинок рыб в водозаборный ковш отмечен 1 июля в 17 часов, когда в ковше визуально наблюдалось большое скопление мо-

лоди рыб вдоль верхней и нижней дамб. Личинки держались на мелководье вдоль берегов ковша неширокой полосой (окколо 0.5 м). Особенно плотные скопления отмечены на мелководьях в вершине ковша (у здания БНС), хорошо освещенных солнцем. Единичные экземпляры находились над глубиной более 5 м у понтонов перед водозаборными окнами у поверхности воды на расстоянии 3–5 м от здания БНС.

Состав молоди рыб, пойманной в водозаборном ковше, представлен следующими видами: хариус, щука, елец, голянь, плотва, пескарь, окунь, подкаменщик. Доминировали по численности: молодь плотвы (35.4% от общей численности всей пойманной молоди) и голяня (30.0%). Молодь ельца составляла 14.3%, хариуса, подкаменщика и окуня – 7.8, 8.0 и 4.0% соответственно. Щука и пескарь отмечены в пробах единично. Молодь прошлого года (годовики), впервые отмечена у водозаборных окон 6 мая – ельцы длиной 23–36 мм, средней массой 0.3 г.

В течение сезона молодь ловилась в ковше неравномерно. В июле отловлено 68.2% общего количества молоди, попавшей в конусные ловушки, в августе – 31.3, в сентябре – 0.5%. Максимальные концентрации молоди рыб (2.4–2.9 экз./м<sup>3</sup>) в ковше отмечены в июле в прибрежной зоне сразу после нереста.

Молодь на самых ранних личиночных этапах развития (этап В) встречалась единично. Большинство рыб в ковше поймано в периоды развития «ранние и поздние» личинки. К октябрю количество молоди карповых рыб в ковше уменьшилось, чаще попадались мальки окуня, совершавшие пищевые миграции (см. таблицу).

Горизонтальное распределение молоди в ковше связано с гидравликой, глубинами, направлением ветра, периодом развития личинок рыб, наличием зрительных ориентиров и т.д.

Молодь рыб, попавшая в ковш, держалась полосой 0.5–3.0 м вдоль дамб, на мелководьях у здания БНС, а также у водозаборных окон с внешней стороны понтонов, расположенных перед окнами.

Значения критических скоростей (скоростей сноса) для молоди карповых и окуневых рыб (длиной 24–46 мм), живущих в реках, равны 0.26–0.51 м/с, для подкаменщиков из ручьев (длиной 26 мм) – 0.23 м/с (Павлов, 1979).

Максимальные скорости течения в водозаборном ковше в июле–августе являлись критическими для молоди карповых и окуневых в период предличинки и ранней личинки (длиной 8–15 мм). Но концентрация молоди возле водозаборных окон была низкой – 0.09–0.13 экз./м<sup>2</sup>, что в 27–11 раз меньше, чем у нижней дамбы в июле–августе соответственно. В конце сентября – октябре скорости течения у водозаборных окон возрос-

ли у дна и в толще воды до 0.16 м/с. Эти скорости уже не являлись критическими для подросшей молоди.

Концентрация молоди в среднем за сезон (июль–сентябрь): у верхней дамбы – 0.70 экз./м<sup>3</sup>, у водозаборных окон – 0.08 экз./м<sup>3</sup>, у нижней дамбы (правого берега) – 1.64 экз./м<sup>3</sup>, на середине ковша – 0.03 экз./м<sup>3</sup>. Количественное преобладание молоди рыб вдоль нижней дамбы объясняется, по-видимому, более низкими скоростями течения и более пологим дном.

**Динамика попадания молоди рыб в различные орудия лова в водозаборном ковше Красноярской ТЭЦ-2, 2004 г. (% от общего количества попаданий)**

Дата отлова	Периоды развития			
	Предличинки (этап В)	Ранние личинки (этапы C <sub>1</sub> –D <sub>1</sub> )	Поздние личинки (этапы D <sub>2</sub> –F)	Мальки, сеголетки
<b>Х а р и у с</b>				
08.07	1.1	–	–	–
01.07–28.07	–	78.9	–	–
01.07–05.08	–	–	20.0	–
<b>О к у н ь</b>				
15.07	–	2.1	–	–
03.07–05.08	–	–	42.6	–
28.07–21.10	–	–	–	55.3
<b>Е л е ц</b>				
03.07	0.9	–	–	–
01.07–12.08	–	90.0	–	–
05.08–08.10	–	–	7.3	–
31.08–07.10	–	–	–	1.8
<b>П л о т в а</b>				
04.07	0.2	–	–	–
01.07–28.07	–	42.5	–	–
03.07–21.10	–	–	55.9	–
12.08–31.08	–	–	–	1.4
<b>Г о л ь я н</b>				
04.07	0.3	–	–	–
01.07–21.07	–	9.3	–	–
03.07–21.10	–	–	70.1	–
19.08–24.09	–	–	–	20.3

Анализ горизонтального распределения личинок рыб в водозаборном ковше показал, что большая их часть держится у нижней по течению дамбы (83.6% от общего количества выловленных конусными ловушками личинок рыб), 11.7% – у верхней дамбы, 4.2% – у водозаборных окон, 0.5% – в центре ковша. У водозаборных окон концентрации молоди рыб



низки в течение всего сезона. Ранняя молодь рыб держится у берегов водозаборного ковша, у здания БНС в затишных местах, где течения практически нет, и где в достаточном количестве имеется корм – мелкие планктонные беспозвоночные.

Количественный и качественный состав засасываемой молоди зависит от вертикального распределения молоди рыб в зоне действия насосных станций и расположения оголовков водозабора. В водозаборном ковше преобладала молодь карповых рыб, которые предпочитают обитание в прибрежной зоне акватории: голянь, плотва, елец.

По вертикали на середине ковша и у водозаборных окон концентрация молоди рыб изменялась следующим образом: у поверхности – 0.02 и 0.04, в толще (на глубине ~ 2.5 м) – 0.02 и 0.03, у дна (~ 5 м) – 0 и 0.001 экз./м<sup>3</sup> соответственно. У дна ловилась только молодь подкаменщика.

В поверхностном слое воды (0.4–0.5 м) узкой литоральной зоны водозаборного ковша поймано 62.2% от общего числа всей отловленной копусными ловушками молоди рыб, 36.2% молоди отловлено в прибрежье на глубине 1.0–1.5 м. В толще воды на глубине 2.0–2.5 м поймано 1.6% от общего количества отловленной молоди рыб. У дна водозаборного ковша количество молоди единично.

Необходимо также отметить, что забор воды производится в основном из придонных слоев и из толщи, где концентрация рыб существенно ниже, чем у поверхности. Благоприятными условиями для предотвращения попадания молоди рыб в водозаборные окна является размещение БНС в глубинной зоне ковша и относительно малые скорости течения возле окон.

УДК 556.55:157.154.343.

## **ЛИМНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОЗЕР ЛАЧА И ВОЖЕ И НАБЛЮДЕНИЯ ЗА МИГРАЦИЕЙ РЫБ МЕЖДУ НИМИ**

**А.К. Козьмин**

*Северный филиал Полярного НИИ морского рыбного хозяйства и  
океанографии, Архангельск, Россия, kozmin@sevinpro.ru*

Озера Лача и Воже находятся в верховьях р. Онеги. По величине акватории они относятся к числу наиболее крупных водоемов Европейского Севера. Площадь водной поверхности оз. Воже составляет 418 км<sup>2</sup>, оз. Лача – 345 км<sup>2</sup>. Оба водоема по характеру водообмена относятся к сточным, но при этом озеро Лача является водоприемником сточных вод озера Воже. Связующим звеном их является река Свидь, длина которой равна 64 км. Среднегодовой объем стока воды по р. Свидь равен 1.95 км<sup>3</sup>, что составляет 56.5% общего поверхностного притока озера Лача (Кириллова, 1979).

По степени развития низших водных растений исследуемые озера близки между собой и относятся к флористически богатым мезотрофным водоемам с преобладанием синезеленых и диатомовых водорослей (Петрова, 1975). Количественный состав зоопланктона сравниваемых озер в большинстве своем сходен и представлен обычными для региона формами беспозвоночных. В озере Лача численность организмов зоопланктона колеблется от 6.9 до 138.0 тыс. экз./м<sup>2</sup>, в то время как в озере Воже количество зоопланктона почти в 2 раза выше (Смирнова, 1978).

Несмотря на значительное сходство основных лимнологических показателей, между озерами Лача и Воже имеются и некоторые различия. В частности, в северной части озера Воже в зимний период наблюдается более благоприятный кислородный режим, чем в озере Лача. В озере Воже несколько выше численность организмов зоопланктона, в то время как в озере Лача в зарослях высшей водной растительности в летний период развивается богатая кормовая база для бентосоядных рыб. Имеющиеся литературные данные по гидрологическому и гидрохимическому режиму, кормовой базе предполагают наличие миграций рыбы из одного озера в другое.

Для решения поставленной проблемы в 1976 г. в среднем течении реки Свидь в районе д. Горка (в 44 км от устья) с мая по сентябрь автором был проведен лов рыбы жаберными сетями с шагом ячеи 24–70 мм и мелкими ставными ловушками вентерного типа с ячеей 24 мм. Наблюдения показали, что до середины июля в опытных уловах встречались в ос-

новном окунь и плотва. В августе в уловах превалировал лещ длиной 14–24 см, который мигрировал вверх по реке в сторону озера Воже, а в сентябре отмечалось большое попадание ряпушки длиной (АС) 13–15 см, гонады у которой находились на III–IV стадии зрелости.

В связи со снижением запасов леща, в 1986 г. нами вновь были организованы наблюдения за миграцией рыбы по реке Свидь. С 9 июля по 10 ноября в районе рыбпункта Хотеново (в 2 км от устья реки) велся опытный лов рыбы 2 промысловыми рюжами с шагом ячеи 30 мм. Длина крыльев одной рюжи была 15 м, высота стенок 2 м. Ловушки были установлены около правого и левого берегов симметрично друг против друга. В центре реки был оставлен 15-метровый проход для движения лодок и судов. Осмотр рюж велся два раза в сутки. Средний улов на рюжу за один осмотр был 3 кг. Результаты опытного лова приведены в таблице 1.

Таблица 1

**Видовой состав уловов двумя промысловыми рюжами на реке Свидь в районе рыбпункта Хотеново с 9 июля по 7 ноября 1986 г.**

Месяц	Лещ	Щука	Налим	Язь	Сиг	Окунь	Густера
Июль	113	9	2	–	–	9	6
Август	252	6	7	1	–	12	15
Сентябрь	227	17	12	–	–	2	10
Октябрь	266	11	3	1	14	–	3
Ноябрь	88	–	2	4	–	–	5
Всего, экз.	946	43	26	6	14	23	39

Главной промысловой рыбой в озерах Воже и Лача является лещ. В наших опытных уловах рюжами на долю леща приходилось 91% общего числа выловленных рыб. Изучение линейных размеров леща показало, что в июле и начале августа в уловах преобладали особи размером (длина АД) 25 см, в третьей декаде августа наблюдались подходы крупного леща длиной 35–40 см, в октябре и ноябре средняя длина мигрантов снизилась до 20 см.

Результаты биологического анализа показывают, что существенных различий в размерно-возрастной структуре стад леща озер Лача и Воже не наблюдается. Не выявлено достоверных различий и при сравнении промысловых и пластических признаков. Изучение промысловых и статистических материалов по вылову леща в озерах Воже и Лача свидетельствуют о сходстве и синхронности в динамике уловов за последние 30 лет. За периодом относительно высоких уловов в 1967–1969 гг. наблюдался спад добычи леща в исследуемых озерах (рис. 1). Последующая

стабилизация уловов была на более низком уровне, чем в конце 60-х годов. В 1981–1982 гг. на озере Лача отмечался рекордный улов – 138 т, в то время как на озере Воже уловы леща были почти в 2 раза меньше.

С 1990 г. лов леща на озере Лача регламентируется путем лимита. В первые годы лимит был 150 т, в последующие годы учетный вылов постепенно снижался, и с 1999 г. общий допустимый улов устанавливается в размере 60–80 т.

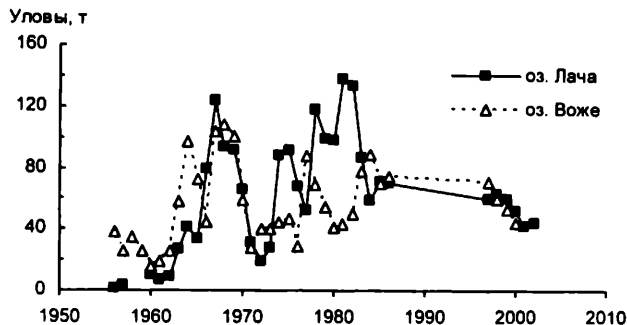


Рис. 1. Динамика вылова леща в озерах Лача и Воже

Щука, язь и густера по реке Свидь не совершают миграций, небольшое присутствие их в уловах объясняется нагульными перемещениями их в пределах своего биотопа. Определенный интерес представляет нерестовая миграция налима из озера Лача вверх по реке Свидь, которая начинается вскоре после ледостава и продолжается до января. Именно в этот период на реке Свидь выставляются сотни ставных ловушек (рюжи), которыми эффективно облавливаются налим.

Сиг и ряпушка не находят благоприятных условий для жизни в озере Лача. Многолетние наблюдения показали, что популяция сига в озере Лача крайне малочисленна. Обитает он преимущественно в устьевых зонах рек. В сетных уловах чаще всего встречается сиг размером (АС) 18–25 см, массой тела 70–300 г. Ряпушка обитает в крупных глубоководных озерах бассейна реки Онеги (Лекшмозеро, Кенозеро, Кожозеро и др.), а озеро Лача и река Свидь являются ее миграционным путем к местам естественного воспроизводства в озере Воже.

Летом 1987 г. в озеро Воже было выпущено 850 экз. разновозрастного судака, и осенью того же года акклиматизант уже встречался в неводных уловах на озере Лача. С 2001 г. он появился в статистике вылова рыбы на озере Лача.

Надо подчеркнуть, что в последние годы на озере Лача стал излюбленным объектом промысла. В сетных и неводных уловах встречаются судаки размером от 36 до 72 см (табл. 2), максимальная масса тела достигает 5.4 кг. Возраст исследованных рыб колеблется от 4+ до 11+ лет. В наших сборах 60% составляли три возрастных группы – 5+, 6+ и 7+ лет.

Таблица 2

Размерный состав судака из неводных уловов на оз. Лача

Год	Длина тела, см										Средняя длина, см	Число рыб, экз.
	36	40	44	48	52	56	60	64	68	72		
2004	–	12	6	11	3	2	–	–	1	–	48.0	35
2005	1	1	10	12	17	7	2	–	–	1	49.6	51

Биология акклиматизанта изучена плохо. Отсутствуют данные по питанию, не исследованы места естественного воспроизводства, до сих пор остается открытым вопрос о миграциях. В последние два года попадание судака в промысловые орудия лова заметно снизились. Причины снижения его уловов не ясны. Скорее всего это является закономерным процессом акклиматизация вида в новых условиях обитания.

**Закключение.** Озера Воже и Лача имеют общее геологическое происхождение и по своим лимнологическим показателям близки между собой. В рыбохозяйственном отношении они однотипны. Озеро Лача является природным питомником для рыбы, где в летний период на высококормных мелководьях проходит нагул ее молоди.

Изучение миграций рыбы по р. Свидь показало, что в августе обычно наблюдается массовый подъем молоди и взрослых лещей из оз. Лача в оз. Воже. В октябре и ноябре вверх по р. Свидь мигрируют на нерест ряпушка, сиг и налим. У акклиматизанта судака нагульные и нерестовые миграции между озерами не изучены. В дальнейшем необходимо провести мечение судака и леща, организовав при этом круглогодичный мониторинг за уловами рыбы в озерах Воже и Лача.

#### Список литературы

- Кириллова В.А.* Водный баланс и уровенный режим озер Воже и Лача // Гидрология озер Воже и Лача (в связи с переброской северных вод в бассейн р. Волги). Л.: Наука, 1979. С. 18–61.  
*Петрова Н.А.* Фитопланктон озер Воже и Лача // Там же. С. 34–63.  
*Смирнова Т.С.* Зоопланктон озер Воже и Лача // Там же. С. 102–126.

УДК 597-118.56

## ЦВЕТНОЕ ЗРЕНИЕ У ПРИБРЕЖНЫХ РЫБ ЯПОНСКОГО МОРЯ

С.Л. Кондрашев

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, Россия,  
kondrashev\_sl@imb.dvo.ru

Морфофизиологическая организация зрительной системы рыб, как и большинства животных, демонстрирует адаптации к внешнему окружению, которые обеспечивают жизненно важные поведенческие функции. Одна из таких адаптаций – присущее подавляющему большинству рыб цветовое зрение, необходимым условием работы которого является наличие нескольких типов фоторецепторов (главным образом, колбочек) с различными спектральными характеристиками. В силу того, что границы спектра видимого света ограничены, а задачи использования энергии этого света для разных видов оказываются весьма сходными, на уровне зрительной системы описано бесчисленное количество параллелизмов и конвергентных признаков. Для более глубокого понимания механизмов цветового зрения и их экологической обусловленности мы исследовали спектральную чувствительность фоторецепторов сетчатки у рыб, близких и далеких по систематическому положению и экологии обитания.

Объектами исследования были более 30 видов костистых рыб Японского моря. Спектры поглощения зрительных пигментов измеряли на микроспектрофотометре оригинальной конструкции, позволяющем вести работу с нативными одиночными фоторецепторами (Говардовский, Зуева, 1988). Эксперименты проводили при далеком красном и инфракрасном освещении во избежание обесцвечивания пигментов. Данные измерений поступали в персональный компьютер через АЦП, после чего их обрабатывали с помощью ранее описанных методов (Govardovskii et al., 2000). Значения максимумов кривых поглощения ( $\lambda_{\text{max}}$ ) определяли путем усреднения данных для нескольких клеток.

Изученных рыб можно разделить на две группы: 1) пелагические, широко мигрирующие и 2) прибрежные донные, обитающие в зоне верхней сублиторали и более или менее оседлые.

В первую группу входит тихоокеанская сельдь (*Clupea pallasii*), тихоокеанская сайра (*Cololabis saira*) и темный спинорог (*Thamnaconus modestus*). В весенне-осенний период эти рыбы подходят к берегу и держатся на небольших глубинах. У сельди набор зрительных пигментов наиболее

простой: кроме палочек с  $\lambda_{\text{max}}$  около 500 нм имеются только двойные колбочки с  $\lambda_{\text{max}} = 500/530$  нм (см. таблицу).

Максимумы спектров поглощения пигментов фоторецепторов  
у некоторых рыб Японского моря

Вид, систематическое положение	Палочки	Одиночные колбочки	Двойные колбочки
<b>CLUPEIDAE</b>			
<i>Clupea pallasii</i>	500	—	500 / 530
<b>SCOMBERESOCIDAE</b>			
<i>Cololabis saira</i>			
дорзальная сетчатка	510	383	478 / 574
вентральная сетчатка	530	503	508 / 570
<b>TETRAODONTIDAE</b>			
<i>Thamnaconus modestus</i>	500	410	486 / 533
<i>Takifugu rubripes</i>	515	455	536 / 576
<b>COTTIDAE</b>			
<i>Bero elegance</i>	505	450	525 / 560
<i>Myoxocephalus stelleri</i>	502	450	520 / 560
<i>Myoxocephalus jaok</i>	500	450	525 / 525
<i>Enophrys diceraus</i>	500	450	520 / 520
<b>PLEURONECTIDAE</b>			
<i>Hipoglossoides herzensteini</i>	500	457	523 / 523
<i>Pleuronectes herzensteini</i>	502	460	524 / 524
<i>Pleuronectes obscurus</i>	514	464	530 / 545
<b>STICHAEIDAE</b>			
<i>Emogrammus hexagrammus</i>	509	440	514 / 545
<i>Pholidapus dybowskii</i>	525	470	555 / 582
<i>Stichaeopsis nana</i>	529	545	542 / 595
<b>HEXAGRAMMIDAE</b>			
<i>Pleurogrammus azonus</i>	506	469	524 / 524
<i>Hexagrammos stelleri</i>	508	483	535 / 560
<i>Hexagrammos otakii</i>	нет данных	480	530 / 560
<i>Hexagrammos octogrammus</i>	524	530	567 / 626

Примечания. Максимумы спектров определены путем аппроксимации экспериментальных данных номограммами (Govardovskii et al., 2000). Для видов, выделенных жирным шрифтом, использована номограмма для порфиросина (VP\_A2); в остальных случаях – для родопсина (VP\_A1).

У двух других видов первой группы имеются также и одиночные колбочки, что делает их аппарат цветоразличения более совершенным. Наибольший интерес представляет сайра, у которой обнаружены различия в спектральных свойствах пигментов всех типов из дорзальной и вентральной зоны сетчатки.

Как видно, максимумы поглощения практически всех типов фоторецепторов сайры из вентральной сетчатки смещены к красной области спектра, что можно объяснить необходимостью «обслуживать» верхнее поле зрения – более освещенное и более насыщенное красными лучами спектра. Другая интересная особенность, наличие колбочек, чувствительных к ультрафиолету ( $\lambda_{\text{max}} = 383 \text{ нм}$ ), связана, по-видимому, с питанием планктоном, хитиновые покровы которого хорошо поглощают поляризованный ультрафиолет (Douglas, Hawryshyn, 1990). Следует заметить, что у других представителей отряда *Belontiiformes*, к которому принадлежит и сайра, описаны высокая морфологическая дифференциация фоторецепторного состава и специализированное строение всего глаза, направленное на оптимизацию ориентации и пищевого поведения в верхних горизонтах воды (Reckel et al., 2002). Наличие развитого первичного аппарата цветоразличения у сайры и спинорога хорошо коррелирует с литературными данными и собственными наблюдениями об их преимущественно дневной активности, связанной со стайным поведением и питанием (Шунтов, 1967).

Вторую группу составляют более многочисленные по видовому составу представители четырех семейств: *Cottidae*, *Stichaeidae*, *Hexagrammidae* и *Pleuronectidae*. У всех изученных видов имеются многочисленные тонкие (диаметром менее 2 мкм) палочки, а также одиночные и двойные колбочки.

Керчаки (*Cottidae*) представляют собой довольно однородную группу видов, у которых спектральные свойства фоторецепторов очень близки. У большинства из изученных нами семи видов керчаков  $\lambda_{\text{max}}$  палочек, одиночных колбочек и двойных колбочек располагались в области 500, 450 и 525/560 нм, соответственно. Только у двух более глубоководных видов – двурогого бычка (*Enophrys diceraus*) и керчака-яка (*Myoxocephalus jaok*) – элементы двойных колбочек оказались одинаковыми: их длинноволновый компонент заместился на более коротковолновый, с максимумом при 520–525 нм. Интересно отметить, что наши данные очень близки к результатам, полученным на керчаках оз. Байкал и атлантических видах (Bowmaker et al., 1994).

Набор зрительных пигментов у камбал схож с таковым у керчаков. Учитывая значительную разницу в составе и способах добычи пищи, можно предположить, что данное сходство зрительных пигментов связа-



но со схожестью световой среды обитания. У наиболее мелководного вида камбал, темной камбалы (*Pleuronectes obscurus*), также как у керчаков, в двойных колбочках обнаружены различные пигменты – с  $\lambda_{\text{max}}$  530 и 545 нм.

Особый интерес для изучения представляли зрительные пигменты рыб, у которых ранее были обнаружены роговицы глаза с изменяемой окраской (Orlov, Gamburtzeva, 1976; Kondrashev et al., 1986). Днем, на ярком свете, желтые или оранжевые роговицы задерживают значительную часть спектра света, идущего к сетчатке, что, несомненно, должно влиять на цветовосприятие у этих типичных дневных обитателей мелководья и сублиторали. Поэтому было интересно выяснить, каковы свойства зрительных пигментов этих рыб и существует ли какая-либо связь между ними и свойствами цветных фильтров роговицы.

В таблице представлены результаты, полученные на представителях отр. Tetraodontidae, а также трех видах сем. Stichaeidae и четырех видах сем. Hexagrammidae. В каждой из этих групп выделяется вид, зрительные пигменты которого имеют  $\lambda_{\text{max}}$  заметно смещенные в красную область спектра. Особенно сильный относительный сдвиг наблюдается у карликового стихея (*Stichaeopsis nana*) и бурого терпуга (*Hexagrammos octogrammus*), наиболее мелководных дневных видов, часто обитающих у уреза воды. Они же имеют самые яркие оранжевые роговицы, особенно интенсивные у бурого терпуга, практически полностью задерживающие свет с  $\lambda < 520$  нм. Сдвиг спектров поглощения фотопигментов у собакорыбы (*Takifugu rubripes*) по сравнению с пигментами спинорога также явно коррелирует с наличием желто-оранжевой роговицы у первого вида и полным отсутствием подобного фильтра у последнего. Расчеты показывают, что данные сдвиги носят адаптивный характер, так как позволяют избежать потери чувствительности фоторецепторов и сохранить возможность цветовосприятия в условиях высокой дневной освещенности.

Сдвиг максимумов чувствительности фоторецепторов у карликового стихея и особенно у бурого терпуга зашел так далеко, что один из элементов двойных колбочек последнего имеет  $\lambda_{\text{max}} = 626$  нм. До сих пор у морских рыб, для которых чрезвычайно характерно наличие пигментов на основе витамина A<sub>1</sub>, столь красно-чувствительные зрительные пигменты не были описаны. Это заставляет предположить, что этот пигмент, а возможно и пигменты всех фоторецепторов вышеупомянутых двух видов рыб, построены на основе витамина A<sub>2</sub>.

Среди изученных видов рыб ночная активность в известной мере свойственна керчакам, но в наибольшей степени она характерна только для эрмограмма (*Ernogrammus hexagrammus*, Stichaeidae) (Маркевич, 2004). Эта поведенческая особенность находит свое отражение в том, что

по сравнению с другими членами своего отряда он имеет более «синечувствительные» палочки и колбочки.

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы.

1. Все изученные нами виды рыб обладают цветным зрением, однако рыбы с сумеречной и ночной активностью, а также обитающие на больших глубинах имеют меньший спектральный диапазон чувствительности фотопигментов.

2. Виды рыб, придерживающиеся меньших глубин, имеют более красночувствительные фотопигменты.

3. Наличие желто-оранжевых сред глаза (роговица) вызывает адаптивный сдвиг максимумов поглощения фотопигментов в красную область спектра.

Работа поддержана грантами ОБН РАН (Программа «Интегративные механизмы регуляции функций в организме») и ДВО РАН (проект № 03-1-0-06-016).

#### Список литературы

- Говардовский В.И., Зуева Л.В. Простой высокочувствительный регистрирующий спектрофотометр // Цитология. 1988. Т. 30. № 4. С. 499–502.
- Маркевич А.И. Ночной тип активности у стигмеевой рыбы *Ernogrammus hexagrammus* // Биология моря. 2004. Т. 30. Т. 3. С. 236–239.
- Шунтов В.П. Сайра Японского моря // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 56. С. 51–66.
- Bowmaker J.K., Govardovskii V.I., Shukolyukov S.A. et al. Visual pigments and the photic environment – the cottoid fish of lake Baikal // Vision Research. 1994. V. 34. P. 591–605.
- Douglas R.H., Hawryshyn C.W. Behavioral studies of fish vision: an analysis of visual capabilities // The Visual System of Fish. 1990. London: Chapman and Hall. P. 373–418.
- Govardovskii V.I., Fyhrquist N., Reuter T. et al. In search of the visual pigment template // Vis. Neurosci. 2000. V. 17. P. 509–528.
- Kondrashev S.L., Gamburtzeva A.G., Gnjubkina V.P. et al. Coloration of corneas in fish. A list of species // Vision Res. 1986. V. 26. № 2. P. 287–290.
- Orlov O.Y., Gamburtzeva A.G. Changeable coloration of cornea in the fish *Hexagrammos octogrammus* // Nature. 1976. V. 263. P. 405–406.
- Reckel F., Melzer R.R., Parry J.W.L., Bowmaker J.K. The retina of five atherinomorph teleosts: Photoreceptors, patterns and spectral sensitivities // Brain Behav. Evol. 2002. V. 60. P. 249–264.

УДК 597-15:626/627

## **РЫБОХОДЫ, СОВМЕЩЕННЫЕ С СИФОННЫМИ ВОДОСБРОСАМИ**

**Е.Н. Коноплев, М.А. Скоробогатов, А.А. Карапетян**

*Тверской государственный технический университет, Россия,  
skorobogатов@tstu.tver.ru*

Как показывают исследования, существующие рыбоходы, имеющие достаточно высокую эффективность по пропуску рыб из нижнего бьефа гидроузла в верхний, имеют большую протяженность. Это обуславливается работой вливных отверстий с перепадом уровней не более 0.30–0.40 м, (при этих параметрах скорости течения в отверстиях не превышают бросковых скоростей для пропускаемых видов рыб), а также необходимостью создания оптимальной гидравлической структуры в маршевых камерах – бассейнах (четко выраженное течение от одного вливного отверстия ко второму, возможности отдыха мигрантам и т. д.). Следует отметить, что расход воды, проходящий по рыбоходу, значительно меньше общего расхода гидроузла, поэтому рыбопривлекающий шлейф практически не выделяется из основного потока в нижнем бьефе.

В предложенных ниже конструкциях рыбоходов и технологиях пропуска рыб для улучшения условий привлечения в нижнем бьефе гидроузла и прохода рыб к местам нереста лестничные рыбоходы совмещены с сифонными водосбросами (Карелин В.С. Коноплев. Е.Н. Никитенков В.И. Рыбоход (его варианты). А.С. № 1167261 СССР, МКИ<sup>1</sup> В 02 В 8/08 // Бюл. изобретений и открытий. 1985. № 26). Длина предлагаемых сооружений значительно меньше, чем у существующих конструкций.

В первом варианте (рис. 1) рыбоход включает в себя соединяющий верхний и нижний бьефы гидротехнического сооружения (или естественной преграды) канал со ступенчатым дном, перегородками с вливными отверстиями и промежуточными бассейнами, снабжен одним или несколькими сифонами, причем один или несколько бассейнов соединены с нижним бьефом этими сифонами.

Рыбоход состоит из лотка 1 со ступенчатым дном и перегородок 2 с вливными отверстиями 3, образующих ряд бассейнов 4. Головной бассейн 5 соединен с нижним бьефом при помощи сифона 6 и отделен от верхнего бьефа головной перегородкой 7 с вливным отверстием 8.

Во втором варианте (рис. 2.) рыбоход включает в себя соединяющий верхний и нижний бьефы гидротехнического сооружения канал со ступенчатым дном, перегородками с вплывными отверстиями и промежуточными бассейнами, снабжен сифонами, соединяющими бассейны друг с другом.

Рыбоход действует следующим образом. При течении воды через рыбоход между бассейнами рыбохода устанавливаются перепады уровней, определяемые пропускной способностью вливных отверстий 3 и 7.

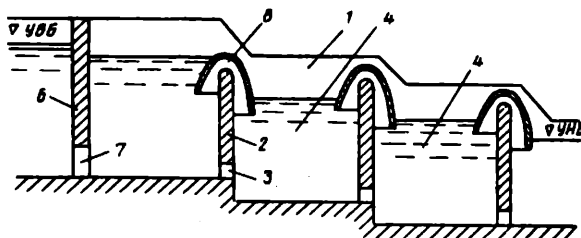


Рис. 2. Второй вариант рыбохода

При этом пропускная способность головного вливного отверстия 7 подбирается так, чтобы перепад на головной перегородке 6 обеспечивал беспрепятственный проход рыбы в верхний бьеф через вливное отверстие 7. В этих условиях сифон 8, соединяющий головной бассейн 5 и следующий непосредственно за ним низовой бассейн 4, заполняется водой и включается в работу, откачивая воду из бассейна 5 в низовой бассейн 4. При этом уровень воды в бассейне 5 понижается, а в бассейне 4 повышается, при этом напор на перегородке 2 уменьшается, что приводит к снижению скорости во вливном отверстии 3 и беспрепятственному проходу рыбы из низового бассейна 4 в верховой 5.

При снижении уровня в бассейне 5 до отметки входной кромки сифона 8 последний выключается из работы, а следующий за ним сифон вследствие переполнения бассейна 4 включается в работу и описанный процесс повторяется автоматически вплоть до последнего бассейна 4 рыбохода, обеспечивая последовательно на каждой перегородке снижение напора и беспрепятственный проход рыбы из бассейна в бассейн через вливные отверстия 3.

В настоящее время в Тверском государственном техническом университете выполняются теоретические и экспериментальные исследования для создания рекомендаций по обоснованию конструкции и гидравлических режимов в предлагаемых конструкциях лестничных рыбоходов.

УДК 597-113.4(282.2)

## **ХАРАКТЕР РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛОДИ МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ В СЕЗОННОМ АСПЕКТЕ НА РАЗРЕЗЕ РЕК ВОЛГИ, СВИЯГИ И ИХ МЕЖДУРЕЧЬЯ**

**В.А. Кузнецов**

*Казанский государственный университет, Россия,  
vjatschlav.kuznetsov@ksu.ru*

Для анализа распределения молоди рыб в течение сезона выбраны годы с 1994 по 2003, когда на одних и тех же станциях разреза материалы были собраны в мае (личинки), в июле и сентябре (сеголетки). Места сбора данных расположены в верхней части Куйбышевского водохранилища и обозначен как районы р. Волги, Междуречья и р. Свияги. Самым многогодовым годом за этот период был 1994 г. (средняя абсолютная отметка уровня воды в мае равнялась 54.5 м, в июле и сентябре – 53.3 и 52.5 м; соответственно температура воды – 12.2, 18.0 и 14.7°C). Сезон 1995 г. характеризовался постепенной убылью воды от весны к осени от абсолютной отметки 53.2 м до отметки 50.1 м, но наиболее продолжительным вегетационным периодом, составившим 141.5 дней в пересчете на температуру воды в 20.0°C по методу Г.Г. Винберга (1956). 1999–2001 гг. имели относительно сходные показатели гидрологического режима. В 2002–2003 гг. средние отметки уровня воды были ниже НПП (52.1–52.4 м), но в 2002 г. наблюдалась прибыль воды в июне на 0.8 м, а в 2003 г. – убыль на 1.0 м весной, но этот год отличался относительно высоким уровнем воды осенью. Температура воды в период взятия проб осенью колебалась в среднем от 14.5 до 16.5°C, т.е. имела сходные показатели. Численность молоди пересчитывалась на одно усилие (личинки весной на один сачок диаметром 30 см в прибрежье или на 5 мин лова конической сетью диаметром 80 см в пелагиали, а летом и осенью – на заброд мальковой волокуши длиной 12 м с ячей в кутке 2.5 мм).

Некоторые показатели видового разнообразия и численности молоди рыб в рассматриваемых районах в 1994 г. представлены в таблице 1. Анализ данных показывает, что при относительно стабильном уровне воды распределение молоди было связано с эффективностью размножения рыб при доминировании весной личинок плотвы, что также оказалось типичным и для лета. Осенние значения индекса видового разнообразия Шеннона во всех районах возросли при одновременном снижении показателя обилия и смене доминирующего вида, а также падении величин численности молоди. Увеличение численности сеголеток рыб в сентябре в рай-

оне р. Свияги по сравнению с летом связана с миграцией ее из района Междуречья.

Таблица 1

**Показатели видового разнообразия и численности молоди рыб весной (1 – май), летом (2 – июль) и осенью (3 – сентябрь) в вегетационный период 1994 г. на разрезе р. Волга – р. Свияга**

Показатели	р. Волга			Междуречье			р. Свияга		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Число видов	7	3	6	5	4	4	6	6	6
$H'$	1.53	0.34	2.05	0.83	0.97	1.32	1.13	1.36	1.96
Показатель обилия, %	66.5	94.6	44.9	84.1	71.4	52.1	76.0	72.0	57.9
Доминирующий вид	плотва	плотва	окунь	плотва	плотва	елец	плотва	снеток	плотва
Общая численность, экз.	26.0	129.0	42.9	187.8	133.0	33.5	248.3	37.5	60.5

*Примечание.*  $H'$  – индекс видового разнообразия Шеннона.

В 1995 г. при высоких показателях численности личинок плотвы весной (табл. 2) к осени в результате сработки уровня воды произошли как снижение численности молоди, так и смена доминирующего вида.

Таблица 2

**Показатели видового разнообразия и численности молоди рыб весной (1 – май), летом (2 – июль) и осенью (3 – сентябрь) в вегетационный период 1995 г. на разрезе р. Волга – р. Свияга**

Показатели	р. Волга			Междуречье			р. Свияга		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Число видов	6	6	2	6	5	1	6	3	3
$H'$	0.98	2.14	0.66	0.68	1.54	0	0.74	0.51	1.41
Показатель обилия, %	81.9	30.5	83.3	88.8	62.0	100	88.1	91.0	50.0
Доминирующий вид	плотва	окунь	окунь	плотва	плотва	жерех	плотва	плотва	окунь
Общая численность, экз.	236.6	70.5	3.0	500.1	92.0	0.5	281.3	50.0	4.0

Окунь оказался наименее подверженным скату, т.е. проявил черты оседлости. В этот год молодь многих видов активно мигрировала из районов р. Волги – р. Свияги выше в Свияжский залив. Так, выше г. Свияжска общая численность сеголеток составила 107.5 экз. на одно усилие и доминировал здесь основной промысловый вид водохранилища – лещ (96.5 экз.), который летом уступал по численности окуню (47.5 экз. на усилие), плотве (35.5 экз.) и язю (12.1 экз.).

Материалы 1999, 2001 и 2002 гг. подтверждают вышеприведенную картину. Однако при менее резкой сработке воды к осени, как например, в 1999 г. сеголетки рыб с осени мигрировали из района р. Волги в Междуречье и там численность молоди осенью поднялась до 324 экз. на усилие (летом было 102.5 экз.) при доминировании сеголеток плотвы, но летом в Междуречье преобладала молодь леща, которая осенью не встречена и в районе р. Свияги, где численность сеголеток значительно упала (27.5 экз. на усилие). В 2002 г. к осени также, кроме района Междуречья, численность молоди рыб заметно снизилась по сравнению с летним периодом, а доминирующим видом во всех районах оказался окунь, показатель обилия которого равнялся 75.8% в районе Междуречья и 92.3–94.8% в районах р. Волги и р. Свияги. Следует отметить, что в уловах конической сетью в пелагиали весной преобладали личинки окуня во всех районах, что характерно и для последующих лет.

В 2003 г. при относительно низкой эффективности размножения показатели численности личинок колебались в разных районах в среднем от 16.8 до 30.9 экз. на усилие (табл. 3), что было связано с убылью воды весной.

Таблица 3

Показатели видового разнообразия и численности молоди рыб весной (1 – май), летом (2 – июль) и осенью (3 – сентябрь) в вегетационный период 2003 г. на разрезе р. Волга – р. Свияга

Показатели	р. Волга			Междуречье			р. Свияга		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Число видов	5	11	5	5	8	4	4	8	7
$H'$	1.02	2.31	0.73	0.96	1.90	1.57	1.25	2.59	1.69
Показатель обилия, %	71.4	44.0	88.2	73.2	56.0	44.0	63.9	24.1	53.6
Доминирующий вид	язь	окунь	окунь	язь	плотва	плотва	плотва	укля	плотва
Общая численность, экз.	16.8	225.0	73.3	30.9	154.3	261.0	19.9	106.0	111.0



Однако в результате некоторой прибыли ее в июне–июле смогли более успешно отнереститься летненерестующие виды и показатели численности в летний период возросли. Кроме того в пелагиали в районах Волги и Свияги успешно размножался окунь. Его численность составляла соответственно 3.2 и 11.0 экз. за 5 мин лова конической сетью. Этот вид доминировал летом и осенью в районе р. Волги. В результате относительно стабильного уровня воды летом и осенью показатели численности молоди оказались достаточно высокими активной миграции сеголеток из районов Междуречья и р. Свияги не наблюдалось. Кроме того, из таблицы 3 видно, что наиболее благоприятным районом для нагула молоди в летний период является район Междуречья, где наиболее высокие значения индекса видового разнообразия Шеннона и соответственно снижаются значения показателя обилия. Этот район более мелководен и лучше защищен чередой островов.

Таким образом, характер распределения молоди в рассмотренных районах в значительной степени в эти годы определялся гидрологическим режимом и наличием подходящих биотопов для нагула и зимовки. Осенью молодь в большинстве случаев и особенно при падении уровня перемещалась вверх по р. Свияге в мелководный Свияжский залив.

УДК 574.523

## РЕГУЛЯЦИЯ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ РЫБ

В.В. Кузьмина

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru

Как известно, физиологическое состояние существенно влияет на различные типы поведения рыб – оборонительное, стайное, нерестовое, социальное и пищевое (Павлов, Касумян, 1987). И.П. Павлов (1951) предполагал, что регуляция пищевого поведения животных осуществляется при участии «пищевого центра» – функционального объединения анатомически разнородных отделов центральной нервной системы, воспринимающих раздражения, связанные с актом еды и переваривания пищи, и регулируемых изменением химического состава крови. Для объяснения механизмов регуляции потребления пищи предложен ряд теорий (гидратационная, глюкостатическая, липостатическая, аминокислотстатическая, термостатическая, метаболическая и энергетическая), часть из которых базируется на признании ведущей роли изменения концентрации в крови отдельных сигнальных молекул. Кроме того, большое значение придается сложному взаимодействию гормональных эффектов, интероцептивной сигнализации и центральных механизмов. Особая роль в интеграции сигналов о внешней и внутренней среде организма принадлежит гипоталамусу (Уголев, 1991; Кассиль, 1990). В основе изучения механизмов регуляции пищевого поведения рыб также лежало представление о существовании пищевого центра (Кузьмина, 1966). В настоящее время особенно интенсивно исследуются центральные механизмы регуляции пищевого поведения рыб (de Pedro, Bjornsson, 2001). Вместе с тем решение этой важной проблемы невозможно без анализа взаимодействия центральных и периферических регуляторных механизмов. В данной работе систематизированы сведения, касающиеся различных механизмов регуляции пищевого поведения рыб.

**Гуморальная регуляция. У т и л и з о н ы .** При исследовании тилэпии *Oreochromis niloticus* установлено, что глюкопривация, в частности цитогликопения, вызванная 2-дезоксиглюкозой, не провоцирующей гипергликемию, через час после внутрибрюшинной инъекции вызывает достоверное увеличение количества потребленной пищи (Delicio, Vicentini-Paulino, 1993). При исследовании трех видов пресноводных костистых рыб (каrp *Cyprinus carpio*, обыкновенный карась *Carassius carassius*, серебряный карась *Carassius auratus*) продемонстрировано зна-

чительное влияние глюкозы, ряда растворимых аминокислот и цитрата натрия, введенных внутривентриально, на скорость пищевой реакции, рациона и структуру пищевого поведения (синхронность питания и движения, времени питания и неподвижности) рыб (Кузьмина, 1966; Кузьмина, Гарина, 2001; Кузьмина и др., 2002). Однако впоследствии было высказано предположение о том, что увеличение уровня гликемии не играет ключевой роли в снижении интенсивности питания рыб, а угнетение пищевой мотивации рыб под воздействием высоких доз глюкозы, по-видимому, опосредовано увеличением секреции инсулина (Гарина и др., 2005 а). Увеличение латентного времени питания, снижение рациона и изменение структуры поведения под воздействием различных доз глюкозы свидетельствует о существенной роли этого метаболита в формировании состояния «сытости» у костистых рыб. Аминокислоты также способны изменять пищевое поведение рыб, однако степень их влияния несколько ниже. Цитрат натрия даже в меньших дозах вызывает более глубокое и быстрое воздействие на скорость пищевой реакции рыб, чем глюкоза. При этом не исключено, что эффекты глюкозы и аминокислот опосредуются не только гормонами, но и метаболитами цикла трикарбоновых кислот. При этом, возможна не цепь, а сеть различных реакций, прямо или опосредованно влияющих на пищевое поведение рыб (Кузьмина, 2005).

**Г о р м о н ы .** При исследовании рыб сем. лососевых Salmonidae была подтверждена справедливость модели, связывающей показатели обмена веществ с центральными механизмами регуляции энергетического баланса (Silverstein et al., 1999). Образующиеся в пищеварительном тракте глюкоза и аминокислоты, поступая в значительных количествах в кровь, вызывают высвобождение инсулина, который способствует поглощению глюкозы тканями, синтезу гликогена и включению аминокислот в белки. Параллельно стимулируется липогенез из углеводов. Высокий уровень глюкозы в крови подавляет, а аминокислот – усиливает секрецию гормона роста, который в сочетании с инсулиноподобным фактором роста стимулирует синтез белка. При этом введение инсулина может увеличивать потребление пищи в период, предшествующий наступлению гипогликемии. Наблюдаемые эффекты метаболических гормонов обычно сводятся к действию одного или нескольких из 4 механизмов: 1) гормоны могут оказывать непосредственное воздействие на центры ЦНС, связанные с пищевым поведением, или через вагусные афферентные нейроны; 2) не прямое влияние гормонов может осуществляться через кишечник путем замедления гастроинтестинального транзита и растяжения желудка, которое активирует вагусные афферентные нейроны; 3) гормоны могут вызывать не прямой эффект, воздействуя непосредственно на между-

точный обмен путем мобилизации или накопления глюкозы, свободных жирных кислот или аминокислот; 4) последний возможный путь – прямой эффект, опосредованный воздействием на секрецию других гормонов, включенных в контроль за потреблением пищи (Le Bail, Boeuf, 1997). Холецистокинин, пептид YY, глюкагон и адреналин действуют как краткосрочные регуляторы приема пищи и обычно являются ингибирующими. Гормон роста, тиреотропный гормон и лептин требуют большего времени для изменения пищевого поведения и действуют как регуляторы энергетических запасов. Эффекты гормонов, в частности инсулина и глюкокортикоидов зависят от гормонального или метаболического фона.

Эффекты инсулина на скорость пищевой реакции рыб неоднозначны (Кузьмина, Гарина, 2001). В ряде случаев введение инсулина приводит к увеличению рационов, значительному увеличению времени группового питания, снижению времени группового движения и резкому увеличению времени неподвижности. Скачкообразный характер изменения концентрации резервных веществ и характеристик питания, разнонаправленная динамика показателей пищевого поведения, а также большее сходство характера воздействия гормона на латентное время питания с влиянием инсулина на концентрацию резервных веществ, чем на уровень гликемии, свидетельствует о сложном механизме его вовлечения в регуляцию потребления пищи у рыб (Гарина и др., 2005 б; Кузьмина, 2005). Внутривенные инъекции адреналина вызывают однозначную реакцию – двухфазное увеличение латентного времени питания. Зависимость продолжительности вызванной гипергликемии от дозы гормона, сходная длительность его воздействия на пищевое поведение и обмен веществ рыб, а также двухфазный характер ответа позволяет рассматривать влияние адреналина на пищевое поведение рыб, как результат уменьшения концентрации гликогена и увеличения уровня гликемии (Кузьмина, Гарина, 2001).

**Жировые депо.** Наиболее важным звеном между массой жира и гипоталамическими центрами является лептин, который наряду с ингибиторными нейропептидами ограничивает тучность тела, действуя непосредственно на гипоталамическом уровне. У млекопитающих этот пептид снижает потребление пищи, уменьшая генную экспрессию нейропептида Y, меланоцистимулирующего гормона гипофиза и галанина. У рыб тучность также играет важную роль в регуляции потребления пищи. Высокий уровень жира в теле молоди чавычи вызывает значительное снижение не только потребления пищи в течение суток, но и суммарное потребление пищи в течение 21 сут. Однако высокий уровень жира в пище может вызывать и большее потребление пищи в течение суток, поскольку диеты с высоким содержанием жира способствуют увеличению уровня

инсулина, тогда как инсулиноподобный фактор роста-I в большей степени зависит от содержания жира в теле. Также важно отметить наличие в жировой ткани специфических рецепторов инсулина и инсулиноподобного фактора роста-I, регулируемых нутритивно, свидетельствующее о том, что жировая ткань может быть мишенью этих гормонов (Planas, Gutierrez, 1997). Приведенные факты дают основание считать, что у рыб, как и у млекопитающих, жировая ткань играет важную роль в регуляции потребления пищи.

**Центральные механизмы регуляции.** Гипоталамус благодаря существованию гипоталамо-гипофизарной портальной системы тесно связан с аденогипофизом, причем нейро-секреторные клетки гипоталамуса синтезируют пептиды, способные стимулировать (либерины, или релизинг-гормоны) или ингибировать (статины) синтез гормонов аденогипофиза, в том числе соматотропина – гормона роста, играющего значительную роль в регуляции потребления пищи. Также в гипоталамусе вырабатываются морфиноподобные пептиды (эндорфины и энкефалины) способные модифицировать нейро-гормональные эффекты. У рыб гормон роста увеличивает удельную скорость роста, аппетит, плавательную активность и агрессивное пищевое поведение, улучшает усвоение пищи, стимулирует белковый синтез, распад липидов и гликогена, а также усиливает глюконогенез. Увеличение уровня гормона роста при голодании усиливает пищевую мотивацию и изменяет такие компоненты поведения рыб как аппетит, агрессия, способность к конкуренции и защите от хищников. При приеме пищи у серебряного караса в сыворотке крови наблюдается краткосрочное увеличение концентрации гормонов роста. Механизмы регуляции потребления пищи в значительной мере связаны с влиянием нейропептидов и нейротрансмиттеров на секрецию гормона роста. Инсулиноподобный фактор роста-I может модифицировать эффекты гормона роста, причем экспрессия мРНК инсулиноподобного фактора роста-I регулируется гормонами и нутриентами, а его стимулирующий эффект дозозависим. Также выявлена связь между нейропептидом Y, балансом поступления и расхода энергии (Silverstein et al., 1999). Нейропептид Y, чувствительный к инсулину и лептину, стимулирует поглощение пищи. Оба гормона, по-видимому, ингибируют экспрессию и/или высвобождение гипоталамического нейропептида Y и осуществляют отрицательную обратную связь с биосинтезом этого нейропептида в мозгу. Инсулин мозга, будучи регулятором энергетического баланса, ингибирует генную экспрессию и секрецию нейропептида Y, а также уменьшает потребление пищи. В ответ на голодание в гипоталамусе наблюдается резкое повышение мРНК нейропептида Y. Нейропептид Y обнаружен в нейроэндокринных центрах мозга и центрах питания у разных видов костистых рыб. По-

требление пищи стимулируют норадреналин, гаммааминомасляная кислота, опиоиды, меланинконцентрирующий гормон, ингибируют – серотонин, допамин, гистамин, кортиколиберин, пептид YY,  $\alpha$ -меланоцит-стимулирующий гормон, гормон роста, тиреотропный гормон, глюкагоноподобный пептид-1, глюкагон, нейротензин, холецистикин, бомбезин, адреналин, адреномедуллин, окситоцин, анорексин, тиротропин-релизинг гормон, интерлейкин-1, лептин (Кузьмина, 2005). При исследовании нейротрансмиттеров, принимающих участие в центральной регуляции потребления пищи у рыб, выявлены как стимулирующие, так и ингибирующие эффекты. Установлен стимулирующий эффект *b*-эндорфина и галанина на потребление пищи у линя *Tinca tinca* и сытого серебряного карася, передаваемый через  $\alpha_2$ -адренэргическую систему. Интрацеребровентрикулярные инъекции бомбезина, холецистокинина, серотонина и кортиколиберина уменьшают потребление пищи у этих же видов рыб. Мелатонин, будучи периферическим регулятором питания, также способен значительно снижать потребление пищи и модифицировать роль инсулина в регуляции углеводного обмена рыб (de Pedro, Bjornsson, 2001; Кузьмина, 2005).

**Синтетическая теория регуляции пищевого поведения.** Многочисленные данные свидетельствуют о том, что пищевое поведение рыб, будучи частью сложного процесса экзотрофии, регулируется многоканальной системой управления, включающей все известные в настоящее время механизмы нервного и гуморального контроля, интеграция которых обеспечивает саморегуляцию различных звеньев экзотрофии. Шпарковским (1999) было выделено три основных потока сенсорной информации: 1) информация от внешних сенсорных систем, обеспечивающих поиск и добычу пищевых объектов; 2) информация от рецепторов растяжения стенки желудка или проксимальной части кишки, участвующих в формировании состояния голода или насыщения; 3) потоки нутриентов и метаболитов, создающие «образ» того или иного корма, сравниваемый с «памятью» метаболического состояния организма.

Третий поток заслуживает особого внимания, поскольку, несмотря на признание важной роли количества и состава пищи, до последнего времени не учитывалось влияние на продукцию сигнальных молекул комплекса процессов, происходящих в пищеварительном тракте рыб. Вместе с тем многие сигнальные молекулы образуются в ходе пищеварения благодаря действию ферментов консумента, жертвы и энтеральной микробиоты. При этом некоторая часть молекул возвращается в пищеварительный тракт из внутренней среды организма. Наличие разнонаправленных потоков воды, ионов и органических соединений, состав одного из которых в значительной мере случаен, а другого – отрегулирован, свидетель-

ствует о важной роли в анализе соотношения процессов экзо- и эндотрофии эпителия пищеварительного тракта, в частности рецепторов эпителиоцитов и гормонов гастрозинтеропанкреатической эндокринной системы.

Сложный по происхождению поток мономеров (мономеры, поступающие с пищей и образующиеся в результате ее деградации, а также синтеза энтеральной микробиотой), действуя на рецепторы эпителиоцитов, включает различные звенья периферической нервной и гормональной регуляции, воздействующие на центральные механизмы, которые координируют обмен веществ и процессы эндотрофии. В условиях реального пищеварения гельминты, особенно ленточные черви, отличающиеся большим, чем у рыб, развитием систем активного транспорта, способны значительно уменьшать поток нутриентов и сигнальных молекул. Комплекс процессов, протекающих в полости и на структурах слизистой оболочки пищеварительного тракта, может существенно изменять состав сигнальных молекул и структуру их взаимодействия с центральными и периферическими нейро-гормональными механизмами. При этом процессы взаимодействия между отдельными молекулами и целыми организмами в условиях сложной эндозкосистемы гастро-энтеральной среды, не только играют важную роль в реализации трофической функции, но и могут входить в единый контур регуляции процессов экзо-, эндотрофии и обмена веществ у рыб.

Синтетическая теория регуляции пищевого поведения основывается на признании практически всех существующих теорий регуляции аппетита (исключение для рыб – гидратационная теория) и важности для нейро-гормонального контроля отдельных химических мессенджеров, а также на констатации особой роли комплекса процессов, протекающих в полости и на структурах слизистой оболочки пищеварительного тракта, а также системы контроля за соотношением процессов экзо- и эндотрофии. Принципиальное отличие данной теории – постулирование сложной сети перекрещивающихся и частично дублирующих друг друга различных нейро-гуморальных механизмов, обеспечивающих контроль не только за питанием, рационами, структурой пищевого поведения и другими звеньями ассимиляторной цепи, но также за процессами эндотрофии и обмена веществ у рыб.

Основные положения синтетической теории регуляции пищевого поведения:

1. Пищевое поведение рыб регулируется многоканальной системой управления, включающей все известные механизмы нервного и гуморального контроля, интеграция которых осуществляется в гипоталамусе при участии структур конечного мозга.

2. Утилизоны наряду с некоторыми гормонами играют важную роль в краткосрочной регуляции пищевого поведения рыб – возможно как прямое влияние на нейроны вентрального гипоталамуса, так и опосредованное воздействие на структуры «пищевого центра».

3. Важную роль в регуляции питания играет неоднородный по происхождению поток биологически активных веществ и сигнальных молекул из гастро-энтеральной во внутреннюю среду организма, обусловленный взаимодействием ферментных систем рыб, их объектов питания, энтеральной микрофлоры и гельминтов, а также транспортных систем паразитов, симбионтов и рыб.

4. Пищеварительные гидролазы помимо трофической, защитной и трансформационной функций, выполняют регуляторную функцию. При этом ферменты жертвы и энтеральной микрофлоры увеличивают, а гельминты, населяющие пищеварительный тракт, – снижают поток сигнальных молекул во внутреннюю среду организма рыб.

5. Предполагается существование сложной сети перекрещивающихся и частично дублирующих друг друга различных нейро-гуморальных механизмов регуляции «пищевого центра», включающих прямое и опосредованное участие всех катаболических и анаболических процессов, протекающих в различных тканях и органах рыб.

6. Роль отдельных регуляторных механизмов в значительной мере зависит от экологии рыб (для ихтиофагов наиболее важны механорецепторы, для бенто- и планктофагов – хеморецепторы).

7. Сходство динамики показателей пищевого поведения и концентрации резервных веществ под влиянием метаболических гормонов, а также ряд других фактов позволяет предположить существование у рыб единого контура регуляции процессов экзо-, эндотрофии и обмена веществ (Кузьмина, 2005).

#### **Список литературы**

- Гарина Д.В., Кузьмина В.В., Герасимов Ю.В. Роль глюкозы в регуляции пищедобывательной и двигательной активности рыб. 2005 а. См. настоящий сборник.
- Гарина Д.В., Кузьмина В.В., Герасимов Ю.В. Роль инсулина в регуляции пищедобывательной и двигательной активности рыб. 2005 б. См. настоящий сборник.
- Кассиль В.Г. Пищевое поведение в онтогенезе. Л.: Наука, 1990. 220 с.
- Кузьмина В.В. Влияние гуморальных факторов на скорость пищевой реакции рыб // Докл. АН СССР. 1966. Т. 170. № 2. С. 486–488.



- Кузьмина В.В.* Вклад индуцированного аутолиза в процессы пищеварения вторичных консументов на примере гидробионтов // Докл. РАН. 2000. Т. 339. № 1. С. 172–174.
- Кузьмина В.В.* Регуляция пищевого поведения рыб: роль гуморальной составляющей. Журн. эвол. биохим. физиол. 2005. Т. 41. № 3. С. 224–235.
- Кузьмина В.В., Гарина Д.В.* Влияние глюкозы, инсулина и адреналина на некоторые аспекты пищевого поведения рыб // Журн. эвол. биохим. физиол. 2001. Т. 37. № 1. С. 116–120.
- Кузьмина В.В., Гарина Д.В., Герасимов Ю.В.* Роль глюкозы в регуляции пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 2. С. 253–258.
- Павлов И.П.* О пищевом центре // Полн.собр. соч. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 1951. Т. 3. Кн. 1. С. 147–158.
- Павлов Д.С., Касумян А.О.* Изучение поведения и рецепции рыб // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 5. С. 761–770.
- Уголев А.М.* Теория адекватного питания и трофология. СПб.: Наука, 1991. 271 с.
- Шпарковский И.А.* Функциональные адаптации пищеварительной системы рыб Арктики // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: ММБИ КНЦ РАН, 1999. С. 61–72.
- Delicio H.C., Vincentini-Paulino M.L.* 2-deoxyglucose-induced food intake by Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.) // Braz. J. Med. Biol. Res. Mar. 1993. V. 26. № 3. P. 327–331.
- De Pedro N., Björnsson B.T.* Regulation of food intake by neuro-peptides and hormones // Food intake in fish. Oxford: Blackwell Science, 2001. P. 269–296.
- Kuz'mina V.V., Golovanova I.L.* Contribution of prey proteinases and carbohydrases in fish digestion // Aquaculture. 2004. V. 234. P. 347–360.
- Le Bail P.Y., Boeuf G.* What hormones may regulate food intake in fish? // Aquat. Liv. Resour. 1998. V. 10. № 6. P. 371–379.
- Planas J.V., Gutierrez J.* Regulation of insulin and IGF-1 receptors in brown trout (*Salmo trutta*) adipose tissue // Nutrition and metabolism. Barcelona: Univer. Barcelona, 1997. P. 180.
- Silverstein J.T., Shearer K.D., Dickhoff W.W., Plisetzkaya E.M.* Regulation of nutrient intake and energy balance in salmon // Aquaculture. 1999. V. 177. P. 161–169.

УДК 597.554.3:591.13

## ВЛИЯНИЕ М-, М-Н- И Н-ХОЛИНОЛИТИКОВ НА ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ КАРПА *CYPRINUS CARPIO*

В.В. Кузьмина, Е.С. Смирнова

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru

Важная роль в регуляции пищевого поведения рыб нервной системы никогда не подвергалось сомнению. При этом подчеркивалось важная роль рефлекторного торможения и возбуждения «пищевого центра» рыб (Пегель, 1950). В последние годы были уточнены сведения о структурах головного мозга, ответственных за сигналы, поступающие из периферии, в частности пищеварительного тракта. Особое внимание уделялось изучению роли адренергических и дофаминергических рецепторов гипоталамуса (de Pedro et al., 1997). Вместе с тем хорошо известно, что у рыб пищеварительная система находится под контролем автономной нервной системы, представленной симпатическим, парасимпатическим и метасимпатическим отделами (Краюхин, 1963; Fänge, Grove, 1979; Шпарковский, 1986). Важную роль в осуществлении периферических рефлексов играют холинергические механизмы, обеспечивающие передачу информации от межмышечного, подслизистого и субсерозного нервных сплетений (Шпарковский, 1986). При исследовании антихолинэстеразных агентов (дихлофос) и одного из блокаторов М-холинергических синапсов (атропин) было показано, что пищевое поведение рыб находится под контролем холинергической системы (Chuiiko et al., 2004). Цель данной работы – сопоставление эффектов М-холиноблокаторов (метацин, атропин), М-Н-холиноблокаторов (аминазин) и Н-холиноблокаторов (пентамин) на скорость пищевой реакции пресноводных костистых рыб (на примере карпа).

**Материал и методы исследования.** Работа проведена в течение 2003–2004 гг. Объект исследования – карп обыкновенный *Cyprinus carpio* L., масса тела  $3.4 \pm 0.02$  г. Опыты проводили при температуре  $15 \pm 2^\circ\text{C}$  в непроточных аквариумах объемом 40 л, с принудительно аэрируемой водой. Предварительно рыб акклимировали в течение 2 нед к условиям эксперимента, приучая их брать корм с пинцета у поверхности воды. В качестве корма использовали мышечные волокна плотвы, близкие по массе таковой личинок хирономид *Chironomus* sp. Рыб прекращали кормить накануне опыта и в течение эксперимента не давали дополнительный корм. Для исследования влияния холинолитиков на скорость

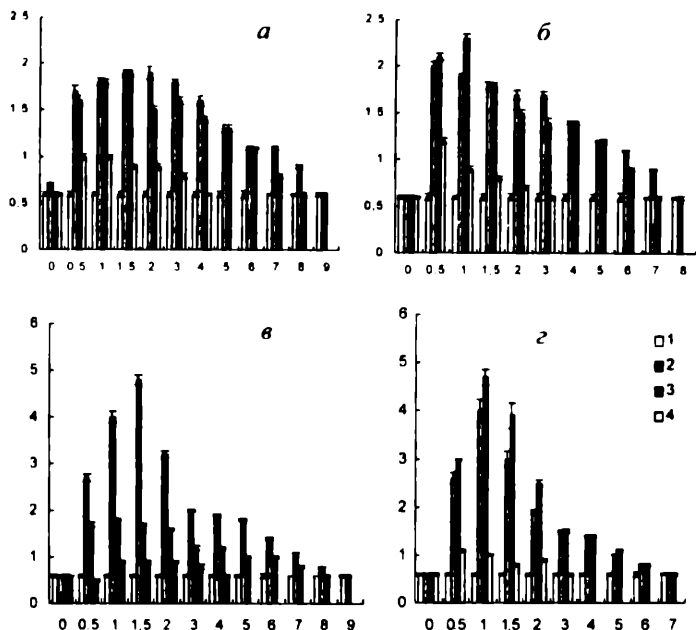
пищевой реакции карпа было сформировано 6 групп рыб (одна – контрольная и 5 опытных) по 7 особей в каждой. Рыбам контрольной группы при помощи инсулинового шприца внутривентриально вводили 0.2 мл раствора Рингера для холодокровных животных. Рыбам опытных групп вводили тот же объем исследуемых веществ – метацин, атропин (М-холинолитики), аминазин (М-Н-холинолитик) и пентамин (Н-холинолитик). Рыбам вводили исследуемые вещества в дозе 1.0, 0.5 и 0.01 мг/кг массы тела. Скорость пищевой реакции (латентное время питания – ЛВП) оценивали по промежутку времени от момента соприкосновения пищи с поверхностью воды до момента схватывания ее рыбой (в секундах). Опыты проводили один раз в сутки. Рыб контрольной группы инъецировали в 9 ч, опытных – в последующие сроки с интервалом в 10 мин. Показания снимали сразу после инъекции («нулевая» точка), а также через 0.5 ч и далее через каждый час в течение 9 ч после инъекции исследуемых веществ. Данные обработаны статистически с использованием приложения EXCEL программы WINDOWS 98. Достоверность результатов оценивали с помощью критерия Стьюдента при  $p = 0.05$ .

**Результаты и обсуждение.** При исследовании влияния фармакологических доз указанных выше М-, М-Н- и Н-холинолитиков на пищевое поведение рыб установлено увеличение ЛВП, а также различия в величине и продолжительности эффекта различных препаратов (см. рисунок). При введении метацина максимальное увеличение (на 200%) наблюдается через 1.5 час после начала эксперимента, возвращение к норме – через 8–9 ч. При введении пентамина максимальное увеличение показателя наблюдается через 60 мин после начала эксперимента (на 280%), возвращение к норме через 8 ч.

При введении атропина в максимальное увеличение показателя (на 710%) наблюдается в тоже время, возвращение к норме – через 8 ч. При введении аминазина максимальное увеличение наблюдается через 1 ч после начала эксперимента, при введении 0.5 мг/кг препарата (на 660%), возвращение к норме через 7 ч. Сопоставление этих данных свидетельствует о том, что М-Н-холинолитик аминазин оказывает более значительное воздействие на ЛВП рыб по сравнению с Н- и в большинстве случаев с М-холинолитиками.

Прежде всего следует отметить, что блокада М-, М-Н- и Н-рецепторов различными холинолитиками вызывает дозависимое увеличение ЛВП рыб, однако степень этого увеличения и характер изменения показателя различны. Так, суммарный эффект метацина и пентамина за все время эксперимента резко возрастает при увеличении дозы от 0.1 до 0.5 мг/кг. Зависимость суммарного эффекта атропина от дозы в большинстве слу-

чаев сходна с описанной выше, однако наблюдается резкое увеличение показателя при увеличении дозы до 1 мг/кг массы тела.



**Влияние метацина (а), пентамина (б), атропина (в) и аминазина (г) на скорость пищевой реакции карпа. По оси ординат – скорость пищевой реакции (% от контроля). По оси абсцисс – продолжительность эксперимента, ч.**  
1 – контроль; 2 – 1.0; 3 – 0.5; 4 – 0.1 мг/кг массы тела.

При исследовании аминазина, напротив, наибольшее увеличение ЛВП рыб наблюдается при введении препарата в дозе 0.5 мг/кг массы тела. Также обращают на себя внимание значительно большие эффекты атропина и аминазина по сравнению с метацином и пентамином. Последнее может быть обусловлено их различным действием на нервную систему. В частности, известно, что атропин обладает центральным действием. Аминазин, являющийся М-Н-холинолитиком, но рассматривающийся как

нейролептик, также оказывает действие на центральную нервную систему. Пентамин трудно проникает через гематоэнцефалический барьер, метацин – не проникает.

Кроме того, различен спектр действия этих препаратов. Так, атропин помимо блокирования М-холинорецепторов может воздействовать и на Н-холинорецепторы. Пентамин блокирует не только  $N_1$ -холинорецепторы, расположенные в симпатических и парасимпатических ганглиях, но и в хромоафинной ткани надпочечников, что может приводить к уменьшению выделения адреналина и понижению тонуса гладких мышц желудочно-кишечного тракта. Если атропин в больших дозах может вызывать двигательное возбуждение, то аминазин оказывает преимущественно угнетающее действие, особенно на дофаминергическую и адренергическую передачу нервных импульсов в различных структурах мозга. Важно отметить, что периферическое действие аминазина связано с угнетением проведения импульсов и в холинергических, и в адренергических синапсах. Метацин, будучи периферическим холинолитиком, действует на периферические холинорецепторы сильнее, чем атропин (Усов и др., 1990).

Полученные данные подтверждают значительную роль М-, М-Н- и Н-холинорецепторов в осуществлении периферических рефлексов, обеспечивающих передачу информации от нервных сплетений кишечника (Шпарковский, 1986). Поскольку холинолитики, действующие на периферические холинорецепторы и блокирующие информацию, поступающую от пищеварительного тракта, оказывают меньшее воздействие на скорость пищевой реакции рыб, чем холинолитики, обладающие центральным действием, не исключено, что последние могут блокировать передачу сигналов не только от пищеварительной системы, но и от сенсорных систем. При этом создается впечатление, что более ярко выраженный дозозависимый эффект атропина и аминазина может быть обусловлен их участием в проведении импульсов, поступающих от различных сенсорных систем. Кроме того, значительные эффекты относительно высоких доз аминазина могут быть связаны с прямым действием препарата на дофаминергическую и адренергическую передачу нервных импульсов, в то время как действие высокой дозы атропина может быть обусловлено побочными эффектами. Сопоставление результатов исследования малых доз М-холинолитиков подтверждает представление о том, что метацин действует на периферические холинорецепторы сильнее, чем атропин (Усов и др., 1990). При этом продолжительность действия М-холинолитиков больше, чем Н- и М-Н-холинолитиков. Также обращает на себя внимание больший эффект аминазина в дозе 0.5 мг/кг массы тела по сравнению с большими дозами препарата (0.75 и 1.0 мг/кг массы

тела). Этот факт интересен в связи с тем, что в фармакологии и медицине используются в 4-5 раз большие дозы этого препарата, в то время как дозы М-холинолитиков значительно ниже использованных в данной работе. Этот феномен может быть связан с разным соотношением центральных и периферических холинорецепторов у низших и высших позвоночных животных.

Таким образом, впервые при использовании фармакологических методов показаны различия во влиянии на скорость пищевой реакции рыб холинолитиков, действующих на М-, М-Н- и Н-холинорецепторы. Выявлены различия в силе и продолжительности эффектов препаратов, оказывающих преимущественно центральное (атропин, аминазин) и периферическое действие (метацин, пентамин). Разная степень снижения скорости пищевой реакции при введении исследованных препаратов свидетельствует о разной роли М-, М-Н- и Н-холинорецепторов в реализации пищеводобывательной реакции рыб.

#### Список литературы

- Краюхин Б.В. Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб // М.-Л.: Изд-во. АН СССР, 1963. 129 с.
- Пегель В.А. Физиология пищеварения рыб. Томск: Изд-во Томского государственного университета, 1950. 200 с.
- Шпарковский И.А. Физиология пищеварения рыб: двигательная функция. Л.: Наука, 1986. 176 с.
- Chuiiko G.M., Gerassimov Y.V., Pavlov D.D. Cholinergic regulation of feeding behavior of bream *Abramis brama*, a freshwater teleost // Integrative physiology and behaviour. SPb, 2004. P. 50.
- de Pedro N., Pinillos M.L., Delgado M.J., et al. Hypothalamic monoamines in goldfish after starvation and refeeding // Nutrition and metabolism. Barcelona: Univer. Barcelona, 1997. P. 202.
- Fange R., Grove D. Digestion // Fish physiology. (Eds. Hoar W.S., Randall D.J., Brett J.R.) New York et cet.: Acad. Press, 1979. V. 8. P. 162-260.
- Усов И.Н., Фурсевич В.М., Кевра М.К. Фармако-рецептурный справочник педиатра. Минск: Вышэйша школа, 1990. 352 с.

УДК 639.2.081.1

## **ВЛИЯЕТ ЛИ ПОВЕДЕНИЕ ОБЪЕКТА ЛОВА НА ПРОЦЕДУРУ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КОЭФФИЦИЕНТА УЛОВИСТОСТИ ОРУДИЯ ЛОВА?**

**О.М. Лапшин**

*Федеральный научно-исследовательский институт морского рыбного  
хозяйства и океанографии, Москва, Россия, oleg.lapshin@mtu-net.ru*

Задача определения запасов промысловых рыб является одной из наиболее актуальных научно-практических задач промышленного рыболовства. В свою очередь, решение этой задачи обеспечивают учетные рыболовные системы, включающие собственно учетное орудия лова, гидроакустические и телеметрические технические средства, промысловые суда, промысловые механизмы и т.д.

Под определением запасов промысловых рыб мы понимаем получение информации о численности и распределении интересующих нас объектов лова в пространственно-временных координатах. Затем данная информация ранжируется по видам, возрастам, местам распределения; определяется плотность объектов лова и с помощью различного рода математических и имитационных моделей определяется запас.

Среди элементов учетной рыболовной системы значительное место занимают учетные орудия лова, с помощью которых получается максимальное количество информации, используемой для определения численности и распределения объекта лова. Основным параметром, описывающим эффективность орудий лова, является коэффициент уловистости орудий лова и сопряженные с ним такие параметры как зона действия орудий лова и плотность распределения объекта лова.

Уловистость орудия лова первоначально была определена великим русским ученым в области промышленного рыболовства и промысловой ихтиологии Ф.И. Барановым. В его работе «Техника неводного лова» (Материалы к познанию русского рыболовства. Т. 2. Вып. 4, 1913, с. 33) (цит. по: Баранов, 1960) «уловистость невода, если под этим термином понимать отношение количества рыбы, вылавливаемой неводом за некоторый промежуток времени, к количеству рыбы, проходившей по реке за это же время, можно определить совершенно независимо от каких-либо предположений о деталях процесса лова, сделав два общих допущения:

- 1) что лов рыбы производится непрерывно....
- 2) что уловистость двух сравниваемых сетей, расположенных непосредственно одна за другой, одинакова». На что следует обратить внима-

ние в этом определении Ф.И. Баранова? На то, что уловистость орудия лова можно определить совершенно независимо от каких-либо предположений о деталях процесса лова.

Позже, в работе 1960 г., Ф.И. Баранов определил коэффициент уловистости  $\phi$  как отношение количества пойманных рыб к количеству находящихся в зоне действия орудия лова

$$\phi = Q / N, \quad (1)$$

где  $Q$  – количество рыб в улове;  $N$  – количество рыб, находящихся в зоне действия орудия лова.

Как это часто бывает на определенных стадиях развития различных научных дисциплин, при определении понятия «зона действия орудия лова» и интерпретации понятия «коэффициент уловистости» среди ученых в области промышленного рыболовства и промысловой ихтиологии началось множественное толкование этих терминов, приведшее вначале к смещению, а затем к замене смысла понятий.

По мнению В.К. Короткова (2005) (персональное сообщение), абсолютный коэффициент уловистости  $\phi$  отражает степень совершенства конструкции и характеризует ее ловящие качества. Величина  $\phi$  находится в интервале  $0 < \phi < 1$ . В идеале, к чему может стремиться проектировщик орудия лова и его пользователь, это приблизить  $\phi$  ближе к единице.

Если  $\phi = 0.2 \dots 0.3$ , то существует поле деятельности для рационализации с целью совершенствования трала. Например, повышение уловистости трала в два раза (с  $\phi = 0.2$  до  $\phi = 0.4$ ) эквивалентно увеличению вдвое численности флота в районе промысла. А если  $\phi = 0.8 \dots 0.9$ , то нет смысла тратить время и силы на его дальнейшее улучшение, так как конструкция находится у предела совершенства.

Однако это определение противоречит рассуждениям А.И. Трещева (1974), который определял уловистость как способность вообще ловить рыб, т.е. без дифференциации по размерам, возрасту и полу. Также соглашаясь с определением уловистости как отношение количества пойманных рыб к их количеству, находившемуся перед орудием лова, он утверждает, что данное определение неправильно с позиций рационального (селективного) рыболовства. Свою точку зрения он обосновывает следующим: при вышеприведенном определении уловистости орудие лова, которое ловит все 100% рыб должно считаться идеальным и рекомендоваться к внедрению. На самом же деле такое орудие лова в интересах рационального промысла не может применяться и должно быть запрещено. Высокоуловистым в рациональном рыболовстве может считаться только то орудие, которое улавливает по сравнению с другими большее количество рыб, начиная с определенного предела (возраста или размера). На основании этих рассуждений А.И. Трещев дает следующее определение



уловистости орудий лова: отношение количества пойманных рыб к количеству рыб, находившихся перед орудием, по размеру (возрасту) равных и больших допустимого к вылову предела, соответствующего 50%-ной точке графика селективности. На основании этого определения А.И. Трешев и предлагает вычислять коэффициент уловистости. Другими словами, при определении коэффициента уловистости по А.И. Трешеву должны быть отброшены все маломерные объекты лова, отсеиваемые орудием лова. Но маломерный прилов в любом случае присутствует в улове. Кроме того, все применяемые орудия лова, так или иначе, обладают селективными свойствами и дополнительный учет или неучет этих объектов лова представляется нам ненужным.

Далее А.И. Трешев, основываясь на допущении о невозможности определить количество рыб находящихся перед орудием лова, предлагает принять в качестве показателя уловистости улов на единицу промысловой интенсивности.

Формула для определения уловистости трала в интерпретации А.И. Трешева (1983) выглядит следующим образом:

$$\varphi = \frac{\rho F_y V_{\text{тр}}}{r V_p} \quad (2)$$

Например, А.И. Трешев считает, что основными параметрами, влияющими на уловистость тралящих орудий лова, являются  $\rho$  – плотность концентрации рыб в зоне облова, шт./м<sup>2</sup>;  $r$  – расстояние, с которого рыбы проявляют двигательную реакцию относительно приближающегося трала, м;  $V_p$  – скорость движения рыб в трале, м/с;  $V_{\text{тр}}$  – скорость траления, м/с;  $F_y$  – размер устьевой части трала, м<sup>2</sup>. Залогом поимки рыбы должно быть следующее условие:  $V_{\text{тр}} > V_p$ . Из выражения (2) следует, что для значения  $r = 0$  или  $V_p = 0$  величина  $\varphi$  не определяется, но подобные случаи часто встречаются на практике. С другой стороны, А.И. Трешев учитывает поведение рыб в зоне действия трала, характеризуя его скоростью движения рыб в трале и расстоянием реакции рыб на трал. Но, во-первых, непонятна размерность коэффициента уловистости в это случае, а также что в ней характеризует величину улова?

В.А. Ионас (1967), при дальнейшей интерпретации выражения (1) для тралов исходит из следующего. Уловистость (абсолютная) трала зависит от его геометрии, скорости траления и поведения объекта лова. Причем, поведение рыбы, уходящей от трала, он характеризует двумя параметрами: расстоянием, на котором рыба ощущает трал как опасность, и скоростью ухода рыбы из зоны облова трала. Обозначив количество рыб, ушедших из зоны облова  $m$ , и получив  $n = N - m$ , в их представлении выражение (1) принимает вид

$$\varphi = 1 - \frac{m}{N} \quad (3)$$

Очевидно, что отношение  $m/N$  представляет собой коэффициент ухода рыб из зоны облова трала и, таким образом, один коэффициент заменяется другим, и тогда вновь возникает вопрос об определении количества рыб, ушедших из зоны облова. Поведение рыбы, уходящей от трала, В.А. Ионас характеризует двумя параметрами:  $r$  – расстоянием, на котором рыба ощущает трал как опасность, и  $v_p$  – скоростью ее ухода из зоны облова трала. Затем В.А. Ионас выражение (3) представляет в следующем виде:

$$\varphi = 1 - \frac{r^2 v_p}{S v} \quad (4)$$

Последовательно развивая свое определение уловистости трала, В.А. Ионас вводит понятие «нулевой скорости траления» (скорости, при которой трал уже не ловит рыбу) и представляет зависимость (4) уже в виде

$$\varphi = 1 - \frac{v_0}{v} \quad (5)$$

Использовать выражение (5) на практике В.А. Ионас предлагает, утверждая, что «известно, что нулевая скорость траления трески равна примерно 2–2.5 узла, а обычная промысловая скорость 3–3.5 узла, и получается в среднем  $\varphi \approx 0.3$ . Что ж, выделив основной параметр тралового лова – соотношение скорости ухода рыбы из зоны облова трала и скорости траления, В.А. Ионас получил некоторое численное значение, но трудно увидеть в нем следы классического коэффициента уловистости. Во-первых, скорость ухода объекта лова меняется не пропорционально скорости траления (а значит, и коэффициент уловистости будет изменяться в очень широком диапазоне), во-вторых, выпадает зона действия (облова) орудия лова (что совершенно недопустимо), в-третьих, величина улова и скорости траления хоть и взаимосвязаны, но связаны по-разному для различных объектов лова, и, наконец, эта формула условно применима только для тралов.

Другие ученые А.В. Засосов, Ю.С. Сергеев, В.Н. Войникайнис-Мирский, М.М. Розенштейн оценивают величину  $\varphi$ , исходя из определения частных коэффициентов уловистости, характеризующих последовательные этапы процесса облова рыб тралом.

Уловистость орудия лова  $\varphi$  представляется ими в виде двух или трех частных коэффициентов уловистости, характеризующих последователь-

ные этапы процесса облова рыбы тралом и зависящих от биологических характеристик объекта лова.

Например, В.Н. Войникайнис-Мирский (1969) предлагает делать оценку  $\varphi$ , исходя из «управляющего воздействия» ( $\alpha$ ) и «коэффициента захвата» ( $\beta$ ). Тогда

$$\varphi = \alpha\beta \quad (6)$$

При этом «управляющее воздействие» трала выражается как

$$\alpha = N_x / N,$$

где  $N_x$  – количество рыб из числа  $N$ , оказавшихся в зоне влияния устьевой части трала.

«Захватывающее воздействие» трала выражается как

$$\beta = Q / N_x,$$

где  $Q$  – количество рыб в улове.

А.В. Засосов (1970) и Ю.С. Сергеев (1973, 1979) предлагают оценивать величину  $\varphi$ , исходя из «захватывающего воздействия»  $\beta$  и «удерживающего воздействия»  $\delta$ .

Абсолютная уловистость трала представляется ими в виде выражения

$$\varphi = \beta\delta \quad (7)$$

В выражении (7) «захватывающее воздействие»  $\beta$  выражается как

$$\beta = N_1 / N_x,$$

где  $N_1$  – количество рыб  $N_1$  из  $N_x$ , находящихся в зоне облова и захваченных устьевой частью трала.

Методы получения коэффициентов  $\beta$  и  $\delta$  авторы также трактуют каждый по-своему.

М.М. Розенштейн (1963) делает попытку найти взаимосвязь между рядом механических параметров трала и биологическими характеристиками объекта лова, влияющими на уловистость трала, которая имеет вид

$$\varphi = \alpha\beta\delta \quad (8)$$

где  $\alpha$  – коэффициент управления поведением рыбы, определяемый из отношения  $\alpha = N_x / N$ ;  $\beta$  – коэффициент захвата рыб, определяемый из отношения  $\beta = N_1 / N_x$ ;  $\delta$  – коэффициент удержания рыбы, определяемый из отношения  $\delta = Q / N_1$ .

В.Н. Лукашов (1972) полагает, что в коэффициенте уловистости скрыты особенности процесса лова, обусловленные как поведением объекта лова, так и свойствами рыболовной системы. Коэффициент уловистости в обобщенном виде им представлен в виде

$$\Psi = \Psi_y \Psi_z \Psi_o \Psi_v.$$

где  $\psi$  – коэффициент эффективности управления поведением рыбы, равный отношению количества рыбы, направленного в захват с единицы объема, занятого обловленной частью скопления рыб, к плотности последнего;  $\psi_1$  – коэффициент эффективности захвата рыбы, равный отношению количества рыбы, попавшего в улов, к количеству рыбы, направленному в захват;  $\psi_0$  – коэффициент прицельности лова, равный отношению объема водного пространства обловленной части скопления рыб, к объему водного пространства, занятому всем скоплением рыб;  $\psi_v$  – коэффициент идентичности объемов, равный отношению объема, занятого скоплением рыб, к обловленному объему.

На основе вышеприведенной зависимости В.Н. Лукашов выделяет «меру уловистости орудия лова» (понятие «мера уловистости» введено В.Н. Лукашовым) и утверждает, что произведение двух первых величин правой части равенства и есть мера уловистости орудий лова, предложенная Ф.И. Барановым. В.Н. Лукашов считает, что коэффициент уловистости становится равным этой мере, если объем обловленной части скопления рыб равен обловленному объему и такая ситуация возможна, например, когда скопление рыб занимает весь промысловый район и, поэтому терится смысл в прицельности лова.

Конечно, можно согласиться с утверждением В.Н. Лукашова, можно и не согласиться, но нельзя не признать, что предельно ясная формулировка коэффициента уловистости, данная Ф.И. Барановым, несколько искажена. Какой смысл во введении двух стадий в определении коэффициента уловистости, фактически двух промежуточных коэффициентов уловистости? Возможно, хотелось показать понимание процесса лова, но всякое определение, всякая формула предполагает дальнейшее вычисление; вычисление же коэффициента управления поведением рыбы представляется более чем проблематичным, то же и для коэффициента захвата, так как весьма затруднительно (а часто невозможно) определить количество рыбы, «направленной в захват». Практически это замечание относится к большинству интерпретаций определения коэффициента уловистости.

Также в связи с интерпретациями понятия «коэффициент уловистости» хотелось бы остановиться на постоянно встречающемся выражении «управление поведением рыб».

Применительно к рыболовству наиболее приемлемый путь – не пытаться «управлять» поведением рыб, т.е. не «ломать» его, а исходящее приспособляться к нему, использовать специфические особенности поведения рыб для повышения эффективности лова (Изнанкин, Колотопкин, 1986; Фабри и др., 1986; Фабри, 1988). Различного рода способы привлечения рыб к орудию лова описываются в терминах ситуационной обусловленности, но не с каким-то «управлением» поведения. Искаженное

человеком поведение рыб при такого рода «управлении» ключевыми стимулами, непременно и довольно быстро будет сведено на нет в результате адаптивной модификации соответствующих обобщенных психических образов. Рыба не может успешно сопротивляться и защищаться от применяемых человеком технических систем, как от естественных врагов, не в состоянии и столь же эффективно спастись бегством. Но процессы психического отражения, их гибкость и исключительная вариабельность, легко и непрестанно модифицирующиеся обобщенные психические образы, позволяют рыбе выбирать, принять или отвергнуть тот или иной вариант поведения в зависимости от оценки общей ситуации. Ситуационная же обусловленность поведения, особенно в таких экстремальных ситуациях, которые возникают при промышленном лове, обеспечивают способность к решению задач, от которых зависит выживание. Все это позволяет рыбе, попавшей в положение объекта лова, проявить мощную психическую активность, инициативно и иногда успешно противодействовать усилиям рыбаков и используемым ими техническими средствами (Фабри, 1988).

Поэтому объект лова не только не представляет собой некий пассивный компонент среды, который поддается управлению подобно технической системе, но и не отвечает на направленные против него воздействия просто рефлексами. Противодействия объекта лова усилиям рыбаков – чрезвычайно сложные изначально инициативные проявления его психической активности. Отсюда единственно возможный и допустимый путь, по мнению К.Э. Фабри (1988), – это адаптивный подход к процессу лова, т.е. путь приспособления способов и приемов промысла всего процесса рыболовства к образу жизни рыб в их естественной среде, к их нормальному поведению.

Ю.В. Кадильников (1987) считает, что наличие в рыболовной системе связей с биологическими объектами и большим количеством элементов внешней среды позволяет эту систему отнести к плохо организуемым, т.е. к таким, в которых определенное значение входного сигнала (параметры орудия лова) преобразуется в соответствующее значение выходного сигнала (вылов) с большой степенью неопределенности, случайности. Известно, что для такой системы наиболее близкой ее формализацией является вероятностная система, а критерии ее эффективности выбираются на основе вероятностных мер. В качестве критерия эффективности рыболовной системы, характеризующего и техническую доступность биологических ресурсов определенного размерно-видового состава, по мнению Ю.В. Кадильникова, удобно взять вероятность получения улова, отличного от нуля, так как нуль является минимальной мерой улова и в этом случае не требуется специального соглашения о мере – величине улова. То-

где вероятность получения улова, отличного от нуля, представляется вероятностью сложного события:

$$P = P_{1,1} \bar{P}, \quad (9)$$

где  $P$  – вероятность получения улова, отличного от нуля, полная уловистость;  $P_{1,1}$  – вероятность попадания рыбы в зону действия рыболовной системы;  $\bar{P}$  – условная вероятность попадания рыбы в накопитель улова из совокупности рыбы, попавшей в зону деятельности.

Затем в своих рассуждения Ю.В. Кадильников сравнивает вероятность  $\bar{P}$  с уловистостью (в статистическом понимании) в формулировке Ф.И. Баранова: отношение количества рыб в улове к количеству рыб в зоне действия орудия лова.

Но так уж ли и противоречат по сути вероятностное и детерминированное определение коэффициентов уловистости по Ф.И. Баранову и Ю.В. Кадильникову? И да, и нет. Нет, потому что Ю.В. Кадильников разделяет оценку попадания рыб в зону действия орудия лова на две стадии: из зоны действия трала – в трал и из трала – в мешок. Да, потому что, встав на путь разделения, структурирования процесса попадания рыб из зоны действия орудия лова в траловый мешок, Ю.В. Кадильников (1985) пришел на этом пути к следующему выражению:

$$P = P_1 P_2 P_3 P_4 P_5 P_6 P_7 P_8 P_9 P_{10},$$

где  $P$  – полная уловистость трала;  $P_2$  – вероятность попадания рыбы между досками трала;  $P_4$  – условная вероятность попадания рыбы в горизонтальный размер сетной части трала, при условии, что осуществились события 1, 2, 3;  $P_5$  – вероятность попадания рыбы в устье трала с формой, отличной от прямоугольной, при условии, что осуществились события 1, 2, 3 и 4 и т.д.

Итак, Ю.В. Кадильников соединил в одной формуле определения уловистости условные и безусловные вероятности при, казалось бы, полном перечислении последних. По сути, данная формула описывает процесс попадания объекта лова в траловый мешок до момента его поднятия на поверхность и основывается на принципе последовательного ухода объекта лова из зоны действия трала. Однако сразу же можно дополнить этот список вероятностей еще двумя – вероятности попадания рыб извне зоны действия трала в активную и в гарантированную зоны облова (здесь речь идет о прохождении рыбы через сетное полотно трала не только изнутри наружу, но и наоборот).

С другой стороны, Ю.В. Кадильников, иронизируя над отечественными и зарубежными биологами, которые, по его мнению, столь любят использовать в своих работах коэффициент уловистости и понимают его

как постоянный множитель переменной или постоянной величины в формулах специального назначения, например, угловой коэффициент при уравнении прямой, коэффициент распределения, коэффициент трения и т.д. определял уловистость как случайную величину и, рассматривал ее как случайное поле величин. Но что же дурного в понимании уловистости как постоянной величины? Да, по нашему мнению, коэффициент уловистости – это постоянная величина для определенных облавливаемых видов для конкретного учетного орудия лова (с известными параметрами), на определенном интервале времени (месяц, сезон, год).

Итак, мы рассмотрели основные работы «механистической» школы, – школы, представители которой делали акцент на возможность выявления скрытых параметров и связей, заложенных в формуле уловистости трала (1) с различными факторами, влияющими на эффективность орудий лова.

По причине слабой изученности вопроса поведения рыбы в зоне облова, исследователи при оценке уловистости были вынуждены вводить комплекс допущений и предположений дискуссионного характера. Большинство авторов делали акцент на установление связей между техническими параметрами орудия лова и уловистостью и «кубали с глаз долой» и вопросы поведения рыбы в зоне облова и сам процесс облова рыбы.

Внедрение в практику отечественных рыбохозяйственных исследований подводных методов исследования с помощью легководолазной техники, подводных обитаемых буксируемых аппаратов «Атлант», «Тетис», «Риф», подводной обитаемой лаборатории «Бентос-300», необитаемых буксируемых и автономных подводных телевизионных устройств и др. позволили получить прямые данные о взаимодействии объектов и орудий лова, получить прямую оценку плотности концентрации и численности рыб, находящихся у дна и в зоне облова тралов (в основном, донных рыб). Это позволило осуществить прямое экспериментальное определение коэффициента уловистости донного трала ф.

Данные работы послужили основанием развития «поведенческой» школы в вопросе определения уловистости, к наиболее ярким представителям которой относятся В.К. Коротков, В.Н. Мартышевский, Ю.А. Иванкин, А.С. Кузьмина, М.Л. Заферман, Л.И.Серебров и Э.А. Карпенко.

Суть подводных методов исследований заключается в том, что устройство подводного наблюдения буксируется одновременно с тралом. Причем устройство подводного наблюдения (с наблюдателем или телевизионной системой) движется впереди трала для оценки плотности концентрации скопления рыб. При этом аппарат занимает положение между распорными досками на пути движения устьевой части трала. И здесь то и заключена методическая ошибка, в значительной степени ухудшающая все достоинства данного подхода.

Плотность концентрации биологических объектов, обитающих на дне или около него за период одной подводной выборки (Коротков, 1998)

$$\rho_i = \frac{n_i}{F_i},$$

где  $\rho_i$  – плотность распределения рыб, шт./м<sup>2</sup>;  $n_i$  – количество рыб определенного вида, встретившихся над просматриваемой площадью дна, шт.;  $F_i$  – площадь просмотренного дна за одну выборку, м<sup>2</sup>.

В свою очередь

$$F_i = V_c d t,$$

где  $V_c$  – скорость движения судна (подводного аппарата), м/с;  $d$  – ширина просматриваемой полосы дна, м;  $t$  – время, в течение которого ведется подсчет рыб, с.

В процессе одного погружения аппарата производится несколько серий подсчета рыб. По ряду выборок находится средняя арифметическая величина плотности концентрации  $\bar{\rho}$ .

И, наконец, уловистость трала определяется согласно классическому выражению Ф.И. Баранова

$$\varphi = \frac{Q}{N},$$

где  $N = \bar{\rho} W_p$  – количество рыб, обитающих в зоне облова трала, шт.;  $W_p = B V_{tr} T$ , где  $B$  – расстояние между траловыми досками, м,  $V_{tr}$  – скорость буксировки трала, м/с;  $T$  – продолжительность траления, с.

Наблюдения исследователей «поведенческой» школы дали обобщенную величину  $\varphi$  донного трала при облове донных рыб различных районов Атлантики 0.14–0.18, а при облове придонных – от 0.22 до 0.31 (Коротков, 1998). Примерно такая же величина уловистости ( $\varphi = 0.21$ –0.22) донного трала при облове трески в Баренцевом море была получена Л.И. Серебровым и Г.В. Попковым (1982).

Однако столь великолепные результаты, полученные представителями «поведенческой» школы базировались на одной существенной методической ошибке, упомянутой выше. Устройство подводного наблюдения размещалось либо перед досками трала (по методике В.К. Короткова и В.Н. Мартышевского), либо на верхней подборе трала (по методике М.Л. Зафермана и Л.И. Сереброва). Однако в таком случае подводные наблюдатели определяли количество рыбы не в зоне действия трала, а в зоне облова, зоне взаимодействия подборы, кабеля, траловых досок с объектом лова. По нашему мнению, в ходе развития науки промышленное рыболовство от времени, когда Ф.И. Баранов дал формулировку понятий «коэффициент уловистости» и «зона действия орудия лова», произошла подмена понятия «зона действия орудия лова». Мы считаем, что



Ф.И. Баранов понимал зону действия орудия лова как зону, где будет происходить процесс лова (дно, водную толщу), а не зону, где уже происходит это взаимодействие. Когда же мы описываем поведение объекта лова и его численность в зоне взаимодействия с тралом, то тем самым мы приходим к отличной от нормальной плотности концентрации промыслового объекта.

Например, зона действия орудия лова (облавливаемый ею объем) понимается в определении А.И. Зонова (1971) как часть физического пространства, в котором промысловый объект имеет отличную от нуля вероятность оказаться пойманным за эффективное время работы системы.

Показателен генезис взглядов А.И. Трещева по вопросу определения понятия «зона действия орудия лова». Если в работе 1972 г. он называл зону действия «процеженным объемом» (Трещев, 1972), то в работе 1983 г. он описал зону действия орудия лова как «обловленный объем воды, т.е. объем, рассчитанный или измеренный, на который распространяется действие рыболовного орудия, а находящиеся в нем промысловые объекты имеют потенциальную возможность быть пойманными данными орудиями лова за данное время лова». По сути, это определение соответствует по смыслу определению зоны действия орудия лова, данным Ф.И. Барановым. Можно заключить, что А.И. Трещев после длительных поисков по идентификации понятия «уловистость орудия лова» вернулся к первоначальному определению, в котором только и передана суть понятия уловистость орудия лова.

А.И. Трещев (1983), который под термином «зона действия» ( $V$ ) любого рыболовного орудия понимал объем окружающего орудие водного пространства, из которого рыба за время лова имеет потенциальную возможность попасть в улов. Это пространство, в свою очередь, состоит из зоны облова и зоны охвата.

Зона облова ( $V_1$ ) – это объем водного пространства, из которого рыба практически не имеет иных возможностей уйти, кроме как полав в отсев вследствие селективных свойств орудия лова.

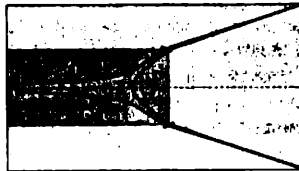
Зона охвата ( $V_2$ ) представляет собой разность объемов зоны действия и зоны облова, т.е.

$$V_2 = V - V_1.$$

Рыбы из зоны охвата имеют потенциальную возможность попадать в зону облова или миновать ее, такая возможность зависит от условий и особенностей орудий лова. Для некоторых орудий лова, по мнению А.И. Трещева (1983), зона действия равна зоне облова. По нашему мнению, это утверждение верно только для некоторых конструкций обкидных сетей, в том случае, когда сеть перекрывает всю высоту в месте по-

становки. И то остается вопрос о количестве рыбы, выходящей из зоны действия до момента замыкания сети.

Однако, с другой стороны, разбиение зоны действия орудия лова на зону облова и зону охвата сродни предыдущим интерпретациям коэффициента уловистости, например, «захватывающего и удерживающего воздействия» А.В. Засосова (1970), Ю.С. Сергеева (1973, 1979). Какой практический смысл в разбиении зоны действия на две подзоны? По нашему мнению, – никакой. Ведь в итоге А.И. Трещев (1983) приходит к выводу о единственно возможном определении зоны действия таких орудий лова косвенным способом, т.е. путем сравнения уловов орудий лова с неизвестной зоной действия с орудиями лова с известной зоной действия.



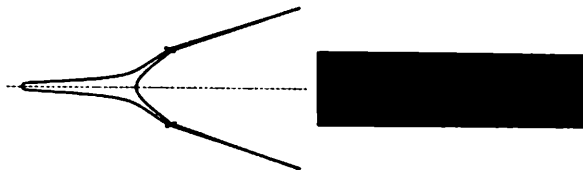
**Рис. 1.** Зоны действия донного трала (более темным цветом показана зона облова, светлым – зона охвата) (по: Трещев, 1983)

Поэтому при определении количества рыбы, находящейся в зоне действия трала, исследователи «поведенческой» школы на самом деле определяли количество рыб в зоне облова (рис. 1), таким образом, при последующих расчетах увеличивая коэффициент уловистости трала. Надо отдать должное этим исследователям: все они понимали это и пытались как-то учесть количество рыб, уходящих от элементов трала до момента попадания рыб в поле обзора видеокамер. Также в ходе этих исследований был получен поистине огромный массив данных, описывающих видоспецифичные поведенческие реакции на различные элементы орудий лова в различных районах Мирового Океана.

Итак, в название доклада поставлен вопрос о влиянии поведения объекта лова на процедуру определения коэффициента уловистости орудия лова. Что ж, ответ в традициях дуализма: на процедуру определения уловистости – не влияет, так как поведение объекта лова при взаимодействии с орудием лова учтено в величине улова, но на механизм определения величины коэффициента уловистости – несомненно, влияет.

Так как коэффициент уловистости представляет собой отношение величины полученного улова ко всему количеству рыб, находящихся в зоне действия орудия лова. Поэтому для определения коэффициента уловистости трала нам необходимо непосредственно перед началом учетной съем-

ки определить плотность распределения объекта лова, уточнить зону действия учетного орудия лова (которая в общем случае определяется по геометрическим параметрам орудия лова и времени лова). Необходимо оторвать зону облова (зону действия орудия лова) от самого орудия лова. Именно так мы понимаем процесс определения коэффициента уловистости, именно такое методическое обоснование отвечает сути определения этой величины, данное Ф.И. Барановым.



**Рис. 2.** Зона действия донного трала (показана более темным цветом)

Таким образом, для определения коэффициента уловистости необходимо определить количество рыб в зоне, предшествующей прохождению трала через конкретный участок дна, а еще лучше, определить среднюю плотность объектов лова в промысловом квадрате. Определить плотность объекта лова в зоне действия учетных орудий лова можно тремя способами: видеотелевизионным (буксируя подводные телевизионные устройства в промысловом квадрате проведения учетной съемки), гидроакустическим, используя другое орудие лова с известным коэффициентом уловистости (например, обкидные сети для мелководных районов Северного Каспия), применяя их по отдельности или комбинируя (Котенев и др., 2003).

Несомненно, что понимание механизма коэффициента уловистости должно выполняться на основе этологического анализа, точнее зоопсихологического анализа. Конечно, ихтиопсихологический анализ столь сложной комплексной формы психологической деятельности рыб, какой является их ориентировочно-исследовательское поведение, сопряжен с необходимостью накопления большого количества наблюдений за поведением промысловых рыб. Такие наблюдения активно проводились в 70-е и 80-е годы прошлого века (Мартышевский, Коротков, 1968; Выскребенцев, 1970; Обвинцев, 1975; Серебров, Тарасова, 1991; и др.) показывают, что рыбы способны оценивать происходящие в привычной ситуации изменения (Фабри, 1988), а затем перестраивать в соответствии с осуществленной оценкой свое дальнейшее поведение. Именно в переоценке ситуации и соответствующей перестройке поведения состоит суть специфических особенностей поведения промысловых рыб при взаимо-

действию с орудием лова, именно перестройка поведения объясняет видоспецифичные и интравидовые реакции рыб на элементы орудия лова, раскрывает нам механизм уловистости орудий лова (Lapshin et al., 2000; Izumov et al., 2002; Gerasimov et al., 2004).

Для определения коэффициента уловистости нам важны несколько другие исследования – исследования, направленные на понимание различий в плотности распределения объекта лова в зоне действия орудия лова. Чем вызваны значительные различия в распределении промысловых рыб? Без ответа на этот вопрос мы не сможем корректно оценить коэффициент уловистости, оценить зону действия орудия лова и определить запас промысловых рыб. В этой связи в значительной степени можно опираться на исследования по поведению рыб в потоке воды (Павлов, 1979), позволяющие сформировать научно обоснованную методологию по оценке уловистости орудий лова.

Таким образом, для определения коэффициента уловистости расчет необходимо вести по формуле Ф.И. Баранова. Количество рыб в зоне действия и пассивных и активных орудий лова, по нашему мнению, следует определять в максимально близкий временной интервал перед постановкой орудия лова или во время постановки орудия лова на аналогичных биотопах и объектах лова.

#### Список литературы

- Баранов Ф.И. Избранные труды. Т. III. Теория рыболовства. М.: Пищ. пром-сть, 1971. С. 192.
- Баранов Ф.И. Техника промышленного рыболовства. М.: Пищ. пром-сть, 1960. 596 с.
- Войникайнис-Мирский В.Н. Об интенсивности зон влияния орудий промышленного рыболовства // Рыб. хоз-во. 1969. № 4. С. 25–28.
- Выскребенцев Б.В. Поведение рыб в зоне действия тралящих орудий лова // Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука, 1970. С. 267–302.
- Засосов А.В. Теоретические основы рыболовства. М.: Пищ. пром-сть, 1970. 291 с.
- Заферман М.Л. Вопросы рыболовства. 2004.
- Зонов А.И. Вероятностное понятие зоны облова и количественная оценка результатов лова рыбы на основе полученной информации // Реф. Информ. ЦНИИТЭИРХ. М., 1971. Вып. 1. 3 с.
- Изнанкин Ю.А., Колтовкин Б.М. Технология добычи рыбы, адаптация рыболовных систем к поведению объекта лова. Калининград, 1986.
- Ионас В.А. Производительность трала. М.: Пищ. пром-сть, 1967. 51 с.

- Кадильников Ю.В.* Основные положения и результаты статистической теории рыболовных тралов // Теория промышленного рыболовства или проектирование орудий лова. Тр. ВНИРО. М., 1985. С. 37–53.
- Кадильников Ю.В.* Об оценке запасов промысловых объектов методом траловых съемок // Доступность морских промысловых объектов для орудий лова и технических средств наблюдений. Сборник научных трудов. Калининград: АтлантНИРО, 1987. С. 30–43.
- Коротков В.К.* Реакция рыб на трал, технология их лова. Калининград: ЭКБ АО «МариНПО», 1998. 398 с.
- Котенев Б.Н., Герасимов Ю.В., Лапшин О.М., Кузнецова Е.Н.* Экспериментальный учет осетровых кольцевыми сетями в Северном Каспии // Рыб. хоз-во. 2003. № 1. С. 28–30.
- Лукашов В.В.* Автореф. дис. ... докт. техн. наук. Калининград: КТИРПХ, 1972. 28 с.
- Мартышевский В.Н., Коротков В.К.* Особенности поведения некоторых видов рыб в зоне действия трала // Всесоюз. конф. по вопросам изучения поведения рыб в связи с техникой и тактикой промысла. М., 1968. С. 79–85.
- Обвинцев А.Л.* О взаимодействии объекта лова с тралом // Рыб. хоз-во. 1975. № 1. С. 48–51.
- Павлов Д.С.* Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.
- Розенштейн М.М.* Определение оптимальной скорости траления донным тралом // Рыб. хоз-во. 1963. № 1. С. 18–23.
- Сергеев Ю.С.* Оценка промысловых качеств тралов. М.: Пищевая промышленность, 1973. 39 с.
- Сергеев Ю.С.* Основы теории лова ставными неводами и тралами. М.: Пищевая промышленность, 1979. 143 с.
- Серебров Л.И., Попков Г.В.* Определение коэффициента уловистости донного трала с помощью БПА «Тетис» // Рыб. хоз-во. 1982. № 8. С. 59–61.
- Серебров Л.И., Тарасова Г.П.* Дистанция оборонительного реагирования рыб // Подводные методы исследования в рыбном хозяйстве. Мурманск: ПИНРО, 1991. С. 113–128.
- Трещев А.И.* Методика определения параметров рыболовства. М.: ВНИРО, 1972. 26 с.
- Трещев А.И.* Научные основы селективного рыболовства. М.: Пищевая промышленность, 1974. 446 с.
- Трещев А.И.* Интенсивность рыболовства. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983. 236 с.

- Фабри К.Э.** Введение в общую и прикладную ихтиопсихологию. М.: Изд-во МГУ, 1988. 49 с.
- Фабри К.Э., Данилов Ю.А., Лапшин О.М.** Семинар «Возможности совершенствования орудий и процессов лова на основе современных представлений зоопсихологии и этологии» // Рыб. хоз-во. 1986. № 1. С. 77.
- Gerasimov Y.V., Kotenev B.N., Lapshin O.M., Orlov A.V.** The catchability coefficient of survey fishing gears as indicator for quantifying the conditions of sturgeon population in the north part of the Caspian Sea // Abstracts of International Symposium on Quantitative Ecosystem Indicators for Fisheries Management (31 March–3 April 2004, Paris, France). P. 95.
- Izumov Y.G., Gerasimov Y.V., Lapshin O.M.** The effect of fishing on the wall-eye pollock phenotype composition // ICES CM 2002 Documents (90th Statutory Meeting, 2002 ICES Annual Science Conference, Copenhagen, Denmark). Copenhagen, Denmark, 2002. 14 p.
- Lapshin O.M., Gerasimov Y.V., Izumov Y.G., Istomin I.G.** The influence of polymorphic characteristics on the Alaska Pollock (*Theragra chalcogramma*) fishing efficiency // ICES C.M Documents 2000 (88th Statutory Meeting, Annual Science Conference 2000, Bruges, Belgium and the 2000 ICES Annual Report). Copenhagen, Denmark, 2000. 10 p.

УДК 597-15:626/627

## **РОЛЬ ГИДРАВЛИЧЕСКОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ СРЕДЫ В ПОВЕДЕНИИ И РАСПРЕДЕЛЕНИИ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ**

**А.И. Лупандян**

*Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
alupa@mail.ru*

Все аспекты поведения рыб связаны с подвижностью среды, которая характеризуется гидравлической неоднородностью, связанной с гидродинамическими (скоростью течения и турбулентностью потока) и гидростатическим (изменением давления по глубине) факторами. Эти факторы изменяются как в пространстве, так и во времени. Скорость течения и гидростатическое давление являются факторами пространственной неоднородности, которая проявляется во всем ареале рыб. Если градиент давления изменяется только по глубине и с ее увеличением равномерно возрастает, то скорость течения различна в каждой точке водного пространства. В равнинных реках распределение скоростей течения имеет свои закономерности. Величина скорости всегда больше в поверхностных горизонтах и на стрежне, но она отсутствует у дна и вблизи берегов. В каждой конкретной точке водного пространства скорость течения и давление изменяются во времени (пульсируют). Такое состояние потока называется турбулентностью. Этот фактор относится к факторам пространственно-временной неоднородности. Его изменение в пространстве также имеет свои закономерности. Показатели турбулентности всегда больше вблизи обтекаемых преград, т.е. в местах раздела сред. Они выше у дна, и ниже на поверхности потока. Их величина изменяется и поперек реки. Она всегда больше на границе прибрежья и руслового потока, так как изменение рельефа дна и наличие зарослей макрофитов способствуют развитию турбулентности.

На фоне действия этих факторов проявляются все сложные формы поведения рыб. Модификации такого поведения и распределения невозможно понять без знания элементарных реакций рыб на факторы гидравлической неоднородности среды. Они действуют в масштабах всего водного бассейна, участка водоема, биотопа и точки водного пространства, но рыбы могут их воспринимать только в пределах ограниченной дистанции действия своих сенсорных систем. Перемещаясь в потоке воды, они выбирают благоприятные гидравлические зоны, отвечающие их мотивационному и физиологическому состоянию.

Поведение рыб часто анализируют, не учитывая всего комплекса факторов гидравлической неоднородности. В потоке, их обычно характеризуют средней скоростью течения, не принимая во внимание, ее изменение во времени (турбулентность), а реакцию рыб на давление исследуют в стоячей воде, не учитывая подвижность среды.

Цель работы – установить закономерности влияния и раскрыть механизмы действия факторов гидравлической неоднородности среды на поведение и распределение пресноводных рыб в потоке воды.

Поведение рыб в потоке происходит на фоне проявления реореакции, которая является врожденным компенсаторным движением рыб против течения. Локомоторная активность рыб характеризуется рядом показателей, которые отражают возможности рыб перемещаться и сопротивляться потоку.

Как показали наши эксперименты, турбулентность потока оказывает существенное влияние на основные локомоторные показатели реореакции рыб. С ее увеличением все локомоторные показатели снижаются. При повышении уровня турбулентности происходит снижение как нижней (пороговой скорости течения), так и верхней (критической скорости течения) границ скоростей течения, при которой возможна реореакция рыб, а, следовательно, и их удержание в соответствующих зонах потока.

Влияние турбулентности на локомоцию рыб связано не только с повышенной энергетикой самого потока. Оказалось, что турбулентность не оказывает влияние на величину бросковой скорости в локомоторной фазе броска. Однако движение рыб на инерционной фазе зависит от динамического состояния среды. В стоячей воде продолжительность движения рыб по инерции оказалась больше, чем в турбулентном потоке. Это связано с тем, что в подвижной среде рыбы раньше выпускают плавники. Это приводит к резкому увеличению коэффициента сопротивления их тела. Кроме того, было установлено, что турбулентность потока по-разному влияет на рыб разной длины: чем меньше размер рыб, тем при меньшей степени турбулентности наблюдается снижение критической скорости.

Вихревая структура турбулентности характеризуется крутящим моментом гидродинамических сил, возникающих при вращении вихря. Если размер вихря меньше длины рыбы, то моменты сил равномерно распределены вдоль ее тела и не вызывают нарушение равновесия. Если размер вихря и размер рыбы близки, то действие гидродинамических сил приводит к созданию крутящего момента, который стремится перевернуть рыбу. Для стабилизации своего тела в пространстве рыбы используют плавники, в результате чего повышается их гидравлическое сопротивление и, как следствие, снижаются скорости плавания.



Снижение скорости плавания рыб в турбулентном потоке не приводит к его избеганию. В определенных жизненных ситуациях они предпочитают зоны потока с благоприятными для них уровнями турбулентности. Исследования показали, что это предпочтение во многом зависит от вида рыб, физиологического состояния, условий обитания, а также от скорости течения и показателей турбулентности. Рыбы могут отличать два потока, если они различаются по степени турбулентности более чем на 20%. При меньшей разнице выбор гидравлических зон потока происходит только по величине скорости течения, при этом диапазон избираемых уровней турбулентности уменьшается с увеличением скорости течения (рис. 1).

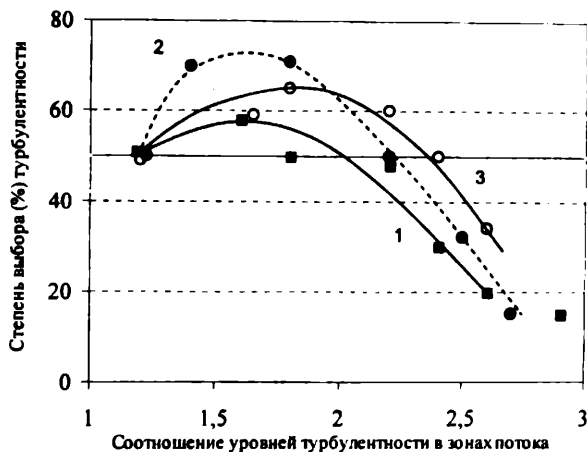


Рис. 1. Выбор гидравлических турбулентных зон потока в зависимости от соотношения уровней турбулентности при скоростях течения 0.12 м/с (1), 0.20 м/с (2) и 0.3 м/с (3)

Гидростатика рыб рассматривает их равновесие в жидкости. Любые их вертикальные перемещения приводят к изменению давления и объема газа в плавательном пузыре, и, как следствие, к изменению плавучести рыб. Поддерживать свою плавучесть рыб могут или за счет газорегуляции плавательного пузыря, или благодаря проявлению барореакции. Барореакция, также как и реореакция, имеет врожденный характер. Она представляет собой комплекс поведенческих реакций направленных на

восстановление плавучести рыб, которая меняется в результате действия давления.

Давление нейтральной плавучести, соответствует глубине, на которой выталкивающая сила и сила веса рыбы уравновешены, а точки их приложения лежат на одной вертикальной прямой. В этом случае рыба находится в гидростатическом равновесии. Как же соотносится давление нейтральной плавучести с глубиной (гидростатическим давлением) обитания рыб в естественных условиях? Наши исследования (рис. 2.) показали, что среди окуневых, отловленных на глубине до 1.2 м (12 кПа), величина давления нейтральной плавучести была наименьшей у ерша. У карповых наибольшую величину давления нейтральной плавучести имела уклейка, а наименьшую пескарь, пойманный на глубине 0.3 м. Если для большинства рассматриваемых видов рыб плавучесть могла соответствовать глубине их обитания и быть нейтральной, то пескарю такая плавучесть необходима для тактильного контакта с грунтом и удержания в потоке на дне русла, а уклейке для снижения затрат энергии на добычу корма с поверхности воды. Поэтому рыбы поддерживают плавучесть соответствующую их мотивационному состоянию и экологии.

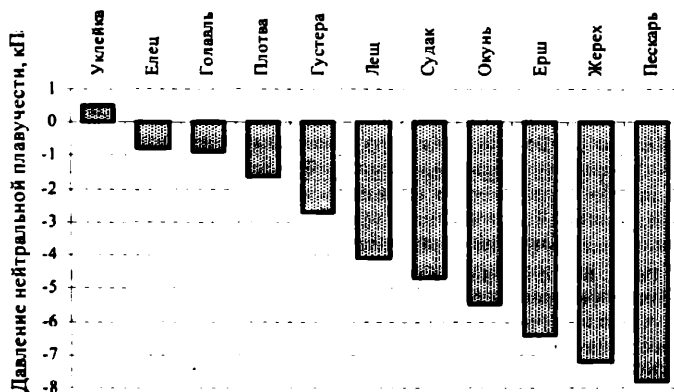


Рис. 2. Давление нейтральной плавучести у различных видов рыб, отловленных в Волге на глубине до 1.2. м (12 кПа)

В стоячей воде небольшие изменения давления вызывают локальную компенсацию (увеличение ритмики работы плавников и двигательной активности рыб). При дальнейшем изменении давления наблюдается компенсаторное перемещение рыб на другой горизонт плавания, соответствующий необходимой для их жизнедеятельности плавучести. В проявлении рыбами барореакции нами впервые была обнаружена стадия изменения положения тела рыб в пространстве (изменение угла наклона тела) при переходе от локальной компенсации к двигательной. Оказалось, что причиной такого поведения рыб является смещение центра плавучести, относительно центра тяжести. Это приводит к созданию момента сил, разворачивающего тело рыбы. При малых величинах давления рыбы компенсируют действие этого момента активной работой плавников (локальная компенсация). Дальнейшее изменение давления приводит к тому, что рыбы уже не могут компенсировать действие этого момента работой плавников и изменяют угол наклона тела. Такое изменение положения рыб в пространстве связано с их активной реакцией. Использовать другую возможность добиться равновесия можно только в том случае, когда рыба займет несвойственное ей положение – перевернется спиной вниз, как это происходит с обездвиженными рыбами. Чтобы не оказаться в таком положении интактной рыбе приходится самой разворачивать свое тело против действия момента, до тех пор пока точки приложения сил не будут лежать на одной вертикальной прямой (рис. 3).

В потоке воды при изменении давления рыбы одновременно проявляют барореакцию и реореакцию. В этих условиях отсутствует стадия локальной компенсации. Рыбы сначала изменяют угол наклона тела, затем перемещаются на другой горизонт, а при дальнейшем увеличении давления перестают проявлять реореакцию и сносятся течением, ориентируясь головой против потока.

Такое поведение рыб позволило выделить характерные величины давления, при которых у рыб наблюдаются отдельные стадии барореакции. *Давление чувствительности*, при котором у рыб начинается стадия локальной компенсации. Эта стадия барореакции существует только в стоячей воде. *Давление изменения положения тела в пространстве*, при котором рыбы изменяют угол наклона тела. *Пороговое давление*, при котором рыбы начинают перемещаться на другой горизонт плавания (начало стадии двигательной компенсации). *Критическое давление*, при котором рыбы прекращают реореакцию. Эта стадия барореакции наблюдается только в потоке воды.

Оказалось, что в потоке проявление этих стадий барореакции происходит при более высоких величинах давления, чем в стоячей воде. Это

связано с тем, что гидродинамические усилия, возникающие при обтекании тела рыб, частично компенсируют момент сил и разницу между силой веса и выталкивающей силой. Поэтому в потоке рыбы имеют больший размах глубин, на которых им не надо проявлять барореакцию.

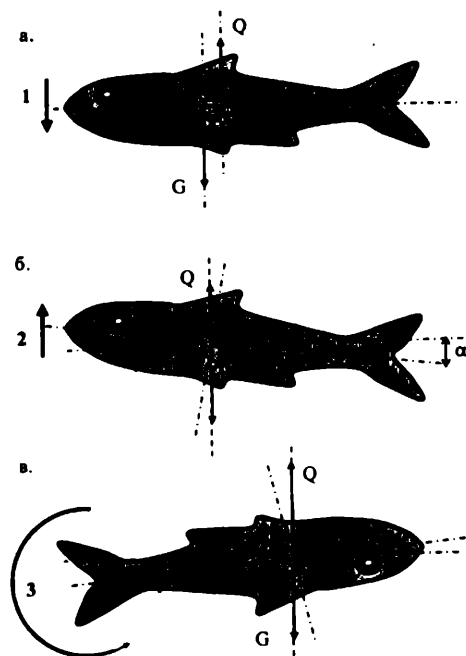


Рис. 3. Механизм действия сил на рыб при изменении давления.

а – развитие момента сил при изменении давления; б – компенсация момента сил при изменении положения тела интактной рыбы; в – положение обездвиженной рыбы.  $G$  – сила веса рыбы;  $Q$  – выталкивающая сила;  $c$  и  $q$  – точки приложения этих сил. 1 – направление действия момента сил; 2 – направление реакции рыб; 3 – разворот обездвиженной рыбы.

С увеличением скорости течения компенсаторный переход на другой горизонт плавания осуществляются рыбами при большей величине давления. Давление, при котором наблюдается стадия прекращения реореак-

ции, с увеличением скорости течения таюже снижается. В этих условиях рыбы не способны одновременно проявлять барореакцию и реореакцию. Это приводит к торможению реореакции при более низких величинах давления.

В потоке давление изменения положения тела и критическое давление определяют границы зоны двойного реагирования, в пределах которой у рыб проявляются одновременно две реакции – реореакция и барореакция. Границы этой зоны определяет не только величина давления, но и скоростью течения.

С повышением турбулентности возрастает величина давления, соответствующая изменению положения тела рыб, а критическое давление снижается. При комплексном воздействии скорости течения и давления существуют такие величины этих факторов, при которых прекращается реореакция, но рыбы продолжают проявлять барореакцию. В условиях повышенной турбулентности рыбе приходится дополнительно реагировать на пульсацию скорости и давления, увеличивая энергетические затраты, как на плавание, так и на стабилизацию своего тела в пространстве. При определенном сочетании уровня турбулентности и давления прекращается не только реореакция, но и барореакция. В этом случае вся энергия рыб затрачивается на поддержание равновесия их тела в турбулентном потоке.

Таким образом, факторы гидравлической неоднородности среды (скорость течения, турбулентность потока и гидростатическое давление) оказывают большое влияние на поведение и распределение рыб не только на уровне элементарных реакций, но и сложных форм поведения. Они способствуют реализации различных стратегий и тактик поведения рыб в потоке воды.

УДК 597-15:626/627(28)

## ПИТАНИЕ РЫБ В ПОТОКЕ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СКОРОСТЯХ ТЕЧЕНИЯ

А.И. Лупандин, П.И. Кириллов

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
alupa@mail.ru

Рыбы в разные периоды своей жизни и даже в течение суток могут обитать в разных гидравлических условиях, которые выбирают в зависимости от их экологии и поведения. Они могут питаться как в прибрежье реки, где течение отсутствует или его скорость мала, так и на границе с русловым потоком, где скорости течения значительно выше и их градиент ярко выражен. Кроме того, сам поток имеет сложную структуру с различным уровнем развития турбулентности. Многие исследователи отмечают, что питание рыб в потоке энергетически выгодно, так как позволяет им более эффективно добывать пищу. Однако это положение не было экспериментально подтверждено.

Цель настоящей работы заключалась в экспериментальной оценке эффективности питания рыб в потоке и в стоячей воде. Необходимо было показать как скорость течения, уровень турбулентности и концентрация корма влияют на интенсивность питания рыб.

Нами была разработана методика исследований и выполнены эксперименты на молоди плотвы (25–30 мм) из Ивановского водохранилища, двухлетках ельца (50–60 мм) и голавля (65–80 мм) из реки Волга. Опыты проводили в гидродинамическом циркуляционном лотке. Скорость течения в опытах составляла 0, 6, 12, 20 и 32 см/с. В качестве кормовых объектов использовали искусственно выращенных дафний (*Daphnia magna*). Предъявляемые рыбам концентрации дафний в опытах составляли 1.6, 6.0, 12.0, 20.0 и 60 экз./л. Влияние турбулентности на питание голавля оценивали при оптимальной скорости течения 13 см/с и концентрации кормовых объектов 2.0 экз./л. Эти опыты проводили при разном уровне турбулентности, диапазон которого находился в пределах от 0.5 до 1.7 см/с.

В опытах оценивали количество съеденного корма в течение фиксированного промежутка времени – 10 мин.

Результаты экспериментов показали, что питание рыб во многом определяется скоростью течения и концентрацией корма. Интенсивность потребления рыб корма в потоке воды оказалась выше, чем в стоячей воде, только при минимальной концентрации дафний (1.6 экз./л). При более

высоких концентрациях корма разница в количестве заглоченных жертв в потоке и в стоячей воде оказалась недостоверной.

При концентрации кормовых организмов 1.6 экз./л, которая часто наблюдается в естественных водотоках, рыбы при определенных скоростях течения за одинаковый промежуток времени потребляли больше корма, чем в стоячей воде (рис. 1). При увеличении скоростей течения, более 0.3–0.4 V<sub>к</sub>, интенсивность питания рыб снижалась.

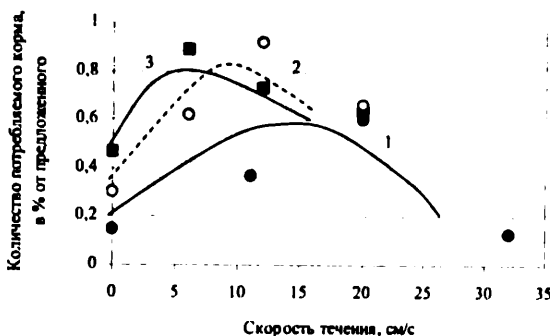


Рис. 1. Эффективность питания плотвы (1), голавля (2) и ельца (3) на различных скоростях течения при концентрации корма 1.6 экз./л

Полученные различия в питании рыб в потоке и в стоячей воде при низкой концентрации корма можно объяснить различными затратами времени на поиск жертв. В стоячей воде для встречи с кормовыми объектами рыбе необходимо проплыть определенное расстояние и еще найти его. Находясь в потоке и оставаясь неподвижной, она просматривает большой объем воды и затрачивает меньше энергии. Ей не нужно плавать в поисках корма, она делает только бросок за ним. Бюджет времени на эти операции и определяет интенсивность питания рыб в потоке и в стоячей воде.

Перенос потоком в единицу времени большего количества легко доступного корма позволяет рыбам эффективно добывать пищу. Они выбирают такой участок потока, который, с одной стороны, обеспечивает их достаточным количеством корма, а с другой, пригоден для длительного пребывания в нем с учетом плавательной способности рыбы. Питающаяся особь проводит существенную часть времени в определенной зоне реоградиентного потока, где ее траты на локомоцию сравнительно невелики.

лики. Обнаружив частицу корма, она совершает бросок в ту часть потока, где скорости потока могут соответствовать критическим или бросковым. Траты энергии при этом распределяются не случайным образом, а в соответствии с доступностью жертвы. Повышение скоростей течения приводит к снижению интенсивности питания рыб.

При более высоких концентрациях корма, наблюдаемых в прибрежье водотоков (12–60 экз./л), различий в потреблении корма у рыб в стоячей воде и в потоке не установлено. Повышение концентрации кормовых организмов увеличивает вероятность встречи с ними рыб в стоячей воде и нивелирует преимущества их питания в потоке воды. В тоже время рыбам сложнее питаться на течении с большой скоростью. По-видимому, при высоких скоростях потока, помимо больших энергетических затрат рыбами на плавание, снижается результативность охоты, связанная со скоростью проносимых кормовых организмов в поле зрения рыб и наличием турбулентных возмущений в потоке, составляющие которой способствуют хаотическому перемещению корма. Таким образом, даже при одинаковой вероятности встречи с жертвой результативность охоты остается выше в стоячей воде.

При оценке влияния турбулентности потока на эффективность питания молоди рыб установлено, что при уровне турбулентности 1.2–1.5 см/с, потребление корма в единицу времени максимально (рис. 2). По-видимому, в турбулентном потоке за счет пульсации поперечной составляющей скорости течения в поле зрения рыб попадает большее количество кормовых объектов, что создает видимость их обилия и увеличивает частоту встречи рыбы с жертвой.

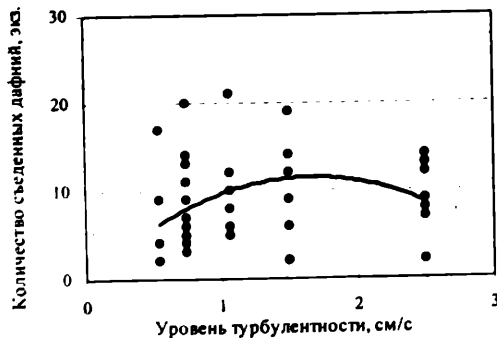


Рис. 2. Интенсивность питания головля при скорости течения 13 см/с и концентрации корма 2 экз./л в зависимости от уровня турбулентности



Кроме того, мелькание кормовых объектов в турбулентном потоке стимулирует пищевую активность рыб. Все это, при оптимальных уровнях турбулентности, создает благоприятные условия для питания, и рыбы за одинаковое время потребляют больше корма. При повышении уровня турбулентности результативность охоты снижается в результате хаотического перемещения жертв, что приводит к снижению результативности охоты и, как следствие, к снижению интенсивности питания рыб.

Полученные результаты позволяют объяснить распределение рыб в реке, их повышенную концентрацию на границе прибрежья и руслового потока. Именно в этой зоне, где существует поперечный градиент скоростей течения и турбулентности, рыбы могут выбирать зоны потока, в которых их питание наиболее эффективно.

УДК 639.3.07

## **ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ НА ВОСПРОИЗВОДСТВО ПЕЛЯДИ *COREGONUS PELED* В ЗАВОДСКИХ УСЛОВИЯХ**

**Ю.Б. Львов**

*ГНУ ВНИИ ирригационного рыбоводства, Россельхозакадемия,  
Москва, Россия, LJB@lexuser.ru*

В условиях прудовых хозяйств, в период преднерестового выдерживания производителей пеляди в инкубационном цехе, в стеклопластиковых лотках, неоднократно отмечалось нерестовое поведение рыб. Оно заключалось в следующем: самец занимал положение сбоку от самки, совершал синхронные с ней плавательные движения, постоянно оставаясь чуть ниже и отставая от нее примерно на половину головы. Постепенно частота плавательных движений увеличивалась, переходя в синхронную вибрацию. В этот момент партнеры останавливались, как правило у стенки или на дне лотка, выметывая порции половых продуктов. При достаточном количестве рыб готовых к нересту половые партнеры нерестящейся самки постоянно менялись, т.е. каждую порцию выметанной икры мог осеменить очередной самец. В среднем самка выметывала 5–7 порций икры. Однако нерестовое поведение не всегда заканчивалось извержением половых продуктов, что очевидно связано с неполной готовностью производителей и неудовлетворительными условиями для протекания нереста. Наиболее существенными факторами, влияющими на готовность производителей и успешное протекание нереста являются: температура, проточность, освещенность и наличие соответствующего нерестового субстрата.

С целью выявления оптимальных параметров абиотических факторов, влияющих на успешное протекание нереста пеляди в стеклопластиковых лотках, нами был проведен ряд исследований. Критерием оценки параметров являлось нерестовое поведение рыб и завершенность процесса нереста при направленном изменении изучаемого фактора.

Так как температура воды, подаваемой в лотки с производителями пеляди была такой же, как и в естественном водоеме, а материал лотков вполне удовлетворял претензии пеляди к нерестовому субстрату, мы исследовали такие факторы как: плотность посадки производителей, скорость водоподдачи в нерестовые лотки и освещенность.

Одной из первых решаемых задач являлось определение плотности посадки производителей. Для этого в нерестовые, стеклопластиковые

лотки (размером  $4.5 \times 0.5 \times 0.7$  м и объемом воды  $1.2 \text{ м}^3$ .) было посажено различное количество рыб – от 40 до 400 особей на лоток (табл.1).

Таблица 1

**Влияние плотности посадки производителей на протекание нереста пеляди в условиях нерестового лотка**

Количество производителей в нерестовом лотке, экз.	Среднее количество нерестящихся пар в течение 1 ч	Среднее количество незавершенных нерестов в течение 1 ч
40	2	–
70	3	1
100	5	–
150	7	1
200	9	1
250	11	3
300	12	7
350	8	5
400	5	4

Полученные данные свидетельствуют о том, что наибольшей эффективности в нересте можно достичь при плотности посадки 150–250 особей пеляди в один нерестовый лоток. Дальнейшее уплотнение посадки производителей ведет к увеличению незавершенных нерестов, а затем и к снижению количества отнерестившихся пар. Таким образом, оптимальной плотностью посадки можно считать 100 пар производителей на  $1.2 \text{ м}^3$  нерестового лотка.

С целью определения оптимальной скорости водоподачи был проведен следующий эксперимент. В девяти лотках, с плотностью посадки рыб по 200 особей на лоток, осуществляли подачу воды с различной скоростью – от 5 до 45 л/мин, с градацией через 5. По истечении пяти часов с начала эксперимента (время необходимое для адаптации) производилось наблюдение за поведением рыб.

В первом лотке, где проточность составляла 5 л/мин, большинство рыб плавало на поверхности воды, слабо реагируя на внешние раздражители, такие как постукивание по краю лотка и движение руки наблюдателя над поверхностью воды. Большая часть рыб сосредоточилась в районе водоподачи.

Во втором лотке, с водоподачей 10 л/мин, рыбы также занимали верхнюю часть толщи воды, однако реакция на внешние раздражители была более выражена. При движении руки над поверхностью воды рыбы на короткое время опускались на дно лотка и уходили в его дальний конец.

где вновь всплывали к поверхности воды. Общее тяготение к месту водоподачи сохранялось у большинства особей.

В третьем лотке, с водоподачей 15 л/мин, большинство рыб занимало всю толщу воды. Наблюдалось появление стайного поведения. Группа рыб из 15–20 особей активно мигрировала по периметру лотка. При постукивании по краю лотка рыбы совершали резкие движения, уходя на дно и в противоположный конец лотка, предпочитая затененные участки. Тяготение к месту водоподачи менее выражено, чем в первых двух случаях.

В четвертом и пятом лотках с водоподачей соответственно 20 и 25 л/мин поведение рыб было довольно сходным. Практически все рыбы занимали среднюю и нижнюю часть толщи воды. Реакция на место водоподачи выражалась слабо, рыбы равномерно рассредоточились по всей площади лотка, постоянно передвигаясь небольшими стайками. При появлении наблюдателя рыбы отходили в дальний конец лотка и лишь через 5–7 мин вновь занимали всю акваторию лотка. В этих же вариантах наблюдалось проявление нерестового поведения.

В шестом и седьмом лотках, где водоподача осуществлялась со скоростью 30 и 35 л/мин соответственно, наблюдалось активное поведение рыб. Однако их распределение по площади лотка не было столь же равномерным, как в предыдущем случае. Большая часть особей была сосредоточена в противоположной от места водоподачи части лотка. Количество нерестящихся пар в течение часа было гораздо меньше, чем в четвертом и пятом лотках, а случаев незавершенного нереста отмечено значительно больше. Рыбы активно реагировали на внешние раздражители, пытаясь укрыться в затененных участках лотка, подальше от водоподачи.

В восьмом лотке с водоподачей 40 л/мин, отдельные особи заняли центральную часть лотка, ориентируясь головой в сторону водоподачи. Реакция на внешние раздражители у этих рыб слабая. Они практически не реагировали на движение руки над поверхностью воды, а на постукивание по краю ванны совершали резкие движения, однако почти сразу возвращались в исходное положение. Остальные рыбы были сосредоточены в дальнем от водоподачи конце лотка. Проявление нерестового поведения среди этих рыб наблюдались лишь изредка и в течение часа не было отмечено ни одного нереста, прошедшего до конца.

В девятом лотке с водоподачей 45 л/мин большая часть рыб была ориентирована головой в сторону водоподачи, противостоя потоку воды. Элементов нерестового поведения у рыб в девятом лотке практически не наблюдалось.

Таким образом, проведенный эксперимент показывает, что оптимальная скорость водоподачи при создании условий для нереста пеляди в пла-

стиковых лотках составляет 20–25 л/мин. Водяной поток такой силы не является раздражителем для рыб и стимулирует нерестовое поведение партнеров.

На основании литературных данных и собственных наблюдений нами отмечалось, что на нерестовое поведение рыб существенное влияние оказывает интенсивность освещенности поверхности воды в нерестовом лотке. С целью определения оптимального уровня освещенности, нами был проведен следующий эксперимент: над двоянным стеклопластиковым лотком, общей длиной 9 м, было установлено 5 ламп накаливания мощностью по 150–200 Вт, соединенных с реостатами. Один край лотка был закрыт светонепроницаемым материалом. При помощи реостатов в лотке была создана освещенность разной степени (от 5 до 600 лк), плавно изменяющаяся на протяжении всего лотка. Подача воды в лоток осуществлялась через «флейту» на протяжении всего лотка с тем, чтобы водяной поток не мог являться дополнительным раздражителем. По истечении трех часов с момента посадки рыб в лоток было проведено наблюдение за их поведением. Большая часть особей была сосредоточена в слабоосвещенной, но не в затемненной зоне лотка, т.е. там, где освещенность составляла от 20 до 100 лк. Мигрируя небольшими стаями, рыбы не выходили за границу освещенности в 200 лк, тем не менее в затемненную часть они заходили довольно часто. Таким образом, освещенность поверхности воды свыше 150 лк воспринимается производителями пеляди как отрицательный раздражитель.

Для выяснения оптимального уровня освещенности при проведении нереста пеляди в условиях цеха, в пяти лотках с одинаковой проточностью и плотностью посадки, была установлена следующая освещенность: 5, 20, 40, 60 и 80 лк. После адаптации рыбы к данным условиям был проведен подсчет нерестящихся пар (табл. 2).

Таблица 2

**Влияние интенсивности освещения на нерестовое поведение производителей пеляди при заводском методе воспроизводства**

Освещенность, лк	Среднее количество нерестящихся пар в течение 1 ч	Среднее количество незавершенных нерестов в течение 1 ч
5	–	–
20	2	1
40	8	2
60	7	1
80	4	1

Полученные данные дают основание считать, что оптимальной освещенностью для проведения нереста пеляди в заводских условиях является освещенность интенсивностью 40 люкс.

Для проведения нереста пеляди в условиях инкубационного цеха был построен специальный нерестовый лоток, на базе стандартного стеклопластикового лотка, размером  $4,5 \times 0,5 \times 0,7$  м и объемом воды  $1,2 \text{ м}^3$ . Его принцип действия схож с устройством для получения оплодотворенной икры так называемым «экологическим» методом, предложенным Н.Ф. Дзюменко на Байкальских заводах по воспроизводству омуля.

С целью определения эффективности воспроизводства пеляди с применением нерестового лотка, был проведен сопоставительный анализ общепринятого метода (путем отцеживания) и нереста в лотках. Для этой цели в специально оборудованном лотке были созданы оптимальные условия для нереста, т.е. водоподача осуществлялась со скоростью 25 л/мин, плотность посадки производителей составляла 200 особей на лоток, освещенность лотка соответствовала около 40 лк (табл. 3).

Таблица 3

Сравнение двух способов воспроизводства пеляди

Показатели	Способ воспроизводства	
	Нерест в лотках	Общепринятый (путем отцеживания)
Средняя рабочая плодовитость, тыс. шт. икринок	34.25	30.87
Оплодотворяемость икры, %	94.6	91.4
Степень травматизации производителей, %	7.0	89.0
Отход производителей, %	–	17.5
Затраты времени на получение икры от 100 самок, человеко-часы.	2.7	25.0

Таким образом, воспроизводство пеляди посредством проведения ее нереста в специально оборудованных лотках с созданием оптимальных условий для рыб дает возможность получать большее количество икры, лучшего качества, и при этом снизить или полностью исключить травматизацию и гибель производителей, а так же улучшить условия труда рабочих и снизить затраты труда.

УДК 639.31

## **ПИЩЕВАЯ АКТИВНОСТЬ РЫБ В ВОДОЕМАХ, ИСПОЛЪЗУЕМЫХ ДЛЯ КОММЕРЧЕСКОГО РЫБОЛОВСТВА**

**Ю.Б. Львов**

*ГНУ ВНИИ ирригационного рыбоводства, Россельхозакадемия,  
Москва, Россия, LJB@flexuser.ru*

В современных экономических условиях, когда активно развивается такая форма эксплуатации водоемов, как коммерческое рыболовство и от интенсивности клева напрямую зависит прибыльность предприятий занимающихся этим видом бизнеса, становится актуальным более полное и глубокое изучение этиологии рыб с целью получения возможности планирования и прогнозирования хода рыболовного процесса.

С этой целью нами была проведена работа по выяснению влияния внутривидовых отношений рыб, разных размерно-весовых групп, на их поисково-трофическую активность в водоемах для платной рыбалки.

Работа проводилась на опытно-экспериментальной базе ВНИИ ирригационного рыбоводства, на прудах используемых ООО «Двенди» для проведения спортивной и любительской рыбалки.

В связи с тем, что на поисково-трофическое поведение рыб в естественных условиях могут оказывать влияние множество факторов, мы проводили сопоставительные опыты, что позволило изучать процесс в зависимости от задаваемого параметра, не учитывая изменений фоновых показателей.

Основным объектом исследования было поисково-трофическое поведение карпа и форели различных размерно-весовых стаеобразующих групп.

Критерием оценки поисково-трофической активности служило среднее количество выловленной рыбы на одного рыбака в день с гектара водной площади. Несмотря на то, что данный показатель лишь косвенно отражает изучаемый нами процесс, на наш взгляд, в полевых условиях он является наиболее удобным и достоверным.

В качестве рабочей гипотезы нами были приняты следующие тезисы:

1. Разноразмерные рыбы одного вида в той или иной степени являются не только пищевыми, но и экологическими конкурентами. Помимо борьбы за кормовые зоны существует борьба за зоны покоя, зоны с минимальным количеством раздражителей любого рода.

2. Поисково-трофическая активность рыб объединяет процесс обследования трофических зон и поиск зон покоя.
3. Размерно-весовые характеристики отдельной особи являются определяющими в борьбе за зоны покоя.
4. Размер и плотность стаи являются определяющими факторами в борьбе за трофические зоны.

Таким образом, крупные особи, заняв наиболее экологически комфортные зоны покоя меньше нуждаются в пополнении энергии, в связи с отсутствием (или малым количеством) раздражителей реакция на которые является движение. В свою очередь, мелкие особи, обладающие большей мотивацией к поиску пищи, объединенные в стаи, успешно вытесняют более крупных, но одиночных рыб из трофических зон.

С целью проверки данной гипотезы нами был проведен ряд опытов. В первом опыте в водоем был одновременно высажен карп трех размерно-весовых групп: мелкая (средний вес 0.456 кг), средняя (средний вес 1.487 кг) и крупная (средний вес 6.706 кг) в соотношении по количеству особей 17 : 7 : 1, соответственно (рис. 1).

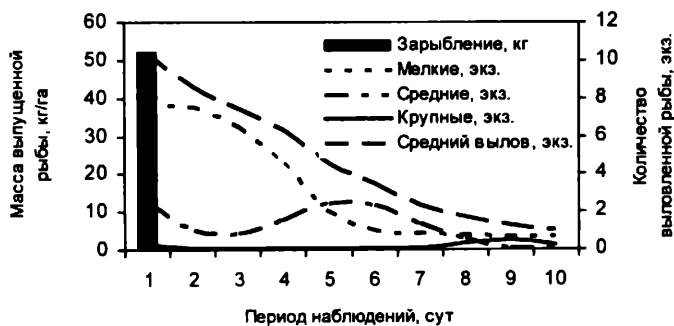


Рис. 1. Динамика лова рыб различных размерно-весовых групп при равном зарыблении

Как видно из рисунка, в первые дни после зарыбления период адаптационной поисково-трофической активности обратно пропорционален размерным характеристикам интродуцированных рыб. активность клева крупных рыб заметно снизилась на второй день после зарыбления, активность клева средних рыб — на третий день.



До середины периода наблюдения (в течение пяти дней) в уловах преобладала мелкая рыба. В дальнейшем, вероятно в результате элиминации мелкой размерно-весовой группы рыб и, соответственно, освобождения трофических зон, усилилась поисково-трофическая активность рыб условно отнесенных к средней размерно-весовой группе. В конце периода наблюдений (последние три дня), заметно активнее стала ловиться крупная рыба, к этому времени мелкая и средняя рыба была в значительной степени изъята из водоема. Таким образом, отмечена обратно пропорциональная зависимость поисково-трофической активности более крупных рыб от количества мелких.

Во втором опыте, нами проводилось дискретное зарыбление водоема, при сохранении общей массы интродуцированной рыбы и соотношений размерно-весовых стаеобразующих групп при каждом зарыблении. В этом варианте в водоем на протяжении недели, с интервалом в один день, добавляли новых интродуцентов (рис. 2).

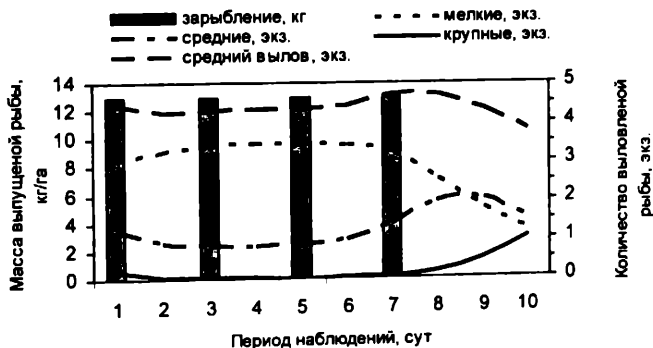


Рис. 2. Динамика лова рыб различных размерно-весовых групп при дискретном зарыблении

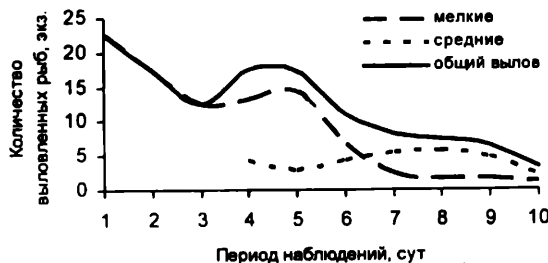
Одной из задач опыта являлось проверка возможности стимуляции поисково-трофической активности рыб всех размерных групп за счет постоянного вселения новых особей. Однако период адаптационной поисково-трофической активности рыб, крупной и средней размерных групп, как и в первом варианте, наблюдался только в день первого зарыбления. При втором и третьем зарыблении (3-й и 5-й дни наблюдений) интенсифицировался только клев мелкой рыбы, в то время как клев средней и

крупной рыбы снижался. Очевидно, несмотря на преимущественное изъятие из водоема в течение первых шести дней рыб, относящихся к мелкой размерно-весовой группе, их относительное количество существенно превышало количество рыб в других группах. Образуя большие и плотные стаи, они успешно вытесняли из трофических зон рыб, образовавших небольшие разреженные стаи, и одиночных рыб.

Начиная с седьмого дня соотношение размерных групп рыб в уловах стало меняться. В связи с тем, что в водоеме увеличилась численность средних рыб, они начали успешно конкурировать за трофические зоны с мелкой рыбой, стаи которой к тому времени стали менее плотными. Пик активности клева рыб относящихся к средней размерно-весовой группе пришелся на 8–9-й дни наблюдений. В дальнейшем, элиминация рыб этой группы освободила трофические зоны для крупных рыб.

С целью проверки эффекта вытеснения мелкой рыбы из трофических зон более крупными особями нами была проведена еще одна серия опытов. Водоемы, с интервалом в три дня, зарыблялись рыбой, по размерно-весовым характеристикам соответствующей ранее выделенным группам – мелкой и средней. Плотность посадки по каждой группе составляла 50 кг/га.

В первом варианте в водоем изначально была высажена мелкая рыба, а через три дня средняя. Динамика лова рыбы при этом варианте опыта представлена на рисунке 3.



**Рис. 3. Динамика лова рыб при зарыблении «средних» на «мелких»**

Как и предполагалось, при интродукции рыб средней размерно-весовой группы, произошла резкая стимуляция поисково-трофической активности мелких рыб, изначально находившихся в водоеме. Более сильные и крупные рыбы вытеснили резидентов из зон покоя, стимули-

руа их к активному перемещению и более энергичному поиску пищи. В дальнейшем, при постепенном изъятии мелкой рыбы из водоема, их стаи становились малочисленными, и более крупная рыба захватывала трофические зоны.

Во втором варианте резидентной была рыба, относящаяся к средней размерно-весовой группе, а дозарыбляли водоем мелкой рыбой (рис. 4).



Рис. 4. Динамика лова рыб при зарыблении «мелких» на «средних»

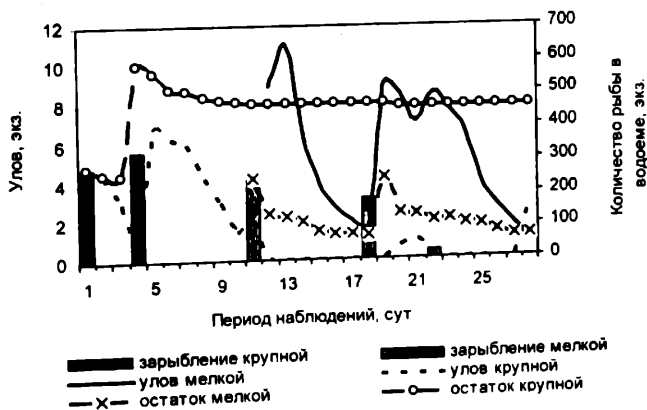


Рис. 5. Динамика лова форели в подледный период

В этом опыте мы наблюдали, что сразу после вселения мелкой рыбы интенсивность вылова средней снизилась более чем в два раза. До и после дозарыбления, интенсивность вылова рыб средней размерно-весовой группы так же ежедневно снижалась в результате их изъятия из водоема, однако эти снижения составляли 1.05–1.3 раза в сутки. Очевидно, это объясняется вытеснением резидентных рыб из трофических зон более активными вновь интродуцированными рыбами.

Помимо описанных экспериментов нами были проведены опыты с использованием форели в подледный период ее лова (рис. 5), которые показали аналогичные результаты.

**Выводы.** 1. Период адаптационной поисково-трофической активности рыб обратно пропорционален их размерно-весовым характеристикам, чем крупней особь, тем скорей она занимает наиболее благоприятную зону покоя и тем меньше принимает участие в поиске пищи.

2. Отмечена обратная зависимость трофической активности более крупных рыб от количества мелких рыб того же вида находящихся в водоеме. в конкурентной борьбе за трофические зоны, при равных суммарных биомассах, доминируют мелкие рыбы, обладающие большей мотивацией к поиску пищи. Образуя большие и плотные стаи, они успешно вытесняют из трофических зон рыб более крупных по размеру, но образовавших небольшие, разреженные стаи и одиночных рыб.

3. В зависимости от способа зарыбления изменяется динамика лова рыбы, при дискретном зарыблении лов более стабилен (эффект адаптационной поисково-трофической реакции), при этом в уловах преобладает рыба, доминирующая в данный период в трофических зонах.

Результаты опытов с форелью практически полностью подтверждают основные выводы. Следовательно, наши заключения верны не только для форели и карпа, но и для других видов рыб со сходным принципом стаяобразования.

УДК 597-116

## ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ У БАТИМАСТЕРА ДЕРЮГИНА *BATHYMASTER DERJUGINI*: ПРИОРИТЕТ РАЗМНОЖЕНИЯ

А.И. Маркевич

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, Россия,  
intmarbio@mail.primorye.ru

Территориальное поведение широко распространено у животных, оно оказывает определяющее влияние на пространственную структуру и численность видов (Шилов, 1977; Одум, 1986). Территориальные отношения отмечены у рыб всех климатических зон (Мочек, 1987), защищаемыми ресурсами являются убежища, корм, половые партнеры. В заливе Петра Великого Японского моря широко распространен батимастер Дерюгина *Bathymaster derjugini* (Bathymasteridae) – мелкая рыбка, биология которой изучена весьма слабо (Новиков и др., 2002). Легко наблюдаемое поведение этих рыб позволило определить: 1) параметры индивидуальных территорий рыб; 2) состав территориальных особей; 3) характер поведения рыб; 4) причины, вызывающие защиту территорий.

Работы проводили с июля по сентябрь 1990–1993 и 1998–2000 гг. в заливе Петра Великого, в прибрежье о. Большой Пелис (акватория Дальневосточного морского биосферного природного заповедника). На валунной гряде на глубине 13.0 м вешками была размечена площадка 12.0 × 2.5 м (25 м<sup>2</sup>) и отмечены убежища рыб. Наблюдения проводили непосредственно под водой, используя водолазное снаряжение. Регистрировали распределение рыб на площадке и демонстрируемое ими поведение, с помощью герметизированных секундомеров вели хронометраж элементов поведения; в 1998–2000 гг. использовали видеозапись. Всего проведено 264 пятиминутных наблюдения. После наблюдений рыб отлавливали для анализа состава пищи и морфометрических измерений, проанализировано 36 особей.

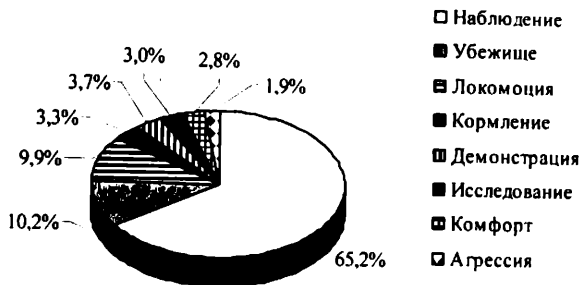
Температура воды на площадке колебалась от 11.0°C в июле до 18.0° в августе–сентябре при прозрачности от 6.0 до 18.0 м по диску Секки. Средняя абсолютная длина наблюдаемых рыб была 115.1 ± 13.9 мм (79.5–138.6 мм), масса – 15.7 ± 6.0 г (5.5–29.2 г). Средняя масса рыб со стадиями зрелости гонад II–III – 13.4 г; IV–V – 20.5 г. Из отловленных особей 52.8% являлись самками, 33.3 – самцами, 13.9% особей были неполовозрелыми.

При одном наблюдении на площадке находилось от 2 до 11 рыб (в среднем – 6.9). Индивидуальные территории рыб были близки по форме к овалу и разделялись на 3 группы: 1) средней площадью  $1.71 \pm 0.55 \text{ м}^2$  ( $n = 17$ ), владельцы их – крупные размножающиеся самки и самцы; 2)  $0.73 \pm 0.15 \text{ м}^2$  ( $n = 3$ ), владельцы – половозрелые, но не размножающиеся рыбы; 3)  $0.15 \pm 0.04 \text{ м}^2$  ( $n = 8$ ), владельцы – мелкие неполовозрелые особи. Границы территорий обычно не перекрывались, но иногда участки неполовозрелых рыб находились внутри рыб 1-й группы.

Рыбы малоподвижны, основное время проводят в сидении на камнях на своей территории, которая включает в себя участок гряды с песчаными промежутками между камнями и несколькими норами-убежищами под ними (зачастую рыбы занимают пустующие норы десятиногих раков аксиопсисов *Axiopsis princeps*, а молодые особи иногда живут вместе с ними). Обычно владельцы территорий контролируют свои границы, сидя на поверхности излюбленных камней – «наблюдательных пунктов» (НП) и быстро переплывая от одного из них к другому. Чаще всего маршрут патрулирования одинаков и проходит вдоль границ территории. Больше всего времени рыбы проводят на главном НП – камне, под которым находится основное убежище. Большую часть времени (80.7%) рыбы тратили на охрану территории: наблюдение, передвижение между НП, агрессивные контакты и демонстрационное поведение (см. рисунок). Агрессия наблюдалась преимущественно от рыб 1-й группы на 2-ю (46.7%), меньше – между рыбами 1-й группы (26.7%) и редко – от рыб 1-й группы на 3-ю и 2-й – на 1-ю (по 13.3%). Чаще всего инициаторами агрессии являлись преднерестовые самки, нападавшие на соседних самок и, значительно реже, на самцов и неполовозрелых особей. Агрессия заключалась в быстрых бросках владельца территории на «вторженца», который обычно избегал атак, уплывая за границы территории, но иногда владелец достигал «вторженца» и ударял в заднюю часть тела. Вблизи границ своих территорий хозяева часто проявляли демонстрационное поведение (фронтальное и латеральное положение тела по отношению к сопернику с эрекцией спинного, анального и хвостового плавников с ундулирующим движением всего тела, раздувание жаберных крышек с демонстрацией больших ярко-синих пятен на них). Изредка агрессия проявлялась как длительная схватка с многочисленными обоюдными ударами и укусами в бока тела, захватом челюстей соперника, это наблюдалось при проникновении в центр территории и равных силах рыб.

Интенсивность агрессивных столкновений была наивысшей непосредственно перед нерестом (в конце июля – начале августа), после откладки икры (со 2-й половины августа) количество стычек резко уменьшалось. В результате драк к концу размножения многие рыбы имели повреждения

тела и плавников. Чаще всего хозяева крупных территорий, как и инициаторы драк, приобретали темно-синюю окраску, тогда как неполовозрелые и не участвующие в размножении рыбы, как и проигравшие в драках, были светло-серого цвета.



Соотношение продолжительности актов поведения  
(за 5 минут наблюдений, %) территориальных особей  
батимастера Дерюгина

Анализ состава пищи показал, что основным объектом питания батимастера (по массе – 51.54%, по частоте встречаемости – 58.65%) были мизиды, численность которых в биотопах подобного типа довольно высока (Скарлато и др., 1967).

Вероятно, территориальность у батимастера Дерюгина возникла как необходимость обеспечения безопасного процесса размножения. На это указывает высокая степень агрессивности у размножающихся рыб и значительное снижение ее у не участвующих в размножении и, тем более, у неполовозрелых рыб, избирательная агрессивность в отношении конспецифичных рыб (см. таблицу), заметное уменьшение агрессивности владельцев территорий вблизи границ своих участков, вследствие чего нередко наблюдаются случаи вторжения соседних рыб. Яркая предупреждающая окраска, агрессивное поведение и мощные зубы служат рыбам инструментами обеспечения охраны территории, в первую очередь норы с малым количеством икры в кладке ( $687.0 \pm 62.2$  шт.). Постоянный же режим охраны территории от любых «вторженцев» дает возможность рыбам иметь надежные убежища и обеспечивать себя постоянным запасом корма. Рыбы постоянно находятся в убежищах только ночью, когда могут стать добычей хищников – керчаков *Myoxocephalus* spp. и морских окуней

*Sebastes* spp. Эффективность такой защиты, тем не менее, невысока – почти половина наблюдаемых рыб сменилась в течение двух последующих лет работ.

Объекты агрессии (% от всех зарегистрированных случаев) батимастера Дерюгина на учетной площадке у о. Большой Пелис

Объект агрессии	Количество нападений, %
Батимастер Дерюгина <i>Bathymaster derjugini</i>	40.38
Бурый терпуг <i>Hexagrammos octogrammus</i>	18.3
Эlegantный керчак <i>Bero elegans</i>	10.7
Малый морской окунь <i>Sebastes minor</i>	6.64
Опистоцентр опоясанный <i>Opisthocentrus zonope</i>	6.64
Средний чилим <i>Pandalus meridionalis</i>	10.7
Мерная линейка наблюдателя	6.64
Общее число наблюдений	62

Таким образом, у батимастера Дерюгина наблюдается временная изменчивость территориального поведения, что было отмечено и у других рыб (Letourneau, 2000), в то же время проявляется особая форма территориальности – жесткая охрана своих участков рыбами обоих полов в репродуктивный период с защитой всех ресурсов и ослабление уровня агрессивности у неполовозрелых и не участвующих в размножении особей в отличие от наблюдавшихся ранее примеров постоянной защиты отдельных ресурсов – убежищ (Fricke, 1975), корма (Barlow, 1975) и самок (Thresher, 1979; Moyer, 1979) – преимущественно самцами.

#### Список литературы

- Мочек А.Д. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука, 1987. 270 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья. Владивосток: Дальрыбвтуз, 2002. 552 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посет (Японское море). Биоценозы залива Посет Японского моря. Исслед. фауны морей. Л.: Наука, 1967. Т. V (XIII). С. 5–61.



- Шилов И.А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
- Barlow G.W.* On the sociobiology of some hermaphroditic serranid fishes, the hamlets, in Puerto Rico // *Mar. Biol.* 1975. V 33. № 4. P. 295–300.
- Fricke H.-W.* Evolution of social systems through site attachment in fish // *Z. Tierpsychol.* 1975. V. 39. P. 206–210.
- Letourneur Y.* Spatial and temporal variability in territoriality of a tropical benthic damselfish on a coral reef (Reunion island) // *Environ. Biol. Fish.* 2000. V. 57. № 4. P. 377–391.
- Moyer J.T.* Mating strategies and reproductive behavior of ostraciid fishes at Miyake-jima, Japan // *Jap. J. Ichthyol.* 1979. V. 26. № 2. P. 148–160.
- Thresher R.E.* Social behavior and ecology of two sympatric wrasses (Labridae: *Halichoeres* spp.) off the coast of Florida // *Mar. Biol.* 1979. V. 53. № 2. P. 161–172.

УДК 597:574.523

**МОДИФИЦИРУЮЩЕЕ ВЛИЯНИЕ  
ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ И ГОЛОДАНИЯ НА  
ИНТЕНСИВНОСТЬ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ РЫБ НА  
ПИЩЕВЫЕ ХИМИЧЕСКИЕ СТИМУЛЫ**

**Е.А. Марусов**

Московский государственный университет, Россия,  
alex\_kasumyan@mail.ru

Влияние физиологического состояния рыб, а также условий внешней среды на поисковую активность и количество потребляемой пищи показано в работах ряда авторов. Пищевые химические стимулы даже при отсутствии сигналов других модальностей способны вызывать у рыб стереотипное пищевое поисковое поведение. Поведенческие ответы рыб разных видов на пищевые химические стимулы состоят из нескольких характерных элементов. Восприятие пищевого запаха, как правило, вызывает у рыб усиление двигательной активности с изменением траекторий перемещения, уход в придонные слои воды, привлечение к источнику химического стимула, проявление поискового плавания галсами или «восьмерками», касание субстрата нижней поверхностью головы, принятие наклонного положения тела, осуществление тестирующих поклевок дна или схватывание мелких частиц в толще воды. Реакция заканчивается точной локализацией источника сигнала и его поклевами. Интенсивность, продолжительность и частота проявлений этих элементов пищевого поискового поведения зависит главным образом от экологических особенностей рыб, способов добывания пищи и сенсорной оснащенности данного вида. Интенсивность проявления пищевого ответа рыб также находится в прямой зависимости от концентрации химических стимулов. В настоящей работе исследовалось влияние температуры воды и голодания на интенсивность пищевого поискового поведения при действии пищевых химических стимулов.

Эксперименты выполнены на данио перии *Brachydanio rerio* (размером 35-45 мм) и усатых гольцах *Barbatula barbatula* (70-85 мм). Рыб ежедневно кормили живым мотылем (личинки Chironomidae) после завершения опытов кроме серии с голодающими особями. Ежедневно часть воды заменяли свежей. Для опытов использовали аквариумы объемом 3,5 л (24 × 14 × 14 см) с локальной (точечной) подачей запахового стимула. Рыб в количестве 12 особей каждого вида рассаживали по аквариумам по одиночке за 2-3 нед до проведения опытов. Грунт в аквариумах отсут-

вовал. Вода из биофильтра поступала (0.06 л/мин) по трубке, закрепленной на высоте 6 см над дном и направленной вниз. Пройдя вдоль длинной оси аквариума, вода вновь направлялась с помощью аэролифта в биофильтр. Стимульные растворы подавали со скоростью 0.01 л/мин в течение 3 мин из резервуара по специальной трубке в зону поступления в аквариум очищенной воды. В качестве пищевых химических стимулов использовали растворы водного экстракта мотыля. Для приготовления растворов использовали воду, прошедшую через биофильтр, которую применяли также и в качестве контрольного стимула. Все стимульные растворы использовали не более чем через 3 ч после приготовления. Интервалы между опытами на одной и той же рыбе составляли не менее 2 ч.

Интенсивность поведенческой реакции оценивали по суммарному времени проявления рыбой вблизи источника химического стимула (1/3 площади дна аквариума) характерных элементов пищевого поискового поведения. Продолжительность реакции регистрировали с помощью суммирующего ручного секундомера. Для статистической обработки данных использовали *t*-критерий Стьюдента. Всего было проведено 950 опытов.

Две серии опытов с температурой 17 и 24°C (после 10 дней акклимации), проведенных на данио рерио, показали, что интенсивность ответов рыб на раствор экстракта мотыля в концентрации  $10^{-4}$  г/л достоверно выше ( $p < 0.001$ ) в более теплой воде, тогда как при концентрации экстракта  $10^{-3}$  г/л сила реакции несколько уменьшалась (рис. 1). После усиленного питания подопытных рыб по два раза в день в течение 5 дней с ними были проведены опыты (здесь и далее температура воды 24°C), когда химический стимул в концентрации  $10^{-3}$  г/л предъявлялся через 1 и 3 ч после кормления. Было обнаружено, что в обоих случаях достоверно ( $p < 0.001$ ) снижается пищевая поисковая активность рыб по сравнению с режимом односуточного голодания, а ответы после одночасового и трехчасового периода после кормления достоверно различаются ( $p < 0.05$ ). Голодание в течение 8 сут снижало эффективность действия пищевого стимула только при низкой концентрации раздражителя ( $p < 0.05$ ) (рис. 1).

Интенсивность поведенческого ответа гольцов (температура воды во всех опытах 21°C) на пищевой экстракт в концентрации  $10^{-3}$  г/л достоверно не отличалась от результатов контрольных опытов в сериях с ежедневным кормлением и после 10 суток голодания. Увеличение концентрации экстракта мотыля на 1 и 2 порядка стимулировало достоверно более высокую интенсивность поисковой реакции, особенно у рыб после пищевой депривации.

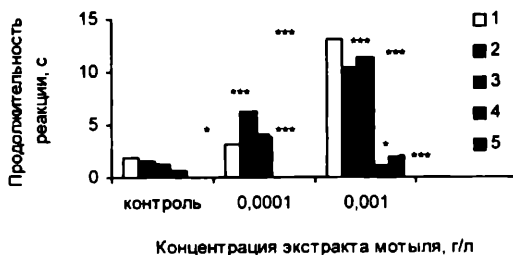


Рис. 1. Продолжительность реакции (в секундах за 3 минуты опыта) дафнии на растворы экстракта мотыля. 1 – температура воды 17°C, 2–5 – температура воды 24°C. Время после последнего кормления: 1–2 – 1 сут, 3 – 8 сут, 4 – 1 ч, 5 – 3 ч; \* и \*\*\* – достоверность различий относительно контроля, соответственно  $p < 0.05$  и  $p < 0.001$ .

После усиленного питания подопытных рыб по два раза в день в течение двух недель с ними были проведены опыты, когда химический стимул предъявлялся через 1 и 3 часа после кормления. Было обнаружено, что одночасовой перерыв после кормления значительно ( $p < 0.01$ ) снижает пищевую поисковую активность гольцов по сравнению с рыбами в режиме односуточного голодания, причем ответы на раздражитель в концентрации  $10^{-4}$  г/л достоверно не превышают контроль. Через 3 ч после кормления реакции рыб на химический стимул в той же концентрации также были значительно ниже, чем после суточного голодания, и лишь более концентрированный раствор экстракта мотыля стимулировал ответ на уровне реакций нормально питавшихся рыб (рис. 2).

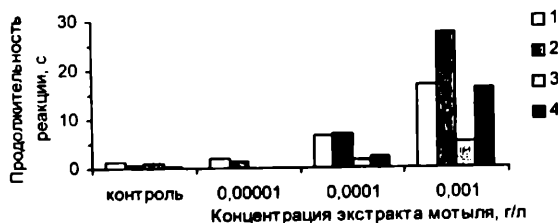


Рис. 2. Продолжительность реакции (в секундах за 3 минуты опыта) усатых гольцов на растворы экстракта мотыля. Время после последнего кормления: 1 – 1 сут, 2 – 10 сут, 3 – 1 ч, 4 – 3 ч.

Таким образом, пищевая депривация продолжительностью 8 сут у данно рерио лишь незначительно снижает интенсивность пищевой поисковой реакции на химический стимул по сравнению с ответами нормально питавшихся рыб, причем эти различия проявляются только при минимальной концентрации раздражителя. После 10 суток голодания у гольцов поведенческие реакции носят иной характер: наблюдается небольшое увеличение времени поискового поведения на пищевой раздражитель при концентрации  $10^{-4}$  г/л и более сильный ответ на концентрацию  $10^{-3}$  г/л. Вероятно, видовые различия связаны с относительно более высоким уровнем энергетических потерь при длительном голодании у менее крупных и достаточно подвижных данно рерио, что приводит к ухудшению их физиологического состояния и подавлению локомоторной активности и реакционной способности рыб, о чем также свидетельствуют более низкие показатели в контрольных опытах. У гольцов голодание стимулирует активный пищевой поиск. Насыщение рыб оказывает заметный ингибирующий эффект на пищевые поисковые реакции у обоих видов. Влияние понижения температуры воды в пределах допустимых жизненных значений у данно рерио четко проявляется при действии низких концентраций стимула и приводит, как и длительное голодание, к снижению реакционной способности рыб.

Непостоянство биотических и абиотических факторов среды, отражающихся на условиях питания рыб, влияют на уровень пищевой мотивации и поисковой активности, что приводит к изменению интенсивности потребления пищи. Хеморецепция как одна из важнейших сенсорных систем в обеспечении трофических связей рыб может играть заметную роль во взаимодействии организма с внешней средой.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 04-04-48157а).

УДК 597.553.2(28)

## **ЯВЛЕНИЕ ХОМИНГА У СИГОВЫХ РЫБ ОБЬ-ИРТЫШСКОГО И ПУР-ТАЗОВСКОГО БАСЕЙНОВ**

**А.К. Матковский**

*ФГУП «Государственный научно-производственный центр рыбного  
хозяйства», Тюмень, Россия, lotsman@sibtel.ru*

В настоящее время нет единого мнения о наличии хоминга у сиговых рыб Обского и Пур-Тазовского бассейнов. Более того, этому явлению, нигде, кроме работы Г.И. Никонова (1963 а), посвященной попытке создания нового центра размножения муксуна, серьезного внимания не уделялось. В основном акцент в исследованиях ставился на изучении популяционных различий, а не на особенностях поведения рыб.

Благодаря работе И.Г. Юданова (1932), точка зрения которого получила подтверждение в работе Б.К. Москаленко (1958) на примере пеляди, явление хоминга у сиговых полностью отрицалось. Путь нерестовых миграций рыб трактовался исключительно в зависимости от расположения мест их нагула, хотя не менее авторитетный ученый Е.В. Бурмакин (1953) имел противоположное мнение, выделяя обособленные стада пеляди. Впоследствии одни исследователи придерживались первой точки зрения (Пирожников, 1967; Крохалевский, 1978), а другие (Матюхин, 1966; Венглинский, 1975; Шишмарев, 1976) – второй.

Между тем, решение вопроса о наличии хоминга у сигов с увеличением антропогенной нагрузки на их популяции приобретает особую актуальность. В частности, его признание требует не только индивидуальной разработки режима эксплуатации отдельных нерестовых стад, но и более направленного их восстановления.

Несмотря на отсутствие у исследователей единого мнения, явление хоминга у всех видов сигов в той или иной степени присутствует.

**Сибирская ряпушка (*Coregonus sardinella Valenciennes*).** Самый многочисленный вид сиговых, у которого явление хоминга наиболее ярко выражено. Достоверно доказано (Андриенко, 1987) существование в Обско-Тазовской устьевой области трех ее популяций: шучьереченской, новопортовской и мессояхинской (Иванчинов, 1935; Юданов, 1935). Все популяции обитают в Обской губе, но у мессояхинской, кроме того, нагул и нерест приурочены к бассейну Тазовской губы. Ряпушка шучьереченской и мессояхинской популяций является полупроходной. На нерест она заходит в реки Шучья и Мессояха. Ряпушка новопортовской популяции нерестится в бухтах и заливах Обской губы, главным образом в бухте Новый Порт, т. е. фактически ведет жилой образ жизни. Различия в условиях

воспроизводства и преимущественного обитания рассмотренных популяций сказываются на темпе роста рыб и особенностях морфометрии (Андренко, 1987). Особи мессояхинской популяции обладают максимальным, а новопортовской – минимальным темпом роста. Отмеченная особенность в первом случае объясняется лучшей обеспеченностью пищей рыб в Тазовской губе, а во втором – худшим по сравнению с речным кислородным режимом в период развития икры на нерестилищах Обской губы. Аналогичное влияние низких концентраций кислорода во время эмбрионального развития на последующий темп роста рыб прослежено и по ряду популяций сигов бассейна р. Пур. Зимние заморные явления, характерные для многих водоемов Тюменской области, в данном случае служат мощным естественным маркером, позволяющим отличать одну популяцию от другой.

Таким образом, имея в значительной степени общий ареал обитания, каждой популяции ряпушки свойственны свои центры воспроизводства.

**Омуль (*Coregonus autumnalis* Pallas).** В северной части Обской губы омуль имеет обширную нагульную акваторию, тем не менее в бассейнах Оби, Пура и Таза не размножается. Отсутствие нерестовой миграции в рассматриваемые реки можно объяснить только с позиции хоминга, возврата в район исторически сложившихся нерестилищ, расположенных в ближайших бассейнах.

**Муксун (*Coregonus muksun* Pallas).** Одной из характерных особенностей муксуна является минимум по сравнению с другими сигами числа нерестовых рек. Поэтому явление хоминга у этого вида проявляется достаточно контрастно. Считается, что в Обско-Тазовской устьевой области обитает единая обская популяция муксуна (Москаленко, 1958). Данная точка зрения не бесспорна, поскольку известны нерестилища в р. Таз (Скалон, 1931; Никонов, 1977). Численность тазовского муксуна сравнительно невысокая, тем не менее он ежегодно поднимается в эту реку на нерест. При этом следует отметить, что степень минерализации воды р. Таз существенно ниже, чем в р. Обь. Несмотря на сходство химического состава вод р. Таз и р. Пур, в последней нерестилища муксуна отсутствуют, и поэтому он встречается здесь лишь в нижнем течении и дельте, где интенсивно нагуливается. Таким образом, по явлению хоминга выделяется самостоятельная нерестовая популяция муксуна р. Таз. Сложность ее установления по другим критериям заключается, прежде всего, в малочисленности и совместном обитании с обской популяцией в период нагула и зимовки.

В бассейне Оби нерестилища муксуна расположены в верхнем течении (Москаленко, 1958) и отсутствуют в уральских притоках и Иртыше (Вотинов, 1963). Представляя существенную уязвимость запасов муксуна из-за ограничения благоприятных мест нереста и рассчитывая на явление

хominga, в 1960 г. была осуществлена попытка создания нового центра его воспроизводства в р. Сев. Сосьва (Никонов, 1963 а). Несмотря на сравнительно малый объем перевезенных в эту реку рыб, по неопубликованным данным Г.И. Никонова, в конце 60-х и начале 70-х годов случаи поимки муксуна в р. Сев. Сосьва заметно участились.

Другим возможным проявлением хоминга у обского муксуна является отмечаемое увеличение числа рыб, заходящих в р. Иртыш. Дело в том, что в последнее десятилетие значительная часть работ по искусственному воспроизводству (инкубация икры, подращивание личинок и молоди) проводится в бассейне этой реки.

**Нельма (*Stenodus leucichthys nelma* Pallas).** В отличие от муксуна, нельма имеет гораздо большее число нерестовых рек, а также наряду с полупроходной образует и жилые формы. Места размножения полупроходной нельмы имеются в Верхней Оби, Иртыше, бассейне Тобола, уральских притоках Оби (Петрова, 1971) и бассейне р. Таз. В отличие от жилой формы полупроходное стадо ежегодно осуществляет миграцию из эстуариев в реки. Полупроходные рыбы характеризуются сравнительно крупными размерами и более высоким темпом роста.

Приуроченность полупроходной нельмы к определенным местам нереста особенно проявляется по обской нерестовой популяции, т.к. это стадо наиболее многочисленное. Кроме того, явление хоминга можно проследить и в хронологическом аспекте по тем нерестовым группировкам, которые ранее были существенны в промысле, но к настоящему времени утратили свое значение. Такой подход уместен, поскольку вылов полупроходной нельмы на протяжении уже достаточно длительного времени сохраняется относительно стабильным (главным образом за счет обской популяции). Ранее сравнительно крупные нерестовые популяции отмечались в бассейнах рек Сев. Сосьва (Никонов, 1963 б) и Тобол (Петрова, 1971). Однако в силу высокой промысловой нагрузки, а в последнем случае и загрязнения они фактически перестали существовать. Аналогичная участь постигла и малочисленную популяцию р. Таз. Восстановление этих группировок за счет обской и иртышской нельмы не происходит, что наряду с другими факторами в определенной степени объясняется и с позиции наличия хоминга.

**Пелядь (*Coregonus peled* Gmelin).** В связи с относительно широким распространением, наличием жилых и полупроходных форм явление хоминга у пеляди прежде всего проявляется на уровне крупных бассейнов, таких как Обь, Пур и Таз. После зимовки половозрелая пелядь из Обской губы мигрирует в Обь, а из Тазовской губы в реки Пур и Таз. О существовании различных популяций обской и тазовской пеляди указывалось давно (Москаленко, 1958), но реальные доказательства этому появились лишь после выполненного мечения рыб (Крохалевский, 1978). Однако при этом



считалось, что в бассейне Тазовской губы обитает единая популяция полупроходной пеляди. Тем не менее результаты изучения размерно-возрастной структуры, темпа роста особей, особенностей миграционного поведения свидетельствуют, что это не так. Пеляди бассейна р. Пур свойственна сравнительно поздняя нерестовая миграция, более продолжительный нагул и в то же время низкий темп роста. Отмеченные особенности обусловлены своеобразием условий обитания рыб в этом бассейне.

Река Пур в отличие от Оби и Таза характеризуется более продолжительными заморными явлениями, которые охватывают большую часть его бассейна. Нерестовые для сига реки здесь малочисленны и в основном расположены в нижнем течении Пура (Табьяха, Хадуттэ). Поэтому рыбе нет необходимости совершать протяженные миграции, т. к. места нереста и нагула сравнительно незначительно удалены. Поскольку нерестовые реки периодически подвергаются зимним заморам, то даже исключительно высокая кормовая база дельты не обеспечивает соответствующего темпа линейного и весового роста всем пуровским сигам. На тугоплодность пеляди р. Пур по сравнению с р. Таз ранее указывалось Н.Л. Ивановой (1969). После нереста пелядь р. Пур скатывается в Тазовскую губу на зимовку. Тазовская популяция пеляди в отличие от пуровской совершает довольно продолжительную миграцию в притоки среднего и верхнего Таза. Вместе с нерестовыми косяками сюда частично поднимаются и рыбы с незрелыми половыми продуктами. Значительная часть популяции после нереста остается зимовать в верховьях реки (Венглинский, 1969).

Таким образом, в бассейне Тазовской губы совместно обитают две популяции пеляди, имеющие различные центры воспроизводства.

Как уже отмечалось, остается спорным вопрос о наличии локальных стад пеляди в уральских притоках Оби. Их установление по данным морфометрии и мечения задача достаточно сложная, т.к. места нагула и зимовки этих группировок совпадают (Крохалевский, 1978; Павлов, 1978). Пелядь, нерестовавшая в Оби, в равной степени, как и с незрелыми гонадами, может подниматься на зимовку в уральские притоки. Поэтому для разделения группировок необходимо учитывать только нерестовую рыбу. Тем не менее, исходя из рассмотренного проявления хоминга у пеляди бассейна Тазовской губы, аналогичное поведение, а следовательно, и существование различных нерестовых популяций свойственно и для обской пеляди.

Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin). В бассейнах Нижней Оби, Пура и Таза сиг-пыжьян имеет общие с пелядью нерестовые реки, что во многом предопределяет схожий характер проявления хоминга. Однако основные центры воспроизводства, а также расположение нерестилищ, не говоря уже о сроках нереста, у этих видов различаются.

ся. Если для пеляди Нижней Оби основной нерестовой рекой является Сев. Сосьва, то для сига-пыжьяна – р. Сыня, в меньшей степени р. Войкар. Учитывая высокую степень полиморфизма сига, в ближайшем будущем возможно, установление в этих реках своих нерестовых популяций. Однако конкретных результатов, подтверждающих эту гипотезу, пока нет. Тем не менее в бассейне Тазовской губы обитает как минимум две его популяции: пуровская и тазовская. Для пыжьяна р. Пур так же, как и для пеляди этой реки, свойственны низкий темп роста и аналогичные особенности миграционного поведения, отличные от сига р. Таз.

**Чир (*Coregonus nasus* Pallas).** Как и для муксуна, явление хоминга проявляется только на уровне двух крупных бассейнов р. Обь и р. Таз. В связи с частыми заморами на р. Пур нерестилища полупроходного чира здесь отсутствуют и он заходит в эту реку исключительно для нагула. Поэтому в период весенней подъемной миграции явление хоминга проявляется очень контрастно, когда основная масса нерестового стада из Тазовской губы заходит в р. Таз. Причем данная миграция отличается от обской как по срокам, так и по последовательности подъема различных видов.

В бассейне Оби чир, как и сиг-пыжьян, не совершает продолжительной миграции и нерестится в уральских притоках. Наибольшее значение в его воспроизводстве имеют реки Сев. Сосьва, Войкар, Сыня и Сось, причем в последней реке среди сиговых чир является доминирующим видом (Богданов, 1997).

**Тугун (*Coregonus tugun* Pallas).** Хотя этот вид представлен исключительно жилой формой, и о явлении хоминга как таковом речи не идет, тем не менее для тугуна свойственны нагульные, нерестовые и зимовальные миграции в пределах бассейна реки, где происходит его воспроизводство. В бассейнах Оби и Таза существует всего две наиболее крупные популяции тугуна рек Сев. Сосьва и Толька.

Таким образом, всем видам сиговых свойственно явление хоминга и его необходимо учитывать при определении промысловой нагрузки и восстановлении численности отдельных нерестовых стад. Все это позволит не только рационально использовать богатейшие рыбные ресурсы, но и сохранить уникальное генетическое разнообразие популяций.

Отдельно следует отметить важность сбора информации о местах нереста рыб для планирования размещения рыбопроизводных предприятий. Не стоит размещать объекты искусственного воспроизводства, создаваемые для поддержания численности популяций, в бассейнах, где отсутствуют необходимые условия для нереста рыб. В частности, по муксуну такие объекты должны быть приурочены к бассейну Оби, а не Иртыша.

УДК 597-154.343

## **МИГРАЦИИ РЫБ В р. ЛЯПИН В ЗИМНИЙ ПЕРИОД**

**И.П. Мельниченко, В.Д. Богданов**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия,  
bogdanov@ipae.uran.ru*

В бассейне Нижней Оби успешная зимовка рыб ввиду обширных заморных явлений может осуществляться только в Обской губе и в уральских притоках. Крупнейший нерестовой приток – река Северная Сосьва. В среднем и нижнем течениях река, также как и Обь, подвергается замору. Наиболее благоприятные условия зимовки формируются в нерестовом притоке – Ляпине.

Река Ляпин – наиболее водоносный приток р. Северной Сосьвы. На ней имеется довольно много ям, пригодных для отстоя рыб как в летний, так и в зимний периоды. Наиболее крупные по площади ямы – Мелкань-Рось, Торась-Рось, Пугорни и Ложки-Межи (в порядке расположения вниз по течению), на которых были проведены исследования с января по март 2004 г. Для сравнения были использованы данные 80-х годов.

Во время зимовки на ямах отмечено 11 видов рыб: пелядь, плотва, язь, ерш, щука, нельма, сиг-пыжьян, тугун, лещ, окунь, налим, из которых первые три вида были доминирующими. Видовой и размерно-возрастной состав, плотность скопления рыб на отдельных участках зимнего отстоя были неодинаковы. В ходе зимовки, в связи с изменениями гидрохимического режима за счет подтока заморных вод, наблюдалась пространственная перегруппировка рыб.

В январе на угодьях Мелкань-Рось и Торась-Рось преобладали пелядь и плотва. Соотношение этих видов на первом участке было 2:1, на втором – 1,2:1. Возрастной и размерно-весовой состав пеляди был сходным за исключением рыб возраста 6+ и 7+ лет, которые на верхнем участке были крупнее.

Плотва на участках имела разную возрастную структуру и биологические показатели. В Мелкань-Росе преобладали особи 3+ и 4+ лет, в Торась-Росе – 7+ и 8+ лет. Средние размеры одновозрастных особей в большинстве возрастных групп были несколько выше на нижнем участке.

Доля язя, практически отсутствующего в Мелкань-Росе, в Торась-Росе составляла более 7%.

В феврале на угодье Мелкань-Рось пеляди и плотвы было приблизительно равное количество. В Торась-Росе доля плотвы составила 52%, в Пугорнях – 86%, в Ложках-Межах – 96%. Сиговые рыбы на ниж-

них участках отмечены единично. Количество язя во всех уловах было небольшим и уменьшалось вниз по течению.

Пелядь с двух верхних участков имела сходную возрастную структуру. Размерные показатели также были близки, за исключением рыб 6+ лет, которые в Мелкань-Росе были крупнее.

Плотва на всех угодьях при сходных размерах тела в пределах возрастных групп, имела разную возрастную структуру. В Мелкань-Росе доминировали рыбы 3+ и 4+ лет, в Торась-Росе – 4+ и 7+ лет, в Пугорнях – 8+ и 9+, в Ложках-Межах – 4+ и 5+ лет.

Язь в Ложках-Межах почти полностью представлен особями 3+ лет. В Торась-Росе и Пугорнях эта возрастная группа также является самой многочисленной, но и доля пятилеток там значительна. По размерно-весовым показателям язь с нижнего участка реки отличается меньшими размерами.

В марте на всех трех исследованных участках преобладала плотва. Однако, если в Торась-Росе ее доля составляла 62%, то на нижележащих угодьях – около 80%. Вторым по численности видом на верхнем участке была пелядь, в Пугорнях – язь, в Ложках-Межах – ерш.

У плотвы из Торась-Роса не было четко выраженных преобладающих смежных возрастных групп: по 20% было и шестилеток, и девятилеток. В Пугорнях преобладали рыбы старших возрастов (от 8+ до 10+ лет), в Ложках-Межах – младших (3+ и 4+ лет). Средние значения биологических показателей одновозрастных рыб уменьшались в пробах, взятых от верхних к нижним ямам.

Язь по относительной численности занимал второе место в улове из Пугорней и третье – в улове с нижнего участка. В возрастном составе в первом случае доминировали рыбы 3+ и 4+ лет, во втором – 3+ лет. При этом масса и размеры одновозрастных особей из Пугорней были выше.

Пелядь на обследованных участках значительную долю в улове составляла только в Торась-Росе.

Таким образом, в январе наибольшая концентрация пеляди наблюдается на верхней яме. На нижележащих ямах ее количество падает и увеличивается доля плотвы. В устьевых ямах в этот период сеговых нет.

В феврале и марте при движении от верхнего участка реки к нижнему относительная численность плотвы постепенно возрастает. В устьевых ямах сеговых нет.

Рассматривая смену видового состава рыб на угодьях во времени, можно отметить, что в верхних ямах по мере зимовки происходит постепенная замена пеляди плотвой. В нижних участках реки при постоянном доминировании плотвы увеличивается доля язя.

Анализируя данные по изменению возрастного и размерного состава пеляди на угодьях Мелкань-Рось и Торась-Рось, можно констатировать, что на протяжении всего периода наблюдений доминирующей группой являлись рыбы 4+ лет, относительное количество которых было почти постоянным. В феврале увеличилась доля рыб 3+ лет и уменьшилась доля старшевозрастных особей. В марте наблюдался обратный процесс и возрастной состав стал аналогичен январскому. Что касается размеров тела, то в основных одновозрастных группах (от 3+ до 5+ лет) разница по этому показателю как между рыбами из разных мест, так и во временном интервале, была незначительной.

Возрастной состав пеляди во время зимовки (обобщенные данные за весь период со всех угодий) близок к возрастному составу нерестовой части стада (осень, 2003 г.). На местах зимовок отмечается несколько больше младшевозрастных рыб, которые доминировали в нерестовом стаде. Это свидетельствует о том, что после нереста большая часть пеляди скатывается на зимовку в р. Ляпин. На верхних нерестовых участках остается небольшое количество производителей старшего возраста. Это подтверждается и нашими ранними исследованиями на притоке Ляпина – Манье и р. Ляпин на угодье Торась-Рось (см. таблицу).

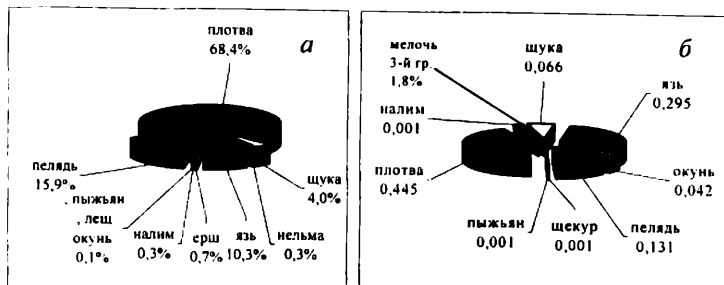
**Возрастной состав пеляди в бассейне р. Ляпин, %**

Место, дата	Возраст, лет						
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
р. Манья, 1987 г., осень	0.5	9	36	46	5	3	0.5
р. Ляпин, 1988 г., зима	2	12	37	46	2	0.6	0.4
р. Манья, 1988 г., весна	–	2	28	57	12	1	–

Сравнение данных по возрастному составу плотвы во временном интервале показало, что на угодьях Мелкань-Рось, Пугорни и Ложки-Межи доминирующие возрастные группы остаются постоянными, но меняется доля остальных групп: на первых двух участках происходит смена младшевозрастных на рыб старших возрастов, а на последнем участке – наоборот. В Торась-Росе возрастной состав постоянно менялся: в январе преобладали рыбы 7+ и 8+ лет, в феврале – 4+ и 7+ лет, в марте – 5+ и 8+ лет. В целом можно сказать, что в Мелкань-Росе и Ложках-Межах концентрируются рыбы младших возрастных групп, а в Торась-Росе и Пугорнях – старших.

Данные по язу свидетельствуют, что на обследуемых участках в основной массе зимуют рыбы младших возрастов. В январе – феврале язь в основном скапливался на угодье Торась-Рось, где его доля в уловах не

превышала 9%. В марте несколько возросла его относительная численность в уловах в Ложках-Межах, а в Пугорнях достигла 20%. В течение всего времени на всех участках доминировали рыбы 3+ и 4+ лет. Проявилась четкая дифференциация рыб по размеру: на нижнем участке реки зимует более мелкий язь.



Доля отдельных видов в общем вылове рыб на песке Алта-Тумп в 2003 г. (а) и на зимовальных ямах р. Ляпин в 2004 г. (б)

Сравнивая сведения, полученные зимой, с данными по видовому составу рыб, поднимающихся по р. Сев. Сосьве (песок Алта-Тумп, август) (рис.), можно сказать, что в приток Ляпин является основным местом зимовки для пеляди, плотвы и язя. Меньшая доля последнего в р. Ляпин по сравнению с данными из уловов анадромных рыб, объясняется тем, что язь разных размеров занимает различные биотопы: мелкий зимует на относительно чистых русловых участках реки и легко облавливается неводами, а крупный – в прибрежных закоряженных ямах и старицах. Меньшая доля окуня в зимнее время связана с его перемещением в поисках пищи к местам зимовки молоди рыб, находящихся не на ямах, а в устьях ручьев и речек, впадающих в Ляпин.

Таким образом, видовая структура населения рыб на р. Ляпин в период зимовки и в период осенней анадромной миграции по р. Северной Сосьве имеет сходство. Сиговые рыбы после нереста в большинстве своем скатываются в р. Ляпин и распределяются по всей реке. В течение зимы они начинают перемещаться от устьевых участков Ляпина к верхним. Карповые рыбы распределяются по местам зимовок дифференцированными по размеру тела косяками.

УДК 639.3.06

## **К МЕТОДИКЕ ВЫБОРА РЫБОЗАЩИТНЫХ МЕРОПРИЯТИЙ**

**Н.Н. Михайлов**

*ООО «ОСАННА», Энгельс, Россия, osannass@mail.ru*

При разработке рыбозащитных мероприятий требуется индивидуальный подход, основанный на анализе взаимно влияющих биологических, гидравлических и технических факторов. Отсутствие единой общепринятой методики выбора и обоснования состава рыбозащитных мероприятий для конкретных условий водозабора часто приводит к ошибкам и, следовательно, к экологическому ущербу и нерациональным капитальным затратам на строительство РЗУ, которые составляют от сотен тысяч до сотен миллионов рублей.

При разработке рыбозащитных мероприятий, как правило, уделяется недостаточное внимание эколого-экономическому обоснованию этих мероприятий. Такое обоснование должно основываться не только на анализе рыбохозяйственной и экологической ситуации водоема, а также учитывать тип, назначение и режим работы водозабора, прогноз последствий безвозвратного изъятия воды и экономические показатели рыбозащитных мероприятий.

По нашему мнению, эти работы необходимо начинать с выбора объекта защиты для каждого конкретного водозабора. Существующая методика подсчета ущерба (Временная методика..., 1989) и инструкция ЦУРЭН о порядке осуществления контроля за эффективностью РЗУ (Инструкция..., 1995) под объектом защиты понимают всю рыбу, попадающую в водозабор. Однако в любом рыбохозяйственном водоеме имеются мертвые и больные (нежизнеспособные) рыбы, потерявшие жизнеспособность по ряду причин, не зависящих от работы водозабора, что учтено во «Временной методике расчета функциональной эффективности РЗУ» (1984) и «Экспресс-методике по определению функциональной эффективности рыбозащитных сооружений на водозаборах» (2002). Отсутствие единого подхода в этом вопросе, затрудняет выбор объекта защиты при обосновании и оценке эффективности рыбозащитных мероприятий.

Анализ данных наших исследований показывает, что в водозаборные сооружения попадает от 10 до 90% нежизнеспособных рыб. Отмечаются резкие колебания этого показателя в течение суток, сезона и по годам, которые специфичны для каждого водозабора и водоема. (рис. 1 и 2.) Количество нежизнеспособных рыб в водозаборном потоке зависят от многих факторов, в том числе и от конструктивных особенностей водозабора,

видового состава рыб и стадии их развития, а также экологической ситуации в акватории водозабора.

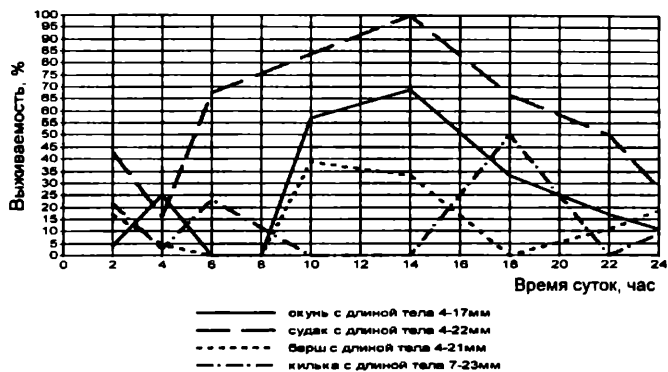


Рис. 1. Суточные колебания выживаемости рыб, попадающих в Энгельскую ОС (май–июнь 1981 г.)

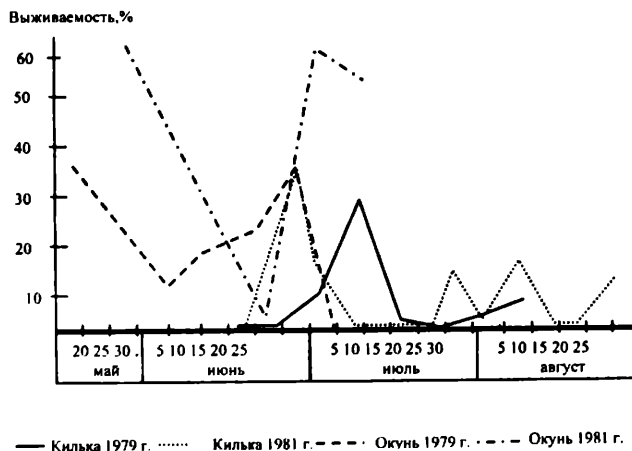


Рис. 2. Выживаемость рыб в водозаборном потоке ГЭС Энгельской ОС



На стационарных НС с подводными каналами нежизнеспособные рыбы в ихтиопробах составляют в среднем за сутки 30–40%, а в дневное время – 70–80%. На плавучих НС, расположенных на проточных и слабопроточных, этот показатель значительно ниже (5–10%). Нежизнеспособные рыбы, в основном, это особи карповых и окуневых видов с длиной тела менее 16 мм и сельдевые с длиной тела до 22–25 мм.

Малый объем опытных данных, затрудняет прогноз количества жизнеспособных рыб в водозаборном потоке. Следовательно, этот показатель, по возможности, должен определяться в каждом конкретном случае или по аналогу.

Основную массу рыб, попадающих в водозабор, как правило, составляют личинки и ранняя молодь, которые имеют низкий коэффициент промозврата. Исходя из этого, при выборе объекта защиты и определении функциональной эффективности рыбозащитных мероприятий необходимо учитывать не только жизнеспособность рыб, но и коэффициент промозврата.

Защита личинок и ранней молоди рыб в основном обеспечивается за счет правильного выбора места размещения водозабора, конструкции оголовка и ограничением потребления воды в период ската молоди рыб. При этом необходимо учитывать ихтиологическую ситуацию в водоемостике и последствия безвозвратного забора воды вместе с планктоном.

По-видимому, в случае недостатка в водоеме кормовых ресурсов, когда безвозвратное изъятие части рыб не окажет отрицательного влияния на ихтиофауну в целом, целесообразно проводить селективные рыбозащитные мероприятия. В этом случае основные усилия следует направить на сохранение наиболее перспективного в рыбохозяйственном отношении размерно-видового состава рыб. При этом можно допустить изъятие малоценных видов, которые подавляют развитие стада ценных промысловых и редких видов рыб. Такой подход к решению вопроса защиты рыб базируется на практике целенаправленного формирования ихтиофауны водоемов путем проведения биологической мелиорации.

Селективные рыбозащитные мероприятия могут разрабатываться и при переброске воды из одного рыбохозяйственного водоема в другой или в крупный канал круглогодичного заполнения, если величина потерь рыб при перекачке сопоставима с величиной не устранимого РЗУ ущерба. Опыт эксплуатации крупных оросительных систем с круглогодичным наполнением каналов показывает, что в процессе работы в канале формируется местная ихтиофауна. Эти системы приобретают рыбохозяйственное значение и могут использоваться для любительского и промышленного рыболовства (Донской оросительно-обводнительный магистральный канал, Северо-Крымский, Каховский и Северо-Рогачинский оросительные каналы).

Следует признать, что не целесообразно применять на таких водозаборах дорогостоящие и сложные в эксплуатации устройства, предназначенные для защиты ранней молоди (конусные и плоские сетки с рыбоотводом, концентраторы и др.), так как это не дает видимого эффекта. Для защиты крупной молоди и взрослых рыб, выживаемость которых после прохождения водозабора составляет менее 70%, требуются более простые и дешевые РЗУ (жалюзи, звукоизлучатели электрорыбозаградители, и др.). Учитывая, что эти рыбы могут самостоятельно преодолевать достаточно высокие подпорные скорости потока, отпадает необходимость использования сложных и дорогих систем принудительного рыбоотведения.

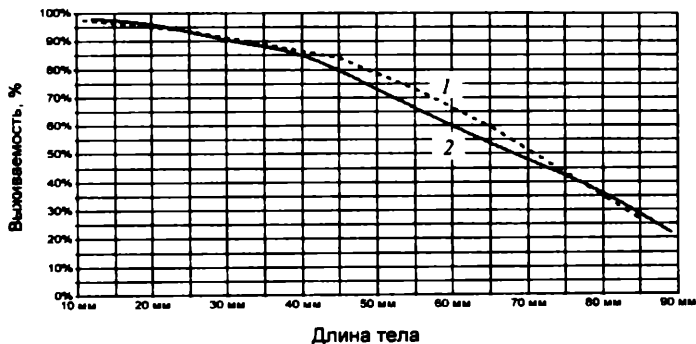


Рис. 3. Выживаемость рыб, прошедших насосные агрегаты.

- 1 – окунь, плотва, уклейка и верховка (насосы ОПВ-110 и ОПВ-145);  
2 – карась, толстолобик, плотва и уклейка (насосы ОПВ-19 000-15).

В качестве примеров реализации такого подхода могут служить, разработанные ВолжНИИГиМ, рыбозащитные мероприятия для НС № 21 и НС № 23 Вазузской гидротехнической системы и системы орошения земель из озера Ялпуг. Водозаборы Вазузской гидротехнической системы оборудованы осевыми насосами ОПВ-10-145Э (расход 10 м<sup>3</sup>/с, напор 14.7 м) и ОПВ-110 (расход 5 м<sup>3</sup>/с; напор 11.8 м), а объекта «Орошение земель из оз. Ялпуг» – ОПВ 19000-15 (расход 5 м<sup>3</sup>/с, напор 13 м). Насосные станции этих объектов перекачивают воду из одного рыбохозяйственного водосема в другой. Исследования, проведенные на этих водозаборах, показали, что фактическая выживаемость рыб после прохождения насосных агрегатов находится на уровне 90–95% для рыб с длиной тела до 15 мм и 80–85% для рыб с длиной тела 16–40 мм (рис. 3). Таким обра-

зом, величина потерь рыб с длиной менее 40 мм на этих водозаборах сопоставима с величиной не устранимого РЗУ ущерба.

На основании проведенных исследований по согласованию с органами рыбоохраны было принято решение применить на этих водозаборах РЗУ рассчитанные на защиту рыб с длиной тела более 40 мм. На объекте «Орошение земель на оз. Ялпуг» на стадии проекта была произведена замена конусных РЗУ на жалюзийные, что позволило снизить капитальные затраты на строительство с 6 млн. руб. до 240 тыс. руб. (в ценах 1984 г.), т.е. в 25 раз. На НС № 21 Вазузской системы был построен униполярные электрорыбозаградитель конструкции ГосНИОРХ. Исследования, проведенные на НС № 21, показали, что эффективность проведенных рыбозащитных мероприятий находится на уровне 80–85% (Определить..., 1996).

Существующие концепции проведения рыбозащитных мероприятий характеризуются крайним разнообразием: от полного отказа от их проведения и направления средств на рыбохозяйственную мелиорацию водоемов и искусственное рыборазведение до тотальной защиты рыб на всех стадиях развития, начиная с икры, от попадания в водозаборные сооружения. Накопленный опыт свидетельствует в пользу принятия комплексной системы защитных мер, сочетающей рыбозащитные мероприятия с рыбохозяйственной мелиорацией водоемов и искусственным рыборазведением.

Разработка единой научно-обоснованной методики выбора рыбозащитных и рыбохозяйственных мероприятий на водозаборах позволит, в конечном итоге, значительно повысить эффективность капитальных вложений в рыбозащитные мероприятия, снизить ущерб, наносимый рыбному хозяйству и получить дополнительную рыбную продукцию.

#### **Список литературы**

- Временная методика оценки ущерба, наносимого рыбным запасам в результате строительства, реконструкции и расширения предприятий, сооружений и других объектов и проведения различных работ на рыбохозяйственных водоемах. М., 1989. 61 с.
- Временная методика расчета функциональной эффективности рыбозащитных устройств. М., 1984. 19 с.
- Инструкция о порядке осуществления контроля за эффективностью рыбозащитных устройств и проведения наблюдений за гибелью рыбы на водозаборных сооружениях. М., 1995. 20 с.
- Определить функциональную эффективность электрического РЗУ на НС-21 Вазузской гидротехнической системы: Заключительный отчет ВолжНИИГ и М; научный руководитель темы к.б.н. А.Е. Ващинников. Ангельс, 1996. 55 с.
- Экспресс-методика по определению функциональной эффективности рыбозащитных сооружений на водозаборах. М., 2002. 43 с.

УДК 597.553.2-15

## СРАВНЕНИЕ ВКУСОВОГО ПОВЕДЕНЧЕСКОГО ОТВЕТА У ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ ИЗ НЕСКОЛЬКИХ ГЕОГРАФИЧЕСКИ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Е.С. Михайлова, А.О. Касумян

Московский государственный университет, Россия,  
alex\_kasumyan@mail.ru

Исследования последних лет показывают, что вкусовые предпочтения рыб характеризуются высокой видовой специфичностью. Заметным образом у рыб разных видов различается и проявление собственно поведенческого вкусового ответа, таких его параметров как частота отверганий и повторных схватываний пищевого объекта и продолжительность удержания объекта рыбами в ротовой полости. При переходе на внутривидовой уровень сравнения выраженная популяционная специфичность в проявлении рыбами вкусовых предпочтений отсутствует. Однако в проявлении поведенческого вкусового ответа особями разных популяций могут наблюдаться как элементы явного сходства, так и различия, отражающие, как полагают, особенности существования в разных водоемах. В задачи настоящей работы входило сравнить поведенческую реакцию трехиглых колюшек *Gasterosteus aculeatus* нескольких географически изолированных популяций и морфо-биологических форм на искусственные гранулы, содержащие модельные вкусовые вещества (свободные аминокислоты).

Исследование выполнено на трехиглых колюшках, принадлежащих к четырем разным популяциям: норвежской – безымянная речка, вытекающая из озера Поллен, 30 км от Осло, 12 рыб, длина 5–5.5 см, морфа *trachurus*; прибалтийской – р. Петерупе, Латвия, 12 рыб, длина 6–6.5 см, морфа *trachurus*; камчатской – р. Большая, Западная Камчатка, 10 рыб, длина 6–6.5 см, морфа *trachurus*; беломорской – район Беломорской биологической станции МГУ, 7 рыб, длина 6.5 см, морфа *trachurus* и 9 рыб, длина 6.0 см, морфа *leiurus*. Половозрелые балтийские и беломорские колюшки были использованы для экспериментов вскоре после отлова в природных водоемах, молодь норвежской и камчатской колюшки после отлова предварительно подрашивались в течение нескольких месяцев в аквариумных условиях на естественном корме (мотыль). Опыты со всеми рыбами были выполнены в пресной воде. Для проведения экспериментов рыб рассаживали поодиночке в небольшие отсадники и приучали схватывать подаваемые агар-агаровые (2%) гранулы, содержащие экстракт мотыля и краситель, окрашивающий гранулы в красный цвет. Во время

опытов использовали гранулы, содержащие одну из свободных аминокислот (21 аминокислота, L-изомеры, 0.1–0.001M). В ходе опыта регистрировали была ли съедена или отвергнута внесенная гранула, сколько повторных схватываний совершала рыба и как долго удерживала гранулу во рту после первого схватывания и суммарно во время всех схватываний.

Выполненные эксперименты показали, что для рыб большинства популяций наиболее привлекательным вкусом обладали цистеин, глютамин, глютаминовая и аспарагиновая кислоты и некоторые другие. Однако абсолютные уровни потребления гранул рыбами разных популяций существенно различались. Так, если беломорские колюшки морфы *trachurus* и морфы *leiurus* полностью отвергали гранулы с большинством аминокислот (0% потребления), то балтийская колюшка реагировала таким образом только на 4 аминокислоты, камчатская – на одну, а у норвежских колюшек таких аминокислот не было. Это отразилось и на средней величине потребления гранул, рассчитанной по средним величинам потребления каждого типа гранул (средняя средних) (табл. 1).

Таблица 1

Средняя средних значений параметров вкусового ответа трехликих колюшек разных популяций на гранулы, содержащие свободные аминокислоты

Популяция, форма	Потребление, %	Число схватываний гранулы	Длительность удержания гранулы	
			при первом схватывании	за время опыта
Камчатская, <i>trachurus</i>	23.3	2.06	2.41	4.48
Норвежская, <i>trachurus</i>	21.0	2.07	2.48	4.30
Беломорская, <i>leiurus</i>	7.16	2.00	2.52	4.59
Беломорская, <i>trachurus</i>	7.93	2.50	2.06	4.45
Прибалтийская, <i>trachurus</i>	22.6	2.46	2.34	4.41

Однако положение большинства аминокислот в ранжированном ряду эффективности было близким или совпадало у колюшек сравниваемых популяций. Сходство вкусовых предпочтений подтверждают результаты корреляционного анализа: при межпопуляционном сравнении потребления гранул с аминокислотами во всех случаях обнаруживается положительная корреляция, которая только в 2 случаях из 10 возможных попарных сравнений не достигает статистически значимого уровня (табл. 2). Достаточно близкими у рыб разных популяций оказались и средние вели-

чины частоты схватывания гранулы в опыте и продолжительности ее удержания рыбами в ротовой полости (табл. 1).

Таблица 2

Значения рангового коэффициента корреляции Спирмена вкусовых предпочтений свободных аминокислот между трехиглыми колюшками различных популяций и форм

Популяция, форма	Популяция, форма			
	Норвежская, <i>trachurus</i>	Беломорская, <i>leiurus</i>	Беломорская, <i>trachurus</i>	Прибалтийская, <i>trachurus</i>
Камчатская, <i>trachurus</i>	0.72***	0.56**	0.37	0.72***
Норвежская, <i>trachurus</i>		0.54**	0.36	0.58**
Беломорская, <i>leiurus</i>			0.60**	0.63**
Беломорская, <i>trachurus</i>				0.45*

Корреляционное сравнение представителей разных популяций было выполнено и по остальным регистрировавшимся параметрам вкусового ответа. В 9 вариантах попарного сравнения по признакам «длительность удержания гранулы при первом схватывании» и «длительность удержания гранулы в течение опыта» была выявлена достоверная положительная корреляция. Исключение составила лишь пара беломорская колюшка, форма *trachurus*/норвежская колюшка, форма *trachurus*, где положительный коэффициент корреляции не достигал достоверного уровня. При сравнении рыб разных популяций по признаку «число актов схватывания гранулы» достоверная связь (положительная) выявлена лишь в 4 вариантах сравнения из 10. При сравнении по этим трем признакам наиболее высокий коэффициент корреляции был получен для пары беломорская колюшка, форма *trachurus*/ беломорская колюшка, форма *leiurus*.

У колюшек разных популяций и форм близкой была взаимосвязь в проявлении разных параметров вкусового ответа. Эта связь была положительной и достоверной между потреблением гранул и длительностью удержания гранулы при первом схватывании рыбой и в течение всего опыта, т.е. до заглатывания или окончательного отказа от гранулы. Высоко достоверная положительная связь проявлялась и между длительностью первого удержания гранулы и удержанием в течение всего опыта. Однако корреляция между числом актов схватывания гранулы и остальными параметрами вкусового ответа имела разный характер и варьировала от высоко достоверной отрицательной до высоко достоверной положительной.

Таким образом, полученные результаты позволяют прийти к заключению, что не только вкусовые предпочтения, но и проявление большинства из регистрировавшихся в опыте элементов собственно поведенческого вкусового ответа в значительной мере совпадает у представителей различных популяций. В наименьшей мере это сходство наблюдается при сравнении рыб по признаку «число схватываний гранулы». Возможно, этот признак в большей степени, чем остальные, испытывает модифицирующее влияние различных внешних факторов, характерных для условий существования конкретных популяций.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 04-04-48157а.

УДК 597:576.89

## **ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕЖДУ РЫБАМИ И ПАРАЗИТАМИ**

**В.Н. Михеев<sup>1</sup>, А.Ф. Пастернак<sup>2</sup>, Т.Е. Валтонен<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> *Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
avatik@online.ru*

<sup>2</sup> *Институт океанологии РАН, Москва, Россия*

<sup>3</sup> *Университет г. Ювяскюля, Финляндия*

Многие паразиты рыб имеют в своем жизненном цикле свободноплавающую стадию, основная функция которой состоит в том, чтобы обнаружить потенциального хозяина, приблизиться к нему, прикрепиться к поверхности или проникнуть внутрь его тела. Поведение для них так же важно, как и морфофизиологические адаптации, поскольку неудача при поиске хозяина ведет к гибели паразита. Поисковому поведению паразитов разных таксономических групп посвящена обширная литература (MacInnis, 1976; Combes, 1991; Naas, 1994). Гораздо меньшее внимание уделялось оборонительному поведению рыб, направленному на снижение риска заражения. Формально эколого-поведенческая задача обороняющегося организма в системе отношений «паразит–хозяин» та же, что и при отношениях «хищник–жертва» – рыбе лучше всего избежать контакта с паразитом или хищником. Сделать это не просто, поскольку как паразиты, так и хищники обычно бывают мало заметны. В случае угрозы заражения цена ошибки гораздо ниже, чем при нападении хищника, так как для борьбы с инфицировавшим рыбу паразитом у нее имеется целый арсенал физиологических и биохимических способов защиты. Однако при высокой вирулентности паразита или интенсивном заражении защитные механизмы могут оказаться недостаточно действенными, и паразитизм может представлять собой опасность не менее серьезную, чем хищничество. Оборонительное поведение рыб, направленное на избегание паразитов – важное, но слабо изученное явление. Какие особенности поведения рыб влияют на их уязвимость для свободноплавающих паразитов? Существует ли специфическое оборонительное поведение, связанное с угрозой заражения? Экспериментального изучения требуют следующие вопросы: 1) избегают ли рыбы биотопы, где они подверглись нападению паразитов? 2) как при этом соотносятся индивидуальные и групповые реакции? 3) какова роль зрительных ориентиров в формировании реакции избегания? 4) как характер двигательных реакций рыб влияет на их уязвимость для паразитов?



Поиск ответов на эти вопросы составлял часть многолетней международной программы экспериментальных исследований, посвященной изучению поведенческих взаимодействий между пресноводными рыбами и их паразитами. Участниками программы были сотрудники университета г. Ювяскюля (Финляндия), института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (Россия). Исследования велись как с животными, полученными с рыбоводных ферм, так и с пойманными в естественных водоемах. Основными объектами были рыбы микижа (*Oncorhynchus mykiss*), ручьевая форель (*Salmo trutta*), речной окунь (*Perca fluviatilis*), плотва (*Rutilus rutilus*) и паразиты *Argulus foliaceus* и *A. coregoni* (Crustacea: Branchiura), а также церкарии трематод (*Diplostomum spathaceum*).

Работы проводились на экспериментальных станциях университета г. Ювяскюля, а также на одной из рыбоводных ферм центральной Финляндии. В экспериментах по оценке уязвимости молоди плотвы и окуня для *A. foliaceus*, проводившихся в 20 л. аквариумах с фильтрованной озерной водой при температуре 18–20°C и освещенности 300 лк и в темноте, измеряли двигательную активность паразитов и рыб, а также интенсивность заражения рыб после 30 мин экспозиции. В специальных опытах было установлено, что нормальное поисковое поведение паразитов реализуется в аквариумах со стенками, слабо отражающими свет (Mikheev et al., 1998), а для перехода с «темновой» на «световую» тактику поиска и обратно паразиту требуется акклимация продолжительностью 15–30 мин (Mikheev et al., 2000). Эксперименты по избеганию молодью микижа участка среды с высокой вероятностью заражения церкариями трематод проводились в аквариуме длиной 220 см, состоящем из 3 секций: в середине – стартовая камера, справа и слева от нее – одинаковые отсеки (биотопы), которые рыбы могли свободно посещать. В альтернативных отсеках создавались условия для выбора – наличие/отсутствие паразитов, наличие/отсутствие зрительных ориентиров. Выбор биотопа оценивался по динамике частоты посещений в течение 3 часов. Опыты проводились с одиночными особями и с группами из 5 особей. Интегральным показателем реакции на неблагоприятные условия в фокальном биотопе служил индекс избегания, который рассчитывался как разность между накопленной частотой посещений при полной идентичности отсеков (контроль) и частотой посещений в ситуации выбора (опыт). Разность относили к контрольной частоте. Индекс изменяется от 0 (нет избегания, т.е. отсек посещается так же часто, как и в контроле) до 1 (полное избегание – рыбы ни разу не зашли в отсек).

Двигательная реакция молоди рыб на прикрепление эктопаразита *Argulus* spp. длится несколько секунд и выражается в повышении уровня

двигательной активности и частоты поворотов. Как правило, такая реакция не приводит к уходу рыбы с участка, где она подверглась заражению. Более того, более интенсивные зрительные и гидродинамические сигналы при кратковременном всплеске активности могут привлекать к зараженной особи других паразитов (Mikheev et al., 2000). Подобное поведение паразитов и хозяев приводит к агрегированному размещению паразитов (Poulin, Fitzgerald, 1989). Избеганию биотопов с высокой концентрацией паразитов мог бы способствовать обмен информацией между зараженными и незараженными рыбами при стайном образе жизни. Строгих экспериментальных оценок подобных эффектов для эктопаразитических ракообразных до сих пор не получено. Мы вернемся к этому вопросу при анализе взаимодействий между молодью микижи и церкариями трематод.

В озерах Финляндии молодь окуня гораздо сильнее заражена *A. foliaceus*, чем молодь плотвы (Valtonen et al., 1997). Какова возможная поведенческая составляющая этих различий? Несмотря на значительную роль зрения в поисковом поведении *A. foliaceus*, в экспериментах было установлено, что наиболее интенсивное заражение происходит в темноте (Mikheev et al., 1998). При этом паразит использует химические и гидродинамические сигналы от рыбы. Сравнительно быстро плавающая в темноте молодь плотвы оказывается более трудным объектом для локализации и преследования, чем молодь окуня, которая не только плавает в среднем медленнее, чем плотва, но и делает периодические остановки (Mikheev et al., 2000). Несколько большая уязвимость плотвы днем, что связано с более высокой отражательной способностью поверхности тела (Mikheev et al., 1998), перекрывается значительно большей уязвимостью окуня ночью. Суммарный результат поведенческих взаимодействий выражается в более высокой зараженности молоди окуня.

Если заражение эктопаразитами *Argulus* spp. приводит к фатальным последствиям только в исключительных случаях, то церкарии трематод *Diplostomum spathaceum* вызывают поражение внутренних органов и, проникая в глаза, могут ухудшать зрение вплоть до слепоты рыбы. При этом тяжесть инфекции пропорциональна количеству церкарий, внедрившихся в тело рыбы (Karvonen et al., 2004). Способны ли рыбы избегать участки среды, где они подверглись нападению паразитов, и таким образом снижать риск суммарного заражения? В экспериментах с бинарным выбором альтернативных участков среды нами было установлено, что даже одиночные особи довольно быстро научаются различать отсеки экспериментального аквариума с разной вероятностью заражения. Индекс избегания (среднее  $\pm$  стандартная ошибка) отсека с церкариями для одиночных рыб ( $0.45 \pm 0.07$ ) был достоверно ниже, чем для группы из 5 особей ( $0.65 \pm 0.04$ ). Обмен информацией на уровне двигательных реакций, а

также возможность использовать «вещество тревоги» (Poulin et al., 1999), по-видимому, повышают эффективность оборонительного поведения в группе рыб не только при взаимодействиях типа «хищник–жертва», но и «паразит–хозяин».

Мы предполагали, что наличие зрительных ориентиров в среде будет способствовать более успешному избеганию биотопов с высокой концентрацией паразитов, подобно тому, как они помогают при поиске корма или выборе индивидуальной территории (Mikheev, 2000). Однако наличие зрительных ориентиров в отсеке с церкариями приводило к значительному снижению индекса избегания как у одиночных рыб ( $0.18 \pm 0.06$ ), так и у рыб в группе ( $0.29 \pm 0.07$ ). По-видимому, для ориентации и выбора безопасного участка среды рыбам достаточно глобальных (в масштабе экспериментальной системы) ориентиров. Локальные зрительные ориентиры стимулируют территориальное поведение и отвлекают рыб от задач, связанных с избеганием паразитов. Налицо конфликт мотиваций, в котором значительную роль играют врожденные реакции на зрительную неоднородность среды, характерные для молоди лососевых рыб (Mikheev, 2000; Mikheev, Pavlov, 2003). Таким образом, задача обследования локальных ориентиров, необходимых для защиты от хищников и поиска скоплений корма, в системе приоритетов не менее важна, чем задача избегания паразитов, даже если вирулентность этих паразитов весьма высока. Этим оборонительное поведение рыб при защите от паразитов существенно отличается от оборонительного поведения при защите от хищников, которое почти всегда оказывается наиболее важным аспектом поведения при конфликте мотиваций (Мантейфель, 1980; Sih, 1992; Milinski, 1993).

Работа выполнена при финансовой поддержке Финской академии наук, а также Российского фонда фундаментальных исследований (В.Н. Михеев – проекты 05-04-48693 и 03-04-20010, А.Ф. Пастернак – 04-04-48128) и гранта поддержки ведущих научных школ НШ-1334.2003.4.

#### Список литературы

- Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М.: Наука, 1980. 220 с.  
Combes C. Ethological aspects of parasite transmission // Amer. Natur. 1991. V. 138. P. 866–880.  
Haas W. Physiological analyses of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success // Parasitology. 1994. V. 109. P. 15–29.

- Karvonen A., Seppala O., Valtonen E.T. Parasite resistance and avoidance behaviour in preventing eye fluke infections in fish // *Parasitology*. 2004. V. 129. P. 159–164.
- MacInnis A.J. How parasites find hosts: some thoughts on the inception of host-parasite integration // *Ethological aspects of parasitology*. Amsterdam: North-Holland Publications, 1976. P. 3–20.
- Mikheev V.N. Foraging behavior of fish and habitat complexity: searching, prey selection and conflict of motivations // *J. Ichthyol.* 2000. V. 40. Suppl. 2. P. 262–270.
- Mikheev V.N., Valtonen E.T., Rintamäki-Kinnunen. 1998. Host searching in *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura): the role of vision and selectivity. *Parasitology*. V. 116. P. 425–430.
- Mikheev V.N., Mikheev A.V., Pasternak A.F., Valtonen E.T. Light-mediated host searching strategies in a fish ectoparasite *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura) // *Parasitology*. 2000. V. 120. P. 409–416.
- Mikheev V.N., Pavlov D.S. Nonlethal interspecific interactions among foraging fish and the concept of «tritroph» // *J. Ichthyol.* 2003. V. 43. Suppl. 2. P. 151–167.
- Milinski M. Predation risk and feeding behaviour // *Behaviour of teleost fishes*. London: Chapman and Hall, 1993. P. 285–305.
- Poulin R., FitzGerald G.J. A possible explanation for the aggregated distribution of *Argulus canadensis* Wilson, 1916 (Crustacea: Branchiura) on juvenile sticklebacks (Gasterosteidae) // *J. Parasitol.* 1989. V. 75. P. 58–60.
- Poulin R., Marcogliese D.J., McLaughlin J.D. Skin-penetrating parasites and the release of alarm substances in juvenile rainbow trout // *J. Fish Biol.* 1999. V. 55. P. 47–53.
- Sih A. Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs // *Amer. Natur.* 1992. V. 139. P. 1052–1069.
- Valtonen E.T., Holmes J.C., Koskivaara M. Eutrophication, pollution, and fragmentation: effects on parasite communities in roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in four lakes in central Finland // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997. V. 54. P. 572–585.

УДК 597.08

## **ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ РЫБ В УЧЕТНОЙ КАМЕРЕ СЧЕТНО-ИЗМЕРИТЕЛЬНОГО УСТРОЙСТВА**

**Г.М. Мишелович**

*ФГНУ «ГосНИОРХ», Санкт-Петербург, Россия, niorkh@mail.lanck.net*

Современные интенсивные методы рыбоводства базируются на промышленном выращивании рыбопосадочного материала. Биотехника производства молоди рыб на рыбоводных предприятиях предусматривает многократный счет и сортировку ее за период выращивания. Учитывая, что объемы выпуска молоди на рыбоводных заводах достигают сотен тысяч и даже миллионов штук, общее количество пропускаемой через руки рабочих или учетные устройства молоди составляет десятки миллионов. В настоящее время учет молоди на рыбозаводах проводится вручную объемным методом или поштучно, причем в обоих случаях этот процесс характеризуется низкой точностью и возможностью травмирования рыб.

Запатентовано большое количество конструкций для механизированного или автоматизированного счета рыб, в которых используются прямые или косвенные методы счета. В этих устройствах применяются различные датчики обнаружения рыб – акустические, механические, электрические, оптические и другие. Наиболее известным устройством с электрическим датчиком является счетчик Летлина (Lethlean, 1954), который успешно используется в Англии для контроля прохода анадромных лососей через рыбоходы. Много патентов счетчиков с акустическими ультразвуковыми датчиками, предназначенных для счета рыб в реках, не получили применения вследствие сложности идентификации отраженного сигнала с параметрами объекта счета и малой помехозащищенности. Для счета молоди в заводских условиях были разработаны счетные устройства с телевизионными датчиками, которые оказались слишком сложными, дорогими и неудобными в эксплуатации.

Наибольшее практическое применение получили счетчики с оптическими датчиками. В частности, немецкая фирма «Fishtechnik» выпускает счетчики «Bioscanner» для штучного счета рыб после сортировальной машины. Недостатком биосканера является необходимость извлечения рыб из воды для пропуска их через учетные лотки, в которых рыбы скользят по узким наклонным желобам практически без воды.

В разработанном в ГосНИОРХе счетном устройстве также используются оптические датчики – оптопары инфракрасного диапазона. Для по-

штучного счета больших количества молоди счетное устройство оснащено учетной камерой, через которую пропускается поток воды с рыбой. Учитывая реофильные свойства молоди основным условием работы счетчика является создание в учетной камере скоростей течения, превышающих крейсерские скорости учитываемых рыб. Для этой цели установка имеет учетный бассейн, в котором поддерживается уровень воды, обеспечивающий требуемые скорости потока в камере. При напоре в бассейне 11 – 17,5 см скорость течения в учетной камере составляла 0,57–0,92 м/с.

Учетный бассейн служит также для загрузки в него учитываемой молоди, которая может производиться вручную или с помощью рыбонасоса. Проход рыб из бассейна в учетную камеру происходит самопроизвольно по мере роста концентрации молоди в бассейне. Вследствие реофильных свойств рыбы ориентируются головой на течение и проходят учетный канал хвостом вперед со скоростью  $v_f$ , меньшей скорости потока воды  $v_w$ ,  
 $v_f \leq v_w$ .

С целью увеличения пропускной способности установки в учетной камере имеется восемь счетных каналов, в конце которых расположены оптические датчики. Для распределения рыб по каналам учетная камера снабжена сепаратором, обеспечивающим пространственно-временное разделение массы рыб (рис. 1).

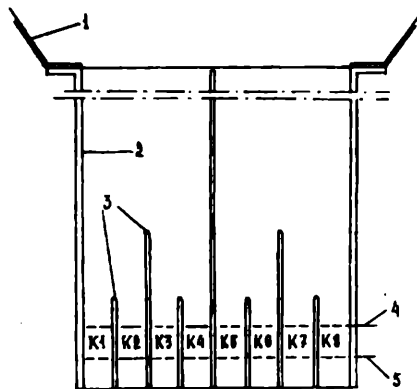


Рис. 1. Учетная камера (вид сверху). 1 – учетный бассейн; 2 – учетная камера;  
3 – перегородки сепаратора; 4 – створ датчиков 1; 5 – створ датчиков 2;  
К1–К8 – счетные каналы.

Работа сепаратора основана на индивидуальных различиях в скоростях плавания и выносливости рыб. В зависимости от скорости потока рыбы могут большее или меньшее время сопротивляться потоку, поэтому сначала в счетном канале оказываются рыбки с худшими скоростными характеристиками, а затем по мере устания в канал попадают и лучшие пловцы. Попадая в счетный канал, скорость течения в котором несколько выше, чем в учетной камере, рыбки практически не задерживаясь проходят через датчик в приемную емкость. Особенность поведения рыб в сепараторе заключается в том, что молодь как бы выстраиваются «в очередь» на входе в сепаратор и проходит в счетные каналы по одной особи.

Изучение условий прохода рыб через учетную камеру в зависимости от скорости течения воды в ней выявило следующие различия в характере поведения рыб при скоростях ниже и выше сносимых для данного размера рыб. При малых скоростях течения большинство рыбок проходило сепаратор головой вперед, иногда задерживаясь в самой камере или счетных каналах. При скоростях несколько выше сносимой рыбки проходили сепаратор хвостом вперед. Наиболее сильные особи иногда останавливались перед сепаратором или между его перегородками, делая несколько попыток уйти вверх против течения, что приводило к ошибке в работе счетного устройства. При этом некоторые рыбки могли проходить через счетный канал и в обратном направлении.

Следует отметить, что рыбки в учетной камере предпочитают двигаться в придонном слое воды. Попытка увеличить пропускную способность учетной камеры за счет расположения счетных каналов в два яруса оказалась неудачной, поскольку основная масса молоди проходила по каналам нижнего яруса.

Интересны данные о распределении рыб по счетным каналам камеры. Средние значения (%) количества рыб, прошедших через различные каналы учетной камеры, рассчитанные по результатам 10 опытов с сеголетками карпа и форели, приведены в таблице 1.

Таблица 1

Распределение рыб по счетным каналам, %

Вид рыбы	Счетные каналы							
	K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7	K8
Карп	12	9	10	23	27	7	8	4
Форель	13	11	7	19	22	4	7	17

*Примечания.* Средняя длина учитываемых рыб, мм: карп – 40 (35–50); форель – 45 (40–55).

Из представленных данных видно, что 50% карпа и 41% форели прошли через центральные 4 и 5 каналы. Соответственно через 1 и 8 каналы прошло 17% карпа и 30% форели. Наблюдаемая закономерность в распределении рыб по каналам связана с эпюрами скоростей в камере и особенностями поведения рыб. Вблизи длинных направляющих стенок и перегородок сепаратора скорости течения несколько ниже, вследствие чего рыбки и выбирают для движения эти участки камеры.

Датчик представляет собой два ряда оптопар (свето и фото диоды), расположенных на базовом расстоянии  $d$  друг от друга по течению воды. Величина базы выбирается меньше, чем минимальная длина учитываемой молоди,  $d < l_{\min}$ , но больше диаметра пузырьков воздуха, сопровождающих иногда поток воды в камере. Используется теневой метод организации сигнала, т.е. сигнал датчика формируется при затенении рыбой фотоприемника (рис. 2).

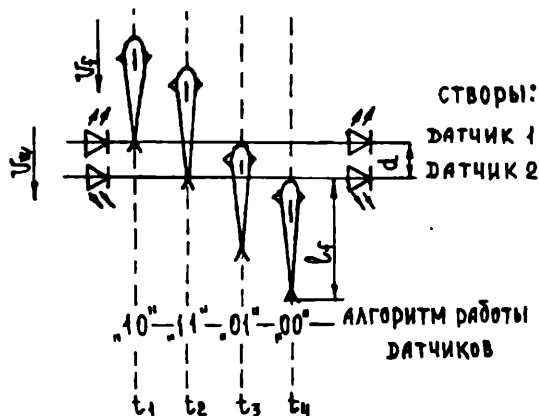


Рис. 2. Фазы движения рыбы через счетный канал и алгоритм работы датчиков

Электронная счетно-логическая схема анализирует состояние датчиков и передает сигналы на счет в зависимости от алгоритма их работы.

Наличие рыбы в створе датчика соответствует логической 1, отсутствие – логическому 0. Тогда алгоритм работы датчиков 10 11 01 00 позволяет идентифицировать рыбу и мусор (мусор обычно не дает сигнал 11) и устранять погрешности, связанные с особенностями движения рыб в



счетном канале. Сигнал на счет подается только в том случае, если осуществлялась последовательность 10 11 01 00. Устройство учитывает реальное поведение рыб, когда отдельные особи могут сначала зайти, а затем выйти из зоны датчиков: в этом случае вышеуказанный алгоритм не выполняется и счетчик не срабатывает. Если рыбка пройдет оба створа датчика (в счетчике +1), а затем пройдет их в обратном направлении, то образуется алгоритм 01 11 10 00 и в счетно-решающее устройство поступит сигнал -1, уменьшающий результирующий счетчик на 1. Следовательно, устройство реагирует как на характер движения рыб, так и на его направление. Кроме того, практически отсутствуют ошибки, связанные с наличием в воде мусора и воздушных пузырьков.

Разработанный на основе рассмотренных принципов счетчик молоди лососевых и сиговых рыб УСМР-2 успешно применялся на ряде рыбо-водных заводов (Мишелович, Чусов, 1988).

Используемые в счетчике технические решения позволили создать установку, которая кроме счета определяет длину тела и массу рыб (Устройство..., 1988). Эти параметры обычно контролируются в процессе взвешивания молоди путем измерения длины и взвешивания пробы вручную. В известных устройствах для определения длины тела рыб используется датчик скорости течения воды в измерительной камере, поскольку считается, что рыба движется со скоростью потока. В действительности же скорость плавания рыб, как правило, ниже скорости течения, поэтому в нашей установке измеряется реальная скорость прохождения рыбы через створы датчика.

Наличие двух линеек датчиков дает возможность рассчитывать эту скорость по формуле:

$$v_f = \frac{d}{t_2 - t_1} = \frac{d}{t_4 - t_3}. \quad (1)$$

Для повышения точности расчета скорости по (1) используются моменты времени  $t_3$  и  $t_4$ .

Зная скорость движения рыбы и время ее прохода через датчик можно вычислить длину ее тела  $l_f$

$$l_f = v_f \cdot (t_4 - t_2) = d \frac{t_4 - t_2}{t_4 - t_3}. \quad (2)$$

При проверке точности измерений длина тела контрольных рыб бралась по Смитту.

Масса тела рыбы определяется расчетным путем по эмпирической формуле зависимости массы  $m_f$  рыбы от ее длины  $l_f$

$$m_f = A l_f^B. \quad (3)$$

Значения коэффициентов  $A$  и  $B$  для различного вида молоди получены путем статистической обработки большого числа данных морфометрии молоди ропшинской и ладожской форели, невского и нарвского лосося и пеляди из различных озер-питомников Северо-Запада РФ (табл. 2).

Таблица 2

Коэффициенты эмпирической зависимости «масса – длина» для молоди некоторых рыб

Виды рыб	Длина тела, см		$A$	$B$
	min	max		
Форель (Приладага)	2.2	5.5	0.0099	3.207
Форель (Ропша)	4.0	7.0	0.0050	3.510
	6.0	11.0	0.0140	2.930
Форель (Приладага, Ропша)	2.4	7.0	0.0108	3.120
Пелядь (оз. Мужа)	5.5	15.6	0.1300	2.140
	1.3	17.1	0.0093	3.111
	0.4	15.0	0.0094	3.102
Пелядь (оз. Мостище)	2.2	14.6	0.0076	3.150
Пелядь (оз. Красненькое)	2.2	10.3	0.0077	3.150
Лосось невский	4.4	7.8	0.0099	3.090
Лосось нарвский	3.7	8.2	0.0128	2.930
	5.6	12.9	0.0098	3.090

Наименьшее значение ошибки формула (3) дает при кусочной аппроксимации. Так, для молоди форели длиной 2.2–5.5 см зависимость массы от длины имеет вид

$$m_f = 0.00994 l_f^{3.207}, \quad (4)$$

где  $m_f$  – в граммах,  $l_f$  – в см.

Анализ относительной погрешности расчета массы  $\delta_m$  показал, что она определяется погрешностью аппроксимации  $\delta_{анпр}$  зависимости (3) и ошибкой измерения длины рыбы  $\delta_l$  (Зайдель, 1974)

$$\delta_m = \delta_{анпр} + B\delta_l \quad (5)$$

Поскольку для большинства рыб коэффициент  $B$  в формуле (3) близок к 3, то при  $\delta_l = 5\%$  погрешность расчета массы не может быть меньше

15%. Следовательно, для того, чтобы измерить массу рыбы, например, с ошибкой 10% необходимо, чтобы обе погрешности  $\delta_{\text{длин}}$  и  $\delta_f$  не превышали 2.5%. Снижение  $\delta_m$  возможно путем замены степенной функции (3) на кусочно-линейную.

Разработанное в ГосНИОРХе счетно-измерительное устройство (СИУ) позволяет выполнять следующие операции: автоматический счет молоди в потоке воды,  $n$ ; определение длины тела рыбы,  $l_f$ ; расчет массы тела рыбы,  $m_f$ ; расчет средних значений  $l_f$  и  $m_f$ ; распределение данных измерений на 3 размерные группы, в каждой из которых рассчитываются значения  $n$ ,  $l_{f, \text{ср}}$ ,  $m_{f, \text{ср}}$  (Мишелович, 1999).

Для счета и измерения разноразмерной молоди СИУ снабжено тремя съемными учетными камерами, что позволяет учитывать молодь длиной от 2 до 20 см и массой от 0.1 до 150 г. В связи с тем, что при расчете массы тела по формуле (3) значения коэффициентов зависят от вида рыб, в СИУ посредством переключателя задается вид учитываемой молоди: лосось, форель, сиг.

Устройство обладает следующими метрологическими характеристиками:

Погрешность счета, менее	5%
Точность измерения длины, не менее	90%
Ошибка расчета массы, не более	20%
Максимальное быстродействие	200000 экз./ч

Принцип непрерывного измерения длины тела рыб, движущихся в потоке воды, дал возможность решить еще одну важную для промышленного рыбоводства задачу – сортировку молоди по ее размеру. В основу используемых в настоящее время сортировальных устройств положена механическая сортировка по толщине тела рыб. Для этих устройств характерны малая точность, низкая производительность, высокая стрессовая нагрузка и опасность травмирования рыб.

В разработанной в ГосНИОРХе установке для сортировки и учета рыба в потоке воды разделение рыб на размерные группы производится по длине тела (Устройство..., 1999). Установка представляет собой описанное выше счетно-измерительное устройство, снабженное дополнительно гидравлическим лотком с сортировальными каналами, на входе которых имеются управляемые пневматические затворы. Каждый счетный канал соединен с несколькими сортировальными каналами по числу размерных градаций. После определения  $l_f$  формируется сигнал управления затвором соответствующего канала для пропуска рыб в рыбосборник данной размерной группы. Срабатывание затвора группового канала происходит с

задержкой по времени, исходя из скорости прохода рыбки  $v$  через счетный канал, определяемой по формуле (1).

Таким образом, на основе использования микропроцессорной техники и учета особенностей движения рыб в заданных условиях гидравлического потока создана установка для высокопроизводительной, не травмирующей, более точной сортировки и учета молоди рыб при их минимальной стрессовой нагрузке.

### **Список литературы**

- Зайдель А.П.* Ошибки измерений физических величин. М.: Наука, 1974. 108 с.
- Мишелович Г.М., Чусов В.А.* Установка для счета молоди рыб // Рыб. хозяйство. 1988. № 7 С. 61–63.
- Мишелович Г.М.* Приборы и устройства для для рыбоводства, разработанные в ГосНИОРХе // Современные достижения в области рыбоводства и воспроизводства рыбных запасов. СПб: ГосНИОРХ, 1999. С. 14–16.
- Устройство для учета рыбы в потоке воды. Патент SU № 1814412 А1. Приор. 26.12.1988.
- Устройство для сортировки живой рыбы в потоке воды. Патент РФ № 2137360. Бюл. № 26. 20.09.1999.
- Lethlean N.G.* An investigation into design and performance of electric fish screen and an electric fish counter // Trans. Royal Soc. (Edinburgh). 1954. V. 62. P. 479–526.

УДК 597-115

**ПОВЕДЕНИЕ ПОКАТНОЙ МОЛОДИ РЫБ В СИСТЕМЕ  
«РЕКА–ЭСТУАРИЙ–МОРЕ» (ВЬЕТНАМ,  
ПРОВИНЦИЯ КХАНЬ-ХОА)**

**В.К. Нездолий<sup>1</sup>, Нго Чи Тхьен<sup>2</sup>, Нгуен Зуй Тоан<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
nezvic@dng.vnn.vn*

<sup>2</sup> *Приморское отделение Российско-Вьетнамского Тропического Центра,  
Вьетнам, Нячанг, tamsau@dng.vnn.vn*

Покатная миграция (дрейф, снос, скат) ранней молоди и икры рыб (ихтиопланктон) известна для проходных, полупроходных, туводных рыб и отмечается на водоемах разного типа. Как показывает анализ литературы, это экологическое явление остается практически не изученным в водоемах Индокитая и особенно в реках на эстуарных участках. В настоящей работе на примере рыб реки Кай сделана попытка оценки масштаба покатной миграции для данного региона и особенно на эстуарном участке, где речная вода смешивается с морской. Река Кай – типичная и небольшая (около 70 км длиной) река Центрального Вьетнама, берет начало в горах и впадает в Южно-Китайское море. Методика исследований основана на разработанных ранее подходах по изучению покатной миграции ранней молоди рыб в континентальных водоемах разного типа (Павлов и др., 1977; Павлов, Нездолий и др., 1981). Сбор материала проводился на 4 станциях: в верховье реки ~ 50 км от моря, в среднем течении – 25 км, в эстуарной зоне и в прибрежье залива Нячанг – в 0.3 км от береговой линии. В результате годового цикла исследований был выявлен таксономический состав мигрантов, их сезонная и суточная динамика миграции на разных участках водоема, численность мигрантов и особенности их поведения в эстуарной зоне и у водозаборных сооружений.

**Состав мигрантов.** Среди покатников отмечались представители 11 отрядов рыб из 12, зарегистрированных для этой реки. Преимущественно была молодь Perciformes и Cypriniformes с длиной тела 3–20 мм и икра диаметром от 0.6 до 4.2 мм. Подтверждается ранее установленный факт (Павлов, Нездолий и др., 1981), что таксономический состав ихтиопланктона практически полностью отражает список взрослых рыб.

**Сезонная динамика миграции.** Дрейф икры и молоди рыб в реке Кай наблюдался круглый год и повсеместно от верховий до эстуария. Данные по продольной динамике численности ихтиопланктона показывают, что концентрация рыб растет от верхних участков реки к нижним. Так, в вер-

ховые р. Кай среднегодовая концентрация составляла 0.49; в среднем течении – 0.85; в эстуарии – 5.38 и в прибрежье залива Нячанг – 61.32 экз./100 м<sup>3</sup>. Обычно основными условиями, определяющими продольное распределение покатной молоди являются расположение нерестилищ по длине реки и продолжительность миграции отдельных видов. Ориентировочный расчет численности дрейфующего ихтиопланктона, сделанный на примере среднего течения р. Кай показал, что за год через створ на этом участке скатилось около 4.0 млн. экз. рыб.

По масштабу миграции ихтиопланктона, р. Кай похожа, например, на такую же по размерам реку Африки (бассейн Нила) как р. Альверо (Павлов, Нездолий, 1989). Наибольшая среднесуточная концентрация покатинок в них составляла соответственно 9 и 8 экз./100 м<sup>3</sup>, что на порядок ниже чем в таких же по размеру реках умеренного пояса как Коша, Тьма (бассейн Волги), а также в крупных реках как Амазонка, Нанай, Волга (Павлов, Нездолий и др., 1981, 1995). В реке Кай не обнаруживается прямой сезонной связи интенсивности дрейфа с паводковым режимом, как это отмечается для больших и малых рек высоких широт. Можно предположить, что в малых реках типа Кай, имеющих выход в море и в дельтах (эстуариях) больших рек ихтиопланктон и не должен иметь массовую миграцию – иначе он с речной водой может быстро оказаться в море и погибнет. Возможно, исторически в таких реках сложилась специфическая ихтиофауна, со своими особенностями размножения и расселения ранней молоди, чем в реках высоких широт. Низкая численность ихтиопланктона р. Кай, также может быть связана с круглогодичным характером нереста малыми порциями. Это могло быть вызвано и снижением репродуктивного потенциала, нагульных возможностей у рыб этой реки, вследствие высокой ее эвтрофикации, нарушений водного режима и мощного промыслового пресса.

**Суточная динамика дрейфа.** Суточная динамика дрейфа ихтиопланктона в р. Кай в целом была типичной для рек с прозрачностью воды от 30 см по диску Секки, в которых миграция у рыб проходит преимущественно в темный период суток. Общая суточная картина распределения ранней молоди рыб в р. Кай совершенно не похожа на то, что наблюдается в реках с умеренным климатом. Здесь никогда не отмечались большие скопления (стаи) личинок в прибрежных заливах или у уреза воды на границе с макрофитами. Обычно днем личинки встречаются поодиночке (Hemiramphidae, *Ompok*, *Rhinogobius*) или в небольших, по 3–10 особей, группах (*Rasbora*, *Puntius*, *Parambassis*) на участках со слабым течением и обилием коряг, камней, а также зарослей водной и прибрежной растительности. Ночью эти личинки стремятся сохранить свои дневные станции распределения, при этом малочисленные группировки, как правило, раз-

рушаются, особи оседают на дно, прячутся в гидродинамической тени за камнями, кустами и т.д.

**Влияние солености на мигрантов.** При входе в эстуарий, речной поток смешивается с морской водой в двух режимах – во время прилива и при отливе. В обоих случаях из-за разного удельного веса, пресная вода, как более легкая, идет по поверхности более тяжелой, морской воды. Благодаря турбулентности потоков происходит их частичное перемешивание, сохраняя при этом плотностной градиент по длине и глубине эстуария. На приливе морской поток поднимается по дну русла на встречу речному, вытесняя пресную воду к поверхности, а при отливе эти два течения складываются по мощности и направлению и устремляются в море. Продольные гидрологические съемки в эстуарии р. Кай показали, что приливно-отливная волна по руслу поднимается на 2–3 км во влажный сезон и на 5–6 км – в сухой. Эта упрощенная схема той сложной гидрологической обстановки, которая возникает в эстуарной зоне при встрече речного и приливно-отливного течений позволяет нагляднее представить ситуацию, когда в эту «схему» попадают речные и морские представители ихтиопланктона.

Экспериментальные исследования по моделированию перехода рыб (*Rasbora* sp., *Channa* sp., *Trichopsis* sp., длиной 9–20 мм) из пресной воды в морскую, показали при этом глубокие нарушения в их поведении и гибель. В первые секунды после попадания в соленую воду у рыб появляется положительная плавучесть. Рыбы стремятся ее компенсировать за счет повышения частоты биения плавников, срабатывания газа и стремления уйти на глубину – условно эту фазу развития событий мы называем фазой «компенсаторного поведения». Характерно, что наблюдаемое поведение по своей форме мало чем отличается от поведения у рыб при декомпрессии после перепада гидростатического давления (Павлов, Нездоль и др., 1981). В последующем у рыб, в зависимости от видовой принадлежности, солености воды и времени экспозиции, наступает фаза «шокового поведения» – сочетание депрессивного покоя (зависание у поверхности без движений и реакций на внешние раздражители, с сохранением дорзo-вентрального положения корпуса) и конвульсий (резкие изгибания тела, хаотичные броски, с появлением глубокой аритмии дыхания, нарушение положения тела). Заканчивается эта фаза обычно гибелью рыб. Продолжительность этих фаз схематично показана на рисунке. Так, например, при солености 16‰ у *Rasbora* sp. компенсаторное поведение продолжается 36 мин, шоковое – 48 мин. Летальность у рыб появляется с 51-й минуты от начала эксперимента. У двух других представителей продолжительность и характер этих процессов несколько иные и определяются, очевидно, видовыми различиями. Таким образом, выживаемость рыб, по-

падающих в соленую воду, зависит преимущественно от двух факторов: от величины солёности и времени экспозиции рыб в опыте. Так, например, при солёности до 10‰ молодь *Rasbora* sp. (10–15 мм) выдерживает без летальных последствий экспозицию в 1–8 нед. При солёности 11‰ – у молоди гибель стала отмечаться в конце первых суток, при 13‰ – в конце первого часа эксперимента и при 15‰ – на 21-й минуте.

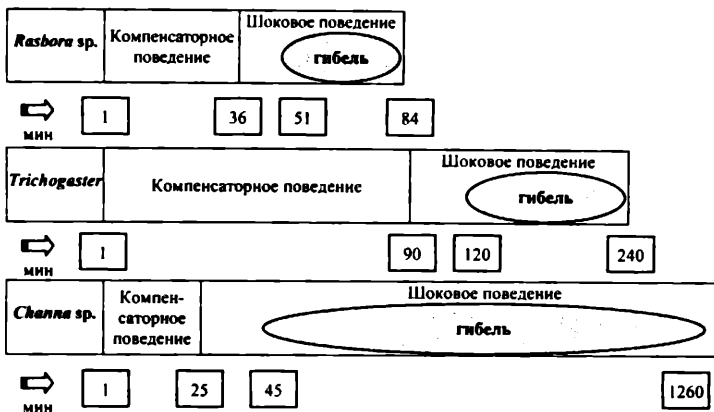


Схема продолжительности разных форм поведения и время наступления летального исхода у рыб перешедших из речной в морскую воду (16‰)

Проведение экспериментов с воздействием на рыб двойного перепада солёности (т.е. переход сначала из пресной воды в солёную), а через некоторое время обратный переход из солёной в пресную воду, показало, что при одних условиях рыбы восстанавливают норму поведения, а при других – нет. Например, молодь *Rasbora* sp. после 15 мин нахождения в солёной воде (25‰) при возвращении в пресную погибала в 100% случаях, а после пяти минут – погибало лишь 20% рыб. Спустя 3 сут у оставшихся рыб полностью восстанавливалось поведение до уровня поведения контрольных рыб. Следовательно, у рыб-мигрантов, попавших в солёную воду, к определённому моменту происходят такие физиологические изменения, при которых не возможна их реабилитация в случае возвращения в пресную воду. Эта реакция общая для всех исследованных рыб и характеризуется снижением сенсорной чувствительности (снижается зри-



тельное и слуховое восприятие) и появлением конвульсий. Условно эти поведенческие признаки можно назвать пороговыми между «жизнью и смертью». Отсюда допускаем, что если дрейфующая молодь, попадая в воду эстуария с критической для себя соленостью, сможет ее покинуть до наступления этого порога, то у нее есть большой шанс выжить.

На основании экспериментальных материалов по выживаемости, а также данных гидрологического обследования эстуария р. Кай, можно представить развитие миграционно-поведенческих событий на этом участке реки следующим образом. Дрейфующая молодь, попадая из реки в эстуарий с соленостью воды, например, 15‰, через 17–20 мин дрейфа существенно снизит свою сенсорную чувствительность. У рыб появятся легкие конвульсии и наступит полная дезориентация (признаки осмотического шока). В результате они, будучи еще живыми, станут либо легкой добычей хищников, либо, спустя порядка 70 мин, погибнут из-за нарушения водно-солевого обмена. Однако, предполагая развитие такого сценария событий, следует помнить, что в природных условиях, при попадании в соленую воду на входе в эстуарий, рыбы за счет появления положительной плавучести будут вынесены к поверхности, где соленость заметно ниже, чем в толще и у дна. Поэтому у мигрантов появляется возможность пройти в слабосоленой воде еще около 4 км. Последний километр до моря покатики будут проходить в воде соленостью 16–20‰. Принимая во внимание скорость течения в этой зоне (0.4 м/с при отливе), можно предполагать, что за 5–17 мин до наступления поведенческого порога солеустойчивости, молодь пройдет путь 120–400 м и лишь за 0.5 км до выхода в море окажется в состоянии осмотического шока. Каким образом покатики удастся избежать массовой гибели от действия соленой воды? Можно предположить три варианта: 1) покатная миграция у рыб в р. Кай должна быть не такой масштабной, как в реках высоких широт, иметь короткий путь и не доходить до эстуария (наши данные о динамике ската говорят в пользу этой гипотезы); 2) при попадании в соленую воду у рыб должны проявляться механизмы активного избегания этого фактора и они, видимо, имеются – уход против градиента солености; 3) в сезон большой воды в реке покатная молодь может пройти вместе с мощным речным потоком по поверхности соленой воды эстуария и выйти в море. Допускаем, что далее часть рыб, за счет этого течения (0.20–0.75 м/с по нашим замерам и соответствующей «розе ветров»), может достичь устья ближайшей реки Бе и зайти в нее. В последнем случае просматривается, пожалуй, единственно возможный механизм географического расселения пресноводных рыб на ихтиопланктонной фазе с преодолением эстуарного барьера солености.

**Попадание мигрантов в водозабор.** На всей трассе миграции от верховья реки к морю молодь рыб неоднократно подвергается воздействию водозаборных течений. На одном из них (Каудой – до  $5.5 \text{ м}^3/\text{с}$ ) было установлено, что из р. Кай вместе с водой в систему орошения попадают представители разных классов гидробионтов: водоросли, ракообразные, насекомые, рыбы. Из 54 видов рыб отмеченных в р. Кай (Serov, Nezdoliy, Pavlov, 2003) в исследуемый насосный водозабор попадает 19 видов с длиной тела от 5 до 160 мм. Среди этих рыб самой массовой группой были личинки сем. Syngnathidae, которые составляли от объема выловленных рыб почти половину – 45.7%; молодь сем. Serrinidae – 25.4%, далее идут рыбы из группы неопределенных до вида – 11.8% и представители сем. Bagridae – 8.5%. Попадание молоди рыб в водозабор проходит в течение всего сезона полива, но с разной интенсивностью. Минимальным оно было в январе–феврале, а максимальным – в августе и достигало  $4.4 \text{ экз./100 м}^3$ . Среднесуточная концентрация за период исследований составляла  $0.72 \text{ экз./100 м}^3$ . Интенсивность процесса попадания в течение дня и ночи имеет неравномерный характер. Преобладает попадание рыб в темное время суток и особенно в первый час ночи, достигает 40–70% от общего числа рыб попавших за сутки. Расчеты показывают, что за годовой сезон полива (9 мес) в водозабор попадает около 600 тыс. экз. рыб. У рыб, прошедших насосы Каудой, наблюдаются различные виды травмирования, вплоть до летального исхода. Доля рыб в пробах с признаками травмирования варьирует от 5 до 70%. Последствия прохождения рыб через ирригационные насосы во многом схожи с подобными последствиями, наблюдаемыми при прохождении рыб через турбины ГЭС (Тихий, Виктор, 1940; Cramer, Oligher, 1964; Нездолий, Сазонов, 1974; Павлов и др., 1981; Monten, 1985; и др.).

В водозаборных насосах на рыб действуют, очевидно, те же факторы, что и при прохождении турбин: *перепады давления, турбулентность, кавитация, механические контакты*. Масштаб воздействия этих факторов определяется, как известно, типом насосов, перепадом уровней между верхним и нижним бьефом водозаборной станции, а также зависит от видового и размерного состава рыб. Отсутствие «коэффициента возврата» по исследуемым рыбам, незнание уровня их выживания, не позволяет сделать оценку масштаба ущерба наносимого ихтиофауне реки Кай действием водозабора. Однако несомненно, что влияние это весьма велико и не безразлично в формировании устойчивой динамики численности стада ряда видов рыб.

Таким образом, в р. Кай получены первые региональные материалы по миграционному поведению молоди рыб на разных участках водотока от верховий реки к эстуарию и морю. Впервые для рек Индокитая показаны

закономерности пространственно-временной структуры этого явления в сезонном и суточном аспектах и даны современные представления о масштабе и состоянии процесса перемещения рыб в системе «река – эстуарий – море».

#### **Список литературы**

- Нездолий В.К., Сазонов Ю.Г.* Воздействие резких перепадов гидростатического давления на молодь некоторых видов рыб // Материалы конф. профессорско-преподавательского состава. Алма-Ата: КазГУ, 1974.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др.* Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К.* Возможные изменения покатной миграции и распределения молоди и мелких видов рыб в реке Альверо в связи с гидротехническим строительством // Эколого-фаунистические исследования в юго-западной Эфиопии. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989. С. 169–199.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Уртеага А.К., Санчес О.Р.* Покатная миграция молоди рыб в реках Перуанской Амазонии // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. № 6. С. 753–767.
- Павлов Д.С., Пахоруков А.М., Курагина Г.Н. и др.* Некоторые закономерности покатных миграций молоди рыб в реках Волге и Кубани // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 3(104). С. 415–428.
- Тухий М.В., Викторов П.В.* Запасы рыб и гидростроительство. М.: Пищепромиздат, 1940. 200 с.
- Cramer F.K., Oligher R.C.* Passing fish through turbines // Trans. Amer. Fish. Soc. 1964. V. 93. P. 243–259.
- Monten J.F.* Fish and turbines: Fish enjuries during passage through power station turbines. Stockholm: Vattenfall, 1985. 11 p.
- Serov D.V., Nezdolij V.K., Pavlov D.S.* Fishes of the Cai river. Moscow–Nhathang: Geos, 2003. 164 p.

УДК 597-154.343

## **ПОКАТНАЯ МИГРАЦИЯ РЫБ ИЗ ВОДОХРАНИЛИЩА ДА-БАН (ВЬЕТНАМ, ПРОВИНЦИЯ КХАНЬ-ХОА)**

**В.К. Нездолий<sup>1</sup>, Нгуен Зуй Тоан<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
nezvic@dng.vnn.vn*

<sup>2</sup> *Приморское отделение Российско-Вьетнамского Тропического Центра,  
Вьетнам, Нячанг, tamsau@dng.vnn.vn*

Процесс покатной миграции (скат, дрейф, вынос, снос, downstream migration, drift, escape) рыб из озер и водохранилищ явление достаточно известное и описано на примере многих видов рыб (Clay, 1995; Павлов, Нездолий и др., 1981; Monten, 1985; Павлов и др., 1999; и др.). Этот процесс связан с пассивным и (или) активным движением рыб вниз по течению, в том числе и из верхнего в нижний бьеф гидроузла. Масштаб выноса рыб весьма велик (250 экз./100 м<sup>3</sup> и более) и может быть одним из ведущих факторов, определяющим численность популяций рыб в водоеме выше и ниже плотины. Для водохранилищ Вьетнама нам не известно ни одной публикации, где хотя бы косвенно указывалось на процесс покатной миграции рыб из водохранилищ. Однако в этой стране, как, пожалуй, ни в какой другой, широко практикуется ведение аквакультуры в водохранилищах ирригационного и энергетического назначения в виде садкового или пастбищного культивирования рыб, ракообразных и др. гидробионтов. Следовательно, процесс их выноса может оказывать заметное влияние на товарную продукцию и кормовые ресурсы водоема. Цель данной работы состояла в исследовании таксономического состава мигрантов, их сезонно-суточной динамики миграции из верхнего в нижний бьеф, численности покатников и состояния рыб после прохождения плотины гидроузла Дабан.

Исследование покатной миграции рыб из водохранилища Дабан вели в годовом и суточном режимах на донном водосбросе, среднесуточный расход которого в течение года колебался от 2.7 до 5.8 м<sup>3</sup>/с. Методика работ основана на пассивном отлове рыб в нижнем бьефе гидросооружения ихтиопланктонными сетками (ИКС-0.2), изготовленными из сита № 11–13, с площадью устья 0.2 м<sup>2</sup> и конусной сетью (КС-1.0) из мелкоячеистой дели 5 мм, площадью устья 1 м<sup>2</sup>.

Установлено, что покатная миграция молоди рыб через плотину происходит круглогодично (рис. 1). Отмечается миграция более 14 видов рыб, относящихся к 7 семействам, в том числе культивируемая молодь

толстолобика. Длина тела мигрантов колебалась от 4.5 до 175.0 мм. Основная численность приходилась на представителей сем. *Gobiidae* и *Syngnathidae*. Самой массовой размерной группой покатников была молодь 7–25 мм. Среди покатников встречались также организмы фито-зоопланктона, креветки, крабы, личинки и имаго насекомых.

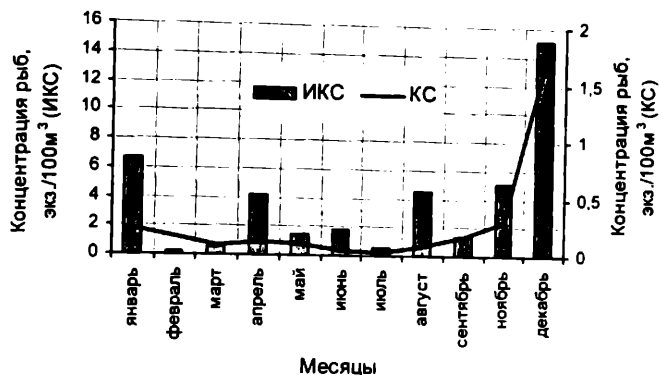


Рис. 1. Сезонная динамика покатной миграции рыб из водохранилища Дабан (2003 г.)

Наибольшая концентрация мигрантов отмечалась в конце сезона дождей (декабрь) и составляла 15.11 экз./100 м³ по уловам ранней молоди и 1.71 экз./100 м³ по уловам взрослых рыб. В течение суток миграция наблюдалась постоянно и, как правило, с ночным ритмом, т.е. с преобладанием наибольшей концентрации мигрантов в темные часы суток и, особенно в первые часы ночи (рис. 2). В 2003 г. за 276 дней полусуки и только через донный водосброс, водохранилище Дабан покинуло около 3.5 млн. экз. рыб разных видов, в возрасте от ранних личинок до половозрелых особей, при этом на долю молоди приходилось 94% мигрантов.

При скате из водохранилища рыб и других гидробионтов отмечалось их массовое травмирование. Наблюдались как механические повреждения тела — ушибы, раны, гематомы, обрывы частей тела, так и барические (рис. 3) — пузырьки газа в брюшной полости, в плавниках, в мускулатуре жаберных крышек. Первые возникают в основном вследствие соприкосновения тела рыбы с конструкцией водовода, а вторые — от перепада гид-

ростатического давления (до 6 атм) между верхним и нижним бьефом гидроузла.

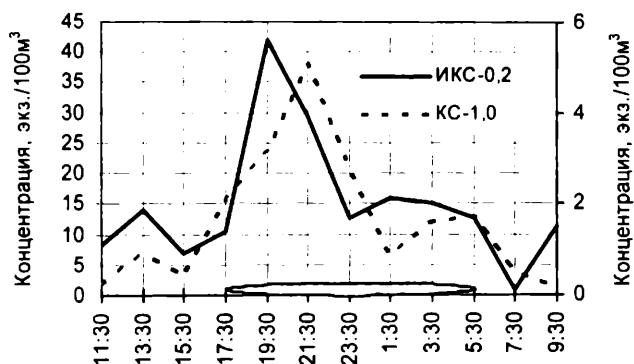


Рис. 2. Суточная динамика покатной миграции рыб из водохранилища Дабан (декабрь 2003 г.)

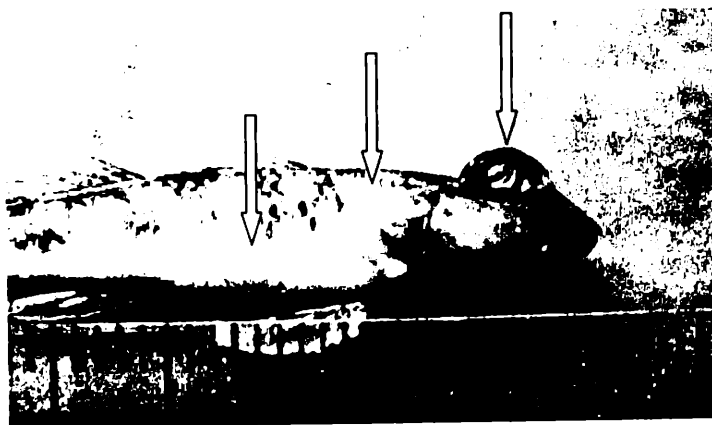


Рис. 3. Баротравма рыб из семейства Gobiidae («телескопичность глаз», вздутие брюшной полости и слизистый жаберных крышек)

Таким образом, анализ материалов убедительно показывает актуальность затронутой проблемы для водохранилищных экосистем Вьетнама и целесообразность ее изучения в более полном объеме, с целью понимания процессов формирования динамики численности нативных и культивируемых популяций рыб и др. гидробионтов в водохранилищах разного типа и назначения.

#### **Список литературы**

- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.* Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 1999. 55 с.
- Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П. и др.* Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
- Clay C.H.* Design of fishways and other fish facilities. 2nd ed. Boca Raton (Florida): Lewis, 1995. 248 p.
- Monten J.F.* Fish and turbines: Fish injuries during passage through power station turbines. Stockholm: Vattenfall, 1985. 11 p.

УДК 597-151

**ПОВЕДЕНИЕ ПРЕДЛИЧИНОК ВЕСЛОНОСА *POLYODON SPATHULA* И СЕВРЮГИ *ACIPENSER STELLATUS* НА  
ОТРЕЗКЕ ОНТОГЕНЗА ОТ ВЫЛУПЛЕНИЯ ДО ПЕРЕХОДА  
НА ВНЕШНЕЕ ПИТАНИЕ**

**С.О. Некрасова**

*ФГУП НПЦ по осетроводству «БИОС»,  
Астрахань, Россия, bios94@mail.ru. – bios94@bk.ru*

Технология искусственного воспроизводства осетровых требует детальных знаний их биологии и оптимальных условий выращивания. От этого в большой мере зависит эффективность работы рыбоводных заводов. При искусственном выращивании молоди осетровых рыб имеются наиболее ответственные моменты, определяющие жизнестойкость и качество посадочного материала. Одним из сложных этапов является переход на активное питание.

Целью настоящей работы было исследование особенностей поведения предличинки веслоноса и севрюги с момента вылупления до перехода на активное питание для определения оптимальных сроков начала их кормления при товарном выращивании этих видов и повышение выживаемости личинок при переходе на экзогенное питание.

**Материал и методика.** В 2004 г. на производственной базе НПЦ «БИОС» были проведены исследования поведения предличинки веслоноса и севрюги, с момента вылупления до перехода на активное питание.

Изучение поведения предличинки осетровых позволяет определить момент, когда необходимо начинать их кормление. В соответствии с принятой биотехникой выращивания севрюги, корм дают, начиная с 44-й стадии развития. При выращивании веслоноса рекомендуется вносить корма (мелкие формы зоопланктона) за два дня до предполагаемого перехода предличинки на смешанное питание, так как часть особей начинает потреблять корм до выпадения желточной пробки. При кормлении стартовыми кормами установлено, что предличинки должны быть предварительно адаптированы к запаху и виду корма. Нормативная выживаемость при переходе на внешнее питание севрюги и веслоноса – 60%. Выживаемость веслоноса при переходе на экзогенное питание в 2002–2003 гг. при использовании традиционной технологии на производственной базе Научно-производственного центра «БИОС» была не выше 52%, севрюги в 2002 году – 78%, в 2003 – 85%.



В 2004 г., также как и в предыдущие годы (2002–2003) производители севрюги были выловлены в Волге, а производители веслоноса выращены на производственной базе НПЦ «БИОС». После вылупления предличинки осетровых были помещены в пластиковые бассейны размером  $1.0 \times 1.0 \times 0.4$  м. Внесение кормов производилось на третьи сутки после вылупления предличинок. Суточные дозы корма для веслоноса определялись по результатам исследований 2002–2003 гг. и нормативам (Мельченков и др., 1996), а для севрюги – были экспериментальными.

Живые корма (науплиусы *Daphnia magna*, *Artemia salina*) вносились по всей поверхности воды 6 раз в сутки. Кроме этого, в бассейны с предличинками веслоноса вносили сухой корм «Bio-Optimal» (производства датской компании «Biotaq», содержание протеина – 66%, жира – 7%). В бассейны с предличинками севрюги вносили корм Aller Futura (производства датской фирмы «Aller-Aqua», содержание протеинов – 64%, жира – 12%). Сухой корм засыпался в марлевые мешочки и подвешивался под струю воды. Размер используемых живых кормовых организмов – 0.2–1.0 мм, номер крупки – 1 (согласно ТУ 15-1034-89).

Наблюдения за поведением проводились как в бассейнах, так и в стеклянных цилиндрических аквариумах высотой 20 см, диаметром 15 см и объемом воды 3 л. Латентное время после помещения в емкости составляло 15 мин. Регистрация активности проводилась три раза в сутки – в 7, 13 и 19 часов. В опытных аквариумах дно было покрыто галькой размером от 1 до 3 см и промытым речным песком. В контрольных аквариумах грунта на дне не было. Для удобства наблюдений в эксперименте с различными грунтами, использовалось по 10 предличинок. Полученные результаты были усреднены по трем экспериментам.

Общее количество выдерживаемых рыб составило 7.5 тыс. экз. веслоноса, 2.5 тыс. экз. севрюги. В опытах в аквариумах использовано по 1 тыс. предличинок веслоноса и севрюги. Отбор проб проводили дважды в сутки ( $10^{00}$  и  $22^{00}$ ). Общий объем обработанного фиксированного материала – 597 предличинок веслоноса и 528 – севрюги. Взвешивание предличинки производили на торсионных весах (с точностью до 0.5 мг), длину определяли с помощью окулярмикрометра (точность измерений 0.1 мм).

Стадии развития определяли на фиксированном (в 4%-ном формалине) материале. Была использована периодизация развития севрюги по Детлафу с соавторами (1981), веслоноса – по Мельченкову с соавторами (1996).

**Результаты и их обсуждение.** Установлено, что поверхность грунта оказывает существенное влияние на поведение предличинок веслоноса и севрюги, особенно на 36-й стадии развития. Сразу после вылупления предличинки веслоноса и севрюги совершали периодические подъемы и

спуски в толще воды, так называемые «свечки», в течение продолжительного времени они лежали на дне. Через 1 ч после вылупления предличинки начинают активные движения у дна. Траектории подъема у предличинок изучаемых видов на данной стадии были сходными – пологое в начальный момент всплывание переходило в подъем по вертикали. Характерной особенностью при этом являлось вращение предличинок вокруг продольной оси тела.

Предличинки веслоноса и севрюги поднимались и опускались строго вертикально. У поверхности не задерживались. В опыте с галькой – предличинки изучаемых видов активно залегали под гальку. Время залегания длилось до 20 мин, затем снова начинались «свечки». Наибольшее время предличинки проводили на дне.

Начиная с 37-й стадии у предличинок севрюги, наклон тела при подъеме составлял примерно  $45^\circ$  к поверхности воды, вращения вокруг оси тела отсутствовали. Предличинки веслоноса всплывали вертикально. Всплывание севрюги происходило по спирали, причем, наибольший диаметр спирали наблюдался в начале подъема. Если на стадии вылупления исследуемые предличинки, пассивно опускаясь вниз, достигали дна и некоторое время лежали на нем, то, после перехода на пассивное жаберное дыхание, они, прикоснувшись ко дну, тотчас же всплывали вверх, не всегда при этом касаясь поверхности. Длительность периода покоя на дне была минимальна. При наличии гальки на дне предличинки и севрюги и веслоноса ложились на нее, но не забивались в глубь. Максимальное количество времени на данном этапе жизни предличинки проводили в толще воды. В дальнейшем поведение предличинок севрюги существенно не изменялось до 40-й стадии развития.

В отличие от севрюги, предличинки веслоноса на 38-й стадии развития перестают делать «свечки» и начинают плавать в горизонтальной плоскости, стремясь противостоять течению воды в бассейне. Они держатся в основном в 10 см от дна, редкие «свечки» делают вертикально или под небольшим наклоном к поверхности, плавают, плавно меняя горизонты, например:  $3 \rightarrow 5 \rightarrow 7 \rightarrow 10 \rightarrow 7 \rightarrow 5 \rightarrow 3$  см от дна. На этой стадии предличинки веслоноса начинали двигаться по кругу у поверхности, диаметр круговой траектории движения был 1–3 см, движения были одиночными или серией. Они задерживались у поверхности воды на одном месте или перемещались в разных направлениях, резко меняя скорость движения. Положение тела при этом по отношению к поверхности воды было перпендикулярно, наклонно или горизонтально. Особи, стоящие на одном месте илидвигающиеся у поверхности, активно работали хвостом, что создавало заметную рябь в емкостях, где находились предличинки. На данной стадии развития веслонос практически не контакти-

ровал с дном, предпочитая плавать в толще воды и у поверхности. Время, проводимое у поверхности, с возрастом увеличивалось. На дно предличинки веслоноса опускались медленно, коснувшись дна, они резко поднимались в толщу воды и меняли направление движения. Именно в это время необходимо начинать кормление предличиночек.

Изменения в поведении веслоноса на 38-й, а у севриги на 40-й стадии развития связаны с тем, что, начиная с этих стадий они большую часть времени начинают находиться в том горизонте водной толщи, в котором проведут основную часть своей жизни и найдут объекты питания. Видимо, поэтому предличинки веслоноса раньше начинают обследовать толщу воды, поскольку он является планктофагом и пелагическим видом. Для предличинки севриги этап исследования будущих объектов питания отнесен на более позднее время, вероятно в связи с тем, что данный вид является донным и переход на питание дефинитивным кормом происходит на более поздних стадиях развития.

Таким образом, именно изменение поведения предличиночек на данных стадиях развития является сигналом к началу внесения корма. При отсутствии кормов на данном этапе жизни в воде не стимулируется развитие их ампулярных органов, информационно обедняется среда, в которой они развиваются.

Поведение предличиночек веслоноса существенно не изменялось с 38-й до 42-й стадии развития. Начиная с 42-й стадии развития предличинки веслоноса и с 40-й – севриги – плавали по круговым траекториям, лежащим в плоскостях как параллельных, так и перпендикулярных поверхности воды. Предличинки веслоноса иногда переворачивались на бок или на живот, плавая у поверхности воды, опускаясь на дно, медленно проплывали по нему, задевая животом, никогда не лежали на дне. Предличинки севриги иногда лежали на дне. Известно, что веслонос при недостатке корма в толще воды может питаться бентосом. Поэтому после исследования толщи, предличинкам необходимо запомнить кормовые организмы, находящиеся на дне. Предличинки севриги, начиная именно с 40-й стадии развития, большую часть времени проводят в придонных слоях воды. Активного «роения» у севриги, как и у веслоноса не отмечено.

Предличинки веслоноса на 42–43-й стадиях развития начинали реагировать на присутствие корма, концентрируясь в местах его внесения. Для осетровых рыб пищевое поведение и его сенсорная основа изучена достаточно хорошо. Выяснено, что ведущую роль в обеспечении этой сложной формы поведения у них играют органы хеморецепции. Исключительно благодаря обонянию, этими рыбами осуществляется направленный поиск корма, происходит быстрое сосредоточение в зоне пищевого запаха и переход к плаванию по дну по характерным поисковым траекториям.

В это время предличинки осетровых как бы скользят кончиками усов по субстрату. При касании объектов усами на основании информации, поступающей от наружных вкусовых рецепторов, расположенных на них, происходит первичная оценка качества корма и схватывание корма. Касание объекта усами является необходимым (обязательным), но не достаточным условием для схватывания объекта. Схватывание происходит лишь в том случае, если кормовой объект обладает привлекательными свойствами для наружных вкусовых рецепторов (Касумян, 1999).

Таким образом, если в производственных условиях уже на стадиях раннего онтогенеза предоставить предличинки возможность обнаружения и запоминания запаха корма, которым она будет питаться в дальнейшем, особь зафиксирует необходимость его использования на протяжении всей жизни.

Веслонос начинает питаться на 43–44-й стадиях развития. Наблюдения показали наличие дафний в кишечнике у 40% предличинок веслоноса в пробе, отобранной утром (10<sup>00</sup>) и у 80% в пробе, отобранной в 22<sup>00</sup>. При этом меланиновая пробка еще не была выброшена ни у одной предличинки веслоноса. Предличинки севрьюги на этих стадиях развития не питались. Исследования показали, что предличинки веслоноса заглатывают пищу, случайно натываясь на нее.

В 10<sup>00</sup> на восьмые сутки жизни, процент питающейся молодежи веслоноса не изменился, выброс меланиновой пробки составил 70%. На 44–45-й стадиях предличинки исследуемых видов с основным плавали в толще воды и у дна. Предличинки веслоноса подплывали к поверхности с закрытым ртом, они открывали рот, находясь в толще воды. Они как бы «принюхивались», кружили возле частиц корма. Наблюдения показали, что веслонос на этих стадиях развития начинал охотиться резкими мелкими бросками.

Предличинки веслоноса полностью перешли на экзогенное питание на девятые сутки после вылупления, севрьюги – на восьмые. На данный момент питалось 100% личинок веслоноса и 15.8% севрьюги.

Таким образом, по особенностям поведения предличинок веслоноса и севрьюги можно определить время, когда следует начинать вносить корм. Корм необходимо начинать вносить, когда предличинки веслоноса находятся на 38-й, а севрьюги – на 40-й стадии развития. При этом выживаемость при переходе на внешнее питание личинок веслоноса в 2004 г. возросла до 72%, севрьюги – до 97%.

**Список литературы**

- Детлаф Т.А., Гинзбург А.С., Шмальгаузен О.И.* Развитие осетровых рыб. М.: Наука, 1981. С. 224.
- Касумян А.О.* Хеморецепции и регуляция поведения осетровых рыб: прикладные аспекты // Проблемы современного товарного осетроводства. Тез. докл. Первой науч.-практ. конф. Астрахань, 1999. С. 92–94.
- Мельченков Е.А., Виноградов В.К., Ерохина Л.В. и др.* Отечественный опыт разведения и выращивания веслоноса // Рыб. хоз-во, обзор. инф., серия: Аквакультура. М.: ВНИЭРХ, 1996. Вып. 1. 67 с.

УДК 595.745-151

## МОДЕЛЬ АСИММЕТРИИ НАПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯ ЗОЛОТЫХ РЫБОК

В.А. Непомнящих

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
nepom@ibiw.yaroslavl.ru

Рыбам свойственна так называемая групповая асимметрия направления движения в круглом аквариуме: большинство особей предпочитают в целом определенное направление, характерное для данного вида рыб. В этом случае рыбы двигаются по периметру арены преимущественно по часовой стрелке («правосторонняя» асимметрия) или против нее («левосторонняя» асимметрия). В то же время для групповой асимметрии животных характерны вариации знака асимметрии у каждой отдельной особи. Во-первых, при повторных экспериментах предпочитаемое особью направление может измениться на противоположное (Бианки, Филиппова, 1987). Во-вторых, предпочитаемое направление может изменяться у особи даже в ходе одного эксперимента, как это было показано на примере тилапий *Oreochromis mossambicus* Peters (Непомнящих, Гремячих, 1993).

Причины асимметрии движения принято связывать с морфологической и функциональной асимметрией мозга и сенсорных систем (Бианки, 1985; Bisazza, Vallortigara, 1997; Bisazza et al., 1998; Vallortigara et al., 1999). Однако изменения знака асимметрии в ходе эксперимента и при повторных испытаниях, на первый взгляд, противоречат представлению о том, что групповая асимметрия движения вызвана асимметрией нервной системы. Последняя постоянна, или, по крайней мере, изменяется очень медленно в ходе онтогенеза. Чтобы определить возможные причины изменчивости асимметрии движения, мы построили ее модель и сравнили поведение модели с поведением золотых рыбок *Carassius auratus* L.

**Материал и методика.** Работа выполнена на рыбах в возрасте около 1.5 месяцев (длина тела 1.0–1.5 см), взятых из лабораторной культуры. Температура до и во время наблюдения равнялась 19–20°C. Рыб кормили дважды в день стандартным сбалансированным кормом. Асимметрию движения оценивали отдельно для выборки из 86 особей и десяти выборок по 20 особей в течение 15 мин наблюдения, а также для 20 особей в течение 30 мин. Кроме того, у 10 особей асимметрию определяли повторно с интервалом в 24 часа, каждый раз в течение 15 мин.

Для наблюдений каждую особь отдельно помещали в кольцевой кори-

дор из белого пластика, заполненный водой. Внешний диаметр коридора составлял 9.0 см при ширине 2.0 и высоте стенок 1.5 см. Коридор равномерно освещался сверху источником света 40 лк. Движение рыб регистрировали с помощью телевизионной установки, на экран которой была нанесена разметка, делившая коридор на 8 равных секторов. Посещение рыбой того или иного сектора отмечали нажатием соответствующей клавиши ПК, записывая последовательность и продолжительность посещения секторов с помощью компьютерной программы. Если рыба после перехода из одного сектора в другой возвращалась в предыдущий сектор, то регистрировался поворот.

Для каждой особи вычисляли показатель асимметрии:  $A = (R-L)/(R+L)$ , где  $R$  – число секторов, пройденных рыбой по часовой стрелке, а  $L$  – против нее.

**Модель.** Прототипом послужила предложенная ранее модель исследовательского поведения рыб (Непомнящих, Гремячих, 1997; Непомнящих, 1998), в которой повороты рыбы зависят от готовности ( $X$ ) к повороту:

$$X_{n+1} = \lambda_n X_n (1 - X_n), \quad 0 < X < 1, \quad 0 < \lambda < 4 \quad (1)$$

Параметр  $\lambda$  зависит от неспецифической стимуляции со стороны различных отделов нервной системы, представленной в модели гауссовским белым шумом:

$$\lambda_n = \mu + \sigma \xi_n, \quad (2)$$

где  $\mu$  – средняя величина параметра,  $\xi$  – гауссовский шум с нулевым средним значением, нормированный в пределах от  $-0.5$  до  $+0.5$ , а  $\sigma$  – константа, задающая интенсивность шума. Последовательные значения  $X$  накапливаются до тех пор, пока их сумма не превысит некоторый порог. После этого рыба меняет направление движения в коридоре на противоположное, а сумма приравнивается к нулю. Скорость рыбы ( $V$ ) в модели меняется при каждом изменении  $X$ :

$$V_n = V_{\min} + a \exp(-bX_n), \quad (3)$$

где  $a$  и  $b$  – константы. Чем выше готовность к повороту, тем ниже скорость. Эта зависимость основана на наблюдениях за поведением золотых рыбок (Непомнящих, 1998). Как и в экспериментах с рыбами, кольцевой коридор в модели разделен на 8 секторов и расстояние, пройденное модельными «рыбами», измеряется количеством секторов, пройденных по часовой стрелке и против нее.

Чтобы имитировать предпочтение определенного направления, вызванное постоянной асимметрией нервной системы, мы модифицировали эту модель: порог поворота для рыб,двигающихся по часовой стрелке,

был установлен выше, чем для особей плывущих в противоположном направлении (0.3 и 0.31 соответственно), что отражало «правостороннюю» асимметрию, обнаруженную у золотых рыбок (см. ниже). Другие параметры были следующими:  $\mu = 1.151$ ,  $\sigma = 2.3$ ,  $V_{\min} = 0.5$ ,  $a = 1.0$ ,  $b = 100.0$ .

С моделью проведены компьютерные эксперименты, имитирующие опыты с реальными рыбами (см. «Материал и методика»). Каждая реализация модели начиналась с 1000 шагов ( $n$ ), которые не использовались для дальнейшего анализа, чтобы избежать влияния начальных условий на результаты. Для вычисления асимметрии движения использовались последующие шаги, количество которых имитировало продолжительность наблюдений за реальными рыбами: 900 шагов («секунд») для 15 мин наблюдения и 1800 – для 30 мин.

**Результаты и выводы:** Среднее количество секторов, пройденных в обоих направлениях золотыми рыбками в течение 15 мин в выборке из 86 особей было равно  $381 \pm 28$  (здесь и далее указан доверительный интервал для  $p = 0.05$ ), а у такого же количества «особей» в модели –  $356 \pm 30$ . У золотых рыбок выявлена небольшая, но статистически значимая «правосторонняя» асимметрия  $+0.08 \pm 0.07$  ( $p = 0.05$ ), а в модели  $+0.11 \pm 0.09$ . Как у золотых рыбок, так и в модели знак асимметрии движения отдельных особей был противоположен знаку групповой асимметрии (29 особей в реальном эксперименте и 33 в модели). Наконец, размах значений асимметрии у разных рыб составлял от  $-0.77$  до  $+0.88$ , а в модели – от  $-0.85$  до  $+1.00$ .

При повторных испытаниях у 4 из 10 золотых рыбок знак асимметрии изменился на противоположный, а в модели, как и следовало ожидать, – у 5. В другом эксперименте, длительностью 30 мин, знак асимметрии в первой и во второй половине периода наблюдения различался у 10 из 20 рыб. В модели знак различался у 11 «рыб».

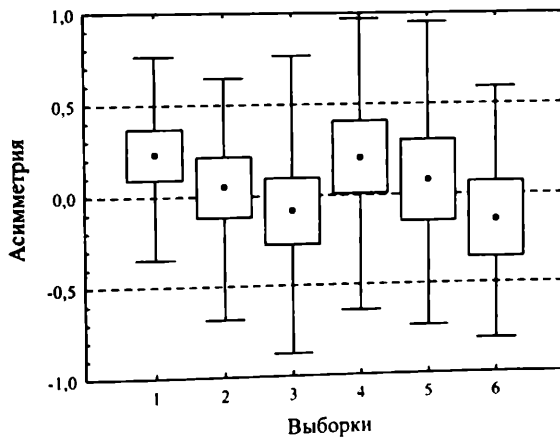
Таким образом, модель удовлетворительно воспроизводит среднестатистические показатели групповой асимметрии движения реальных рыб и ее вариации внутри группы. Она также воспроизводит изменения знака асимметрии как при повторных испытаниях, так и в ходе одного и того же эксперимента. Эта изменчивость асимметрии движения наблюдается несмотря на то, что параметры модели остаются неизменными, включая неодинаковые пороги для поворотов в противоположных направлениях.

В модели вариации асимметрии объясняются следующим образом. Движение в определенном направлении продолжается тем дольше, чем большее расстояние рыба уже прошла в этом же направлении. В результате такой устойчивости направления движения, рыба в течение некоторого промежутка времени может «предпочитать» направление, отличное



от направления, соответствующего групповой асимметрии. Это свойство модели соответствует поведению золотых рыбок (Непомнящих, 1998). Так как модель воспроизводит изменения знака асимметрии рыб, можно предположить, что и у них изменчивость асимметрии движения при постоянной асимметрии нервной системы также объясняется устойчивостью движения в выбранном направлении.

Дополнительные эксперименты с моделью показали, что даже при неизменных параметрах величина и знак асимметрии могут значительно отличаться у малых выборок «рыб» при небольшой продолжительности наблюдения (20 особей, 15 мин наблюдения). Размах этих различий соответствует различиям между такими же выборками реальных рыб. Примеры приведены на рисунке: как у золотых рыбок, так и в модели асимметрия может оказаться в разных выборках «правосторонней», близкой к нулю или «левосторонней». Если у рыб подобные различия могут объясняться неодинаковым возрастом, физиологическим состоянием рыб и т.п., то модель показывает, что эти различия могут вызываться также и свойствами самого механизма, управляющего движением рыб, при отсутствии физиологических различий между рыбами из разных выборок.



Асимметрия движения в разных выборках объемом 20 особей у реальных (1–3) и модельных (4–6) рыб. Точки показывают средние величины, верхние и нижние стороны прямоугольников – доверительные интервалы ( $p = 0.05$ ), «усы» – максимальные и минимальные значения.

Более того, компьютерные эксперименты показали, что если в выборках из нескольких сотен особей асимметрия движения в нашей модели всегда оказывается «правосторонней», то в некоторых выборках из 20 «особей» она может оказаться статистически значимо «левосторонней» – при неизменных порогах для поворотов. Этот внешне парадоксальный результат объясняется указанной выше устойчивостью направления движения рыб. Он означает, что для надежной оценки групповой асимметрии движения объем выборок и продолжительность наблюдения должны быть большими.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 05-04-48633-а).

### Список литературы

- Бианки В.Л. Асимметрия мозга животных. Л.: Наука, 1985. 295 с.
- Бианки В.Л., Филиппова Е.Б. Эволюция функциональной асимметрии мозга // Руководство по физиологии. Физиология поведения. Нейробиологические закономерности. Л.: Наука, 1987. С. 304–352.
- Непомнящих В.А., Гремячих В.А. Связь между структурой траектории и асимметрией выбора направления движения у тилapia *Oreochromis mossambicus* Peters (Cichlidae) // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 5. С. 619–626.
- Непомнящих В.А., Гремячих В.А. Модель исследовательского поведения *Cyprinus carpio* L. и *Carassius auratus* L. (Cyprinidae, Pisces) // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58. № 1. С. 60–69.
- Непомнящих В.А. Фрактальная структура поведения золотых рыбок *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces) // Журн. общей биологии. 1998. Т. 59. № 5. С. 513–530.
- Bisazza A., Rogers L.J., Vallortigara G. The origins of cerebral asymmetry: A review of evidence of behavioural and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians // Neurosci. Behav. Rev. 1998. V. 22. № 3. P. 411–426.
- Bisazza A., Vallortigara G. Rotational swimming preferences in mosquitofish: Evidence for brain lateralization? // Physiol. Behav. 1997. V. 62. № 6. P. 1405–1407.
- Vallortigara G., Rogers L.J., Bisazza A. Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization // Brain Res. Rev. 1999. V. 30. P. 164–175.

## СРАВНЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ ВКУСОВОГО ОТВЕТА ГУППЫ *POECILIA RETICULATA* В ПОТОКЕ И В СТОЯЧЕЙ ВОДЕ

Е.В. Николаева<sup>1</sup>, Д.С. Павлов<sup>1</sup>, А.О. Касумян<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
kanik@mail.ru

<sup>2</sup> Московский государственный университет, Россия,  
alex\_kasumyan@mail.ru

Поведенческий вкусовой ответ рыб внешне достаточно прост и включает несколько основных элементов: схватывание и отвержение объекта, повторные его схватывания, удержания в ротовой полости, в некоторых случаях наблюдается сложная внутриротовая обработка, предшествующая заглатыванию схваченной добычи (Касумян, Сидоров, 1994; Касумян, Морси, 1996; Павлов, Касумян, 1998; Касумян, Прокопова, 2001). Частота или интенсивность проявления рыбами этих элементов поведенческого вкусового ответа варьирует и зависит от образа жизни рыб и от вкусовых свойств пищевого объекта (Касумян, 1997). Экспериментами на многих видах рыб обнаружена значимая отрицательная корреляция между числом актов схватывания пищевого объекта и его вкусовой привлекательностью. Для большинства исследованных видов эта связь отрицательная и высоко привлекательные по вкусу гранулы рыбами заглатываются преимущественно с первого раза (Касумян, 1997). Однако для гуппи наблюдается обратная картина – чем выше вкусовая привлекательность стимула, тем большее число актов схватывания совершают подопытные рыбы (Касумян, Николаева, 1997; Николаева, Касумян, 2001).

Другим внешним фактором, влияющим на частоту повторных схватываний пищевого объекта, является наличие потока и степень адаптации рыб к обитанию на течении. Согласно имеющимся данным, у рыб, обитающих в стоячих водах и живущих в потоке, вкусовой поведенческий ответ различается. Речные рыбы (гольян *Phoxinus phoxinus*, елец *Leuciscus leuciscus*, голавль *Leuciscus cephalus*, европейский хариус *Thymallus thymallus*, кумжа *Salmo trutta*, радужная форель *Oncorhynchus mykiss* и др.), как правило, относительно редко отвергают, а затем повторно схватывают пищевые объекты (Касумян, Сидоров, 1994; Kasumyan, Sidorov, 1995; Касумян, 1997). Такой же стереотип поведения присущ и прибрежным морским рыбам, таким как, например, молодь полярной камбалы *Liop-*

*setta glacialis*, обитающим в зоне приливно-отливных течений (Nikolaeva, Kasumyan, 2001; Kasumyan, Nikolaeva, 2002).

Такая особенность поведенческого вкусового ответа, как полагают, связана с обитанием на участках рек и ручьев с высокими скоростями течения и может рассматриваться в качестве поведенческой адаптации к снижению риска потери объекта в результате сноса его течением. Особенно важна эта адаптация для речных рыб, ведущих территориальный образ жизни и не совершающих дальних охотничьих бросков за добычей. У рыб из стоячих или медленнотекущих вод (кап *Cyprinus carpio*, линь *Tinca tinca*), а также у морских рыб, населяющих удаленные от прибрежья биотопы (треска *Gadus morhua*, навага *Eleginus navaga*) повторные схватывания пищевых объектов происходят намного чаще (Касумян, Морси, 1996; Касумян, 1997; Касумян, Прокопова, 2001).

Исследование пищевого поведения рыб имеет важное фундаментальное значение для выяснения многих особенностей их биологии, поскольку оно лежит в основе реализации рыбами основной жизненной функции – питания, оказывающей определяющее влияние на состояние особи, популяции и вида в целом (Павлов, Касумян, 1998). Разработка этого направления представляет большой интерес и с прикладной точки зрения для решения частных задач по кормлению выращиваемых рыб, разработке новых или модернизации существующих орудий лова и т.п. Некоторые из аспектов пищевого поведения рыб остаются до настоящего времени слабо исследованными. К их числу относится и вопрос о модифицирующем влиянии потока на проявление рыбами вкусового поведенческого ответа.

Известно, что в природных условиях рыбы на течении питаются активной из-за пассивного попадания в зону досягаемости для рыбы большего числа кормовых объектов (Михеев, Пакульская, 1989; Михеев, 2001). Также установлено, что само по себе присутствие корма не оказывает влияния на оптомоторную реакцию и ориентацию рыб в потоке воды, в отличие, например, от присутствия хищника (Павлов, 1970, 1979). Были проведены работы по исследованию интенсивности питания и пищевого поведения при разной плотности корма (Михеев, 1991). Известно также, что гидродинамические особенности среды оказывают большое влияние на способность рыб вести эффективный поиск пищевых объектов и обнаруживать источник пищевого запаха (Kleerekoper et al., 1975; Касумян, 2002). При этом, как показали наблюдения за поведением глубоководных рыб, чем выше скорость течения, тем быстрее и точнее они обнаруживают запаховую приманку (Wilson, Smith, 1984). Однако для рыб, населяющих водоемы со стоячей водой, поиск корма на течении затруднен (Sherman, Moore, 2001).

Сведения о влиянии гидродинамических условий на пищевое поведение рыб, опосредуемое вкусовой рецепцией, отсутствуют. Целью настоящей работы служило проведение сравнительного экспериментального исследования проявления рыбами вкусового поведенческого ответа в потоке и в стоячей воде.

В качестве объекта исследования были использованы гуппи, принадлежащие к естественной самовоспроизводящейся популяции, населяющей один из мелких потоков в г. Москве. Выбор гуппи связан с тем, что ранее нами были детально изучены вкусовые предпочтения этого вида к классическим вкусовым веществам и свободным аминокислотам, характер и особенности вкусового поведенческого ответа гуппи и выраженность полового диморфизма в его проявлении (Касумян, Николаева, 1997; Николаева, Касумян, 2000). Интерес к использованию гуппи был обусловлен и тем, что для них адекватными являются как водоемы со стоячей водой, так и мелкие ручьи и речки. Работа была проведена на самках гуппи, поскольку они согласно результатам исследований, выполненных нами и другими авторами, имеют по сравнению с самцами повышенную пищевую мотивацию и проявляют вкусовые ответы повышенной интенсивности (Dussault, Kramer, 1981; Николаева, Касумян, 2000).

Экспериментальная установка представляла собой лоток циркуляционного типа. В одном из прямоточных каналов лотка сетками был отгорожен рабочий участок. В другом канале установлена помпа для создания в лотке циркуляции воды со скоростью 10–15 см/с.

Эксперименты выполнены на 40 половозрелых самках, разделенных на 4 группы по 10 особей в каждой. Рыб из групп № 1 и № 2 постоянно содержали в аквариумах (70 л), откуда в день проведения экспериментов их переносили в гидродинамический лоток. Наблюдения за поведенческими вкусовыми ответами рыб проводили либо в стоячей воде (контроль) либо в потоке. К опытам приступали только через 20–60 мин после привыкания рыб к новым условиям лотка. Рыб из групп № 3 и № 4 содержали в гидродинамическом лотке в течение 1,5 месяца. Опыты с этими группами рыб, как и в предыдущем случае, проводили в стоячей воде и в потоке (с теми же гидродинамическими характеристиками, что и для рыб групп № 1 и № 2). В последнем случае течение в установке создавали за 24–48 ч до проведения опытов.

В качестве тестового пищевого объекта использовали стандартные гранулы из агар-агарового геля (2%), содержащие сахарозу (10%) и краситель Ронсеау 4R (5 мкМ). Согласно полученным нами ранее данным, самки гуппи по отношению к таким гранулам проявляют хорошо выраженное вкусовое предпочтение. Во время отдельного опыта в отсек гидродинамического лотка с рыбами вносили одну гранулу и регистрировали

несколько параметров поведенческого ответа: схватывалась или игнорировалась гранула, число актов схватывания гранулы, продолжительность ее удержания рыбами в ротовой полости, заглатывание или отвержение гранулы. Для измерения продолжительности вкусового тестирования гранулы использовали хронометр «Nokia», позволяющий определять продолжительность нескольких последовательных событий.

Для приготовления агар-агарового геля порошок агар-агара (Reanal) суспензировали в холодной дистиллированной воде, суспензию подогревали на водяной бане при температуре 70–90°C до полного растворения агар-агара и в полученный раствор вносили требуемое количество сахара и красителя. После тщательного перемешивания горячий раствор (10 мл) выливали в стеклянные чашки Петри, предварительно обработанные этиловым спиртом. После остывания хранили в холодильнике при температуре 5°C не более 15 дней. Гранулы вырезали непосредственно перед опытом с помощью трубки из нержавеющей стали, диаметр гранул составлял 1.5 мм, длина 2.5 мм. Всего выполнено около 3000 предъявлений тестовых гранул.

Результаты экспериментов показали, что пищевое поведение рыб групп № 1, № 2 и № 3 в потоке достоверно активнее, чем в отсутствии течения. Так, рыбы группы № 1 при отсутствии потока проигнорировали 156 (65.5%) из 238 предъявленных гранул, тогда как в потоке отказались от схватывания лишь 78 гранул (24.2%) из 322 предложенных. Рыбы группы № 2 и № 3 в стоячей воде проигнорировали 81 (40.5%) и 89 (37.9%) гранул из 200 и 235 предложенных, а в потоке – соответственно 50 (16.8%) и 26 (10.7%) из 298 и 242 предложенных. И лишь в опытах с группой № 4 активизация рыб по отношению к вносимым гранулам не достигла достоверного уровня – без потока не схваченными были 46 (20.1%) гранул из 229, а в потоке – 30 (9.4%) из 320.

Уровень потребления схваченных рыбами гранул достоверно не различался в потоке или в стоячей воде и составил в группе № 1 соответственно 15.6% и 12.2%, в группе № 2 – 6.0% и 5.9%, в группе № 3 – 3.4% и 3.2% и в группе № 4 – 3.1% и 3.3%. Статистически не различалось и время удержания схваченных рыбами гранул. Этот показатель изменялся в разных группах рыб от 1.8 до 3.2 с. Количество актов схватывания гранул в среднем всегда было меньше в потоке, чем в стоячей воде. Для групп № 2 и № 3 эти различия достигали значимого уровня.

Таким образом, выполненные эксперименты показали, что пищевая активность гуппи в потоке достоверно выше, чем в стоячей воде. Находясь в потоке, они схватывают вносимые в поток гранулы в несколько раз чаще, чем в отсутствии течения – рыбы группы № 1 в 2.7 раза, рыбы группы № 2 в 2.4 раза, рыбы группы № 3 в 3.5 раза и рыбы группы № 4 в

---

2.1 раза. Эти данные подтверждают результаты исследований по эффективности питания ельца на разных скоростях течения (Lupandin et al., 2003). Они показали, что при концентрации дафний 1.6 экз./л за одинаковое время рыбы на потоке в диапазоне скоростей от 8 до 20 см/с, достоверно съедают больше корма, чем в стоячей воде.

Присутствие потока влияет и на проявление рыбами такого элемента пищевого поведения как отказы от гранулы и их повторные схватывания – во всех подопытных группах этот показатель был ниже, когда рыбы находились на течении. Этот результат может рассматриваться в качестве экспериментального подтверждения выявленной ранее тенденции меньшего числа повторных схватываний пищевых объектов, проявляемых реофильными видами рыб по сравнению с лимнофильными (Касумян, Сидоров, 1994; Касумян, Морси, 1996; Касумян, 1997; Kasumyan, Nikolaeva, 2002). Аналогичные результаты получены и при сравнении пищевого поведения двух групп особей девятииглой колюшки *Pungitius pungitius*, взятых для экспериментов из небольшой реки и из замкнутого озера, не имеющего притоков (Kasumyan, Mikhailova, 2004).

Необходимо подчеркнуть и другую интересную особенность, которая была выявлена в результате настоящей работы – отсутствие влияния потока на проявление рыбами вкусового предпочтения и продолжительность вкусового тестирования схваченного объекта. Эта особенность подчеркивает высокий уровень стабильности вкусовых предпочтений рыб, проявление которых может изменяться лишь при изменении физиологического статуса особи или нарушении вкусовых рецепторов загрязняющими веществами (Kasumyan, Døving, 2003).

Возможно, выявленные эффекты потока на проявление рыбами пищевого поведения будут еще более наглядными при более длительном акклиматизировании подопытных рыб к условиям эксперимента или проведении опытов на одиночных особях, когда появляется возможность прослеживания за поведением отдельных индивидуумов. Интерес представляет также сравнение поведения рыб при разных скоростях течения и при разных уровнях турбулентности. Проведение подобных экспериментов входит в планы дальнейшего развития исследований по выяснению роли гидродинамической неоднородности среды на пищевое поведение рыб.

Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных исследований (проект № 03-04-48860).

#### Список литературы

Касумян А.О. Вкусовая рецепция и пищевое поведение рыб // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. Вып. 1. С. 78–93.

- Касумян А.О. Обонятельная система рыб. М.: Изд-во Московского университета, 2002. 87 с.
- Касумян А.О., Морси А.М.Х. Вкусовая чувствительность карпа, *Cyprinus carpio*, к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. № 3. С. 386–399.
- Касумян А.О., Николаева Е.В. Вкусовые предпочтения гуппи *Poecilia reticulata* (Cyprinodontiformes) // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 5. С. 696–703.
- Касумян А.О., Прокопова О.М. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя, *Tinca tinca* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 5. С. 670–685.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. Вкусовые свойства свободных аминокислот для молоди каспийской кумжи *Salmo trutta caspius* Kessler // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34. № 6. С. 831–838.
- Михеев В.Н. Интенсивность питания и поведение рыб при разной плотности корма // Труды всесоюзного совещания по вопросам поведения рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1991. С. 169–181.
- Михеев В.Н. Поиск корма и успех питания у молоди рыб: роль течений и ориентиров // Вопр. рыболовства. 2001. Прил. 1. С. 172–178.
- Михеев В.Н., Пакульская Д.С. Изменчивость характеристик пищевого поведения молоди рыб // Экспериментальные и полевые исследования поведения и распределения рыб. М.: ИЭМЭЖ, 1989. С. 5–24.
- Николаева Е.В., Касумян А.О. Сравнительный анализ вкусовых предпочтений и поведенческого ответа на вкусовые стимулы у самок и самцов гуппи, *Poecilia reticulata* // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40, № 4. С. 560–565.
- Николаева Е.В., Касумян А.О. Вкусовые предпочтения молоди полярной камбалы *Liopsetta glacialis* и полосатой зубатки *Anarhichas lupas* // Вопр. рыболовства. 2001. Прил. 1. С. 197–201.
- Павлов Д.С. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке. М.: Наука, 1970. 148 с.
- Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. Структура пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- Dussault G.V., Kramer D.L. Food and feeding behavior of the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae) // Can. J. Zool. 1981. V. 59. № 4. P. 684–701.
- Kasumyan A., Døving K.B. Taste preferences in fish // Fish and Fisheries. 2003. V. 4. № 4. P. 289–347.



- Kasumyan A., Mikhailova E.* Comparison of taste preferences and behavioral taste response in the nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* from the Moscow River and the White Sea basins // Fish chemosenses. 2004. P. 1–8.
- Kasumyan A.O., Sidorov S.S.* The palatability of free amino acids and classical taste substances in frolch char, *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) // Nordic J. of Freshwater Res. 1995. № 71. P. 320–323.
- Kasumyan A.O., Nikolaeva E.V.* Comparative analysis of taste preferences in fishes with different ecology and feeding // J. Ichthyol. 2002. V. 42. Suppl. 2. P. 203–214.
- Kleerekoper H., Gruber D., Matis J.* Accuracy of localization of a chemical stimulus in flowing and stagnant water by the nurse shark, *Gyglymostoma cirratum* // J. Comp. Physiol. 1975. V. 98. P. 257–275.
- Lupandin A.I., Kirillov P.I., Pavlov D.S.* Experimental study of the feeding of the dace *Leuciscus leuciscus* at different current velocities // J. Ichthyol. 2003. V. 43. Suppl. 2. P. 255–258.
- Nikolaeva C., Kasumyan A.* Behavioral taste responses in fishes with different ecology // Unpubl. Abstr. XXVII International Ethological Conference, Tubingen, Germany, 2001. P. 29.
- Sherman M.L., Moore P.A.* Chemical orientation of brown bullheads, *Ameiurus nebulosus*, under different flow conditions // J. Chem. Ecol. 2001. V. 27. № 11. P. 2301–2318.
- Wilson R.R., Smith K.L.* Effect of near-bottom currents on detection of bait by the abyssal grenadier fishes *Coryphaenoides* spp., recorded in situ with a video camera on a free vehicle // Mar. Biol. 1984. V. 84. № 1. P. 83–89.

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОМЫСЛОВОЙ ИХТИОФАУНЫ В РУСЛОВОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ В ГОДЫ С РАЗНЫМ ГИДРОЛОГИЧЕСКИМ РЕЖИМОМ

А.П. Новоселов, И.И. Студенов

*Северный филиал Полярного научно-исследовательского института  
морского рыбного хозяйства и океанографии, Архангельск, Россия,  
novoselov@sevpinro.ru; igor@sevpinro.ru*

Целью проведенных исследований явилось выполнение комплексных ихтиологических съемок для последующей оценки современного состояния промысловой ихтиофауны р. Северной Двины. В процессе полевых работ проводился анализ гидрологических параметров и видового состава контрольных уловов в русловой части реки в пространственно-временном аспекте. Участки сбора проб в 1997 и 1998 гг. представлены на рис. 1.

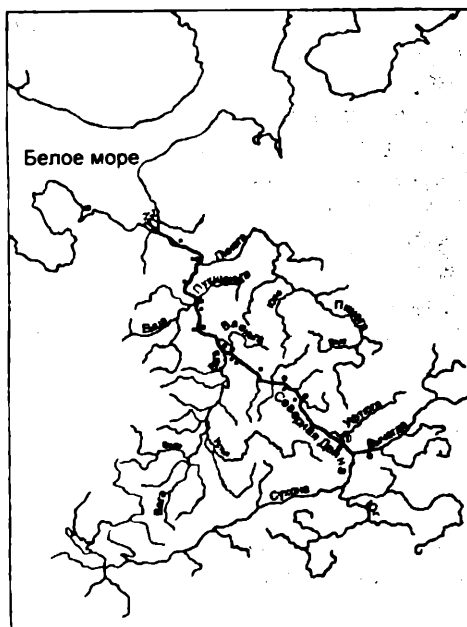


Рис. 1. Схема района работ и участков сбора материалов  
в 1997 (■) и 1998 (●) годах

Полевые работы выполнялись в различных по гидрологическим значениям условиях. Водный режим 1997 г. характеризовался крайне низкими уровнями воды в течение летне-осеннего периода, что вызвало изменение русловой структуры реки (сокращение площади заливных полей) и обусловило концентрацию рыбы в русловой части реки. Напротив, в 1998 г. уровни воды в течение всего сезона были предельно высокими. При этом большинство полей, заливов и прочих участков с обычно пониженными скоростями течения было промыто, и они практически не отличались от русловой части. При этой кажущейся идентичности ситуации условия были диаметрально противоположны. Это наложило отпечаток на гидрологические параметры, а также распределение рыб в реке в анализируемые годы с предельно низкими и высокими уровнями воды.

**Структура ихтиоценоза.** Результаты наших работ показали, что основу рыбной части сообщества русла Северной Двины в маловодный 1997 г. составляли окуневые (47.0%) и карповые рыбы (40.6%), в многоводный 1998 г. – карповые (85.5%). Количество сиговых рыб в условиях разной водности в целом было значительно меньшим, и составляло в 1997 г. 8.0% от всех выловленных рыб, в 1998 г. – лишь 1.8%. Так же незначительно в контрольных уловах были представлены осетровые (стерлядь), составлявшие в 1997 г. 3.6%, в 1998 г. – 0.9%. Тресковые (налим) и щуковые (щука) в оба года исследований были отмечены лишь единично, и только на отдельных станциях. Сиговые рыбы. В бассейне Северной Двины сиговые рыбы представлены двумя видами: сегом *Coregonus lavaretus* (L.) и нельмой *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt). Среди них в обобщенной выборке 1997 г. преобладал сиг (92.5%), доля нельмы составляла лишь 7.5%. Сиг был представлен частью нагульного стада, локализирующегося на различных участках русловой части Северной Двины, нельма – только неполовозрелыми особями. В 1998 г. нами было проанализировано нерестовое стадо сига в период осенней нерестовой миграции. Количество сига в пробах снизилось по сравнению с предыдущим годом до 54.6%, в то же время количество нельмы в контрольных уловах возросло до 45.5% (рис. 2).

В пространственном аспекте сиговые рыбы распределялись следующим образом. В 1997 г. их количество в контрольных уловах возрастало по направлению от верхних участков к низовым, изменяясь от 8.9% до 39.4%. Такое распределение объясняется тем, что нагульный сиг более распространен в нижнем течении Северной Двины, где расположены его основные кормовые биотопы. В 1998 г. практически весь пойманный сиг локализовался на верхних участках реки, поскольку в сентябре нерестовое стадо уже прошло средние участки Северной Двины и на период проведения контрольных обловов находилось на пути к нерестилищам.



Полевые работы выполнялись в различных по гидрологическим условиям условиях. Водный режим 1997 г. характеризовался крайне низкими уровнями воды в течение летне-осеннего периода, что вызвало изменение русловой структуры реки (сокращение площади заливных полей) и обусловило концентрацию рыбы в русловой части реки. Напротив, в 1998 г. уровни воды в течение всего сезона были предельно высокими. При этом большинство полей, заливов и прочих участков с обычно пониженными скоростями течения было промыто, и они практически не отличались от русловой части. При этой кажущейся идентичности ситуации условия были диаметрально противоположны. Это наложило отпечаток на гидрологические параметры, а также распределение рыб в реке в анализируемые годы с предельно низкими и высокими уровнями воды.

**Структура ихтиоценоза.** Результаты наших работ показали, что основу рыбной части сообщества русла Северной Двины в маловодный 1997 г. составляли окуневые (47.0%) и карповые рыбы (40.6%), в многоводный 1998 г. – карповые (85.5%). Количество сиговых рыб в условиях разной водности в целом было значительно меньшим, и составляло в 1997 г. 8.0% от всех выловленных рыб, в 1998 г. – лишь 1.8%. Так же незначительно в контрольных уловах были представлены осетровые (стерлядь), составлявшие в 1997 г. 3.6%, в 1998 г. – 0.9%. Тресковые (налим) и щуковые (щука) в оба года исследований были отмечены лишь единично, и только на отдельных станциях. Сиговые рыбы. В бассейне Северной Двины сиговые рыбы представлены двумя видами: сигом *Coregonus lavaretus* (L.) и нельмой *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt). Среди них в обобщенной выборке 1997 г. преобладал сиг (92.5%), доля нельмы составляла лишь 7.5%. Сиг был представлен частью нагульного стада, локализующегося на различных участках русловой части Северной Двины, нельма – только неполовозрелыми особями. В 1998 г. нами было проанализировано нерестовое стадо сига в период осенней нерестовой миграции. Количество сига в пробах снизилось по сравнению с предыдущим годом до 54.6%, в то же время количество нельмы в контрольных уловах возросло до 45.5% (рис. 2).

В пространственном аспекте сиговые рыбы распределялись следующим образом. В 1997 г. их количество в контрольных уловах возрастало по направлению от верхних участков к низовым, изменяясь от 8.9% до 39.4%. Такое распределение объясняется тем, что нагульный сиг более распространен в нижнем течении Северной Двины, где расположены его основные кормовые биотопы. В 1998 г. практически весь пойманный сиг локализовался на верхних участках реки, поскольку в сентябре нерестовое стадо уже прошло средние участки Северной Двины и на период проведения контрольных обловов находилось на пути к нерестилищам.

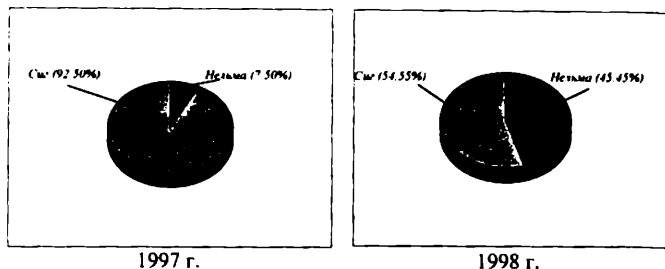


Рис. 2. Соотношение сига и нельмы в контрольных уловах

Соотношение отдельных видов сиговых рыб по станциям в русле р. Северной Двины в 1997–1998 гг. не имело выраженной закономерности. В 1997 г. сиг и нельма в контрольных уловах были представлены дифференцировано как в верхней, так и в нижней части реки и попадали на разных станциях. В 1998 г. молодь нельмы сопровождала в уловах нерестовому сигу только в верхнем и среднем течении реки, отмечаясь на одних и тех же станциях.

**Карповые рыбы.** Среди карповых рыб в обобщенной выборке 1997 г. преобладали плотва *Rutilus rutilus* (L.) – (41.4%) и лещ *Abramis brama* (L.) – (36.0%). В значительно меньшем количестве в уловах встречались верховка *Leucaspis delineatus* (Heckel) – (6.4%), белоглазка *Abramis sapa* (Pallas) – (5.4%) и укля *Alburnus alburnus* (L.) – (3.5%). Количество язя *Leuciscus idus* (L.) – (3.0%), ельца *Leuciscus leuciscus* (L.) – (2.5%), пескаря *Gobio gobio* (L.) – (1.5%) и речного голяна *Phoxinus phoxinus* (L.) – (0.5%) было незначительным. В осенний период 1998 г. наблюдалась несколько иная картина: количество белоглазки возросло до 54.5%, содержание плотвы и леща снизилось соответственно до 27.5% и 15.0%. Все остальные рыбы составляли в уловах менее 1.0% (рис. 3).

В пространственном аспекте карповые рыбы распределялись следующим образом. В 1997 г. их количество в контрольных уловах снижалось от верхних участков к нижним – с 85.7% до 7.6%. В 1998 г. доля карповых рыб в уловах на всех станциях была практически одинаковой и изменялось в пределах от 71.1 до 92.1%. Соотношение доминантных видов карповых рыб (лещ и белоглазка) по станциям в русле р. Северной Двины в разные годы различалось. В 1997 г. лещ доминировал в составе уловов практически на всех верхних станциях. На нижних станциях в контроль-

ных уловах была отмечена исключительно белоглазка. В 1998 г. белоглазка доминировала на большинстве станций, за исключением отдельных участков.

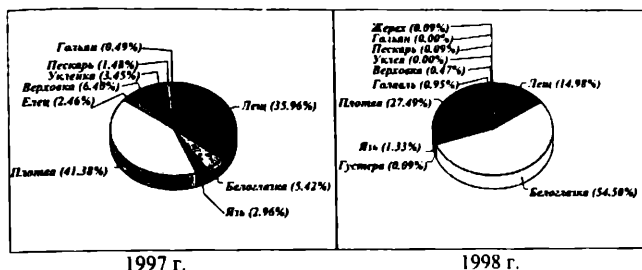


Рис. 3. Соотношение карповых рыб в контрольных уловах разных лет

Окуневые рыбы. Окуневые рыбы в обобщенной выборке 1997 г. были представлены в основном ершом *Gymnocephalus cernuus* (L.), доля которого составляла 83.4%. Содержание в уловах окуня *Perca fluviatilis* (L.) не превышало 16.2%. Судак *Stizostedion lucioperca* (L.) в контрольных выборках был отмечен лишь единично. В 1998 г. количество ерша резко снизилось – до 50.4%, содержание окуня, напротив, возросло до 47.6%. Возросла так же доля судака – с 0.4 до 2.2% (рис. 4).

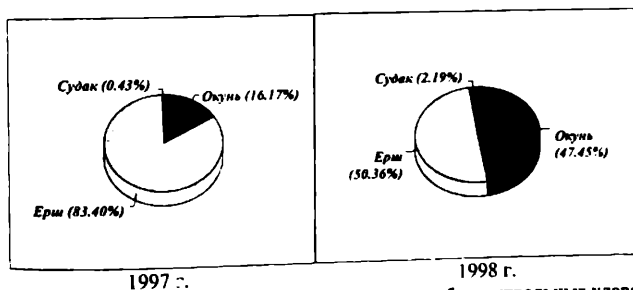


Рис. 4. Соотношение отдельных видов окуневых рыб в контрольных уловах

В пространственном аспекте окуневые рыбы распределялись следующим образом. В 1997 г. мы не наблюдали какой-либо выраженной зако-

номерности в распределении окуневых рыб в русле р. Северной Двины. В 1998 г. произошло снижение в контрольных уловах доли окуневых рыб от верхних станций к нижним – с 28.4% до 8.0%.

**Заключение.** Материалы, полученные в результате исследований 1997–1998 гг., могут служить в качестве исходных при разработке системы мониторинга р. Северной Двины, расчетах численности и определения оптимально допустимых уловов (ОДУ) основных промысловых рыб. Кроме того, данные исследований могут быть использованы при разработке научно обоснованного регулирования использования рыбных запасов и оценке величин ущербов рыбным ресурсам в результате хозяйственной деятельности. Следует отметить, что результаты исследований получены в аномальные по водности годы, поэтому для выяснения полной картины необходимо проведение аналогичной съемки при уровненом режиме, близком к среднемноголетнему.



УДК 597.473.9

## **НАЗНАЧЕНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ РАЗРЯДОВ АЗИАТСКИХ СОМОВ – ПРОБЛЕМА ОСТАЕТСЯ ОТКРЫТОЙ**

**В.М. Ольшанский<sup>1</sup>, К.С. Моршнев<sup>1</sup>, Нгуен Тхи Нга<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
vmolsh@yandex.ru*

<sup>2</sup> *Южное отделение совместного российско-вьетнамского тропического  
центра – ЮО ТЦ, Хошимин, Вьетнам, hangdost@yahoo.com*

Вопрос о назначении электрических разрядов рыб долгое время имел ответ только для сильноэлектрических рыб, использующих их для нападения и защиты. Еще Дарвин писал, что незнание назначения слабых электрических разрядов не позволяет представить какими шагами могло идти образование электрических органов.

Большой шаг в преодолении этой трудности был сделан Лиссманном (Lissmann, 1951, 1958), обнаружившим, что все тестировавшиеся представители клюворылообразных и гимнотобразных непрерывно или регулярно генерируют электрические разряды. Более того, все эти рыбы обладают чрезвычайно высокой чувствительностью к слабым электрическим полям. Лиссманн предположил, что электрические органы этих рыб являются частью системы электроориентации, в состав которой входит и электрорецепторная система. Серией убедительных поведенческих экспериментов было показано, что клюворылообразные и гимнотобразные используют свои разряды для активной локации объектов, для внутривидовой и межвидовой коммуникации, для ориентации в пространстве. Согласно Лиссманну электрорецепция в процессе эволюции возникла раньше электрогенерации и, следовательно, электрочувствительных животных должно быть больше, чем электрогенераторных. Это предположение полностью подтвердилось. В то же время из электрических рыб не все оказались электрочувствительными – электрорецепция у звездчатых сомов была обнаружена.

Из электрочувствительных рыб особый интерес представляли сомы. Наличие сильноэлектрических сомов *Malapteruridae* предполагало возможность наличия слабоэлектрических родственников. Исследуя электрорецепцию у сомов Лиссман и Мэйчин (Lissmann, Machin, 1963) пытались обнаружить электрические разряды, в частности, работая на клариевых сомах, но в публикации вынуждены были признать, что разрядов не обнаружили. Согласно их экспериментальным данным, подтвержденным позже другими исследователями (Finger, 1986), сомы наиболее чувствительны к стимулам длительностью порядка десятков–сотен миллисекунд.

Наконец, появляется сообщение (Hagedorn, Finger, 1986) и публикация М. Хейчдорн, М. Вомбла и Т. Фингера (Hagedorn et al., 1990), что сомы рода *Synodontis* могут генерировать слабые короткие электрические разряды. Из более сотни видов сомов рода *Synodontis* на наличие электрогенерации тестировалось 3 вида – *S. nigrita*, *S. obesus* и *S. schoutedeni*. От *S. nigrita* были зарегистрированы одиночные двухфазные разряды, а от особей двух других видов – пачки импульсов. Средняя длительность разряда для всех трех видов составляла около 4 мс. Указывалось, что в экспериментах с обратными связями рыбы не меняли ритм электрогенерации в ответ на стимулы, имитирующие разряды их вида. Однако, находясь в непосредственной близости друг от друга, рыбы увеличивали частоту разрядов.

В 1993 г. было показано (Орлов и др., 1993), что слабые электрические стимулы с параметрами, близкими к разрядам сомов рода *Synodontis*, вызывают изменения интервалов между разрядами. Это означало, что сомы способны воспринимать собственные разряды и что имеется центральная связь между электрорецепторной и электрогенераторной системами. Более того, величина и знак изменения периода между разрядами зависели от фазы стимула относительно собственного ритма разрядов (Ольшанский, Моршнев, 1996). Аналогичная зависимость реакции от фазы известна и гораздо сильнее выражена и у гимнотообразных, и у клюворылообразных, принимая у них формы известных поведенческих реакций – реакции избегания помехи и эхо-ответа. Это аргумент в пользу коммуникционной функции разрядов.

В 1994 г. был опубликован факт, крайне важный для расширения представлений об электрогенерации у сомов (Baron et al., 1994). Оказалось, что клариевые сомы, которые при одиночном содержании не генерируют электрических разрядов, будучи попарно помещенными в тесный аквариум, при активных агрессивно-оборонительных отношениях обмениваются электрическими разрядами. Во время парных взаимодействий изменялся характер электрических разрядов и у сомов со спонтанной электрической активностью, например *Synodontis nigrita* (Baron et al., 1994).

Факт существования сомов, которые генерируют разряды только при социальных взаимодействиях, объяснил неудачи предшествующих попыток и открывал путь к расширению списка электрических сомов. Новая методика и соответствующая ей аппаратура позволили расширить представления не только о видовом составе, но и зоогеографии пресноводных электрических рыб. До середины 90-х годов все исследованные пресноводные электрические рыбы относились к обитателям либо Южной Америки (гимнотиды), либо Африки (мормириды и сомы). Первая успешная регистрация электрических разрядов азиатских сомов была выполнена на

двухточечном сомике *Otpok bimaculatus* (Bloch, 1794), принадлежащем к семейству настоящих сомов Siluridae (Моршнев, Ольшанский, 1997). Характерные разряды наблюдались также только во время парных агрессивно-оборонительных отношений, но их амплитуды были малы и соизмеримы с величиной миограмм.

Второй вид азиатских сомов, для которых удалось зарегистрировать электрические разряды, – это *Parasilurus asotus* (L.), также относящийся к семейству Siluridae. Этот сом широко распространен в Восточной Азии от бассейна Амура, Байкала (завезен в 30-х годах) и рек бассейна Японского моря на юг до рек Южного Китая и о. Тайвань. Встречается на Сахалине и в Японии. Разряды представляют собой монополярные импульсы длительностью 100–200 мс и также регистрируются только при активном агрессивно-оборонительном взаимодействии.

Широкая серия экспериментов по исследованию электрогенерации у азиатских рыб была выполнена на клариевых сомах, культивируемых в Южном Вьетнаме (Ольшанский и др., 2002). Как и африканские клариевые эти рыбы генерируют монофазные разряды, длительностью порядка десятков мс, наблюдаемые при парных агрессивно-оборонительных отношениях. При одиночном содержании сомов и длительных наблюдениях нам не удалось зарегистрировать ни одного разряда, в том числе при механической стимуляции или подаче слабых электрических стимулов, точно имитирующих их разряды. Была реализована методика идентификации электрических разрядов при парных взаимодействиях. Методика позволила выявить индивидуальные характеристики разрядов и измерить амплитуды разрядов на теле одного сома при разряде другого сома. Построенные гистограммы амплитуд показали, что напряженность поля вблизи тела во время «чужого» разряда составляет порядка 200–1200 мкВ/см с максимумом в районе 400 мкВ/см. Амплитуды меньше 200 мкВ/см не наблюдались, т.е. во всех случаях сомы генерировали разряды находясь почти вплотную друг к другу. Позже это было подтверждено экспериментами с одновременной регистрацией разрядов и видеозаписью взаимного положения сомов: как правило, сомы одного размера генерируют разряд когда между головой атакующего сома и боком атакуемого сома расстояние меньше сантиметра.

По сравнению с известными порогоми электрочувствительности клариевых сомов, полученными по поведенческой методике и составляющими 0.75 мкВ/см (Lissmann, Machin, 1963), превышение составляет сотни раз. Генерация разрядов только в случаях очень близкой мишени и, соответственно, большие величины напряженности электрического поля на теле рыбы, открывают простор для множества спекуляций. Во-

первых, чем ближе мишень, тем легче ее рассмотреть с помощью системы электровидения и тем точнее можно сориентироваться относительно нее. Во-вторых, напряженности поля порядка мВ/см уже близки к порогам неспециализированного электровосприятия водными животными. В третьих, для электрочувствительных рыб столь мощное воздействие может означать попытку «ослепить электрический глаз» соперника во время атаки или обороны. Для клариевых сомов характерны острые внутривидовые агрессивные отношения. Такая гипотеза могла бы объяснить эволюционную цепочку возникновения сильноэлектрических сомов.

Существует кроме того возможность, что функционирование электрогенерации и электрорецепции, по крайней мере на какой-то стадии эволюции, шли независимо и что электрические органы служат неким внутренним целям. Воздействие которое рыба оказывает сама на себя во время разряда в любом случае сильнее, чем воздействие, оказываемое на другую рыбу. По данным В.Барона, электрический разряд черноморского звездочета, не имеющего специализированной электрорецепции, также наблюдается непосредственно перед атакой на другую рыбу. Таким образом, возможно, что электрический разряд помогает усилить атаку путем более четкой синхронизации мышц или является спусковым сигналом для быстрого выброса биологически активных веществ,

Результаты исследований электрической активности азиатских сомов интересно сопоставить с рассуждениями Ф. Стоддарта (Stoddard, 1999, 2002), основанными на его экспериментах с гимнитообразными. Согласно Стоддарту, монофазные электрические разряды с длительностями, соответствующими их наилучшему восприятию электрорецепторной системой, являются наиболее древними. Поскольку среди электрических рыб есть и хищники и их жертвы, то жертвы стали модифицировать разряды в сторону ухода из зоны наилучшего обнаружения. Таким образом некоторые виды электрических рыб стали укорачивать длительность разрядов, генерируя помимо первого монополярного импульса второй противоположной полярности, что в сумме приводит к биполярным импульсам. При этом наблюдается половой диморфизм разрядов – самцы имеют более длительные разряды, они легче обнаруживаются хищниками. В свете гипотезы Ф. Стоддарта африканские сомы рода *Synodontis*, имеющие бифазные разряды, а иногда и спонтанную электрическую активность, должны быть в плане электрогенерации более продвинутыми по сравнению с вышеперечисленными азиатскими сомами. В свете вышеперечисленной гипотезы об ударе по электрорецепторной системе соперника при внутривидовых отношениях самцы должны в большей мере нуждаться в соответствии длительности их разрядов характеристикам электрорецепторной системы. В этом случае их разряды будут вызывать более сильное воздействие на соперника.

Вопрос о половом диморфизме разрядов азиатских сомов и о роли электрических разрядов при нерестовом поведении на сегодняшний день остается полностью открытым. Эта проблема нуждается в тщательном экспериментальном исследовании, которое в настоящее время проводится на базе Приморского и Южного отделений Российско-Вьетнамского Тропического центра при активном участии вьетнамских специалистов.

#### Список литературы

- Моршнев К.С., Ольшанский В.М. Электрические разряды азиатского сома *Ompok bimaculatus* (Siluridae) // Докл. РАН. 1997. Т. 354. № 3. С. 419–422.
- Ольшанский В.М., Моршнев К.С. Выявление профилей фазной электрочувствительности у *Synodontis* (Mochokidae) // Докл. РАН. 1996. Т. 347. № 4. С. 564–566.
- Ольшанский В.М., Моршнев К.С., Насека А.М., Нгуен Тхи Нга. Электрические разряды клариевых сомов, культивируемых в Южном Вьетнаме // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 4. С. 549–557.
- Орлов А.А., Барон В.Д., Ольшанский В.М. Электрогенераторная активность *Synodontis* и ее изменения при действии слабых электрических полей // Докл. РАН. 1993. Т. 332. № 1. С. 110–113.
- Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M., Orlov A.A. Electric organ discharges of two species African catfish (*Synodontis*) during social behaviour // Anim. Behav. 1994. V. 48. P. 2–6.
- Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. African *Clarias* catfish elicits long-lasting weak electric pulses // *Experientia*. 1994. V. 50. P. 644–647.
- Finger T.E. Electroreception in catfish // *Electroreception* (Ed. T.H. Bullock, W. Heiligenberg). N.Y.: Wiley, 1986. P. 287–317.
- Hagedorn M., Finger T.E. Two species of synodonts are weakly electric // Abstr. 1st Int. Congr. Neuroethol., 1986.
- Hagedorn M., Womble M., Finger T.E. Synodontid catfish: a new group of weakly electric fish // *Brain Behav. Evol.* 1990. V. 35. P. 268–277.
- Lissmann H.W. Continuous electric signals from the tail of fish, *Gymnarchus niloticus* // *Nature*. 1951. V. 167. P. 201.
- Lissmann H.W. On the function and evolution of electric organs in fish // *J. Exp. Biol.* 1958. V. 35. P. 156–191.
- Lissmann H.W., Machin K.E. Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*) // *Nature*. 1963. V. 199. P. 88–89.
- Stoddard P.K. Predation enhances complexity in the evolution of electric fish signals // *Nature*. 1999. V. 400. P. 254–256.
- Stoddard P.K. The evolutionary origins of electric signal complexity // *J. Physiol. (Paris)*. 2002. V. 96. P. 485–491.

УДК 597.473.9

## **ОСОБЕННОСТИ СОЗДАНИЯ АППАРАТУРЫ ДЛЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЭЛЕКТРОКОММУНИКАЦИИ СОМОВ**

**В.М. Ольшанский<sup>1</sup>, К.С. Моршнев<sup>1</sup>, О.А. Солдатов<sup>1</sup>,  
Нгуен Тхи Нга<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
vmolsh@yandex.ru*

<sup>2</sup> *Южное отделение совместного российско-вьетнамского тропического  
центра – ЮО ТЦ. Хошимин, Вьетнам, hangdoste@yahoo.com*

В отличие от изучения зрения, где биолог может опираться на собственный опыт зрительного восприятия и аппроксимировать его на поведение рыбы, например, предполагая сигнальное значение брачной окраски, при изучении электрокоммуникации мы можем опираться только на помощь приборов и на физические представления о свойствах электрических токов в водной среде. Поэтому изучение электрокоммуникации рыб невозможно без тесного взаимодействия биологов, физиков и инженеров и требует создания и использования специальной аппаратуры для регистрации слабых электрических сигналов.

Требования к аппаратуре постоянно меняются по мере смены объектов исследований или характера решаемых задач. Из трех групп пресноводных слабозлектрических рыб наиболее изучены клюворылообразные и гимнотобразные. Все представители этих двух групп непрерывно генерируют электрические сигналы сравнительно большой амплитуды. Частотный диапазон сигналов соответствует диапазону звукозаписывающей аппаратуры. Таким образом, для исследования электрокоммуникации у этих рыб пригодны и обычные магнитофоны и звуковые карты персональных компьютеров. Исследователь также может использовать аппаратуру и программное обеспечение одновременной записи изображения и звука, присоединив вместо микрофона пару регистрирующих электродов.

Электрические разряды представителей третьей группы пресноводных слабозлектрических рыб – сомов – гораздо ниже и по амплитуде и по частоте. Более того, у некоторых сомов, например, клариевых, способность генерировать электрические разряды проявляется только в процессе социальных взаимодействий (Baron et al., 1994). Таким образом, при тестировании сомообразных на их способность к электрогенерации следует учитывать и то, что их разряды могут быть чрезвычайно редкими, и то, что они могут быть малы по амплитуде – соизмеримы с электромиограм-

мами, и то, что длительность разрядов может составлять от единиц миллисекунд (как у сомов рода *Synodontis*) до десятков или даже свыше 100 мс (как у клариевых сомов).

Таким образом, аппаратура для изучения электрокоммуникации сомов должна обеспечивать высокое усиление, малые шумы, эффективное подавление электрических помех, широкий динамический диапазон. Аппаратура должна без заметных искажений фиксировать монополярные импульсы длительностью порядка десятков миллисекунд (звуковые карты этого не позволяют) и в тоже время успевать оцифровывать короткие биполярные разряды длительностью, исчисляемой единицами миллисекунд. Электрические разряды сомов крайне разнообразны и переменны по форме и естественным представляется требование, чтобы аппаратура точно фиксировала форму каждого разряда.

Поскольку сомы генерируют разряды относительно редко, то желательно, чтобы аппаратура работала в режиме захвата с предысторией, чтобы фиксировать только разряды и пропускать паузы между ними. В первых версиях разработанных нами устройств регистрации и оцифровки разрядов каждый зафиксированный разряд пересылался на компьютер сразу после его обнаружения. Поскольку время пересылки разряда по последовательному каналу связи с персональным компьютером (RS-232) даже на максимальной скорости 115 кбод значительно больше, чем длительность разряда, образовывалась «мертвая зона», что приводило к пропускам близких по времени разрядов и трудности обнаружения серий разрядов. Для устранения этого недостатка нами были разработаны и изготовлены новые комплекты регистрирующей аппаратуры на базе микроконтроллера MSP430 и двух микросхем флэш-памяти AT45DB321 объемом по 4 Мб. В оперативной памяти микроконтроллера для оцифрованных данных отведено два буфера, заполняемых поочередно. Заполненный буфер переписывается во флэш-память, а в это время заполняется другой буфер. Такая аппаратура может работать автономно, обеспечивая длительные записи разрядов без пропусков. Поскольку амплитуда регистрируемых разрядов меняется в зависимости от ориентации рыб относительно электродов, для надежной фиксации всех разрядов аппаратура выполнена двухканальной, а в аквариуме размещаются две пары электродов, расположенных перпендикулярно друг к другу.

Одной из основных проблем при экспериментальном исследовании электрических разрядов в процессе социальных взаимоотношений является проблема идентификации источника – какая из взаимодействующих особей генерирует данный зафиксированный разряд. В работе В.М. Олшанского с соавторами (2002) на одном из двух сомов, участвовавших в опыте, закреплялась с помощью банджа дополнительная пара электро-

дов, что позволяло точно определять для каждого разряда его источник и измерять электрическое напряжение на теле сома как во время собственных, так и во время чужих разрядов.

Однако закрепление на соме бандажа и наличие идущего от него провода приводят к искажению естественного поведения этой особи. Известный выход из этой трудности – одновременная видеозапись и регистрация электрических сигналов. Синхронизация записей осуществляется по текущему времени. При этом на устройстве регистрации предусмотрено 4 светодиода, находящихся во время записи в кадре и позволяющих при анализе видеозаписи точно зафиксировать момент начала разряда и определить направление источника разряда. Поскольку ранее было установлено, что во время разряда клариевых сомов голова отрицательна, то по полярности регистрируемых напряжений на двух парах можно качественно оценить, куда ориентирована рыба, генерирующая разряд. Соответственно, первый светодиод загорается, если регистрируемое напряжение на первом канале отрицательно и по величине выше порога. Второй – если напряжение на первом канале положительно и выше порога. Аналогично два других диода отображают ситуацию на втором канале. Более точно направление можно установить, анализируя запись электрического разряда и сопоставляя не только полярность, но и относительные амплитуды зарегистрированных напряжений.

При проведении экспериментов следует очень тщательно отнестись к изготовлению и закреплению электродов. На границах электродов и воды возникают электрохимические потенциалы, представляющие серьезную проблему при регистрации слабых низкочастотных сигналов. Схематические и программные пути преодоления этой трудности известны и описаны, например, в статьях, посвященных разработке электрокардиографов (Бош, Хартманн, 2004). В отличие от электрокардиографии при регистрации электрических разрядов рыб не надо обеспечивать высокое входное сопротивление, что облегчает задачу, однако надо иметь возможность регистрировать более слабые сигналы, чем при регистрации кардиограмм. Критерии выбора материала электродов и размеров электродов на электрические характеристики регистрирующих антенн подробно описаны в монографии (Ольшанский, 1990). Мы применяли электроды из угля, нержавеющей стали, латуни, серебра. Форма и размеры электродов возможны разные, например, соизмеримые с размером стенок аквариума. Однако, как правило, мы используем меньшие электроды, например, трубки диаметром 2 см и длиной 10 см. Важно, чтобы электроды были жестко закреплены и аквариум был хорошо заземлен. Часто возникает проблема помех от радиостанций – антенной служат провода, идущие от аппаратуры к электродам. Поэтому провода нужно делать по воз-



возможности короткими, на общем участке сплестать, а во входной цепи ставить шунтирующие емкости, убирающие высокочастотные радиопомехи.

В комплекте с регистрирующей аппаратурой целесообразно применение калибратора – небольшой дипольной антенны, соединенной с автономным генератором электрических сигналов. Желательно предусмотреть возможность измерения тока в калибраторе и напряжения на калибраторе. С помощью такого калибратора можно проверить для данного аквариума зависимость регистрируемых сигналов от положения и ориентации источника, проверить работоспособность аппаратуры и убедиться в правильности определения полярности источника, измерить электропроводность воды.

Вышеописанная аппаратура была успешно применена как в полевых так и в лабораторных экспериментах по электрокоммуникации вьетнамских клариевых сомов. Экспериментальные исследования электрической активности клариевых сомов в различных поведенческих ситуациях представляют особый интерес по многим причинам. Во-первых, клариевые сомы были первыми сомообразными, для которых было показано наличие специализированной электрорецепции и определены количественные характеристики электровосприятия (Lissmann, Machin, 1963). Во-вторых, электрическая активность клариевых сомов очевидным образом связана с социальным поведением – разряды наблюдаются только при активном поведении сомов (Baron et al., 1994). Электрофизиологические исследования электрогенерации у сомообразных с искусственным запуском разрядов путем стимуляции соответствующей зоны мозга также выполнялись на представителях этого рода *Clarias gariepinus* (Барон и др., 2002). На этом же виде были выполнены исследования изменений характеристик разрядов в процессе онтогенеза (Моршнева, Барон, 2001). Электрические разряды клариевых сомов были зарегистрированы непосредственно в условиях их обитания (Барон и др., 2001).

Во Вьетнаме известно по крайней мере 3 вида натуральных клариевых сомов – *C. macrocephalus*, *C. batrahus* и *C. fuskus*. Кроме того, во Вьетнаме в огромных масштабах (сотни миллионов особей в год) культивируются гибриды *C. Gariepinus* × *C. macrocephalus*. Эксперименты осуществлялись на 15 особях натуральных *C. macrocephalus* и 9 гибридах. Количество рыб одновременно помещенных в аквариум варьировало от 2 до 5. Количество разрядов определяется интенсивностью социальных взаимоотношений – чем больше атак, тем больше разрядов. Если в аквариуме находятся две особи, то, как правило, разрядов регистрируется больше, чем в случае трех или четырех рыб. Например, от 2 самок размером 24 и 23 см в аквариуме 68 × 40,5 × 48,5 см за 2-часовой период наблюдений

(с  $8^{00}$  до  $10^{00}$ ) было зарегистрировано 425 разрядов. Общее количество зарегистрированных разрядов превышает десять тысяч. Эксперименты включали регистрацию электрических разрядов при нерестовом поведении, вызываемом инъекциями нерестина. Непрерывная регистрация электрических сигналов периодически сопровождалась видеозаписью. Полученные результаты позволяют расширить представления об электрокоммуникации у сомов.

### Список литературы

- Барон В.Д., Моршнев К.С., Ольшанский В.М. и др. Наблюдения электрической активности силуриевых сомов (Siluriformes) в оз. Чамо (Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 4. С. 542–549.
- Барон В.Д., Орлов А.А., Моршнев К.С. Запуск электрических разрядов сома *Synodontis serratus* and *Clarias gariepinus* // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 2. С. 223–230.
- Бош Э.К., Хартманн Э. Электрокардиограф на базе микроконвертора // Компоненты и технологии. 2004. № 6. С. 60–69.
- Моршнев К.С., Барон В.Д. Электрическая активность африканских сомов *Clarias gariepinus* в процессе онтогенеза // Докл. РАН. 2001. Т. 380. № 3. С. 422–424.
- Ольшанский В.М. Бионическое моделирование электросистем слабозлектрических рыб. М.: Наука, 1990. 208 с.
- Ольшанский В.М., Моршнев К.С., Насека А.М., Нгуен Тхи Нга. Электрические разряды клариевых сомов, культивируемых в Южном Вьетнаме // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 4. С. 549–557.
- Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. African *Clarias* catfish elicits long-lasting weak electric pulses // *Experientia*. 1994. V. 50. P. 644–647.
- Lissmann H.W., Machin K.E. Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*) // *Nature*. 1963. V. 199. P. 88–89.

УДК 597-153

## **ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ ЗАВОДСКОЙ И ДИКОЙ СЕМГИ В РЕКАХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА**

**А.В. Орлов**

*Государственный комитет по рыболовству РФ, Москва, Россия*

Катастрофическое состояние ряда популяций вызвало огромный интерес к поддержанию и увеличению природных популяций за счет искусственного разведения. Основной проблемой, несмотря на свою длительную историю, по-прежнему остается вопрос об эффективности искусственного воспроизводства рыб.

В настоящее время накоплен обширный материал о физиологических, поведенческих и других негативных особенностях заводской молоди, определяющих низкий уровень ее выживания (Greene, 1952; Vincent, 1960; Flick, Webster, 1964; Moyle, 1969; Reisenbichler, McIntyre, 1977; Bachman, 1984; Никоноров, Витвицкая, 1993; Кловач, 2003).

Известно, что интенсивность питания заводской молоди после попадания в реку крайне низка, а видовой состав кормовых организмов у них существенно беднее, чем у диких особей (Sosiak et al., 1979). Значительные различия между дикой и заводской молодью атлантического лосося (*Salmo salar* L.) были отмечены при исследовании их питания на естественных местообитаниях после ската во фьорды Норвегии (Hvidsten, 1994). Индекс наполнения желудка у заводской молоди лососевых при скате в море во много раз ниже, чем у диких покатников (Бакштанский и др., 1982). У нее не обнаружено характерной для естественной молоди суточной ритмики питания, соответствующей колебаниям численности дрефты (Задорина, 1985).

Данная работа посвящена особенностям пищевого поведения у заводской и дикой молоди семги после их выпуска в реку. В ней сравнительном аспекте исследуется вопрос эффективности пищевого поведения заводской и дикой молоди лососевых в естественных условиях лососевых рек Кольского полуострова.

Материал по сравнительному анализу питания дикой и заводской молоди в естественных условиях собран на реках Лувеньга и Щугор, куда выпускалась молодь с Кандалакшского рыболовного завода. Подводные наблюдения за поведением молоди, сбор дрефты и измерение скорости течения проводили на участках, где питалась облавливаемая рыба.

Подводные исследования проводили два раза в сутки на разных участках р. Лувеньга (более 43 наблюдений). Работу выполняли в следующем

порядке. Снаряженный гидрокостюмом, маской и дыхательной трубкой наблюдатель осторожно ложился на дно у левого берега, где глубина не превышала 0,3 м. Затем, при высокой прозрачности воды, наблюдатель определял распределение и численность рыб, происхождение молоди (дикая, заводская). Идентификация молоди не вызывала затруднений. Вся заводская рыба помечена отрезанием жирового плавника, а также отличается от дикой нарушениями чешуйного покрова, неровными и относительно небольшими плавниками, часто некрозом спинного плавника. Перезимовавшая в реке заводская молодь отличается утолщенной каймой на спинном плавнике. Индивидуальные особенности экстерьера в ряде случаев позволяли не только идентифицировать происхождение молоди, но и узнавать отдельных рыб, в том числе диких.

Пробы дрейфа были собраны дрейфтерной ловушкой, представляющей собой деревянную рамку размером 20 × 60 см, обшитую мешком из газа № 23, экспозиция ловушки – 15 мин. Всего собрано 62 пробы дрейфа.

Молодь семги отлавливали с помощью ловушки рыбоучетного загораживания. Было исследовано питание 34 диких и 44 заводских особей. Интенсивность питания молоди определяли по индексам наполнения желудочно-кишечных трактов, выраженным в процедиимилле.

Через месяц после выпуска заводская молодь начала весьма активно питаться. Судя по количеству пищи, приходящемуся в среднем на один желудок, дикая молодь кормилась интенсивнее заводской. Индекс наполнения желудочно-кишечного тракта у заводских рыб был ниже ( $57^{0/000}$ ), чем у диких ( $154^{0/000}$ ) (рис. 1).

Гидробионты в толще воды р. Лувеньга составляют 3% от общего количества оформленных частиц, остальные 97% – это экзувии водных и воздушных насекомых, водоросли, различные растительные остатки. Эти некормовые объекты чаще встречаются в желудках заводских рыб (у 11 особей), чем диких (у одной особи). Заводская молодь хуже дифференцирует кормовые объекты в толще воды и совершает больше ошибочных пищевых бросков (на 20–30%). На участках с быстрым течением и, соответственно, более высокой скоростью переноса частиц дрейфа эта ситуация усугубляется.

Это подтверждается сравнительными данными по пищевой активности заводской и дикой молоди семги. Большое количество ошибочных пищевых бросков, совершаемых заводской молодью, приводит к тому, что помимо сравнительно тесной и достоверной зависимости количества пищевых бросков от плотности кормового дрейфа (только кормовые частицы) ( $r = 0.65$ ;  $F = 10.4$ ;  $p < 0.05$ ), у них наблюдается сходная достоверная зависимость числа бросков и от общей плотности дрейфа (кормовые + некормовые частицы) ( $r = 0.52$ ;  $F = 5.2$ ;  $p < 0.05$ ).

В отличие от заводских особей, у диких рыб количество пищевых бросков не зависит от общей плотности дрефта ( $r = -0.18$ ;  $F = 0.5$ ;  $p = 0.49$ ) и в то же время отмечена гораздо более тесная, чем у заводских особей, положительная связь количества пищевых бросков с плотностью кормового дрефта ( $r = 0.92$ ;  $F = 80.8$ ;  $p = 0.001$ ).

Дикие покатники выбирают в потоке участки со скоростями в среднем 0.47 м/с и большей плотностью дрефта (3.20 экз./м<sup>3</sup>). Предпочитаемые скорости потока у заводской молодежи при питании не превышают 0.30 м/с, но заводские рыбы, попавшие после переката в поток с большей скоростью (в среднем 0.52 м/с) и меньшей плотностью дрефта (2.66 экз./м<sup>3</sup>), в отличие от диких, не делали попыток выйти из него.

Анализ качественного состава содержимого желудочно-кишечных трактов позволили выявить определенные различия в пищевой избирательности диких и заводских пестряток.

За весь период наблюдения в желудочно-кишечных трактах заводских покатников р. Лувеньга в среднем содержалось до 16% (по массе) личинок ручейников с домиками (у диких только 0.9%), до 31% воздушных насекомых (у диких 24%), 3.6% моллюсков (у диких 0.6%) и 15% некормовых частиц (у диких 7%) (см. таблицу).

Состав пищи (% массы содержимого желудочно-кишечного тракта)  
заводской и дикой молодежи семги в р. Лувеньга

Организмы, отмеченные в желудочно-кишечном тракте	Заводские особи	Дикие особи
Личинки поденок	15.3	41.9
Личинки ручейников	15.1	23.8
Личинки ручейников с домиком	16.1	0.9
Личинки двукрылых (мошки и хирономиды)	2.2	0.4
Куколки (хирономиды и ручейники)	0.3	1.2
Имаго (воздушные насекомые)	31.7	24.2
Моллюски	3.6	0.6
Некормовые частицы	15.7	7.0

Основу питания диких особей составляли личинки поденок, ручейников и хирономид, которые имели 100%-ную встречаемость и преобладали в кормовой части дрефта. Следовательно, дикая молодежь питалась преимущественно кормовыми частицами, дрейфующими в потоке.

Качественный состав пищи у заводских рыб был сходным, однако компоненты питания, являющиеся главными для диких особей, в их желудочно-кишечных трактах имели меньшую встречаемость. Значитель-

ную часть в рационе заводских пестряток занимали случайные и второстепенные (для диких особей) объекты – личинки ручейников с домиками, куколки и имаго различных насекомых. В отличие от диких особей, заводские рыбы получали значительную часть своего рациона, собирая кормовые организмы со дна или с камней. Кроме того, видное место в спектре питания заводских рыб занимали компоненты, в состав которых входили песок, детрит и водоросли, составлявшие у некоторых особей до 8% веса всего пищевого комка.

Среднее количество организмов в желудке у заводских особей составило 10, а у диких особей 128; средний индекс наполнения у заводских рыб –  $82\%_{000}$ , а у диких –  $94\%_{000}$ . Средний индекс для одного организма, содержащегося в желудках рыб, у заводских особей был равен соответственно  $6.6\%_{000}$ , а у диких –  $0.7\%_{000}$ . Эти результаты свидетельствуют о том, что в спектре питания заводских особей присутствуют организмы, обладающие большим индивидуальным весом, в первую очередь, моллюски и ручейники с домиками.

Эти различия в питании заводской и дикой молоди в значительной мере связаны с особенностями их пищевого поведения.

Дикие покатники выбирают в потоке участки со скоростями в среднем 0.47 м/с и большей плотностью дрефта ( $3.20 \text{ экз./м}^3$ ). Предпочитаемые скорости потока у заводской молоди при питании не превышают 0.22–0.23 м/с (Bakshantsky et al., 1980; Сафонов, 1981; Сафонов и др., 1985), а в ночное время – 0.27 м/с (Сафонов и др., 1985), но заводские рыбы, попавшие после переката в поток с большей скоростью (в среднем 0.52 м/с) не делали попыток выйти из него, но при этом не были способны и питаться. Следовательно, дикие покатники, как и дикие пестрятки, успешнее оптимизируют условия питания, выбирая участки с большей плотностью дрефта предпочитаемых размеров и с определенной скоростью потока, позволяющей им дольше задерживаться на избираемых участках и эффективно питаться.

По данным Г.И. Ермолаева (1982), при скоростях течения около 0.5 м/с только половина заводских покатников способна некоторое время сопротивляться потоку в толще воды, 40% особей остаются на месте, держась у дна, а 10% сносится течением. Приведенные значения получены для молоди, которая держится в потоке головой против течения. При питании, когда рыбы совершают пищевые броски под углом к течению, вероятность сноса увеличивается. Так, Н.В. Сафонов с соавторами (1985) показали, что между избираемой молодью лосося скоростью потока и дальностью пищевых бросков существует отрицательная связь, которая в наибольшей степени выражена у заводских покатников ( $r = -0.63$ ) и в наименьшей – у диких ( $r = -0.51$ ). У заводской молоди это связано с отсутствием необходимых навыков для питания в условиях быстрого тече-

ния. В результате заводские рыбы, у которых, значительную часть рациона получают, собирая кормовые организмы со дна или камней.

При этом дикая молодь крайне редко берет корм непосредственно с донного субстрата. Соизмеримые с показателями дикой молоди значения интенсивности питания достигаются у заводских особей, в основном, за счет тяжелых, не встречающихся в составе дрефта, организмов, обитающих на дне реки (личинки ручейников с домиками и моллюсков). Отсутствие у молоди лососевых специализированных морфологических структур для разрушения домиков и створок этих организмов (подобных, например, глоточным зубам у карповых) создает проблемы с их перевариванием и усвоением.

Снижение эффективности пищевого поведения заводской молоди при низких скоростях течения обусловлено тем, что они вынуждены питаться более мелкими частицами дрефта или схватывать упавших воздушных насекомых, имеющих положительную плавучесть и, соответственно, плывущих на поверхности воды. Так, ранее было установлено (Wankowski, Thorpe, 1979), что диаметр пищевых частиц, переносимых потоком воды со скоростью ниже 33 см/с, не превышает 1 мм, в то время как молодь атлантического лосося длиной свыше 12 см предпочитает более крупные частицы (Wankowski, 1979). Следовательно, на участках с предпочитаемыми скоростями течения (до 0.27 м/с) из-за отсутствия кормовых частиц оптимального размера, заводские особи вынуждены бросаться за более мелкими, энергетически менее выгодными, объектами или собирать наиболее доступных для них воздушных насекомых, падающие на поверхность воды в местах концентрации заводских особей. У некоторых заводских рыб доля этих кормовых объектов в питании достигает 40% по массе.

Сравнивая питание и поведение молоди лосося в пруду, в котором выдерживается заводская молодь перед выпуском в реку и непосредственно в реке, А.Р. Митанс (1970) подчеркивает, что практически при всех методах искусственного выращивания лосося можно ожидать, что выпущенная в естественные водоемы заводская молодь окажется менее приспособленной к питанию дрефтом, чем дикая.

Пищевое поведение заводской молоди характеризуется более низкой, чем у дикой, эффективностью пищевых бросков. Особи заводского выращивания хуже дифференцируют кормовые объекты в толще воды, из-за чего совершают больше ошибочных пищевых бросков. Заводская молодь значительно хуже ориентируется в потоке воды и не способна выбирать наиболее оптимальные для обитания участки реки с умеренной скоростью течения и повышенной плотностью дрефта. Даже в тех случаях, когда через некоторое время после выпуска в реку заводские особи сравнялись по интенсивности питания с дикими, значительную часть в ра-

ционе искусственно выращенных рыб все равно занимали случайные и второстепенные (для диких особей) объекты – моллюски, личинки ручейников с домиками, куколки различных насекомых, имаго и некормовые частицы.

Если у дикой молоди характер распределения и динамика покатной миграции зависят от целого ряда внешних факторов (уровня обеспеченности пищей, рельефа дна, обеспечивающего укрытия, скорости течения и наличия хищников), то у заводской молоди основным фактором, лимитирующим расселение и определяющим характер ската, становится скорость течения, которой они способны или не способны противостоять.

Таким образом, все приведенные выше материалы по питанию молоди лососевых свидетельствуют о том, пищевое поведение заводских особей в меньшей степени соответствует оптимальному, по сравнению с дикими рыбами. Совокупное воздействие рассмотренных факторов приводит к тому, что изначально более упитанная заводская молодь семги (Бахштанский и др., 1981; Аскман, 1986) уже за первые 40 сут после выпуска в реку теряет до 50% полостного жира (Митанс, 1970; Шустов и др., 1980).

#### Список литературы

- Бахштанский Э.Л., Задорина В.М., Лоечко А.А. Характеристика ската и особенности заводской и дикой молоди семги в р. Лувеньге // Материалы семинара «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Петрозаводск, 1981. С. 147–150.
- Бахштанский Э.Л., Лепская В.Н., Лоечко А.А. и др. Адаптация и преадаптация заводской и дикой молоди атлантического лосося к естественным условиям реки и моря // Тез. докл. VI Всесоюз. конф. по экол. физиологии. Сыктывкар, 1982. Т. 1. С. 114–115.
- Bakshtransky E.L., Lepskaya V.A., Rozhdesvenskaya, V.I. et al. Peculiarities in adaptation of hatchery and wild Atlantic Salmon smolts to brackish water ( $13^0_{\infty}$ ) // ICES, C.M. 1980. (P: 8). P. 1–16.
- Ермолаев Г.И. Выживаемость заводской молоди семги *Salmo salar* L. в речной период // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1982. Вып. 190. С. 70–71.
- Задорина В.М. Суточная динамика дрефта и суточная ритмика питания молоди семги в реках Кольского полуострова // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л.: Наука, 1985. С. 120–129.
- Кловач Н.В. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 164 с.
- Митанс А.Р. Поведение, питание и рост заводской молоди после выпуска в реку // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1970. Вып. 7. С. 108–111.



- Никоноров С.И., Витвицкая Л.В. Эколого-генетические проблемы искусственного воспроизводства осетровых и лососевых рыб. М.: Наука, 1993. 254 с.
- Сафонов Н.В. Двигательная активность и направленность перемещения заводских сеголетков семги // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 170–173.
- Сафонов Н.В., Держинская И.А., Харенко Н.Н. Суточная двигательная активность смолтов атлантического лосося // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л. Наука, 1985. С. 107–119.
- Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Смирнов Ю.А. О сроках адаптации заводской молоди семги к речным условиям // Вopr. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 4(123). С. 758–761.
- Ackman R.G. Comparison of fatty acids and lipids of smolting hatchery and wild Atlantic salmon *Salmo salar* // Takeuchi Toshio (Lipids). 1986. V. 21. № 2. P. 117–120.
- Bachman R.A. Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream // Trans. Amer. Fish. Soc. 1984. V. 113. P. 1–32.
- Flick W.A., Webster D.A. Comparative first year survival and production in wild and domestic strains of brook trout, *Salvelinus fontinalis* // Trans. Amer. Fish. Soc. 1964. V. 93. P. 58–69.
- Greene C.W. Results of stocking brook trout of wild and hatchery strains at Stillwater Pond // Trans. Amer. Fish. Soc. 1952. V. 81. P. 43–52.
- Hvidsten N.A. Migration and nutrition in wild and hatchery reared salmon postsmolt // Nordic J. Freshwater Res. 1994. V. 69. P. 100.
- Moyle P.B. Comparative behavior of young brook trout of domestic and wild origin // Prog. Fish-Cult. 1969. V. 31. P. 51–59.
- Sosiak A.J., Randall R.G., McKenzie J.A. Feeding by hatchery-reared and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr in stream // J. Fish. Res. Board. Can. 1979. V. 36. № 11. P. 1408–1412.
- Vincent R.E. Some influences of domestication upon three stocks of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) // Trans. Amer. Fish. Soc. 1960. V. 89. P. 35–52.
- Wankowski J.W.J. Morphological limitations prey size selectivity and growth response of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. Fish. Biol. 1979. V. 14. P. 89–100.
- Wankowski J.W.J., Thorpe J.E. Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. juveniles // J. Fish. Biol. 1979. V. 14. P. 239–249.

УДК 597.08

## МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ ТРЕХЗУБОЙ МИНОГИ *LAMPETRA TRIDENTATA* В МОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

А.М. Орлов<sup>1</sup>, А.В. Винников<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного  
хозяйства и океанографии, Москва, Россия, orlov@vniro.ru

<sup>2</sup> Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и  
океанографии, Петропавловск-Камчатский, Россия, vinnikov@kamniro.ru

В наших дальневосточных водах обитает два вида миног: тихоокеанская *Lethenteron camchaticum* и трехзубая *Lampetra tridentata*, первая из которых обычна в арктическом бассейне и северо-западной Пацифике, а вторая считается в российских водах редким видом (Прохоров, Грачев, 1965; Мягков, 1983; Федоров, Парин, 1998; Шейко, Федоров, 2000; Parin, 2001). Трехзубая минога – наиболее многочисленный вид паразитических миног западного побережья Канады (Richards et al., 1982), долгое время считалась эндемиком североамериканских вод (Андрияшев, 1939). Сведения о паразитизме данного вида на различных видах рыб в западной части Берингова моря появились в начале 1960-х годов (Новиков, 1963; Абакумов, 1964; Прохоров, Грачев, 1965), и с тех пор в научной литературе никакой информации о морском периоде жизни рассматриваемого вида в российских водах опубликовано не было.

Тем не менее, трехзубая минога остается одним из самых малоизученных видов паразитических миног (Абакумов, 1964; Robinson et al., 2002) и заслуживает самого пристального исследования (Мягков, 1983). Из всех северитихоокеанских видов она представляет наиболее серьезную угрозу для других рыб (Richards et al., 1982), паразитируя на многих промысловых видах (Новиков, 1963; Абакумов, 1959, 1964; Прохоров, Грачев, 1965; Scott, Crossman, 1973; Beamish, 1980; Love, 1996), а мнение о редкости данного вида и его относительно незначительной роли в качестве источника смертности промысловых рыб сформировалось по причине слабой изученности (Beamish, Levings, 1991).

Целью данного исследования является выработка некоторых методических рекомендаций по изучению пищевого поведения трехзубой миноги в морской период жизни, которые позволят собирать материалы по единой схеме (разработана таблица) для облегчения в дальнейшем их

систематизации и анализа, что, в конечном счете, поможет получить новые знания по практически неизученным сегодня сторонам экологии и биологии рассматриваемого вида в период обитания в море. Предложенная схема может быть использована также при изучении любого другого паразитического вида миног.

В основу исследования положены материалы, собранные на российских и японских судах в 2001–2004 гг. в западной части Берингова моря и тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. Кроме того, использованы результаты анализа обширного числа литературных источников как по трехзубой миноге, так и другим видам паразитических миног, что позволяет, с одной стороны, более широко, подойти к проблеме исследования морского периода жизни рассматриваемого вида, а с другой – разработать достаточно унифицированную методически схему исследований, которая может быть применима и к другим видам паразитических миног.

Схема районирования поверхности тела рыб для выявления предпочитаемых миногой участков для присасывания заимствована из работ Леннона (Lennon, 1954) и Кокрэна (Cochran, 1986) с небольшими изменениями нумерации в соответствии с частотой встречаемости ран и следов от присасывания трехзубой миноги на теле рыб. Характеристика ранений базируется на схеме Леннона (Lennon, 1954) с учетом некоторых других публикаций.

Основным источником получения сведений о пищевом поведении трехзубой миноги в морской период жизни является изучение ран на теле различных видов рыб, оставляемых ею. Помимо чисто научных аспектов (избирательность миноги по отношению к виду и размеру жертвы и др.), такие исследования позволяют оценить ущерб, наносимый данным видом рыбным запасам, а также по косвенным признакам оценить его относительную численность.

При измерении общей длины тела или длины тела по Смитту рыбы-жертвы параллельно необходимо осуществлять массовые промеры данного вида, чтобы оценить избирательность миноги по отношению к жертвам, поскольку существует мнение (Roussé, 1949; Farmer, Beamish, 1973; Farmer, 1980), что крупные рыбы подвергаются атакам миног чаще по сравнению с мелкими особями.

Измерение стандартной длины и массы тела дает возможность определить коэффициенты упитанности рыб-жертв и сравнить их с таковыми для рыб, не подвергшихся атакам миног. До сих пор нет единого мнения относительно последствий атак миног на физиологическое состояние их жертв. Некоторыми исследователями (Абакумов, 1959; Hart, 1973) отмечается, что атаки миног приводят к торможению роста, ухудшению со-

става мяса, исхуданию и ослабеванию рыб-жертв и, как следствие, большей их доступности для хищников, болезней и других паразитов. Существует и противоположное мнение (Royce, 1949), что атакованные миногами рыбы не теряют веса.

Интересные результаты может принести и анализ избирательности миног по отношению к рыбам-жертвам различного пола, которая до сих пор не исследовалась. Наши немногочисленные наблюдения показали, что практически все проанализированные особи черного палтуса, подвергшиеся атакам миног, оказались самцами.

В большинстве случаев рыбы-жертвы несут на теле следы от единственного нападения. Считается, что результатом нападения на рыбу одновременно нескольких миног является ее неминуемая гибель (Мягков, 1983). Однако, как показывают наши исследования, несколько ран одновременно на теле одной рыбы являются не такой уж большой редкостью. Множественные атаки характерны для молодых недавно трансформированных миног (Beamish, 1980). В естественных условиях в отдельных случаях размеры ран позволяют судить о том, что они оставлены одновременно несколькими крупными миногами.

Расположение ран позволяет судить об избирательности миног по отношению к различным участкам тела, которое зависит от видовой принадлежности рыбы-жертвы и различно у разных видов миног. Трехзубая минога явно демонстрирует свои предпочтения при атаке на различных рыб. При этом мнения исследователей по данному вопросу несколько расходятся. Одни (Clemens, Wilby, 1961) считают, что наиболее часто рассматриваемый вид прикрепляется к тихоокеанским лососям в районе плавников и жаберных крышек. Другие (Cochran, 1986) полагают, что основными местами прикрепления трехзубой миноги к телу лососей (70–80% случаев) являются участки в районе парных плавников. Немного известно и относительно предпочитаемых миногой участков тела придонных рыб. Бимиш (Beamish, 1980) отмечает, что у минтая чаще всего раны отмечаются сразу за грудными плавниками, что расходится с полученными нами материалами. Новиков (1963) отмечает, что у палтусов чаще всего она присасывается в средней части тела, у тихоокеанского окуня и угольной рыбы – в районе грудного плавника, у трески – с боков на наиболее уязвимых участках. В противоположность этому мнению, Абакумов (1964) полагает, что у палтусов минога чаще всего атакует участки тела, в районе парных плавников и жаберной крышки. Вопрос нуждается в дальнейшем изучении, поскольку полученные нами результаты не всегда соответствуют опубликованным ранее данным.

Исследования избирательности миног по отношению к той или иной стороне тела рыбы-жертвы немногочисленны. В отношении тихоокеан-

ских лососей установлено, что чаще (почти в 1.5 раза) минога присасывается к правой стороне тела (Beamish, 1980). У минтая же следы от миножных атак обнаруживаются на левой стороне тела. Считается, что на палтусов трехзубая минога нападает только со слепой стороны (Новиков, 1963), хотя Абакумов (1964) полагает, что слепая сторона палтусов подвергается атакам чаще в сравнении со зрячей. Наши исследования показывают, что нападения миног на черного палтуса со зрячей стороны крайне редки (всего около 1% случаев), все раны на теле белокорого и американского стрелозубого палтусов обнаружены исключительно на слепой стороне, ранение на зрячей стороне азиатского стрелозубого палтуса отмечено лишь однажды и то оказалось небольшим и поверхностным – вероятно палтусу удалось быстро освободиться от паразита. Случаи освобождения рыб от миног известны (Farmer, Beamish, 1973). Если в отношении палтусов поведение миноги вполне объяснимо, то в отношении избирательности той или иной стороны тела минтая и тихоокеанских лососей пока невозможно сделать каких-либо определенных заключений.

Ранения, оставляемые миногами на теле рыб-жертв, можно условно подразделить на два типа: более или менее глубокие раны с рваными краями и следы от присасывания, когда на теле остаются отметки от ротовой воронки и зубов (Абакумов, 1964). Первые демонстрируют явный паразитизм, а вторые – лишь транспортировку миноги рыбой жертвой (Scott, Crossman, 1973), поскольку известно, что миноги, являясь плохими пловцами, для входа в реки могут присасываться к тихоокеанским лососям, идущим на нерест (Третьяков, 1949). Следы от ротовой воронки иногда встречаются на теле палтусов, которых вряд ли можно рассматривать в качестве транспортного средства миног к местам нереста. Учитывая данные о некоторой доле неудачных атак (Farmer, Beamish, 1973), следы от ротовой воронки на теле палтусов можно расценивать также как результат освобождения от паразита.

Сами ранения по глубине и степени свежести можно условно разделить на 4 типа: старая зажившая или зарубцевавшаяся рана, поверхностная неглубокая рана с нарушением кожного или чешуйного покрова, глубокая рана без прободения брюшной полости и глубокого проникновения до скелета, глубокая рана с прободением брюшной полости и глубоким проникновением в мышечную ткань вплоть до скелета. В первом случае измеряется только диаметр раны, в остальных производится три измерения: диаметр от следа ротовой воронки, диаметр самой раны и ее глубина (Lennon, 1954). В случае свежих ранений все три измерения произвести удастся не всегда, вероятно, потому, что трехзубая минога при питании может использовать различные механизмы. Для питания кровью и мясом жертвы она пускает в ход губные зубы, зубные пластинки и язычные пла-

стинки. Кроме того, для питания у нее имеются краевые зубы по внешнему краю воронки (Гуртовой и др., 1976). В зависимости от того, какие структуры задействованы в питании, раны на теле рыбы, вероятно, могут иметь различную конфигурацию. Так, если минога использует только зубные пластинки и язык, то на теле рыб остается след от ротовой воронки и рана относительно небольшого диаметра, которая может быть достаточно глубокой. В случае если помимо них в питании задействованы еще губные и краевые зубы, рана имеет большой диаметр, может быть достаточно глубокой, а следы ротовой воронки становятся невидимыми, поскольку по размерам совпадают с размерами самой раны. Измерение диаметра ротовой воронки или обширной раны помимо чисто научного интереса имеет также значение в качестве источника получения данных о среднем составе миноги и его сезонной динамике (Lennon, 1954).

В качестве «Примечаний» в таблицу можно заносить различные наблюдения, имеющие отношение к исследуемому вопросу, но не нашедшие отражения в предыдущих графах. Это могут быть дополнительные характеристики раны, например, наличие следов загнивания, наличие паразитов на теле, сильная истощенность рыбы, поскольку считается, что подвергшиеся атакам миног рыбы сильно слабеют, худеют, становятся более доступными хищникам и паразитам (Абакумов, 1959), особенно грибковыми заболеваниями, что зачастую служит причиной их гибели (Lennon, 1954).

В заключение следует отметить, что наряду с исследованием ран на теле рыб, оставленных миногой, необходимо при проведении регулярных массовых промеров отмечать долю пораженных рыб. Полученные данные могут быть использованы в качестве индекса относительной численности миноги, если известны доля пораженных ею особей в популяции рыбы-жертвы и численность всей популяции данного вида. Подобный подход был успешно опробован на морской миноге (Lett et al., 1975). Сведения о том, какая часть популяций рыб в наших водах страдает от нападений миног, до сих пор остаются крайне ограниченными. Новиков (1963) считает, что около трети черного палтуса в западной части Берингова моря подвержены атакам трехзубой миноги, в то время как ее нападения на остальные виды единичны. Наши исследования подтверждают выводы указанного автора в отношении черного палтуса, а также свидетельствуют о том, что вторым наиболее часто атакуемым миногой объектом в данном районе является минтай. В 1960-х годах численность минтая в рассматриваемом районе была не столь высока, чем и может быть объяснены полученные различия между нашими данными и Новикова (1963). В тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки наиболее часто атакуемым миногой видом рыб является белокорый пал-

тус. До сих пор остается неизвестной доля пораженных трехзубой миногой тихоокеанских лососей, нагуливающих в российских водах или заходящих на нерест в наши реки. Подобные расчеты в свое время были сделаны Бирманом (1950) для тихоокеанской миноги по отношению к лососям в Амурском лимане. Для рассматриваемого же вида имеются лишь сведения о количестве травмируемых лососей, заходящих на нерест в канадские реки (Scott, Crossman, 1973; Beamish, 1980). Таким образом, данный аспект проблемы требует проведения специальных исследований.

УДК 597.553.2

## СТРАТЕГИЯ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ ЛИЧИНОК БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ В УСЛОВИЯХ ПРИБРЕЖНО-СОРОВОЙ СИСТЕМЫ БАЙКАЛА

В.П. Павлицкая

ФГУП «Восточно-Сибирский научно-производственный центр  
рыбного хозяйства», Улан-Удэ, Россия, vsrc@egregor.ru

Известно, что стратегия питания хищников (в том числе и рыб) направлена на обеспечение поступления максимального количества энергии, содержащегося в пище при расчете на единицу энергии, израсходованной при добывании пищи, или же на сокращение до минимума времени, необходимого для питания. У каждого вида рыб в процессе адаптации к условиям окружающей среды вырабатывается характерный тип питания, способствующий наиболее полному использованию кормовых ресурсов водоема, причем в равной степени это относится как к взрослым особям, так и к их молодым.

Выклев из икры личинок байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) на нерестилищах и в условиях рыбоводных заводов происходит в апреле–мае. После покатной миграции личинки омуля некоторое время обитают в пойменных и дельтовых водоемах нерестовых рек, а также в прибрежно-соровой системе Байкала, к которой относятся соры (лагуны), бухты, заливы и предустьевые участки притоков (Кожов, 1972). Наиболее изолированные участки этой системы по экологическим условиям сходны с обычными мелководными озерами побережья Байкала, затем по мере удаления от берегов и расширения створов условия среды в них изменяются и переходят в байкальские. В экологии омуля отдельные водоемы и участки прибрежно-соровой системы играют очень важную роль, ведь именно они выполняют функцию естественных питомников по подрощиванию и повышению жизнестойкости его молоди.

Характер распределения личинок омуля по акватории водоемов отличается неоднородностью и в основном обусловлен ветровыми нагонными течениями. На мелководьях Байкала личинки придерживаются зоны речных и соровых вод с прозрачностью до 1.0 м и температурой 13.0–15.0°C (Бобков, Павлицкая, 2001). Продолжительность их пребывания в дельтовых водоемах, сорах и заливах определяется температурным фактором (прогрев воды до 18–20°C) и обычно не превышает 1.5–2 мес (Топорков, 1981; Бобков, 1990, 1992), затем молодь (мальки и сеголетки) мигрирует из прибрежных районов и значительно расширяет свой нагульный ареал (Сорокин, Сорокина, 1988).



Трофологические исследования молоди омуля на XI–XII этапах онтогенеза в основных водоемах их нагула (Посольский сор (I); Селенгинское и Северобайкальское мелководья (II); Баргузинский залив и зал. Провал (III); Истокско-Истоминский и Северобайкальский сора (IV)), проведенные синхронно с изучением кормовой базы в 1989–1992 (Изучить уровень..., 1990, 1991, 1992; Павлицкая, 1997) и 1996–2003 гг., позволили установить наличие четко выраженных пространственно-временных особенностей. Спектр питания личинок омуля в исследованных водоемах был довольно разнообразным и включал представителей зоопланктона (18 видов Copepoda, 12 – Cladocera, 5 – Rotatoria), а также Chironomidae (личинки, куколки и имаго), Gammarus, Macrohectopus, Nematoda, Plecoptera, Ephemeroptera, воздушных насекомых и личинок членистоногих видов рыб (рис. 1).



Рис. 1. Динамика состава пищи молоди омуля в прибрежно-соровой системе Байкала (% массы пищи). 1 – май; 2 – середина июня; 3 – конец июня – начало июля. I–IV – типы нагульных водоемов.

Динамика состава пищи личинок омуля характеризовалась значительным варьированием соотношения кормовых объектов, хотя в целом основу их пищи в большинстве из исследованных водоемов, как и в предыдущие годы (Сорокина, 1977; Топорков, 1981; Сорокин, Сорокина, 1988; Павлицкая, 1997; и др.), составлял (в % массы пищи) зоопланктон (см. таблицу).

Состав пищи личинок омуля в нагульных водоемах различного типа (I–IV)

Объекты питания	I	II	III	IV
Зоопланктон	83	72	72	72
Chironomidae	11	23	26	28
Прочие	6	5	2	0
Биомасса зоопланктона, * г/м <sup>3</sup>	0.22	0.14	0.10	0.10

Примечание. \* – средневзвешенная величина за май–июнь.

Соотношение основных пищевых компонентов в рационе личинок омуля в отдельно взятом водоеме определяется продуктивностью «кормового» зоопланктона и в основном зависит от количества и доступности веслоногих ракообразных (Павлицкая, Бобков, 2001). Именно представители *Seropoda* играют доминирующую роль в питании личинок омуля, что, в свою очередь, определяется их лидирующим положением в создании биомассы планктонного сообщества в этот период (рис. 2).

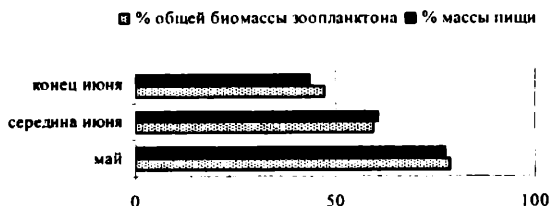


Рис. 2. Динамика соотношения веслоногих ракообразных в биомассе зоопланктона и в рационе личинок омуля (%)

Среди веслоногих ракообразных – кормовых объектов молоди омуля, встречаются представители разных комплексов: пелагического (*Cyclops kolensis*, *C. vicinus*, *Mesocyclops leuckarti*), придонного и бентического (*Paracyclops fimbriatus*, *Eucyclops serrulatus*, *E. macruroides*, виды рода *Acanthocyclops* (*A. viridis*, *A. bicuspidatus*, *A. gigas*), *Microcyclops bicolor*, *Macrocyclus albidus* и *Harpacticella inopinata*) (Рылов, 1948; Мазепова, 1978; Окунева, 1989). Соотношение и значимость отдельных видов *Seropoda* в составе пищи личинок омуля определяется динамикой их развития и спецификой нагульных водоемов. Одним из доминирующих видов зоопланктона Посольского сора, мелководий и заливов Байкала является *Cyclops kolensis*. В мае–июне происходит созревание первой из трех его генераций, что и определяет ведущую роль *C. kolensis* в этот период не только в зоопланктоне этих участков прибрежно-соровой системы Байкала, но и в питании личинок омуля (рис. 3).

Изменения в динамике *C. kolensis* обусловлены особенностями его биологии. Это единственный пелагический циклоп Байкала, который приспособился к различным экологическим условиям и обитает и в прибрежье озера, и в открытой пелагиали (слой 0–50 м) (Мазепова, 1963, 1978). Этому виду присуща четко выраженная холодоводность, поэтому в мелких, хорошо прогреваемых сорах он крайне малочислен. По мере

прогрева водных масс его роль снижается и на мелководьях озера; на летний период *C. kolensis* «выпадает» из состава прибрежного планктона.

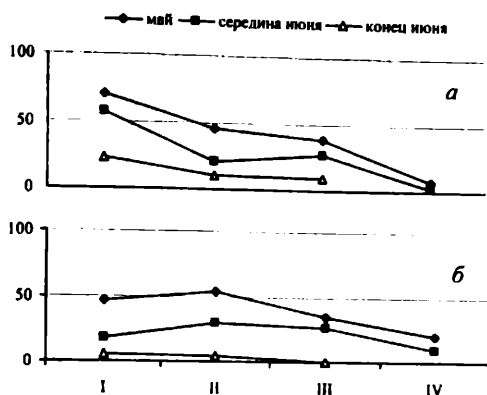


Рис. 3. Динамика соотношения *C. kolensis* в зоопланктоне (а, % общей биомассы) и в рационе личинок омуля (б, % массы пищи).  
I–IV – типы нагульных водоемов.

Пищевой спектр личинок омуля при низком обилии пелагических ракообразных в кормовой базе расширяется и в рационе рыб увеличивается прежде всего доля придонных и бентических ракообразных, а также хируномид, которые в той или иной степени постоянно присутствуют в пище молоди омуля (Сорокина, 1977). Установлено, что соотношение этих объектов питания определяется особенностями морфологии водоемов и уровнем продуктивности «кормового» зоопланктона ( $r = 0.90-0.95$ ,  $p < 0.01$ ). Потребление личинками омуля хируномид возрастает от первого типа нагульных водоемов к четвертому, а также от мая к концу июня (рис. 4), т.е. находится в противофазе с потреблением *C. kolensis*.

Соры и заливы Байкала, а также его литоральная зона до глубины 10–15 м характеризуются значительным разнообразием биотических и абиотических факторов. У личинок байкальского омуля в процессе адаптации к условиям среды обитания выработалась особая, достаточно успешная, стратегия пищевого поведения, способствующая наиболее эффективному использованию кормовых ресурсов их нагульных водоемов. Это, в част-

ности, отсутствие селективности в питании (Долгоаршинных, Завьялова, 1994), а также способ охоты, присущий личинкам и малькам омуля (Волкова, 1972). Установлено, что ранняя молодь омуля целенаправленно преследует жертву и схватывает каждый кормовой объект в отдельности; при таком способе питания степень концентрации потенциальных кормовых объектов не играет определяющей роли, что особенно важно для экологии вида. В условиях низкого обилия планктонных *Scolecoperca* (и особенно *Cladocera*) пищевые потребности личинок омуля компенсируются также и их факультативно-придонным типом питания (Павлицкая, 1997), когда, наряду с типично планктонными видами, потребляются придонные и бентические формы (как низшие ракообразные, так и личинки хирономид, гаммариды, нематоды и пр.).

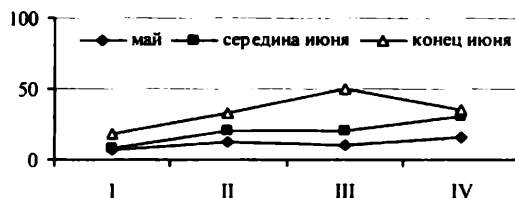


Рис. 4. Динамика потребления личинками омуля хирономид (% массы пищи). I-IV – типы нагульных водоемов.

Отмеченные пространственно-временные отличия спектра питания личинок омуля отражают динамику кормовой базы нагульных водоемов и свидетельствуют о широкой пищевой пластичности, в целом присущей молоди этого вида (Сорокина, 1977), поскольку для удовлетворения своих трофических потребностей личинками используются любые доступные объекты (даже личинок частиковых рыб). Важно при этом отметить незначительность роли *Epischura baicalensis* – одного из доминирующих видов байкальского планктона, в питании личинок омуля. Только по достижении омулем стадии малька значимость эпишуры возрастает и для взрослых рыб становится определяющей (Смирнов, Шумилов, 1974; Сорокина, 1978; Сорокина, Черемных, Петерс, 1981; и др.). В естественных условиях для омуля на личиночной стадии развития эпишура является случайным кормом и не потребляется даже при совпадении мест нагула личинок омуля и высоких концентраций рачка.

УДК 597.583.3-115(285.2)

## ВНУТРИВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS* РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Д.Д. Павлов

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
ddp@ibiw.yaroslavl.ru

Одной из важнейших задач поведенческой экологии является выявление внутривидовых и/или внутривидовых форм животных на основе различий в их поведении. Использование поведенческих показателей позволяет не только выделять такие группы или формы, но и показывает возможные механизмы ответственные за такое разделение (Behaviour..., 1993).

У речного окуня давно известны (Берг, 1949) две формы – «травяная» и «глубинная», многие аспекты их биологии достаточно хорошо изучены, однако вплоть до недавнего времени не было предложено не одного признака, который позволил бы прижизненно отнести данного конкретного окуня к одной из вышеуказанных группировок. Также не было показано, какие механизмы ответственные за образование внутри популяции двух экологических форм.

Нами была проведена предварительная работа, направленная на выяснение того, насколько сильно различается поведение у окуней принадлежащих к разным экологическим формам. Для определения принадлежности окуней к той или иной группировке использовали показатель – коэффициент пигментированности (КП). Этот показатель, введенный Н.М. Зеленецким (1992) является численным выражением особенностей окраски окуня (рис. 1).

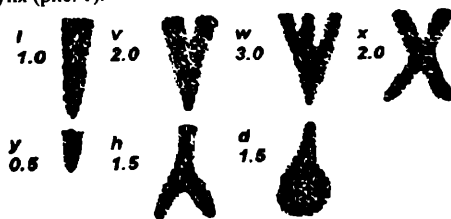


Рис. 1. Фены поперечно-полосатой пигментированности речного окуня  
(по: Зеленецкий, 1992)

Немаловажно и то, что Н.М. Зеленецким и Ю.Г. Изюмовым (1994) было показано, что этот показатель наследуется. Возможности использования этого коэффициента способствует и то, что окраска окуня, а точнее, сочетание фонов, слагающих поперечно-полосатую пигментированность, не изменяется в течение жизни (Шайкин, 1990).

Нами было показано, что частоты встречаемости особей с различными значениями КП достоверно различаются у окуней из разных биотопов Рыбинского водохранилища (Павлов, 2005, в печати). Так у окуней отловленных в открытой части водохранилища частоты распределения КП смещены влево, в сторону меньших значений, у окуней из прибрежья – наоборот, частоты распределения КП смещены вправо – в сторону больших значений (рис. 2).

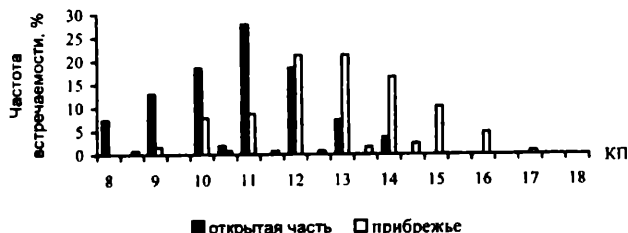
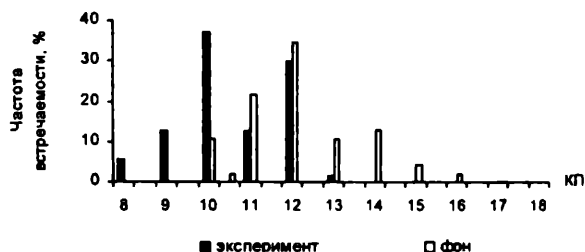


Рис. 2. Сравнение частот встречаемости окуней с различным КП из различных биотопов

Характерно, что низкие значения КП присущи окуням из достаточно удаленных друг от друга станций, по нашему мнению, это говорит о том, что мы имеем дело не с каким-либо случайным явлением, а с реально имеющимся феноменом. В то же время при анализе материала, отобранного в прибрежье, мы обратили внимание на его большую разнородность (рис. 2). Эта разнородность выражается в ином характере распределения частот, и наличии окуней с нигде более не встречающимися значениями КП.

Для изучения связи между поведением и коэффициентом пигментированности окуней было проведено два эксперимента. В одном из них мы исследовали, будет ли модельный хищник (крупный окунь) проявлять какую-либо избирательность при питании сеголетками окуня из природной (смешанной) выборки. Известно, что видовой состав ихтиофагов и способы их питания в пелагиали и литорали разнятся (Wootton, 1990). Если в открытой части хищники в основном представлены угонщиками (судак, жерех, крупный окунь), то в закрытой литорали они, по большей час-

ти, являются засадчиками (щука, сом, некоторые беспозвоночные). Все эти условия, на наш взгляд, должны были привести к образованию несколько отличных стратегий оборонительного поведения в вышеозначенных биотопах. В этом эксперименте мы получили следующие результаты (рис. 3).



**Рис. 3.** Частоты встречаемости окуней с различным КП после эксперимента с хищником

Частотное распределение окуней с разным КП, до и после эксперимента существенно различается. Среди окуней, переживших эксперимент, наибольшую долю составляют особи с КП 10, что весьма нехарактерно для окуней с этой станции. Второй пик, образованный наличием в выборке окуней с КП 12, обусловлен, по-видимому, тем, что окуни с данным показателем составляют наибольшую долю на данной станции. В то же время, после эксперимента в выборке полностью исчезли окуни со значениями КП выше 13, да и частота встречаемости окуней с КП, равным 13, изменилась с 10–13% до 1.5%. Таким образом, доступность для хищников в эксперименте была выше у окуней с большими значениями КП. Полученные данные могут свидетельствовать о том, что оборонительное поведение, у окуней с более низкими значениями КП направлено на защиту, прежде всего, от хищников активно преследующих свою добычу, каковыми являются, например, использовавшиеся в эксперименте крупные окуни. Это отражает их более высокую приспособленность к жизни в открытой пелагиали. Окунь же с более высокими значениями КП, для эффективной защиты от таких (и, возможно, любых других) хищников, по всей видимости, нуждаются в наличии укрытий. Это позволяет им более полно использовать преимущество, которое дает им большее количество полос на теле.

Естественно также, что гидродинамические условия в вышеозначенных биотопах (пелагиали и закрытой литорали) сильно различаются. Со-

ответственно, и реакция на наличие течения в двух выделяемых нами группах окуней могла быть разной. Для проверки этого предположения был поставлен эксперимент. В ходе его получены следующие данные. В обоих бассейнах экспериментальной установки превалировал КП 8. Однако характер распределения КП в этих двух бассейнах был различным. В бассейне без течения доля особей с КП 8 составила 43%, а в бассейне с течением – 78%, т. е. почти в два раза больше (рис. 4).

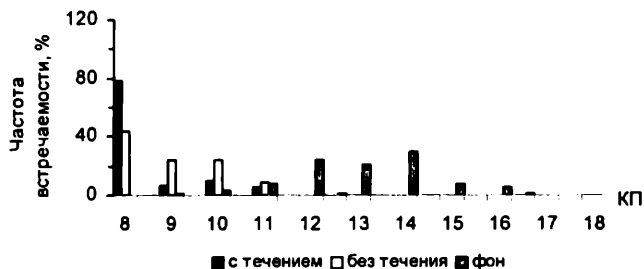


Рис. 4. Частоты встречаемости окуней с различным КП после эксперимента с течением

Налицо наличие дифференцированной смертности в ответ на различия в гидродинамических условиях. Окунь с более низкими значениями КП оказались более устойчивыми и к воздействию течения, что может указывать на их большую выносливость и лучшую плавательную способность. Естественно, что эти особенности полезны, в первую очередь, окуням, живущим в условиях активной гидродинамики т. е. в открытой пелагиали. Это подкрепляет нашу гипотезу о существовании в Рыбинском водохранилище двух группировок окуней с различным КП. Данные, полученные нами в ходе обоих экспериментов и полевых наблюдений, говорят в пользу того, что КП маркирует как экологические предпочтения, так и некоторые поведенческие особенности окуней, позволяя эффективно выделять у них внутривидовые группировки.

#### Список литературы

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.–Л., 1949. Т. 3. С. 1032–1038.



- Зеленецкий Н.М. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков окуня (*Perca fluviatilis* L.) в ареале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1992. 24 с.
- Зеленецкий Н.М., Изюмов Ю.Г. Предварительные данные по наследованию поперечно-полосатой пигментации тела у обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Биол. внутренних вод. 1994. Вып. 96. С. 54–58.
- Павлов Д.Д. Биотопические предпочтения у внутривидовых форм речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) Рыбинского водохранилища // Сб. тр. молодых ученых Оренбургского мединститута. 2005 (в печати).
- Шайкин А.В. Закономерности в проявлении дискретных признаков окраски у окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Фенетика природных популяций: Материалы IV Всесоюз. совещания. М., 1990. С. 327.
- Behaviour of teleost fishes. London: Chapman and Hall, 1993. 715 p.
- Wootton R.J. Ecology of teleost fishes. London: Chapman and Hall, 1990. 404 p.

УДК 597-154.343

## МЕХАНИЗМЫ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ РЫБ

Д.С. Павлов, А.И. Лупанин, В.В. Костин

*Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
pavlov@sevin.ru*

Миграции рыб во внутренних водоемах, можно схематично представить их в виде миграционных колец, которые связаны с системой течений в области распространения отдельных популяций. При этом миграции против течения – обычно чередуются с миграциями рыб по течению. Последние наиболее характерны для молоди рыб – это миграции вниз от мест размножения к местам нагула. Такие миграции носят название покатных и представляют собой первое звено миграционного цикла, от которого зависит масштаб миграций и многие стороны жизни рыб в последующие периоды. Адаптивное значение таких миграций связано с тем, что благодаря использованию транспортной силы течения они способствуют расселению молоди и освоению трофической части ареала.

Покатная миграция отмечается практически у всех пресноводных рыб, однако у массовый характер наблюдается только у некоторых видов. И даже у этих видов скатывается только часть рыб, а другая – остается в прибрежье. Миграция рыб в течение суток неравномерна. Наибольшая ее интенсивность наблюдается в сумеречно ночной период, а в утренние часы молодь опять оказывается в прибрежье. Каждые сутки отсюда начинается и здесь заканчивается эта миграция. Механизмы такого прекращения ночной миграции в утренние часы до сих пор не изучены.

Различают механизмы покатной миграции трех уровней или порядков. Механизмы первого порядка создают предпосылки для миграции; механизмы второго порядка реализуют эти предпосылки; а третьего – определяют распределение уже мигрирующих рыб.

**Механизмы покатной миграции первого порядка.** Основной предпосылкой миграций является пелагическое распределение рыб. Оно обеспечивается комплексами морфологических и поведенческих адаптаций. Поведенческие адаптации можно разделить на неспецифические и специфические. *Неспецифические* – представлены врожденными поведенческими реакциями, которые не связаны с течением. Адаптивное значение этих реакций полифункционально (дыхание, защита от хищников, добыча пищи, первичное расселение с нерестилищ). Только при наличии течения они ведут к появлению покатной миграции. *Специфические поведенческие реакции* – связаны с выходом рыб на течение. Эти реакции, как нам

удалось установить, носят мотивированный характер и определяются физиологическим (миграционным) состоянием рыб. В зависимости от этого состояния личинки типично туводной плотвы из притока Верхней Волги (этапы C<sub>1</sub>–D<sub>1</sub>), относятся к одной из двух фенотипических группировок – мигранты или резиденты. Указанные группы отличаются разными концентрациями гормонов (катехоламинов и кортикостероидов) и имеют различные стратегии поведения, связанные с расселением молоди. Мигранты реализуют стратегию изменения места обитания, а резиденты – его сохранения.



Рис. 1. Типичный вариационный ряд концентрации катехоламинов в организме личинок плотвы (C<sub>1</sub>–D<sub>1</sub>) на примере дофамина.

Вариационный ряд концентрации катехоламинов и кортикостероидов в организмах личинок бимодален. Отсутствие особей в срединных классах явно указывает на существование двух различных группировок личинок плотвы (рис. 1). Сравнительное изучение поведения представителей этих групп при разной освещенности позволило нам выявить специфические поведенческие реакции молоди плотвы. Первая из этих реакций – связана с повышением двигательной активности личинок при уровне освещенности  $10^1$ – $10^{-1}$  люкс и возникновением векторизованности их движения относительно течения. По отдельности оба фактора оказались незначимы для миграционного поведения личинок. Только совместное влияние освещенности и течения вызывало такое поведение. Опыты показали, что резиденты при сохранении места обитания не менее активны, чем мигранты при его изменении.

Вторая специфическая поведенческая реакция связана с изменением реопреферендума личинок или их отношения к течению в зависимости от освещенности (рис. 2). Резиденты при освещенности от единиц до десятых долей люкс предпочитают условия без течения, и поэтому перемещаются к берегу – в биотопы со скоростями течения ниже пороговых, предотвращая тем самым попадание в русловой поток и скат. При более низких освещенностях они неподвижно зависают в толще воды или находятся на дне. Такое поведение, вероятно, и является причиной отсутствия

у них реопреферендума. Так в экспериментальных условиях при освещенности менее 0.3 лк их выбор статистически не отличается от случайного. Мигранты, наоборот, при низких освещенностях предпочитают течение. Поэтому в реке они перемещаются на участки прибрежья с течением, на границу с русловым потоком, и далее в русловый поток, переходя в состояние покатной миграции. Таким образом, реопреферендум (или реакция личинок на течение) – это основополагающий механизм реализации стратегий разнонаправленного поведения личинок плотвы, который определяет ночное пространственное разделение мигрантов и резидентов и их разное участие в покатной миграции.

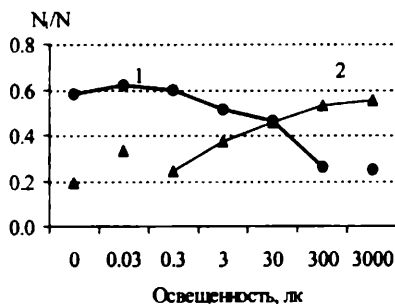


Рис. 2. Доля рыб, выбравших течение.

1 – мигранты, 2 – резиденты. Линиями соединены точки, в которых выбор рыб достоверно ( $p < 0.05$ ) отличается от случайного.

Еще одной составляющей миграционной стратегии является изменение плавучести рыб. На Нижней Волге молодь всех видов, как мигрирующих, так и не мигрирующих рыб, в светлое время суток имеют отрицательную плавучесть. У молоди мигрирующих видов рыб (вобла и густера) в вечерние сумерки, с началом покатной миграции плавучесть изменяется с отрицательной на положительную. Такая плавучесть рыб в ночное время также способствует реализации различных стратегий поведения. Рыбы с положительной плавучестью лишаются тактильного контакта с растительностью и дном и выходят на поток, а рыбы с отрицательной плавучестью – наоборот при снижении двигательной активности усиливают контакт с неподвижными ориентирами и остаются в местах обитания.

**Механизмы покатной миграции второго порядка.** Эти механизмы связаны с «нейтрализацией» реореакции. Эта реакция имеет локомоторную и ориентационную компоненты поведения. Локомоторные показате-

ли и, следовательно, критическая скорость течения (минимальная скорость течения, при которой рыб сразу сносит потоком воды) зависят от вида рыб, их длины, физиологического состояния, места обитания, температуры воды. Особенности ориентации также изменяются, как в онтогенезе рыб, так и при изменении внешних условий (освещенности, мутности воды, удаленности ориентиров). Известны два механизма «нейтрализации» реореакции. Один из них связан с выходом или попаданием рыб в зону потока, где скорость превышает критическую. Другой связан с торможением реореакции под влиянием миграционного состояния или других поведенческих реакций.

От механизма «нейтрализации» как реореакции в целом, так и ее отдельных компонент, зависят формы покатных миграций, определяющие характер передвижений рыб с потоком. При пассивной форме «нейтрализации» реореакция связана с миграционным состоянием и/или с физической невозможностью рыб сопротивляться потоку из-за превышения критической скорости течения. Последнее происходит при ухудшении условий ориентации (зрительной ориентации – при уменьшении освещенности или большой мутности воды, тактильной – при подъеме рыб от дна) или при высокой скорости течения. Эта форма миграции чаще всего наблюдается у предличинки, личинок и мальков рыб.

При активно-пассивной форме миграции частично «нейтрализуется» только локомоторная составляющая реореакции, ориентация рыб против течения сохраняется. Эта форма миграции имеет место при резком снижении плавательной способности рыб под влиянием каких-либо факторов (голодание, низкая температура и др.).

При активных миграциях реореакция не проявляется в результате миграционного состояния (атлантический лосось) или доминирования других реакций (реакции следования, подражания, избегания опасности, реакции на агрессивное и территориальное поведение других рыб). Такие миграции, как и активно-пассивные, обычно происходят в светлое время суток и характерны для более поздних периодов развития (мальки и старше).

**Механизмы покатной миграции третьего порядка.** Эти механизмы формируют пространственное распределение уже скатывающихся рыб. Они имеют физическую и биологическую природу. Механизмы разной природы действуют всегда одновременно, но в конкретных условиях их роль может быть различной. Физические имеют гидродинамическую природу и к ним относятся различного рода течения, возникающие внутри основного потока. В реках это поперечная циркуляция и вихревые системы разного масштаба, образование которых связано с турбулентностью и реоградиентными условиями. Биологические механизмы пред-

ставлены, в основном, поведенческими реакциями, возникающими в ответ на действие тех или иных факторов среды. К ним относятся: фотореакция, гидростатическая реакция, преференция в реоградиенте, термопреферендум, избегание зон загрязнения и зон с пониженным содержанием кислорода, а также реакции, возникающие в процессе пищевых и оборонительных взаимоотношений.

Горизонтальное распределение скатывающейся ранней молоди в реке, в основном, формируется за счет физических механизмов – турбулентного перемешивания водных масс. Вертикальное распределение покатников определяется не только турбулентностью, но и плавучестью молоди. В онтогенезе рыб все больше заметна роль активного поведения в пространственном распределении покатников.

**Механизмы прекращения покатной миграции.** Исследования проводили на плотве (этапы C<sub>1</sub>–D<sub>1</sub>) в малых реках бассейна Верхней Волги. В этих реках наиболее интенсивно скат проходил вблизи побережья – максимальные концентрации покатников здесь были почти в 100 раз больше, чем на стрежне реки. Сначала в 3<sup>00</sup> при повышении освещенности до 11 лк покатная миграция прекращается на стрежне и только потом в 5<sup>00</sup> (600 лк) вблизи побережья.

Для изучения механизмов утреннего прекращения покатной миграции рыб использовали модели побережья – искусственные острова – устанавливаемые вблизи стрежня и побережья. Исследования проводили на естественных покатниках и выпускаемых рыбах, отловленных в побережье. В процессе перемещения *естественных покатников* из потока в побережье отмечено два периода изменения его интенсивности – в ночные часы (22<sup>00</sup>–3<sup>00</sup>) она мала, а в утренние сумерки с 4<sup>00</sup> (освещенность 10<sup>1</sup>–10<sup>2</sup> лк) резко увеличивается (рис. 3).



Рис. 3. Относительная концентрация ( $C/C_{\text{макс}}$ ) покатников плотвы вблизи побережья (1) и их накопление (2) в модели.  
3 – изменение освещенности.  
Зафиксировано: покатников – 304, в модели побережья – 780 экз. плотвы.

Факторы, вызывающие прекращение покатной миграции изучались путем *выпуска молоди* плотвы в поток омывающий модель побережья. Было установлено, что личинки плотвы реагируют на зрительные и тактильно-гидравлические ориентиры искусственного острова только в том случае, когда течение их проносит на расстоянии не более 10 см от границы острова. По визуальным наблюдениям до 80–90% особей активно перемещались из транзитного потока в побережье, а 10–20% заносятся в него пассивно.

Основными факторами, влияющими на попадание и задержку рыб в побережье являются: освещенность, уровень турбулентности потока вблизи модели побережья и скорость течения, определяющая время информационного контакта молоди с моделью побережья (см. таблицу).

Доля личинок (%), попавших в модель побережья при различных гидравлических условиях и освещенности

Скорость течения, см/с	Уровень турбулентности, см/с	Уровень освещенности, лк		
		> 20000	2.0–0.1	0.1–0.01
0.18	1.0	39.7	31.7	13.0
	2.0	36.2	39.3	19.3
	4.0	43.6	33.7	9.7
	1.8	13.7	10.3	5.0
0.33	3.7	20.8	14.3	9.3
	7.3	10.4	5.3	3.3

Анализ данных показал, что рыбы в зависимости от условий среды не только различают, но и могут выбирать зоны потока с определенным уровнем турбулентности. В утренние сумерки наибольшая доля попавших в установку рыб наблюдается при среднем уровне турбулентности (2–4 см/с). Скорость течения в данном случае только корректирует количество покатников – чем больше время тактильно-гидравлического контакта с элементами модели, тем больше число переместившихся в нее рыб.

В условиях реки от руслового потока, где мигрирует молодь, к побережью показатели турбулентности повышаются, а скорость течения снижается. С ростом освещенности, попла на границу руслового потока и побережья, молодь, начинает проявлять реореакцию и активно перемещается в побережье, где держится в дневное время. При этом турбулентность потока не только стимулирует при утренних освещенностях проявление реореакции, но и ориентирует молодь в направлении прибрежных биотопов.

УДК 597-115.2

## **ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИНВАЗИЙ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ**

**Д.С. Павлов, В.Н. Михеев, Ю.Ю. Дгебуадзе**

*Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
pavlov@sevin.ru*

Важность поведения животных при инвазиях и, в то же время, недостаток знаний об этологических характеристиках, позволяющих чужеродным видам успешно внедряться в новые экосистемы, неоднократно подчеркивалась исследователями (Holway, Suarez, 1999; Kolar, Lodge, 2001; и др.).

Процесс внедрения чужеродных организмов состоит из несколько фаз: на первой фазе происходит выживание вселившихся особей в новых условиях; на второй они начинают размножаться и формировать самовоспроизводящуюся популяцию (часто это фаза сильно затягивается и наблюдается распространенное в биосистемах «явление запаздывания» – «лаг-фаза»); на третьей фазе наблюдается взрыв численности популяции вселенца, обычно связанный с отсутствием в новой для него экосистеме врагов, конкурентов и болезней; на четвертой фазе из-за обострения биотических отношений в экосистеме численность вселенца падает; на пятой фазе происходит натурализация вида-вселенца, который образует устойчивую самовоспроизводящуюся популяцию. Одни и те же поведенческие характеристики животного могут стимулировать инвазийный процесс на одной из фаз и ингибировать на другой. Например, высокая подвижность, трофическая пластичность, групповое поведение способствуют колонизации и укоренению вселенцев (Ehrlich, 1989; Lodge, 1993), но как эти качества влияют на их конкурентоспособность, взаимодействие с хищниками и паразитами, во многом остается неясным.

Один из важнейших вопросов в исследованиях инвазий связан с изучением поведения рыб, которое способствует или, напротив, препятствует вселению и натурализации видов за пределами их естественного ареала. Вселение может происходить двумя основными путями: 1) непрерывным – перемещение рыб за счет собственной активности при исчезновении (ослаблении) барьеров; 2) прерывистым (скачкообразным) – естественный или антропогенный перенос через существующие преграды. В обоих случаях вероятность вселения вида в новый водоем должна оцениваться как произведение вероятностей колонизации и натурализации. Но при первом пути вероятность колонизации зависит от возможности пре-



одолевать большие расстояния за счет хорошо развитых локомоторных, ориентационных и исследовательских способностей рыб; тогда как при скачкообразной колонизации это вопрос случая и вероятность будет зависеть от того, как много особей чужеродного вида попало в водоем-реципиент и насколько быстро они способны адаптироваться к новым условиям.

В новом водоеме рыбы могут столкнуться с целым рядом неблагоприятных воздействий, элиминирующих немногочисленных вселенцев. Такое воздействие может быть вызвано каким-нибудь одним ярко выраженным фактором, жестко ограничивающим их выживание, рост или размножение. Например, отсутствие необходимого корма для вида-специалиста, или пресс эффективного хищника, или заражение высоко вирулентным паразитом, или отсутствие необходимых для нереста участков и т.д. Такого ярко выраженного фактора может и не быть, но сочетание нескольких сравнительно слабых отрицательных воздействий может замедлять рост и размножение вселенца, делая его неконкурентоспособным среди видов-аборигенов.

В самом общем виде изучение поведения рыб в связи с проблемой инвазий состоит в анализе простых реакций и сложных поведенческих комплексов, помогающих некоторым видам успешно расселяться и внедряться в новые экосистемы. Учитывая, что вселение чужеродного вида рыб в экосистему, его натурализация и дальнейшее расселение затрагивает практически все стороны жизненного цикла, можно считать, что весь комплекс поведенческих реакций вида имеет отношение к инвазионным процессам. Однако наш опыт исследований поведения и образа жизни пресноводных рыб и анализ опубликованных работ позволяет выделить наиболее важные и перспективные аспекты и подходы, тесно примыкающие к проблеме инвазий.

**Миграционные и репродуктивные циклы рыб.** Среди основных претендентов на роль активных вселенцев на первый взгляд должны быть виды быстрорастущих, короткоцикловых рыб с высокой численностью, которые совершают интенсивные миграции в пределах своего ареала. Однако эти миграции могут отражать не тенденцию к расселению и расширению ареала, а способность избегать неблагоприятных факторов (неоптимальных температур, низкой концентрации кислорода, хищников, паразитов, недостатка корма) на ранних стадиях онтогенеза, когда они наиболее уязвимы. Для того чтобы внедриться в новый водоем, такие виды должны найти там набор условий соответствующего пространственного масштаба, подходящих для всего миграционного, а также репродукционного цикла. Напротив, виды, которые приспособились противостоять различным неблагоприятным воздействиям на протяжении всего жизнен-

ного цикла в пределах сравнительно небольших по площади биотопов, могут оказаться более успешными вселенцами. Так, например, они могут иметь эффективную иммунную систему, защитные приспособления (включая поведение) и гибкое пищевое поведение, позволяющие им противостоять разнообразным, в том числе и неизвестным прежде, паразитам, хищникам и конкурентам.

Сравнивая миграционную активность молоди нескольких совместно обитающих видов окуневых рыб мы обнаружили, что наиболее активный мигрант судак, *Sander lucioperca*, не всегда оказывается успешным вселенцем, а мелкий, экологически пластичный ерш, *Gymnocephalus cernuus*, миграционная активность которого крайне низка, известен как один из наиболее успешных вселенцев (Павлов и др., 1981; 1988; Popova et al., 1998; Михеев, 2005; Dgebuadze, 2004). Процесс инвазий очень сложен и часто трудно определить какой из факторов играет решающую роль. Например, успешность преднамеренной интродукции и саморасселения многих видов рыб в водохранилища тесно связана с особенностями их распределения в водоеме. Так, интродуцированный во многих водоемах России (СССР) судак и саморасселившиеся в бассейне Волги корюшка *Osmerus eperlanus* и тюлька *Clupeanella cultriventris* более уязвимы в водохранилищах со сравнительно неглубоким забором воды, т.к. молодь этих рыб в значительных количествах скатывается вниз по течению и гибнет. Возможно, именно с особенностями распределения в водоеме связано «явление запаздывания» при вселении чужеродных видов.

По всей видимости, на вероятность успешной инвазии и продолжительность запаздывания влияет нерестовое поведение рыб. Случаи проявления эффекта Олли при низких плотностях популяций, возможно, отражают особенности нерестового поведения видов, для которых успешность воспроизводства обеспечивается только при определенном уровне концентрации производителей.

**Широта пищевого спектра и гибкость пищевого поведения.** В экологии принято считать, что виды с широкой экологической нишей более успешно внедряются в новую среду, чем узкоспециализированные виды (Mayr, 1965; Williamson, 1996). Преимущество первых обусловлено их экологической пластичностью, способностью находить и осваивать незанятые биотопы. Какие характеристики поведения животных играют при этом ведущую роль, во многом остается неясным. Основные трудности связаны как с выявлением этих характеристик, так и с методами их измерения (Lefebvre, 2000). Широта спектра питания, которая часто используется для оценки экологической пластичности вида, далеко не всегда коррелирует со способностью вселяться в новые биотопы. Исследования пищевого поведения птиц показали, что весьма информативным и удобным

для применения в полевых условиях показателем поведенческой пластичности может служить частота появления «поведенческих инноваций», которая связана, с одной стороны, с относительным объемом мозга, а, с другой, с успехом при заселении новых местообитаний (Sol et al., 2002). Кроме того, виды, успешно заселяющие новые экосистемы, демонстрируют высоко развитую способность к научению и обладают пониженным уровнем неophobia (Greenberg, 1989).

Подходы и методы, использованные в исследованиях поведения птиц в связи с проблемой инвазий, могут быть весьма плодотворными при изучении рыб. На наш взгляд, идея о роли поведенческой пластичности животных в инвазийных процессах может быть использована не только при анализе пищевого поведения, но также оборонительного поведения и социальных взаимодействий у рыб.

**Конкурентоспособность и склонность к кооперации.** Эффективное внедрение в новую среду зависит в значительной мере от способности рыб использовать микроструктуру биотопа, что проявляется в формировании участков обитания (home range) и индивидуальных территорий (individual territory). Во многих случаях для этого необходимо потеснить или вытеснить коренных обитателей. Освоение нового участка или территории представляет собой довольно длительный процесс, успех которого далеко не всегда гарантирован. В случае неудачной попытке занять участок, претендент не только лишается доступа к обильному источнику пищи, но может оказаться беззащитным перед угрозой незнатных хищников. Чтобы остаться в живых и повторить попытку обзавестись индивидуальной территорией, рыбе необходимо присоединиться к группе себе подобных особей. Это особенно важно в случае слабо структурированных местообитаний, где сравнительно немного топографически неоднородных участков, в которых легко ориентироваться и найти убежище. Мы предполагаем, что успешное внедрение в новый биотоп зависит не только от таких детерминант конкурентоспособности как крупные размеры особи, подвижность и агрессивность, но также от способности рыб быстро переклаться с индивидуально-агрессивного на кооперативно-комфортный стереотип поведения (Mikheev, 2000). Немаловажна и кооперация самих чужеродных видов, с которой связывают часто наблюдаемое явление, получившее название «инвазийного обвала» («invasion meltdown») (Simberloff, Holle, 1999; Richardi, 2002), когда после проникновения одного чужеродного вида в сообщество вселяются сразу несколько других видов-вселенцев.

**Защита от хищников и паразитов.** Одним из преимуществ, которое получает организмы, вселившиеся в новый биотоп, считается то, что они избавляются от своих врагов, хищников и паразитов (Mitchell, Power,

2003). Однако угрозы, с которыми вселенцы сталкиваются в новых условиях, могут оказаться не менее серьезными, чем прежние (Tompkins et al., 2003). Способность противостоять новым хищникам может зависеть от поведенческой пластичности рыб, а устойчивость к паразитам может определяться как особенностями поведения потенциальных хозяев, так и свойствами их иммунной системы (Lee, Klasing, 2004). Для анализа экологических и поведенческих взаимодействий при инвазиях особый интерес представляют ситуации, в которых паразиты, принесенные видами-вселенцами, могут служить своеобразным средством борьбы с аборигенными видами-конкурентами (Hudson, Greenman, 1998; Hoogendorn, Heimpel, 2002).

Все изложенное позволяет заключить, что знания о поведении животных могут быть крайне важными для оценки риска и эффективного предотвращения воздействия на биосферу чужеродных видов и генетически измененных организмов», а также грантом поддержки Ведущих Научных Школ (рук. Д.С. Павлов)

Работа поддержана грантами РФФИ № 03-04-49147, 05-04-48693, 03-04-20010 и Проектом Минобрнауки РФ «Создание технологий прогнозирования воздействия на биосферу чужеродных видов и генетически измененных организмов», а также грантом поддержки Ведущих Научных Школ (рук. Д.С. Павлов)

#### Список литературы

- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
- Павлов Д.С., Михеев В.Н., Василев М., Пехливанов Л. Питание, распределение и миграция молоди рыб из водохранилища «Ал. Стамболийски». М.: Наука, 1988. 120 с.
- Dgebuadze Yu.Yu. Percis as invaders in Russia: a review // Proceedings of Percis III (The Third International Percid Fish Symposium Univ. of Wisconsin, USA. July 20–24, 2003). Wisconsin, 2004. P. 65–66.
- Ehrlich P.R. Attributes of invaders and the invading processes: vertebrates // Biological invasions: A global perspective. N.Y.: Wiley, 1989. P. 315–328.
- Greenberg R. Neophobia, aversion to open space and ecological plasticity in songs and swamp sparrows // Canad. J. Zool. 1989. V. 67. P. 1194–1199.
- Holway D.A., Suarez A.V. Animal behavior: an essential component of invasion biology // Trends Ecol. Evol. 1999. V. 14. P. 328–330.

- Hoogendorn M., Heimpel E.* Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle species mediated by a shared parasitoid // *Biol. Cont.* 2002. V. 25. P. 224–230.
- Hudson P., Greenman J.* Competition mediated by parasites: Biological and theoretical progress // *Trends Ecol. Evol.* 1998. V. 13. P. 387–390.
- Kolar C.K., Lodge D.M.* Progress in invasion biology: predicting invaders // *Trends Ecol. Evol.* 2001. V. 16. P. 199–204.
- Lee K.A., Klasing K.C.* A role for immunology in invasion biology // *Trends Ecol. Evol.* 2004. V. 19. P. 523–529.
- Lefebvre L.* Feeding innovations and their cultural transmission in bird populations // *The evolution and cognition.* Cambridge, Massachusetts: MIT Press, 2000. P. 311–328.
- Lodge D.M.* Biological invasions: lessons for ecology // *Trends Ecol. Evol.* 1993. V. 8. P. 133–137.
- Mayr E.* The nature of colonising birds // *The genetics of colonising species.* New-York: Academic Press, 1965. P. 29–43.
- Mikheev V.N.* Foraging behavior of fishes and habitat complexity: searching, prey selection, and conflict of motivations. *J. Ichthyol.* 2000. V. 40, Suppl. 2. P. 262–270.
- Mikheev V.N.* Does ecological flexibility and food demands influence migration of juvenile percids? // *J. Ichthyol.* 2005. V. 45. Suppl. 2 (in press).
- Mitchell C.E., Power A.G.* Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature.* 2003. V. 421. P. 625–627.
- Popova O.A., Reshetnikov Yu.S., Kiyashko V.I., Dgebuadze Yu.Yu., Mikheev V.N.* Ruffe from the former USSR: variability within the largest part of its natural range // *J. Great Lakes Res.* 1998. V. 24(2). P. 263–284.
- Richardi A.* Facilitative interactions among aquatic invaders: is an «invasional meltdown» occurring in the Great Lakes? // *Can. J. Aquat. Sci.* 2001. V. 58. P. 2513–2525.
- Simberloff D., Von Holle B.* Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? // *Biol. invasions.* 1999. V. 1. P. 21–32.
- Sol D., Timmermans S., Lefebvre L.* Behavioural flexibility and invasion success in birds // *Anim. Behav.* 2002. V. 63. P. 495–502.
- Tompkins D.M., White A.R., Boots M.* Ecological replacement of native red squirrels by invasive greys driven by disease // *Ecol. Letters.* 2003. V. 6. P. 189–196.
- Williamson M.* *Biological Invasions.* London: Chapman and Hall, 1996. 297 p.

УДК 595.34

## **ИЗБЕГАНИЕ РЫБ ПЛАНКТОННЫМИ КОПЕПОДАМИ: ОТ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ ДО ВАРИАЦИЙ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА**

**А.Ф. Пастернак<sup>1</sup>, В.Н. Михеев<sup>2</sup>, Й. Ванценбок<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> *Институт океанологии РАН, Москва, Россия, avatik@online.ru*

<sup>2</sup> *Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,*

<sup>3</sup> *Институт лимнологии АН Австрии*

В системе экологических взаимодействий «рыбы – планктон» поведенческие адаптации жертв не менее важны, чем их хищников – рыб. От способности планктонных ракообразных избегать хищника зависит их доступность рыбам. В более ранних работах основное внимание уделялось морфологическим средствам защиты. У ряда планктонных форм (Cladocera, Rotatoria) в присутствии хищников развиваются морфологические защитные структуры («inducible defense»). У копепод, одной из основных составляющих рациона рыб – планктофагов, это явление не развито. Прозрачность планктонных животных, которой придавалось столь большое значение, играет ограниченную роль, так как кишечник питающихся особей приобретает контрастную темную окраску; резервные вещества часто бывают пигментированы; формирующиеся в теле самок яйца хорошо видны через покровы тела.

В современных исследованиях все большее внимание уделяется поведенческим адаптациям, помогающим избегать хищника. В присутствии хищника потенциальные жертвы могут изменять свое поведение так, что они становятся менее заметными, например, затаиваться, замедлять или полностью прекращать движение («dead man» posture). Такое защитное поведение часто наблюдается у кладоцер. Альтернативная тактика – ускорение движения, резкие скачки и маневры характерна для копепод. Среди наземных животных и реже водных (водяные клещи) встречается предупреждающая окраска (апосематизм), но, насколько нам известно, у копепод это явление не обнаружено.

Арсенал индивидуальных защитных средств против своих главных хищников, рыб-планктофагов, у копепод сравнительно невелик. Они обитают в прозрачной трехмерной среде, которая представляет минимум укрытий от хищников. Возможности избежать гибели, когда рачок уже встретился с рыбой, крайне ограничены. Поэтому, как правило, более эффективной тактикой служит предотвращение встречи с хищником. Это может быть достигнуто разными средствами и реализовано в разных про-

странственно-временных масштабах. Примером такого поведения служит феномен суточных вертикальных миграций зоопланктона (Кожов, 1947; Мантейфель, 1961; Lampert, 1989, 1993). В дневное время зоопланктон уходит в глубину, чтобы избежать выедания зрительными хищниками, в основном, рыбами. Эта интерпретация подкрепляется обнаруженной в последнее время индукцией вертикальных миграций при добавлении кайромонов хищников в воду (Pijanowska, 1993). В последнее время накапливаются данные о значении горизонтальных миграций как средства избежать интенсивного пресса хищников (Davies, 1985; Jakobsen, Johnsen, 1987; White, 1998).

Жизненные циклы популяций многих ракообразных включают в себя адаптации, позволяющие им снизить риск сосуществования с хищниками. Наиболее выраженным способом переживания неблагоприятных условий, в том числе сильного пресса хищников, является диапауза, во время которой животные погружаются в глубину и значительно снижают метаболизм.

Мы исследовали экологические и функциональные проявления диапаузы в популяциях ряда морских и пресноводных копепоид. Размножение большинства крупных растительноядных копепоид высоких и умеренных широт приурочено к весеннему пику цветения фитопланктона. Молодые стадии новых генераций растут и размножаются в условиях изобилия пищи, но и высокой концентрации хищников. Достигнув определенной стадии развития (старшие копепоидиты или взрослые), они прекращают питание и уходят в глубину, в несколько раз снижая скорость развития и уровень метаболизма. При сравнении жизненных циклов двух близкородственных видов копепоид Северной Атлантики, *Calanus finmarchicus* и *C. hyperboreus*, видно, что более крупный рачок, *C. hyperboreus*, размножается до наступления весеннего цветения, целиком за счет запасенных в предыдущий сезон резервных веществ, в то время как более мелкий *C. finmarchicus* дожидается начала цветения. Оба вида интенсивно питаются в период высокой концентрации фитопланктона, но активность питания старших возрастных стадий *C. hyperboreus* выше. С другой стороны, продолжительность активной фазы жизненного цикла у старших стадий этого вида короче, чем у *C. finmarchicus* (Pasternak et al., 2001). По всей вероятности, это связано с большей уязвимостью более крупных рачков для рыб (Zaret, 1980). Они прекращают питаться и уходят в глубину, когда пищи в поверхностном слое еще достаточно, а другие более мелкие виды продолжают питание.

Диапауза у пресноводных копепоид чаще всего связывается с образованием покоящихся яиц, но также отмечены случаи диапаузы на стадиях взрослых рачков и копепоидитов. Исследование сезонной динамики разви-

тия популяции *Eudiaptomus graciloides* в мезотрофном оз. Глубоком под Москвой выявило 3 стадии, на которых могла наступать диапауза (Pasternak, Arashkevich, 1999). Зимняя диапауза на стадии яиц и взрослых особей в основном связана с недостатком пищи, в то время как диапауза на стадии старших копеподитов в начале лета – с увеличением пресса хищников. В это время происходило накопление старших стадий в популяции. Основная часть особей 4-й и 5-й стадий погружалась в глубину, где скорость их развития снижалась более чем в 4 раза. Подъем к поверхности и возобновление нормального развития старших копеподитов происходили во второй половине лета, когда подростки рыбы переключались на питание более крупными кладоцерами. Предполагалось, что подобное явление могло иметь место и в популяции родственного вида *Eudiaptomus gracilis* из мезотрофного оз. Валлерзее (Австрия). Многолетние наблюдения над популяцией *E. gracilis* выявили изменения в сезонном развитии популяции этого вида в период с 1989 по 1999 гг. В 1989 численность личинок окуня, *Perca fluviatilis*, в озере была крайне низка. Популяция *E. gracilis* развивалась в поверхностном слое в течение большей части весны и лета (с начала мая до конца июля). Через 10 лет в результате природоохранных мероприятий численность окуня значительно выросла. Рацион личинок окуня во время короткого периода их интенсивного роста в конце мая – начале июня на 60–80% состоял из диаптомусов. В результате численность *E. gracilis* в пелагиали в начале июня резко снизилась и возвратилась к прежнему состоянию лишь в августе. Однако увеличения концентрации старших стадий в глубоких слоях воды обнаружено не было. Не наблюдалось и замедления скорости развития, типичного для диапаузы. В то же время отмечено увеличение концентрации старших возрастных стадий на мелководье вблизи дна. Возможно, *E. gracilis* использует горизонтальные миграции, позволяющие ему занять биотоп, малодоступный для хищников. Обнаруженные у двух близкородственных видов различия в способах снизить свою уязвимость для хищников согласуются с опубликованными данными о наличии диапаузы в жизненном цикле *E. graciloides* и ее отсутствии у *E. gracilis* (Santer et al., 2000; Zeller et al., 2004).

Разные виды в одних и тех же условиях среды избирают различные способы противостоять прессу хищников (уход в глубину и впадение в диапаузу, вертикальные и горизонтальные миграции, наконец, компенсация высокой смертности повышением пищевой и репродуктивной активности). Кроме того, у видов с гибким жизненным циклом наблюдается внутривидовой полиморфизм. Например, не все особи *E. graciloides* обязательно впадают в диапаузу летом (Pasternak, Arashkevich, 1999), как и не вся популяция антарктической копеподы *Calanus*



*propinquus* – зимой (Pasternak, Schnack-Schiel, 2001). Внутрипопуляционный полиморфизм развит сильнее у видов с более гибким жизненным циклом.

Разнообразие копепоид по их способности противостоять угрозе со стороны хищников увеличивается рядом факторов, например, зараженностью паразитами. Паразиты, внедрившиеся в копепоид (промежуточные стадии развития плоских червей) могут радикально менять поведение своих первых промежуточных хозяев (манипулирование хозяином), повышая их доступность для рыб, которые часто служат окончательными хозяевами многих водных паразитов. Мы показали, что у зараженных процеркондами циклопов изменяется характер движения (Pasternak et al., 1995, 1999), фотореакция (Pulkkinen et al., 2000) и, соответственно, вертикальное распределение (Pasternak et al., 1995; Pulkkinen et al., 2000). Зараженные копепоиды становятся более доступными для рыб, и их доля в рационе рыб выше, чем незараженных (Pulkkinen et al., 2000).

Краткий обзор стратегий защиты планктонных копепоид от хищников позволяет считать, что в отличие от пелагических рыб, активно использующих индивидуальное и кооперативное поведение, рачки в большей степени полагаются на предотвращение угрозы, чем на активное избегание встреченного хищника. Это достигается путем ухода рачков в малодоступные для хищников биотопы, а также через снижение активности, вплоть до диапаузы.

Работа выполнена при финансовой поддержке академии наук Австрии, гранта Hanse Wissenschaftskolleg (А.Ф. Пастернак) а также Российского фонда фундаментальных исследований (А.Ф. Пастернак – 04-04-48128, В.Н. Михеев – проекты 05-04-48693 и 03-04-20010) и гранта поддержки ведущих научных школ НШ-1334.2003.4.

#### Список литературы

- Кожов М.М. Животный мир озера Байкал. Иркутск: Огиз, 1947. 312 с.  
Мантейфель Б.П. Вертикальные миграции морских организмов. II. Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов // Труды ИМЖ АН СССР, 1961. Вып. 39. С. 36–58.  
Davies J. Evidence for diurnal horizontal migration in *Daphnia hyalina lacustris* Sars // Hydrobiologia. 1985. V. 120. P. 103–105.  
Jakobsen J., Johnsen G.H. The influence of predation on horizontal distribution of zooplankton species // Freshwater Biol. 1987. V. 17. P. 501–507.  
Lampert W. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton // Funct. Ecol. 1989. V. 3. P. 21–27.

- Lampert W. Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: new evidence for the predator-avoidance hypothesis // Arch. Hydrobiol. Limnol. 1993. V. 39. P. 79–88.
- Pasternak A.F., Huntingford F.A., Crompton D.W.T. Changes in metabolism and behaviour of the freshwater copepod *Cyclops strenuus abyssorum* infected with *Diphyllbothrium* spp. // Parasitology. 1995. V. 110. P. 395–399.
- Pasternak A.F., Arashkevich E.G. Resting stages in the life cycle of *Eudiaptomus graciloides* (Lill) (Copepoda: Calanoida) in Lake Glubokoe // J. Plankton Res. 1999. V. 21. P. 309–325.
- Pasternak A.F., Pulkkinen K., Mikheev V.N., et al. Factors affecting abundance of *Triaenophorus* infection in *Cyclops strenuus*, and parasite-induced changes in host fitness // Int. J. Parasitol. 1999. V. 29. P. 1793–1801.
- Pasternak A., Arashkevich E., Tande K., Falkenhaug T. Seasonal changes in feeding, gonad development and lipid stores in *Calanus finmarchicus* and *C. hyperboreus* from Malangen, northern Norway // Mar. Biol. 2001. V. 138. P. 1141–1152.
- Pasternak A., Schnack-Schiel S.B. Feeding patterns of dominant Antarctic copepods: an interplay of diapause, selectivity and availability of food // Hydrobiologia. 2001. V. 453/454. P. 25–36.
- Pijanowska J. Diel vertical migration in zooplankton: fixed or inducible behavior? // Arch. Hydrobiol. Limnol. 1993. V. 39. P. 89–97.
- Pulkkinen K., Pasternak A.F., Hasu T., Valtonen E.T. Effect of *Triaenophorus crassus* (Cestoda) infection on behavior and susceptibility to predation of the first intermediate host *Cyclops strenuus* // J. Parasitol. 2000. V. 86(4). P. 664–670.
- Santer B., Blohm-Sievers E., Caceres C.E., Hairston N.G. Jr. Life-history variation in the coexisting freshwater copepods *Eudiaptomus gracilis* and *Eudiaptomus graciloides* // Arch. Hydrobiol. 2000. V. 149. P. 441–458.
- White M.D. Horizontal distribution of pelagic zooplankton in relation to predation gradients // Ecography. 1998. V. 21. P. 44–62.
- Zaret T.M. Predation and freshwater communities. Yale University Press. 1980.
- Zeller M., Jimenez-Melero R., Santer B. Diapause in the calanoid freshwater copepod *Eudiaptomus graciloides*. J. Plankt. Res. 2004. V. 26. P. 1379–1388.

УДК 639.22/23

## **ВЛИЯНИЕ ОКЕАНОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА МИГРАЦИЮ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПРОМЫСЕЛ ТРЕСКИ В МЕДВЕЖИНСКО-ШПИЦБЕРГЕНСКОМ РАЙОНЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

**А.П. Педченко, А.Л. Карсаков, В.В. Гузенко**

*Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного  
хозяйства и океанографии, Мурманск, Россия, andy@ringo.ru*

Начиная с 50-х годов XX века Медвежинско-Шпицбергенский район, расположенный в северо-западной части Баренцева моря, прочно вошел в сферу интересов отечественного рыбодобывающего флота как важный участок добычи ценных видов рыб, прежде всего, трески. За период с 1956 по 1992 гг. здесь было получено около 23% от общего вылова трески в Баренцевом море (Альбиковская, 2004). В последние годы отмечается увеличение значения района для отечественного донного промысла.

Акватория Медвежинско-Шпицбергенского района представляет собой участок взаимодействия теплых и соленых атлантических вод с холодными и распресненными арктическими водами (рис. 1).



**Рис. 1. Схема постоянных поверхностных течений в Медвежинско-Шпицбергенском районе Баренцева моря (по: Танцюра, 1959, 1973).**  
Теплые атлантические течения: 1 – Шпицбергенское, 2 – Западно-Шпицбергенское, 3 – Южно-Шпицбергенское, 4 – Северная ветвь Нордкапского течения. Холодные течения: 5 – Медвежинское, 6 – Зюйдкапское.

В Медвежинско-Шпицбергенском районе треска распределяется главным образом на участках, находящихся под воздействием вод теплой Северной ветви Нордкапского течения и холодных вод Медвежинского течения, а также течения Персея. В теплые годы эта рыба, как правило, создает скопления различной плотности на большей части акватории Медвежинско-Шпицбергенского района, тогда как в холодные – в водах, прилегающих к западному побережью архипелага Шпицберген и вблизи о-ва Медвежий. В холодные годы плотность создаваемых треской концентраций, как правило, выше, чем в теплые (Исследования ПИНРО..., 2004).

Пространственное распределение трески в Медвежинско-Шпицбергенском районе, его сезонная и межгодовая изменчивость, помимо абиотических условий, обусловлены также непосредственно миграционным поведением вида (Исследования ПИНРО..., 2004). Основные миграционные пути трески приурочены к потокам теплых течений и простираются от нерестилищ, расположенных в водах, прилегающих к Скандинавскому побережью до о-вов Западный Шпицберген и Надежды.

Активность и массовость миграций трески в северо-западную часть Баренцева моря определяется целым комплексом абиотических и биотических факторов. Исследования ученых ПИНРО показали, что поведение рыбы в период нагула в значительной степени определяется температурными условиями и динамикой атлантических вод (Мухин, Сарынина, 1974; Сарынина, 1980).

В развитии этих исследований на основе океанографических наблюдений на стандартных разрезах выявлены закономерности и особенности сезонных изменений температуры в северо-западной части Баренцева моря и их влияние на пространственное распределение, миграционное поведение и промысел трески в Медвежинско-Шпицбергенском районе.

**Материалы и методы.** Для изучения промысловой обстановки, распределения и миграции трески в работе использованы промыслово-биологические материалы ПИНРО за 1967–2003 гг. Руководствуясь положением, что промысел трески ведется, как правило, на участках массовых скоплений рыбы авторы провели обработку и анализ данных промысловой статистики для выделения участков концентрирования трески на акватории исследований. Превышение 50% доли трески в улове было принято в качестве критерия для включения данных в выборку. Сведения по уловам всех типов судов за каждый месяц были пересчитаны для регулярной сетки с шагом 20' по широте и 30' по долготе для последующей статистической обработки, графического представления и анализа распределения рыбы.

Анализ океанографических условий в промысловом районе проведен на основе данных глубоководных океанографических наблюдений, вы-

полненных в ходе комплексных съемок по оценкам запасов рыб, а также на стандартных разрезах в центральной и северо-западной части Баренцева моря в 1965–2003 гг.

**Результаты и обсуждение.** Промысловая активность отечественного флота, добывающего треску в Медвежинско-Шпицбергенском районе, неодинакова в различные сезоны года и зависит, главным образом, от ее численности и миграционного поведения. Наиболее продуктивным для промысла является третий квартал. В этот период треска достигает окраин своего нагульного ареала, и создает в отдельные годы промысловые скопления рыбы, распределенные на акватории от Медвежинской банки до районов о-ва Надежды и Возвышенность Персея.

Нагульная миграция трески на север начинается в апреле–мае, в переломный для гидрологического режима моря период (конец гидрологической зимы), когда зимняя однородная термоструктура водной толщи за счет прогрева верхнего слоя меняется на летнюю стратифицированную. Летом рыба смещается на север, в сторону более низкой температуры, однако следует отметить, что летняя миграция совершается на фоне абсолютного возрастания температуры, а зимняя – при охлаждении водной толщи (Сарынина, 1980).

Окраин нагульного ареала треска достигает в августе–сентябре и там рассредоточивается в поисках пищи. С началом сезонного охлаждения вод на северной окраине нагульного ареала (чем севернее, тем раньше) в октябре–декабре начинается отход трески в южном и западном направлениях – к местам зимовки неполовозрелых рыб и местам нереста половозрелых. Массовый отход рыбы начинается тогда, когда конвективное перемешивание вод достигает придонного горизонта, а придонная температура переходит через максимум с последующим понижением (Сарынина, 1980). Миграция на места зимовки возникает как защитная реакция на неблагоприятное воздействие низких температур и нередко начинается после осенних штормов, вызывающих резкое охлаждение вод на мелководье (Треска Баренцева моря.... 2003).

Проведенные исследования показали, что одним из факторов, определяющих северные границы нагульного ареала трески, является теплосодержание вод Северной ветви Нордкапского течения в глубинных слоях в первом квартале. Уровень полученной значимой связи ( $R = 0.58$  для августа и  $R = 0.60$  для октября, при  $n = 30$ ) позволяет утверждать, что чем выше теплосодержание Северной ветви Нордкапского течения в начале года тем более интенсивными и протяженными будут миграции трески в последующий летне-осенний период (рис. 2).

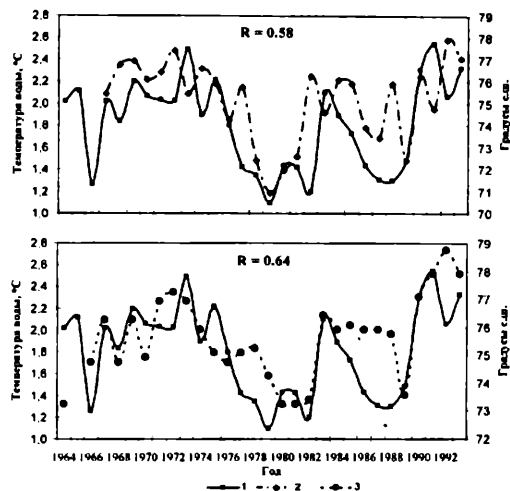


Рис. 2. Средняя температура воды Северной ветви Нордкапского течения (разрез № 29, ст. 7–11) в слое 300 м – дно (1) в первом квартале и северная граница промысла трески между 25° в.д. и 35° в.д. в августе (2) и октябре (3) в 1964–1993 гг.

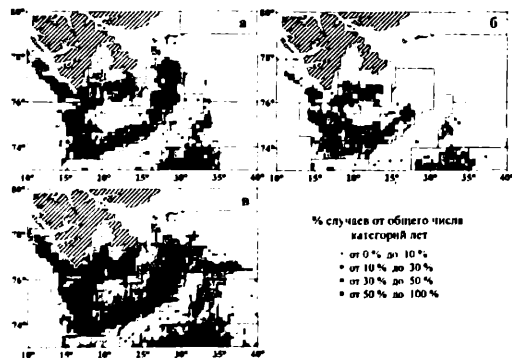


Рис. 3. Промысел трески по промысловым квадратам (% случаев от общего числа категорий лет) в Мезежинско-Шпицбергенском районе в октябре 1967–2003 гг. в теплые (а), холодные (б) годы и за весь период наблюдений (в)

На основе классификации лет по тепловому состоянию вод были определены участки промысла трески в Медвежинско-Шпицбергенском районе в различные по теплосодержанию годы. В теплые годы промысел трески в осенний период может проходить от Восточного склона Медвежинской банки до района Надежды и Возвышенности Персея. В годы с пониженным теплосодержанием водных масс миграции трески на север ограничены, и промысел ее проходит лишь на Восточном и южном склонах Медвежинской банки (рис. 3).

**Закключение.** Проведенные исследования показали, что океанографические факторы во многом определяют миграционное поведение трески в северо-западной части Баренцева моря во второй половине года. Возобновление регулярных океанографических наблюдений по сетке стандартных океанографических разрезов в этом районе Баренцева моря могут послужить основой для разработки методических подходов к прогнозированию сроков и районов распределения промысловых концентраций трески в летне-осенний период, и, соответственно повысить эффективность промысла в этом районе. Принципиальные подходы к созданию подобных методик авторы представили в этой работе.

#### **Список литературы**

- Альбиковская Л.К. Календарь промысла трески в Медвежинско-Шпицбергенском районе в 1995–2000 гг. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004. 95 с.
- Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004. 414 с.
- Мухин А.И., Сарынина Р.Н. «Вековые» гидрологические разрезы в Баренцевом море и промысловые прогнозы // Рыб. хоз-во. 1974. № 9. С. 8–10.
- Сарынина Р.Н. Сезонная термоструктура толщи воды в Баренцевом море и миграция трески. Апатиты: КФ АН СССР, 1980. С. 29–34.
- Таницора А.И. О течениях Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1959. Вып. 11. С. 35–53.
- Таницора А.И. О сезонных изменениях течений Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1973. Вып. 34. С. 108–112.
- Треска Баренцева моря: биология и промысел. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. 296 с.

УДК 639.3.07

## **ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РАЦИОНОВ КОРМЛЕНИЯ НА РОСТ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ В МОРСКИХ САДКАХ**

**Л.И. Пестрикова**

*Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяй-  
ства и океанографии, Мурманск, Россия. pestriko@pinro.ru*

Кормление является одним из важнейших элементов биотехники разведения рыб. Особенности выращивания форели на побережье Баренцева моря обусловлены особенностями гидрологического и светового режима содержания рыбы в морских садках.

Сезонное выращивание лососей в этом районе можно условно разделить на два больших периода – летний и осенний. Особенностью летнего сезона является длительный световой период, когда солнце не заходит за горизонт в течение продолжительного времени. В этих условиях повышается физиологическая активность рыб, изменяется их потребность в питании. Осенью светлая часть суток значительно сокращена, температура воды снижается, и, как следствие, снижается пищевая активность рыб.

Выбор способа кормления, т.е. определение количества и режима выдачи корма, адаптированных к аквакультуре баренцевоморского побережья, является очень важным для повышения эффективности выращивания рыб. Существует два основных типа кормления – по программе, заданной человеком, и свободное кормление. К первому типу относятся все системы нормированного кормления, учитывающие такие факторы, как температура воды, масса рыб, уровень кислорода. При этом используется информация о прогнозируемом темпе роста и кормовых коэффициентах, рассчитанная для идеальных условий среды. Наличие многочисленных систем нормированного кормления и несовпадение норм, рекомендуемых поставщиками кормов, свидетельствует о несовершенстве самого подхода к нормированию кормления рыбы. Действительно, условия среды постоянно меняются, сложно учитывать физиологическое состояние рыбы, а также взаимодействие всех биотических и абиотических факторов. В результате, в отдельные периоды рыбу либо не докармливают, либо перекормливают, что приводит к снижению роста и нерациональному расходу дорогостоящих кормов.

Тем не менее, рыбоводы, занимающиеся культивированием лососевых рыб, особенно в промышленном масштабе, как правило, пользуются таблицами, прилагаемыми поставщиками кормов, т.е. методом табличного нормирования суточных рационов.



Кормление по-поедаемости также сопряжено с риском перерасхода кормов и зачастую провоцирует волнообразное изменение приростов массы.

Учитывая все вышесказанное, а также собственные наблюдения мы выполнили экспериментальные работы по определению влияния различных по величине рационов питания на рост форели в условиях полярного дня и при уменьшении продолжительности светлого времени суток.

Мы сравнили четыре рациона – кормление рыбы по-поедаемости, расчетный рацион (по таблицам), удвоенный и уменьшенный на треть расчетный рацион.

Выращивание форели летом, в условиях полярного дня и повышенной пищевой активности рыб подразумевает возможность увеличения потребляемого рыбами корма. Для проверки этого предположения, руководствуясь литературными данными и практическими навыками рыбоводов нами был выбран удвоенный расчетный рацион

Уменьшенный рацион использовался в связи с тем, что опыт выполнялся в августе–сентябре при невысокой температуре воды от +4 до +8°C. Поскольку период с такой температурой воды составляет значительную часть сезона выращивания, целесообразно было выяснить возможность снижения расхода корма.

В первой серии экспериментальных работ (1997 г.) рыбу кормили по-поедаемости, по расчетному и уменьшенному рациону (табл. 1).

Таблица 1

**Результаты экспериментальных работ по выращиванию форели в морских садках на Баренцевом море при различных рационах кормления (1997 г.)**

Показатель	Рацион		
	по-поедаемости	расчетный	уменьшенный
Прирост массы, г	150.5	115.0	127.5
Прирост массы, %	25.7	19.7	21.8
Среднесуточный прирост, г/сут	2.95	2.25	2.50
Кормовой коэффициент	4.14	1.89	1.28

Опыт начался в 1 декаде августа при среднесуточной температуре +8.1°C и закончился в середине третьей декады сентября при среднесуточной температуре +4.2°. Как и следовало ожидать, более высокий прирост (150.5 г) дала форель, питавшаяся по-поедаемости, при этом отмечен очень высокий расход корма (кормовой коэффициент 4.14). Рыба, полу-

чавшая уменьшенный на треть рацион, прироста на 127.5 г при кормовом коэффициенте 1.28. Наихудшие результаты, по нашему мнению, показали рыбы, питавшиеся по расчетному рациону. Их прирост был наименьшим (115 г) при достаточно высоком по сравнению с предыдущим вариантом кормовом коэффициенте (1.89).

Таким образом, результаты эксперимента показали, что после снижения температуры ниже 8°C (вторая декада августа) можно уверенно снижать расчетные рационы минимум на 25–30% без потери рыбопродукции и ухудшения качества мяса рыб. Кормить рыбу по-поедаемости в этот период нецелесообразно. Аналогичные данные получены сотрудниками датской фирмы «Биомар» (Каталог кормов, 2003). Разработанные ими нормы кормления различаются при различных температурных условиях. При снижении температуры воды рыба должна получать на 25% меньше корма, чем при стабильной температуре.

Второй этап исследований выполнен в 1998 г., форель получала корм согласно табличным расчетам, удвоенное количество корма, и по-поедаемости (табл. 2).

Таблица 2

**Рыбоводно-биологические показатели форели, выращиваемой в морских садках при различных рационах кормления, 1998 г.**

Показатель	Рацион		
	расчетный	удвоенный	по-поедаемости
Прирост массы, г	481	521	451
Прирост массы, %	107	116	100
Прирост в сутки, г/сут	4.9	5.3	4.6
Прирост в сутки, %/сут	1.1	1.2	1.0
Кормовой коэффициент	1.6	3.0	1.9
Длительность выращивания, сут	98	98	98

Экспериментальные работы были начаты 1 июля 1998 г. и продолжались до начала октября. Основное внимание уделялось изучению особенностей роста форели в июле и первой половине августа при оптимальной температуре воды. При анализе данных по приростам форели было замечено, что наилучшим рационом кормления в летний период является кормление по таблицам. При этом достигается оптимальное сочетание двух факторов – скорости роста и кормопотребления. Ранее в экспериментах на Белом море показано, что суточную табличную норму корма надо увеличивать в 1.5 раза. На Баренцевом море допустимо увеличивать рацион в летнее время до 25%. Более высокая норма выдачи корма ведет

к повышению кормового коэффициента. Наиболее оптимальная величина расхода корма на 1 кг прироста массы в условиях прибрежной зоны Баренцева моря – 1.4–1.5.

Не менее важным, чем суточные рационы, является и режим кормления. Летом в условиях полярного дня при незаходящем солнце пищевая активность форели столь высока, что суточную норму она съедает за одно кормление без видимых признаков насыщения, при этом активно выходит на корм в любое время суток. Для фермерских хозяйств, рассчитанных на выращивание 50–100 т рыбы, кратность кормления весьма актуальна, т.к. увеличивает или уменьшает трудозатраты, а значит и себестоимость получаемой рыбопродукции.

В практике рыбоводства используют фиксированный рацион, задавая рыбе корм от одного до десятка раз в день, а при наличии автоматических кормушек даже чаще. Увеличение частоты кормления (без увеличения количества корма, запланированного на день) может повысить возможность для рыб меньшего размера находиться в местах выдачи корма достаточное для получения дневной порции время. Однако высокая частота кормления оказывает влияние на средний темп роста мелких рыб, но не обязательно обеспечивает лучший темп роста всех рыб, находящихся на выращивании (Phillips, 1970; Thomasson, Fjoera, 1996).

В связи с этим нами был поставлен опыт по изучению скорости прироста рыб в зависимости от кратности кормления в условиях Заполярья (табл. 3).

Таблица 3

Результаты опыта по многократному кормлению форели в мирских садках  
(июль–август 1997 г.)

Показатели	Частота кормления	
	8 раз в день	3 раза в день
Навеска рыбы (начальная), г	406	510
Навеска рыбы (конечная), г	903	1026
Относительный прирост массы рыб, %	122.4	101.2
Относительный прирост массы на 1 градусодень, %	0.15	0.12
Относительный прирост массы в сутки, %	1.7	1.4
Абсолютный прирост массы рыб, г	497	516
Абсолютный прирост массы на 1 градусодень, г	0.59	0.61
Абсолютный прирост массы в сутки, г/сут	7.1	7.4
Среднесуточная температура воды, °С	9.8	9.8
Продолжительность выращивания, сут	70	70

Результаты опыта свидетельствуют об отсутствии существенных различий в массонакоплении в обеих группах рыб. Группа рыб, питавшаяся трижды в день, приросла на 510 г или 101%. Группа форели, получавшая корм через каждые 3 ч, т.е. 8 раз в сутки, увеличила свою массу на 497 г или 122%. Более высокий относительный прирост в этой группе рыб объясняется меньшей исходной массой. Прирост массы на 1 градус Celsius оказался в обеих садках одинаков – 0,6 г, а различия в абсолютном суточном приросте незначительны – 7,1 и 7,4 г/сут. Таким образом, несмотря на многократное кормление, ожидаемого опережения массонакопления или хотя бы уравнивания конечной массы рыб не произошло. Результаты описанного опыта показывают, что влияние увеличения частоты кормления на средний темп роста форели незначимо или совсем отсутствует. Для получения товарной рыбы полноценных навесок достаточно кормить форель в период полярного дня 3 раза в сутки.

Таким образом, результаты выполненных экспериментальных работ доказывают необходимость корректировки кормовых рационов при выращивании форели в прибрежной зоне Баренцева моря в зависимости от температуры воды и продолжительности фотопериода. Летом, в период полярного дня величину суточного рациона необходимо повышать, а осенью при коротком световом дне – снижать на 25% от расчетного. Оптимальный режим кормления форели в морских садках – 3 раза в светлое время суток.

УДК 597-113

## ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИСКУСОВЫХ ДОБАВОК ПРИ КОРМЛЕНИИ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

Е.Н. Павлов<sup>1</sup>, Н.В. Пузырев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Южный научный центр РАН, Астрахань, Россия. [kaford@yandex.org](mailto:kaford@yandex.org)

<sup>2</sup> Астраханский государственный технический университет,  
Астрахань, Россия. [kaford@yandex.org](mailto:kaford@yandex.org)

Известно, что рыбы обладают избирательным отношением к доступным пищевым компонентам. При разработке рецептур комбикормов для искусственного выращивания рыб в последние время учитываются их вкусовые привлекательность (Павлов<sup>1</sup> и др., 2002). Привлекательными веществами для рыб являются белки, жиры, аминокислоты, гликопротеиды. Так, например, каротиноиды рыб привлекают ароматы и источники – продукты окисления жира, углеродных – глицин и аланин. Количество продуктов животного происхождения стимулируют пищевую активность лососевых. Сильным привлекающим действием для основных объектов аквакультуры обладает рыбий жир.

При искусственном выращивании осетровых рыб необходимо использование не только обогащенных по составу питательных веществ комбикормов, но и кормов стимулирующих пищевую реакцию объектов на определенный запах.

Основную роль в поисках и потреблении пищи у осетровых рыб выполняет обонятельная и вкусовая (хемосенсорная) система. Экспериментальным путем доказано, что естественные запахи вызывают четкую поведенческую реакцию осетровых рыб (Павлов и др., 1970; Герасимович и др., 1987; Касумян, 1999).

Интенсивность потребления искусственного корма осетровыми рыбами можно повысить введением в его состав различных веществ, обладающих аттрактивными свойствами.

Экспериментальные работы по оценке действия различных аттрактивных веществ в составе искусственных комбикормов на осетровых рыб были проведены в аквариальном комплексе АГТУ. Определена способность тестируемой рыбы находить пищевые частицы во вкухе.

Тест на определение степени привлекаемости осетровых рыб пищевыми аттрактантами проводили по ранее разработанной методике в специальной установке (Тихомиров, 1997). Определена способность тестируемой рыбы находить пищевые объекты по запаху. Для того, чтобы приготовить

тестирующие экстракты опытных кормов, порцию из 10 г каждого корма помещали в 1 л воды, затем отфильтровывали. Тест проводили в Y-образной установке, имеющей два расходящихся под углом рукава и стартовую камеру. В стартовую камеру помещали выборку осетровых. По обоим рукавам медленно подавали воду. В начале эксперимента через капельницу, соединенную с делительной воронкой, в один из рукавов начинали подавать пищевой аттрактант. По второму рукаву подавали чистую воду. Подаваемый аттрактант достигал стартовой камеры через 2 мин. В этот момент перегородку снимали и предоставляли рыбе возможность распределяться по рукавам. После этого в течение 8 мин ежеминутно регистрировали процент рыб в рабочем (с аттрактантом) и контрольном рукавах и рассчитывали разницу между этими величинами (коэффициент привлечения  $K_{пр}$ ).

В качестве привлекающих веществ использовали мясную, рыбную, крабовую и креветочную добавки, а также усилитель вкуса – глутинат.

Эффективность выращивания рыб оценивали по физиологическим и рыбоводно-биологическим показателям: данным весового роста, выживаемости, затратам кормов на единицу прироста массы тела.

Пищевые ароматизаторы представляют собой вкусоароматические вещества в смеси с наполнителем. В состав ароматизаторов входит традиционное пищевое сырье и пищевые добавки. К группе усилителей вкуса и аромата относится также глутинат. Эти вещества усиливают восприятие вкуса и аромата путем стимулирования окончания вкусовых нервов, хотя сами по себе не имеют ни запаха, ни вкуса. Глутинат усиливает мясной, рыбный и другие вкусы, а в комбикорма для рыб рекомендуется вводить его для усиления запаха рыбной муки (Грозеску и др., 2004).

Исследования по оценке эффективности применения сухих вкусовых добавок позволили установить, что молодь белуги достоверно предпочитает крабовую ( $K_{пр} +2.5$ ) и креветочную ( $K_{пр} +2.7$ ), молодь русского осетра – креветочную ( $K_{пр} +2.7$ ), к крабовому аттрактанту у молоди русского осетра отмечено нейтральное отношение ( $K_{пр} -3.17$ ). По отношению к мясному аттрактанту у рыб наблюдалось выраженное репеллентное отношение ( $p < 0.001$ ). Молодь активно избегала этот вид добавки. На молоди стерляди были получены аналогичные результаты. Комбикорм с глутинатом обладал наиболее низким аттрактивным действием, что приводило к временному отказу рыб от схватывания и заглатывания крупки. После значительной временной адаптации молодь все же привыкает к запаху глутината и начинает потреблять комбикорма.

Исследования на двухлетках бестера и белуги выявили преимущества рыбного аттрактанта ( $K_{пр} +4.5$ ) перед мясным ( $K_{пр} +2.3$ ). Однако следует

отметить, что избегания рыбами аттрактантов как мясного, так и рыбного не отмечено.

Проверка эффективности применения аттрактивных веществ для кормления молоди различных видов осетровых рыб на первом этапе позволила установить лучшие рыбоводно-биологические показатели в вариантах с добавлением крабового и креветочного аттрактантов. Выживаемость молоди в этих вариантах составила 90–93,5%. У старших возрастных групп осетровых рыб лучшими рыбоводно-биологическими показателями обладали рыбы, потреблявшие комбикорма с добавлением рыбного аттрактанта.

В заключении следует отметить, что применение различных аттрактантов в комбикормах для осетровых рыб способствует более интенсивному потреблению, усвоению корма, а также уменьшает его потери. Аттрактивные вещества можно вводить методом орошения готовых гранул водным раствором или в кормосмесь при изготовлении комбикорма.

#### **Список литературы**

- Германович А.Д., Пегасов В.А., Шатуновский М.И.* Экология и физиология молоди осетровых. М.: Агропромиздат, 1987. 215 с.
- Грозеску Ю.Н., Бахарева А.А., Харламова Ю.В. и др.* Использование вкусовых добавок в составе комбикормов для осетровых рыб // Научные подходы к решению проблем производства продуктов питания: Межвузовский сборник научных трудов Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 2004. 392 с.
- Касумян А.О.* Хеморецепция и регуляция поведения осетровых рыб: прикладные аспекты // Проблемы современного товарного осетроводства. Тез. докл. Междунар. конф., Астрахань, 1999. С. 92–94.
- Павлов Д.С., Сбикин С.Н., Потова И.К.* Роль органов чувств при питании молоди осетровых рыб // Зоол. журн. 1970. Т. 49. Вып. 6. С. 872–880.
- Пономарев С.В. и др.* Технологии выращивания и кормления объектов аквакультуры Юга России. Астрахань: Нова плюс, 2002. 264 с.
- Тихомиров А.М., Хабумухити Ж.Д.* Испытание макета нового устройства «Ихтиотест» на молоди русского осетра // Вестник АГТУ, 1997.

УДК 597-116

## **О ТИПАХ ПОВЕДЕНИЯ И ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЯХ ПИНАГОРА В ПЕРИОД ЗАБОТЫ О ПОТОМСТВЕ**

**С.М. Русяев<sup>1</sup>, Ю.А. Зуев<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии, Мурманск, Россия, russyayev@pinro.ru*

<sup>2</sup> *Российский государственный гидрометеорологический институт*

С развитием на мурманском побережье промысла пинагора и началом работ по оценке запасов этого объекта, первоочередное внимание уделяется изучению популяционных параметров и факторов, влияющих на численность его популяции.

Родительское поведение самцов пинагора является одним из условий, определяющих выживаемость его потомства (Житенев, 1970; Мочек, 1973). Однако информация по оборонительным реакциям самца пинагора охраняющего икру, ограничена (Goulet et al, 1986, 1988).

Целью исследований являлось уточнение типов поведения самцов пинагора в разных условиях, получение характеристик оборонительных реакций и оценка эффективности защиты кладок самцами на основе ряда экспериментов.

Исследования проводились в губах Ура и Кислая Баренцева моря, в июне–июле 2002–2003 гг. В губе Ура, исследуемый участок с пинагором располагался в зоне макрофитов, с минимальной концентрацией хищников и низкой гидродинамикой («нормальные условия»). В губе Кислая, наблюдения проводились на скальном открытом участке, с повышенными скоростями течений, и с большим количеством хищников («экстремальные условия»). Изучение типов поведения проводили методом непрерывной видеорегистрации (12 ч) с использованием видеокамеры «Гном». Камера устанавливалась на расстоянии 3 м от кладки икры охраняемой самцом пинагора. Изображение передавалось на монитор, установленный на берегу.

Для изучения оборонительных реакций было выполнено 20 опытов с участием водолаза (имитация человеком крупного хищника). С целью выяснения реакции пинагора на приближение камчатского краба выполнено два опыта.

Долю каждого типа поведения определяли по сумме действий объекта, фиксируемых по секундомеру. Показателями оборонительных дейст-



вий являлись: дистанция реагирования на приближающийся объект и дистанция атаки, определенные по длине рыбы, в метрах.

В период охраны потомства пинагор в основном проявляет три типа поведения: территориальное, характеризующееся оборонительными реакциями, родительское выражающееся в аэрации и уборке мусора с кладки и пищевое. Основной формой оборонительных реакций пинагора является «сторожение» – нахождение самца у кладки на расстоянии не превышающим длины ее корпуса. В отличие от других рыб, охраняющих икру, пинагору не свойственно «патрулирование» нерестового участка.

Доля оборонительных реакций самцов пинагора составляла для «экстремальных условий» – 46% наблюдаемого времени, для «нормальных» – 25%. Доля времени заботы о потомстве составила 49 и 73% соответственно.

Пищевое поведение (единичные случаи потребления планктона) составляло не более 2% времени наблюдений. В часы максимальных скоростей приливо-отливных течений на участке «экстремальных условий», нами обнаружен еще один тип поведения – самец, удерживался на скале с помощью присоски, не аэрируя кладку. Такой тип поведение выделен нами как «удержание», на который пришлось не более 3% общего времени.

Реакции оборонительного характера с ярко выраженным поведенческим ответом наблюдались в отношении трески («атака-преследование»), краба *Huys* sp. («атака-захват»), и стаи сайды («затаивание»).

При обнаружении трески на расстоянии 2.5–2.8 м (разворот в сторону объекта) пинагор переходил к наблюдению хищника (5–10 с). При приближении трески на расстояние 1–1.5 м следовал прямой бросок к корпусу рыбы с последующим преследованием трески. Дистанция преследования трески варьировала от 3 до 8 м. Период отсутствия пинагора у кладки в момент преследования трески составлял 5–15 с.

При приближении стаи сайды (насчитывавшей от 3 до 80 экз.) на 3 м пинагор прижимался к грунту, изменял продолжительность плавательных движений, снижалась интенсивность аэрации кладки. Такое поведение принято нами как «затаивание». Возможной причиной применения пинагором стратегии «затаивания», могут быть видовые особенности восприятия пространственного положения объектов. В отличие от единичных особей трески, как правило, приближавшихся к самцу пинагора в горизонтальной плоскости, – стаи сайды во всех случаях находились в 3–5 м от грунта, т.е. выше пинагора.

Дистанция обнаружения краба-паука *Huys araneus* (размер карапакса 80 мм), появившегося из зарослей макрофитов, составила 0.8 м. «Камуфляж» (зелено-коричневая окраска) и характер передвижения краба (пе-

риодическое замирание) увеличил время наблюдения пинагора за объектом. Окончательная идентификация «цели» произошла только после продолжения движения краба в сторону кладки икры. Дистанция броска составила 0.5 м. Захваченного за конечность краба, пинагор попытался оторвать от грунта. По всей видимости, самец намеревался отнести краба от кладки, как это он делал с моллюсками и морскими ежами.

Опыты с камчатским крабом (особи с шириной карапакса 100 и 120 мм) заключались в отлове крабов и выпуске их на расстоянии 4 м от кладки, охраняемой самцом пинагора. При наблюдении за передвигающимся мимо кладки камчатским крабом, пинагор выдерживал интервал (7 с), как бы оценивая место нанесения удара. Атака характеризовалась ударом по наименее защищенному месту – абдомену краба. Дистанция атаки на камчатского краба составляла в среднем 0.6 метра.

В опытах «нападения» водолаза на кладку, пинагор в десяти случаях атаковал водолаза (удар в руку) не покидая кладки. В шести случаях пинагор прижимался к кладке, не проводя атаки («затаивание»). Четыре раза рыба избегая контакта, отплывала на 1–1.5 м, причем две особи в последних наблюдениях имели наименьшие размеры – 15–20 см. Некоторое значение на дистанцию обнаружения пловца пинагором оказывала плотность произрастания макрофитов в месте «сторожения» самцом кладки. На участках с относительно низкой плотностью макрофитов вероятность нападения на водолаза была выше. Отмечено что на открытых участках, атака пинагором пловца приближающегося быстрее, более выражена. Дистанция атаки на водолаза для зоны макрофитов в среднем составляла 0.3 метра, для открытых участков – 0.6 м.

Проведенные исследования показали что, удельный вес реакций связанных с заботой о потомстве в оптимальных условиях в 3 раза превышает долю реакций оборонительного характера. В экстремальных условиях оборонительные реакции и забота о потомстве оказались примерно равны по времени.

По нашим наблюдениям, максимальная дистанция обнаружения движущихся объектов составляла – 4 метра. Дистанция атаки пинагора, на приближающиеся объекты варьирует от 0.3 до 1.2 м, т.е. участок, охраняемый самцом, составляет около 2.5–3 м<sup>2</sup>. Для самца пинагора выделено два типа ответных реакций: «атака» и «затаивание» – зависящих от количества нападающих, размеров и возможно угла атаки хищников.

Динамика и выбор оборонительных реакций пинагора позволяют ему эффективно отражать нападения небольших гидробионтов. Обилие бурч водорослей, маскирующих пинагора позволяет ему использовать тактику с доминированием реакций «сторожения».

Контакт пинагора камчатским крабом с шириной карапакса до 120 мм. по всей видимости, не представляет серьезной угрозы для пинагора.

В отличие от самок, смертность которых в основном определяется промыслом, смертность репродуктивных самцов определяется естественными условиями. На примере проведенных экспериментов показано что, наиболее вероятной причиной гибели самцов и соответственно кладок икры могут быть только крупные хищники: толени, нерпы, полярная акула.

#### Список литературы

- Житенев А.Н. Эколого-морфологические особенности размножения пинагора *Cyclopterus lumpus* (L.) // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10. Вып. 1. С. 94–101.
- Мочек А.Д. Поведение пинагора *Cyclopterus lumpus* при размножении // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13. Вып. 4. С. 733–736.
- Goulet D., Green, J.M. Reproductive success of the male lumpfish (*Cyclopterus lumpus* L.) (Pisces: Cyclopteridae): evidence against female choice // Can. J. Zool. 1988. V. 66. P. 2513–2519.
- Goulet D., Green J.M., Shears T.H. Courtship, spawning and parental care behavior of the lumpfish, *Cyclopterus lumpus* L., in Newfoundland // Can. J. Zool. 1986. V. 64. P. 1320–1325.

УДК 639.2/3

## **НОВЫЕ РАЗРАБОТКИ РЫБОЗАЩИТНЫХ УСТРОЙСТВ**

**С.Н. Салненко**

ООО «ОСАННА», Энгельс, Россия, [osannass@mail.ru](mailto:osannass@mail.ru), [osannas@rambler.ru](mailto:osannas@rambler.ru)

ООО «ОСАННА» работает в области природоохранных мероприятий с 1995 г. Фирма имеет научно-исследовательскую группу, конструкторское бюро и собственную производственную базу.

Основные виды деятельности: научно-исследовательская, проектно-изыскательская и опытно-конструкторская, изготовление и пуско-наладка нестандартизированного оборудования рыбозащитных и рыбопропускных сооружений для водозаборов любых типов и назначения.

Высокая квалификация сотрудников фирмы позволяет качественно выполнять весь комплекс работ: проектирование, изготовление, монтаж и пуско-наладку рыбозащитных и рыбопропускных устройств и сооружений. Опыт работы специалистов ООО «ОСАННА» в данной области составляет 15–30 лет.

Фирма уделяет большое внимание разработке и внедрению новых конструкций рыбозащитных устройств (РЗУ).

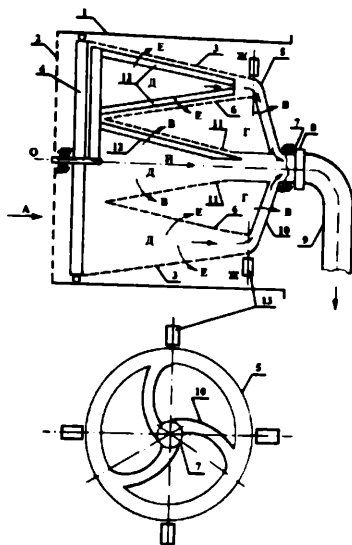
В их числе:

- Сетчатые РЗУ типа конусные сетки с рыбоотводом;
- Гидродинамические сооружения и устройства типа жалюзийные РЗУ с потокообразователем.

**1. Сетчатые РЗУ типа конусные сетки с рыбоотводом.** В области защиты рыб отдавалось предпочтение сетчатым рыбозащитным устройствам различных типов и конструкций. Однако опыт их эксплуатации показал, что широкое внедрение этих конструкций затруднялось многими аспектами:

- трудность создания благоприятных гидравлических режимов для отвода большой концентрации рыб и мусора на участке, прилежащем к вершине конуса;
- повышенная вероятность травмирования и гибели рыб;
- большие габаритные размеры и металлоемкость;
- большие капитальные и эксплуатационные затраты.

С учетом всех особенностей применения и вышеуказанных недостатков, нами было разработано новое рыбозащитное устройство – коаксиально конусные рыбозащитные сетки с рыбоотводом – «КОКОН» (рис. 1).



**Рис. 1. Схематическое изображение рыбозащитного устройства типа «КОКОН»**

Устройство содержит связанный с водоемом неподвижный горизонтальный лоток, например, в виде цилиндрической трубы (1), закрытой со стороны водоема крупной сеткой (2), защищающей фильтр от попадания в него крупного мусора и большой рыбы. С противоположной стороны труба (1) подсоединена к водоприемной части водозабора (на чертежах не показана). Внутри трубы смонтирован, с возможностью вращения относительно горизонтальной оси (О), усеченный главный сетчатый конус (3), обращенный меньшим основанием в сторону водозабора. Большее основание конуса обращено в сторону защитной сетки (2) и спицы (4), соединяющих большое основание конуса с осью его вращения. Со стороны меньшего основания, конус соединен с внешним диаметром кольцевого рыбонаправляющего лотка (5), своим желобом обращенного в сторону сетки (2). Внутренний диаметр лотка (5) соединен с большим основанием второго сетчатого усеченного конуса (6), помещенного внутри главного конуса (3) и встречно ему направленного. Желоб лотка (5) соединен с

вращающейся пустотелой ступицей (6), подключенной через переходную муфту (8) к неподвижному рыбоотводу (9), пустотелыми спицами (10), которые также служат за отвода рыбы. Меньшее основание второго конуса (6) жестко связано с большим основанием третьего усеченного сетчатого конуса (11), коаксиально размещенного внутри второго конуса (6) и встречно ему направленного. Таким образом, конусы (3) и (11) направлены своими вершинами в сторону рыбоотвода, а конус (6) – им навстречу, при этом, все три конуса соединены между собой в пространственную конструкцию.

Средства промывки сеток конусов (3), (6) и (11) представляют собой расположенные в полости конуса водоструйные флейты (12), создающие скользящие вдоль сетчатого полотна струи. Привод вращения устройства выполнен в виде гидродинамических лопастей (13), установленных на малом основании внешнего конуса.

Устройство работает следующим образом. При включении насосных агрегатов водозабора вода по стрелке «А» из водоема через грубую решетку (2) попадает в коническую полость «Б» сетчатого конуса (11). Затем вода отфильтровывается через сетку и по стрелкам «В» выходит сначала в круглую полость «Г» между сетчатыми конусами (11) и (6) и далее, омывая спицы (10), попадает в водозабор. Вода, попавшая в круговую полость «Д» между сетчатыми конусами (3) и (6), отфильтровывается через их сетки и по стрелкам «Е» попадает, с одной стороны, также в полость «Г» и в другую круговую полость «Ж» между трубой (1) и главным конусом (3) и далее в водозабор.

Вода, прошедшая через сетчатое полотно, воздействуя на лопасти (13), начинает вращать сетчатые конусы. Направление и скорость вращения конусов может регулироваться величиной и направлением шага винта лопастей (привод вращения конусов может осуществляться струями воды, выходящими из струеобразующих насадок в последствии попадающими на лопасти, расположенные на большом основании конуса). Промывка сетчатого полотна происходит при вращении конуса скользящими вдоль него струями воды, выходящими из водоструйных флейт (12). Для работы промывного устройства используется вода, подаваемая из напорной линии насосных агрегатов. При вращении сетчатого конуса и работе промывного устройства, молодь рыбы и мелкий мусор, попадающие в полость «Б», отжимаются от сетки конуса (11) к его оси (оси «О»), откуда по стрелке «И» попадают рыбоотвод (9), и дальше в водоем. Аналогично, молодь рыбы и мелкий мусор отжимаются от сеток соответствующих конусов (3) и (6), откуда под напором воды попадают сначала в кольцевой рыбонаправляющий лоток (5) и далее по пустотелым спицам (10) через ступицу (7), также, в рыбоотвод.

Как показано на рисунке 1 (внизу), для облегчения прохождения молоди из лотка (5) к ступице (7), спицы (10) выполнены по спирали, направление которой устанавливается в зависимости от направления вращения сетчатых конусов.

Количество сетчатых конусов в предложенном устройстве, равное трем, является оптимальным, по соображениям технологичности изготовления, степени защиты молоди рыбы, а, в принципе, может быть любым. При таком выполнении конусных рыбозащитных сеток, резко, практически в три раза по сравнению с существующими конусами, сокращается путь рыб от входа в устройство до рыбоотвода. В связи с этим, снижается вероятность гибели рыб при их контакте с сетчатым полотном и струями промывного устройства. Незначительная длина каждого из трех конусов уменьшает неравномерность скоростей фильтрации, оптимизируя работу устройства. Таким образом, создаются благоприятные биолого-гидравлические условия и повышается функциональная эффективность работы устройства.

При разработке коаксиально – конусных рыбозащитных сеток с рыбоотводом, за основу принимались основные биолого-гидравлические параметры, (отработанные на конусных РЗУ):

- подходные скорости потока;
- скорости фильтрации потока через сетчатое полотно;
- скорости на входе в рыбоотвод;
- центральный угол конусов и др.,

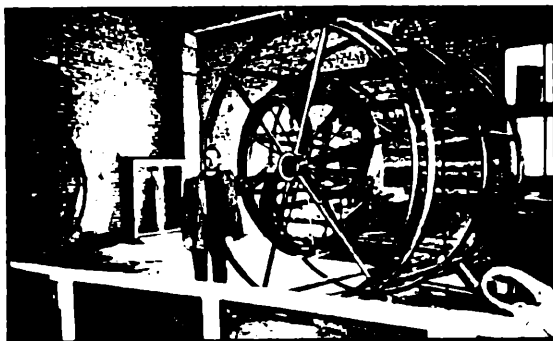
учтены новые научные разработки и опыт эксплуатации существующих РЗУ, применены новые конструктивные и технологические решения. Новые разработки позволили снизить эксплуатационные затраты, уменьшить материалоемкость РЗУ в 2–4 раза (в зависимости от конструкции РЗУ), а срок службы увеличить в 2 раза. Кроме того, сметная стоимость этих РЗУ на 25% меньше чем базовой модели.

РЗУ типа «КОКОН» в октябре 2004 г. было установлено на водозаборе Рублевской водопроводной станции и в настоящее время находится в опытной эксплуатации (рис. 2).

Для изготовления данной конструкции РЗУ применены нержавеющая сталь и полимерные материалы, что резко увеличивает срок службы устройства и устраняет эксплуатационные недостатки конусных РЗУ.

**2. Гидродинамические сооружения и устройства типа «жалюзийные РЗУ с потокообразователем».** В связи с интенсивным развитием добычи нефти и газа на морских шельфах, вопрос защиты рыб от попадания в водозаборы нефтегазовых платформ приобретает все большее значение. К решению этой проблемы наша организация подключилась пять лет назад. За это время нами разработано семь проектов рыбозащитных

устройств для нефтяных платформ, которые предназначены для работы на шельфах Охотского, Каспийского, Карского и Баренцевого морей.



**Рис. 2. РЗУ типа «КОКОН» для Рублевской водозаборной станции, введено в эксплуатацию в 2004 г.**

Разработка и внедрение РЗУ для морских водозаборов платформ является новым направлением в области рыбозащиты. В связи со спецификой конструктивных особенностей морских водозаборов, технических условий применения и эксплуатации, а также ихтиологической ситуации в районе работы платформ, рыбозащитные устройства должны отвечать следующим требованиям:

- устойчивость к большим природным и аварийным нагрузкам;
- высокая степень защиты против обрастания моллюсками;
- возможность проведения монтажных/демонтажных работ в сложных морских условиях на малых и больших глубинах;
- возможность эффективной работы РЗУ при наличии непостоянных течений с переменными векторами;
- срок эксплуатации устройств в условиях агрессивной среды – 30 лет при минимальном объеме проведения планово-профилактических работ с периодичностью 2–3 раза в год.

На основании анализа практики проектирования и эксплуатации существующих конструкций рыбозащитных устройств, для дальнейшей проработки были приняты жалюзийные РЗУ с потокообразователем. Конструкция жалюзийного экрана наиболее полно отвечает условиям применения РЗУ на платформах.



Это устройство не требует постоянного наблюдения за целостностью воздействующего на рыб элемента (жалюзи), а определение степени засорения (обрастания) можно проводить дистанционно с помощью приборов.

В состав жалюзийного РЗУ с потокообразователем входит каркас, потокообразователь, кассеты жалюзи, рукав.

Каркас устройства выполнен в виде пространственной фермы прямоугольного параллелепипеда из стальных труб. На сторонах каркаса имеются лежа-рамки, предназначенные для установки жалюзийных кассет. Для защиты от коррозии на внутренних поверхностях каркаса устанавливаются протекторы, и наносится антикоррозионное покрытие.

Кассеты жалюзи изготавливаются из коррозионно-стойкой стали и состоят из каркаса и установленных в нем жалюзи. Каркас выполнен из труб и листа. Жалюзи выполнены из листа по форме равнобокого уголка и установлены в каркасе таким образом, что создается впечатление сплошной стены. На трубы каркаса установлены полиэтиленовые изоляторы, которые служат для электроизоляции кассет жалюзи от каркаса РЗУ.

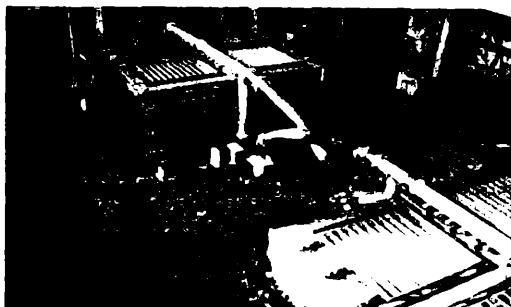
Потокообразователь изготавливается из коррозионно-стойкой стали и устанавливается с внешней стороны каркаса РЗУ. Он представляет собой систему труб со съёмными струеобразующими насадками. Оси струеобразующих насадок направлены под определенным углом к плоскости жалюзийных кассет. В местах крепления потокообразователя к каркасу установлены изоляторы из полистилена, которые служат для электроизоляции потокообразователя от каркаса РЗУ.

Рукав предназначен для соединения потокообразователя РЗУ с трубопроводом технического водоснабжения. На обоих концах рукава имеются патрубки с фланцами для болтового крепления.

При включении насосов водоснабжения платформы, вода из трубопровода технического водоснабжения через рукав поступает в потокообразователь и выходит через водоструйные насадки. Перед жалюзийными поверхностями РЗУ формируется поток воды со скоростями, значительно превышающими подходные скорости к рыбозащитному устройству. Движение затопленных струй сопровождается всасыванием в них окружающей воды. Проникновение окружающей воды в струю происходит через поверхность тангенциального разрыва, которая образует внешнюю границу струи. Благодаря эжекционным свойствам струй потокообразователя, молодь рыб, частицы мусора и взвеси попадают в струю и перемещаются за пределы ее активной части и зоны влияния водозабора.

Пройдя жалюзи, вода поступает во всасывающую трубу насоса платформы и далее к водопотребителю.

График работы РЗУ должен совпадать с графиком работы насосных агрегатов платформы. В процессе эксплуатации допускается снижение фильтрующей поверхности жалюзи до 50% за счет их обрастания (засорения). При этом скорости фильтрации водозаборного потока и потери напора на РЗУ не выходят за пределы допустимых параметров. Механическая очистка жалюзийных кассет и потокообразователей от водорослей и моллюсков производится по мере их обрастания. Периодичность очистки определяется в процессе эксплуатации.



**Рис. 3. Жалюзийное рыбозащитное устройство  
с потокообразователем для платформы ЛУН-А в Охотском море**

Два жалюзийных РЗУ с потокообразователем установлены и проходят испытания на самоподъемной плавучей буровой установке «Амазон», которая работает в Обской губе. В настоящее время изготовлено и отправлено заказчику два РЗУ для платформы ЛУН-А (рис. 3) и идет изготовление двух РЗУ для платформы ПА-Б, предназначенных для работы на шельфе о. Сахалин. Ввод в эксплуатацию и испытания этих устройств планируются в 2007 г.

УДК 597.583.3

## **СУТОЧНЫЙ РИТМ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ОКУНЯ**

**А.М. Свирский**

*Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия.  
svirs@ihw.yaroslavl.ru*

В лабораторных условиях исследовался суточный ритм двигательной активности окуня и его зависимость от некоторых факторов внешней среды: пищевого и светового режимов, сезона года и возраста рыб.

Опыты проводили ежемесячно в двух модифицированных установках Мюллера и Шрайбера (Muller, Schreiber, 1967), представлявших собой кольцевые аквариумы. Передвижения рыб в них регистрировались с помощью маятниковой системы (Войчишин, Грабар, 1973) как количество пересечений луча света шторкой маятника за каждый час суток. Поскольку в опытах участвовало разное количество рыб, и были они различного возраста, то двигательная активность выражалась не в абсолютных числах, а в относительных – в процентах, где за 100% принимался час с максимальной активностью (рис. 1).

На протяжении суток почасовое распределение двигательной активности окуней довольно сильно варьировало от суток к суткам. Для того, чтобы получить «устойчивую» картину суточного ритма, характерную для данных условий и не меняющуюся с добавлением новых циклов, для молоди требовалось осреднение данных за 3–4 сут., а для взрослых рыб – 5–7 сут. Поэтому каждый опыт длился не менее 10 сут.

В условиях естественной смены дня и ночи суточный ритм двигательной активности окуня состоял из двух явных периодов (рис. 1). Один из них с активностью ниже среднесуточного уровня приходился на темные часы суток и был отождествлен нами с состоянием покоя рыб ( $\rho$ ). Другой, соотношенный с состоянием бодрствования ( $\alpha$ ), начинался обычно с пика в час восхода солнца (предзакатного), и заканчивался пиком в час захода (предзакатным).

Кормление рыб не нарушало основной временной структуры суточного ритма. У окуней, получавших корм, фаза бодрствования наступала и заканчивалась в те же часы, что и у голодных рыб, т.е. в часы восхода и захода солнца. Однако если рыб кормили в определенное время малоподвижным кормом – дождевыми червями и мотылем, то максимум активности наблюдался у них в час дачи корма, если в произвольное время, то наблюдалось общее увеличение двигательной активности в фазе бодрст-

вования. Кормление окуней в произвольное время суток подвижным кормом – молодью карповых видов рыб, приводило к повышению двигательной активности не только в дневные, но и в ночные часы. При этом наибольшее увеличение наблюдалось утром и вечером, и суточный ритм становился похожим на тот, что приведен на рис. 1 б.

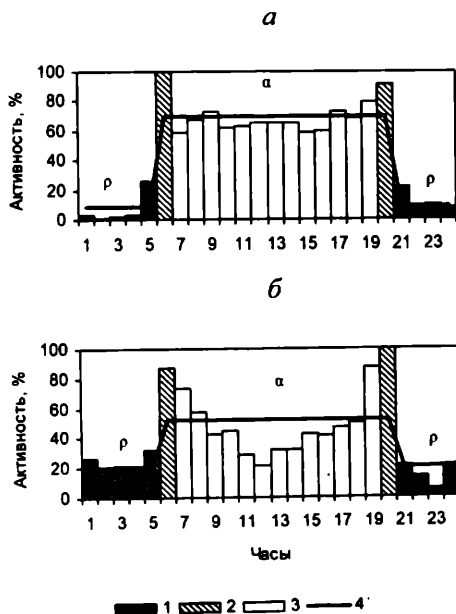


Рис. 1. Двигательная активность молоди (а) и взрослых (б) окуней:  
1 – в ночные часы, 2 – в часы восхода и захода солнца, 3 – в дневные часы;  
4 – средний уровень активности в фазах покоя (р) и бодрствования (а)

В постоянных световых условиях ритм становился циркадным. При непрерывном освещении средний период чередования фаз бодрствования и покоя был меньше суточного и составлял  $20 \pm 2.3$  ч, а продолжительность фазы бодрствования была в 1.7 раз больше таковой фазы покоя.

При постоянной темноте период был больше суточного –  $29.3 \pm 2.5$  ч, а фаза покоя в 2 раза превышала фазу бодрствования по продолжительности.

У молоди окуня средний уровень активности в темные часы суток (фаза покоя) был незначительным –  $9 \pm 6\%$  в час, в светлые часы он был в 7 раз выше –  $66 \pm 3\%$  в час, и еще выше в сумеречные часы –  $95 \pm 9\%$  в час, который в 1.5 раза превышал дневной уровень (рис. 1 а). У взрослых рыб рассветный и закатный пики были более значительны, средняя активность в сумеречные часы составляла  $94 \pm 12\%$  в час, что в 2 раза превышало дневной уровень, который был равен  $46 \pm 10\%$  в час за счет некоторого снижения активности в середине дня (рис. 1 б). Зато ночной уровень активности был выше, чем таковой у молоди –  $20.2 \pm 4.9\%$  в час, дневная активность превышала его всего лишь в 2 раза.

На протяжении года эти соотношения уровней активности в темные, светлые и сумеречные часы суток у молоди сохранялись в основном неизменными за исключением июня и июля, когда утренний и вечерний пики практически исчезали, а максимальная активность приходилась на середину дня (рис. 2 а). У взрослых рыб утренний и вечерний пики были хорошо выражены с января по апрель, в июне–июле и вероятно с сентября по ноябрь (рис. 2 б). В мае ночная активность повышалась до дневного уровня с одновременным снижением активности в сумеречные часы, и какой-либо ритм трудно было выделить вообще. Аналогичное явление было выявлено у взрослого окуня и в полевых условиях (Craig, 1977). В июне утренний и вечерний пики появлялись снова, но наибольшая активность уже приходилась не на дневные, а на ночные часы. Со второй половины июля и по начало августа активность взрослого окуня опять становилась аритмичной.

Следовательно, продолжительность фазы бодрствования у молоди окуня строго коррелировала с продолжительностью фотопериода, изменяясь от 8 ч в декабре до 19 ч в июне–июле. У взрослых окуней фаза бодрствования начиналась с восходом солнца, пока продолжительность дня не превышала 16 ч. Дальше происходил фазовый сдвиг на  $180^\circ$  и начало бодрствования было связано уже с заходом солнца. Поэтому продолжительность фазы бодрствования у взрослых окуней имела два максимума величиной 17 ч в начале мая и в конце июля, и два минимума величиной 9 ч в декабре и июне–июле.

Таким образом, продолжительность состояния бодрствования у окуня тесно связано как с сезонными изменениями фотопериода, так и с возрастом рыб. Вероятно, средняя продолжительность фазы бодрствования у молоди окуня составляет 13.5 ч и может быть легко увеличена или уменьшена на 5.5 ч изменением фотопериода.

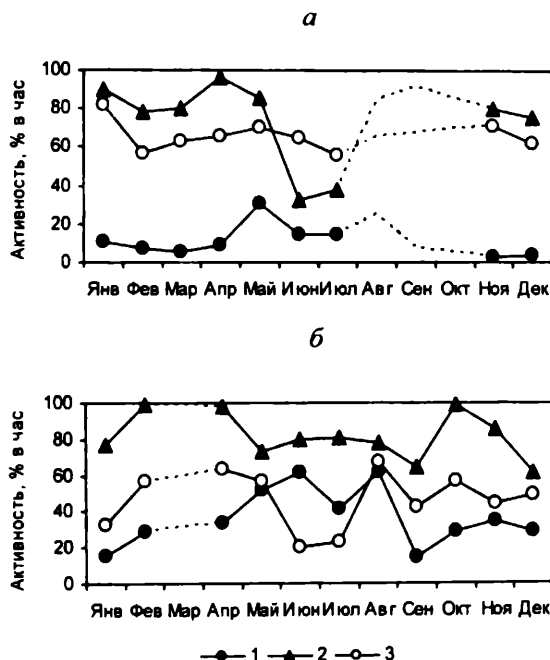


Рис. 2. Средний уровень двигательной активности молоди (а) и взрослых (б) окуней на протяжении года: 1 – в ночные часы, 2 – в часы восхода и захода солнца, 3 – в дневные часы

У взрослых рыб эта величина равна 12 ч и может растягиваться или сокращаться только на 4 ч. На самом деле у взрослых окуней продолжительность фазы бодрствования, по-видимому, еще короче из-за появления в середине дня так называемого периода дневного покоя (Карманова и др., 1976) (рис. 1 б). В результате летом при максимальной продолжительности дня взрослые окуни сдвигают фазу бодрствования с дневных часов на ночные. По этой же причине зимой при минимальной продолжи-

тельности дня вполне возможен аналогичный сдвиг фазы бодрствования на ночные часы. По крайней мере, нами такой факт был зарегистрирован у одной группы взрослых рыб в декабре. Сезонный сдвиг активности, по сообщению ряда исследователей, является довольно распространенным у животных, обитающих выше 48° с.ш. (Andreasson, 1973; Muller, 1973; Kroneld, 1974).

#### Список литературы

- Войчишин К.С., Грабар Л.И. Маятниковый измеритель двигательной активности рыб в условиях аквариума // Отбор и передача информации. 1973. Вып. 36. С. 112–116.
- Карманова И.Г., Титков Е.С., Попова Д.И. Видовые особенности суточной периодики двигательной активности и покоя // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1976. Т. 12. № 5. С. 486–488.
- Andreasson S. Seasonal changes in diel activity of *Cottus poecilopus* and *C. gobio* (Pisces) at the Arctic circle // Oikos. 1973. V. 24. № 1. P. 16–23.
- Craig J.F. Seasonal changes in the day and night activity of adult perch, *Perca fluviatilis* L. // J. Fish Biol. 1977. V. 11. № 2. P. 161–166.
- Muller K., Schreiber K. Eine methode zur messung der lokomotorischen aktivitat von süsswasserfischen // Oikos. 1967. V. 18. № 1. P. 135–136.
- Kroneld R. Autumn and spring phase shifts in the burbot *Lota lota* L. (Pisces, Gadidae) at the Arctic Circle // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. 1974. V. 50. P. 125–136.
- Muller K. Seasonal phase shift and the duration of activity time in the burbot, *Lota lota* (L.) (Pisces, Gadidae) // J. Comp. Physiol. 1973. V. 84. P. 357–359.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ЛЕСТНИЧНОГО РЫБОХОДА НА ПАДУНСКОМ ПОРОГЕ р. ПЕЧА

М.А. Скоробогатов<sup>1</sup>, А.И. Лупанин<sup>2</sup>, Г.Г. Филиппов<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Тверской государственный технический университет, Россия,  
skorobogatov@gtu.tver.ru

<sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
alupa@mail.ru

<sup>3</sup> ОАО «Инженерный центр ЕЭС» – филиал «Институт Гидропроект»,  
Москва, Россия, hydro@hydroproject.ru

Строительство плотины Верхне-Тулумской ГЭС (Мурманская обл.) на р. Тулома, выше впадения в нее р. Печа привело к резкому уменьшению расходов воды на Падунском пороге. Это привело к тому, что этот порог стал полностью непреодолим для прохода нерестовых мигрантов в р. Печа и ее притоки в меженный период, когда перепад уровней воды на пороге достигает 4 м. Благоприятные условия для прохода рыб через порог наблюдаются при расходах более 200 м<sup>3</sup>/с. Такие расходы бывают лишь в половодье в годы максимальной и средней водности, когда движение рыб на нерест практически отсутствует. Расходы воды более 200 м<sup>3</sup>/с можно создать кратковременно искусственно путем попусков из Верхнетулумского водохранилища.

Для обеспечения нерестовой миграции семги в реку Печа через Падунский порог проектом Верхне-Тулумской ГЭС предусматривалось строительство на нем лестничного рыбохода из восьми камер с донными впускными отверстиями. Однако был построен рыбоход из трех камер. В таких условиях, по данным наших исследований, перепад между отдельными камерами составлял от 0.72 м до 1.10 м, а скорости течения в донных впускных отверстиях достигали 4.3 м/с. Поэтому через порог по рыбоходу на нерестилища в р. Печа проходили лишь отдельные наиболее сильные особи.

Русло реки в створе расположения рыбохода (Падунский порог) условно делилось на три протоки. Основной расход воды проходил по центральной и правой протоке. Рыбопропускное сооружение же располагалось в левобережной протоке. Привлекающий рыб шлейф от рыбохода и практически не ощущался уже на расстоянии 5–6 м от входа в него. Семга в значительной степени случайно находила вход в рыбоход.



Поэтому работа рыбохода оказалась малоэффективной. Это потребовало строительства нового рыбохода. Проект был выполнен в институте «Гидропроект» им. С.Я. Жук.

При разработке технико-экономического обоснования было рассмотрено три возможных варианта размещения рыбохода, в каждом из которых решались две основные задачи: первая – обеспечение оптимальных условий привлечения рыб; вторая – создание наилучших условий их прохождения по тракту. Первая задача была решена путем увеличения расхода привлекающего потока и размещением входного оголовка ближе к протоке, по которой проходит основной расход р. Печа. Вторая задача – подбором таких геометрических параметров рабочих камер, при которых создаются наилучшие гидравлические условия прохождения рыб по тракту.

После анализа всех материалов был принят вариант в котором трасса проходила по скальному массиву и располагалась под углом  $55^\circ$  к оси существующего рыбохода. Существующий рыбоход и левобережная протока засыпались скальным грунтом и исключались, тем самым, из работы.

С целью выбора оптимального местоположения рыбопропускного сооружения и конструкции камер рыбохода в лаборатории гидравлики ТГТУ на моделях были проведены гидравлические исследования.

Рыбоход состоит из входного и низового оголовков и тракта. Тракт рыбохода включает три участка: первый (низовый) проходит от I до X камер, второй (верховой) – от XI до XIII камеры, третий – XIV камеру. Ширина рыбохода по ниту принималась равной 5.0 м.

На первом участке дно рыбохода имеет уклон 1:17. На втором – выходном участке дно тракта имеет минимальный уклон (из условия стока при водоотливе из котлована).

По проекту подходной канал должен был иметь ширину 5.0 м и длину 75 м. Выходной канал устраивался в скальном массиве шириной 5.0 м. Выход рыб из нового рыбохода в русло реки предусмотрен на выходном участке из старого рыбохода.

В процессе строительства рыбохода при проведении взрывных работ был разрушен скальный массив на низовом участке. На этом участке построена дополнительная продольная монолитная бетонная стенка. На основании лабораторных гидравлических исследований было рекомендовано уменьшить ширину вливающего отверстия до 1.8 м.

На всем протяжении рыбохода длина каждой камеры – 5.4 м (с учетом толщины стенок), ширина по дну – 5.0 м. Боковые стенки в скальном массиве выполнены с откосом 1:5.

В 1993 году рыбоход был принят в эксплуатацию.

В 2000 г. проведены гидравлические исследования рыбохода, в задачи которых входило определение перепадов уровней между маршевыми камерами, скоростей течения во впускных отверстиях, изучение распределения скоростей течения в маршевых камерах рыбохода, а также определение гидравлических условий подхода семги к рыбоходу и выхода ее в верхнем бьефе. Для определения расхода воды, проходящего по рыбоходу, скорости течения измеряли в последнем впускном отверстии. При изучении структуры течения в маршевых камерах гидрометрическую вертушку устанавливали в поверхностном слое (на расстоянии 0.1 м от поверхности), у дна и на глубине 0.5 м.

Установлено, что во время проведения исследований расход воды, проходящий по рыбоходу, был равен  $3.44 \text{ м}^3/\text{с}$ . Общий расход по реке Печа составлял  $10\text{--}11 \text{ м}^3/\text{с}$ .

Полученные данные показывают, что максимальный перепад уровней воды между маршевыми камерами составлял 0.36 м на стенке, где ширина впускных отверстий 1.8 м. Высота порога колеблется в пределах от 0.23 до 1.02 м (при проектной 0.3 м). Средняя скорость течения во впускных отверстиях изменяется от 1.92 м/с (7 стенка) до 0.91 м/с в выходном оголовке.

На всем протяжении камеры наблюдается ярко выраженное течение от одного впускного отверстия к другому, максимальные скорости в котором изменяются от 2.08 в отверстии (в придонной части течения) до 1.43 м/с (в поверхностном слое). В придонной части маршевой камеры величина скорости течения изменяется от 0 до 0.58 м/с. В камере наблюдаются две водоворотные зоны с малыми скоростями течения, в которых нерестовые мигранты могут отдохнуть после прохода впускного отверстия. Увеличение глубины (по сравнению с проектным) за впускным отверстием способствует улучшению условий для прохода рыб по рыбоходу. Однако увеличение глубины перед отверстием приводит к образованию водоворотных зон больших размеров (по сравнению с проектными режимами), что может быть причиной некоторой дезориентации рыб перед проходом впускного отверстия. В самих отверстиях скорости течения распределяются неравномерно как по глубине, так и по ширине. Это позволяет рыбам выбирать необходимый скоростной режим при проходе отверстий. Такая картина распределения скоростей течения наблюдается во всех камерах и впускных отверстиях.

Анализ распределения скоростей течения в маршевых камерах показал, что в них отсутствуют аномальные явления, которые могли бы стать препятствием для продвижения рыб против течения, а структура течений подобна наблюдаемой в лабораторных условиях.

Для исследованного режима работы сооружения на выходе рыб из рыбохода глубины по оси изменялись от 0,8 до 1,1 м, а скорости течения достигали 1,8–2,0 м/с. Ближе к берегам скорости течения уменьшались до 0,3–0,8 м/с. Наличие крупных камней создает в придонной части потока зоны с малыми скоростями течения, в которых рыбы могут отдохнуть. Наличие таких высоких скоростей течения объясняется недостаточной расчисткой верхней перемычки. Углубление дна в районе сопряжения выходного канала с руслом реки приведет к: увеличению расхода воды в рыбоходе; увеличению глубины в выходном канале и уменьшению скоростей течения в нем (улучшатся условия выхода семги в речной поток), улучшению условий привлечения (уменьшится расход воды в правобережной протоке).

На входе в рыбоход на расстоянии 12–15 м наблюдаются остатки перемычки, причем отдельные камни выступают из воды, что приводит к гашению скоростей течения в рыбопривлекающем шлейфе. Глубина воды в этом месте изменяется от 0 до 0,5 м. Течения от рыбохода (рыбопривлекающий шлейф) прослеживаются на расстоянии 12 – 15 м от рыбохода. Улучшение условий привлечения возможно двумя путями: первый – освобождение пространства перед рыбоходом от остатков перемычки, в этом случае рыбопривлекающий шлейф будет лучше выделяться за порогом; второй – отсыпка перемычки на полную высоту с организацией выпуска привлекающего расхода в сторону водопада.

Для определения эффективности пропуска рыб к местам нереста в 2000 году сотрудниками ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН в выходном канале рыбохода было установлено рыбоучетное устройство. Полученные данные показали, что построенный рыбоход пропускает в реку Печа более 40% рыб, прошедших рыбоход Нижне-Тулумский ГЭС.

В 2001 году сотрудниками ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова РАН и Научно-исследовательского института охотничьего и рыбного хозяйства (Финляндия) удалось оценить эффективность работы рыбохода. Оценка была выполнена на основе данных радиотелеметрических наблюдений за мигрирующими особями. Мечение было выполнено на выходе рыб из рыбохода Нижнетулумской ГЭС. Из 17 меченых рыб, подошедших к Падунскому порогу, 15 особей прошли через рыбоход в верховья реки Печи. Эффективность рыбохода в этом случае составила 82%. Кроме того, было установлено, что семга, зашедшая в рыбоход, достаточно быстро преодолевает его. В июле на его преодоление рыбы затрачивала от 1 до 2 часов, а в конце августа – от 15 мин до 3 ч. Следует отметить, что мигранты не могли сразу найти вход в рыбопропускное сооружение и первоначально устремлялись к водопаду, где был больше расход воды. Задержка перед преградой достигала трех суток. Это обуславливается, по-видимому, как

плохим выделением рыбопривлекающего шлейфа, так и изменением гидравлических условий перед порогом – переход от водохранилищных условий, где незначительные скорости течения, к речным.

Таким образом, проведенные исследования показали, что построенный лестничный рыбоход позволяет пропускать нерестовых мигрантов через Падунский порог к местам нереста в р. Печа и ее притоки. Рыбоход пропускает более 80% рыб, подошедших к Падунскому порогу. При обосновании местоположения рыбопропускного сооружения и конструкции маршевых камер можно использовать проектные проработки, а также данные, полученные в результате гидравлико-биологических исследований, полученных в лабораторных и натурных условиях.

УДК 597-154.31.

## СЕЗОННАЯ И ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ВЕРХНИХ ЛЕТАЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУР У РЫБ

А.К. Смирнов, В.К. Голованов

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
smirnov@ibiw.yaroslavl.ru

Сезонные и возрастные изменения летальных температур у рыб изучались как в нашей стране, так и за рубежом (Becker, Genoway, 1979; Лапкии и др., 1990; Голованов и др., 1997, 2005; Голованов, Валтонен, 2000; Beitinger et al., 2000; и др.). Тем не менее, в настоящее время практически отсутствуют сведения о характере зависимости верхних летальных температур (ВЛТ) от величины скорости нагрева воды с учетом сезона года и периодов онтогенеза рыб.

В последние годы все большую актуальность приобретает вопрос о глобальном потеплении климата. В связи с этим не вполне ясно, как новые температурные условия существования могут отразиться на выживании рыб и изменении их географических ареалов. Предприятия промышленности и энергетики сбрасывают в природные водоемы огромное количество подогретой воды, при этом в реках, озерах и водохранилищах возникают участки локального термического загрязнения. Кроме того, наложение глобального потепления климата на процессы теплового загрязнения может привести к гибели гидробионтов даже при нормативном сбросе подогретых вод (Голованов и др., 2005), что свидетельствует о необходимости пересмотра критериев их сброса в естественные водоемы. Регулирование рек также может вызвать потепление среды обитания гидробионтов за счет создания множества мелководных участков.

Цель работы заключалась в изучении верхних летальных температур у ряда видов рыб Рыбинского водохранилища – серебряного карася *Carassius auratus* (L.), карпа *Cyprinus carpio* L., плотвы *Rutilus rutilus* (L.), леща *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) и окуня *Perca fluviatilis* L. (Percidae) – и определении зависимости температурной устойчивости от сезона года и возраста рыб при различных скоростях нагрева воды.

Рыб отлавливали в естественной среде обитания – в прибрежье Рыбинского водохранилища, а также в прудах Стационара полевых и экспериментальных исследований «Сунога» ИБВВ РАН. Возраст молоди рыб при изучении сезонной динамики ВЛТ колебался от 0+ до 2+, масса особей – от 1.5 до 68.2 г. Для изучения возрастной динамики ВЛТ использовали особей леща в возрасте от 0+ до 13+, плотвы – в возрасте от 0+ до 8+

и окуня – в возрасте от 0+ до 8+. Рыб акклиматизировали к постоянным температурам среды, близким к естественным температурам для данного сезона года. Летом температура акклиматизации была равна 21°C, весной и осенью 12°C, зимой около 3–5°C. Минимальный период акклиматизации составлял 10 сут.

Для определения верхней летальной температуры были использованы два общепринятых метода: метод критического термического максимума (метод КТМ) и метод окончательных летальных температур (метод ОЛТ). При определении значений КТМ использованы скорости нагрева воды 4, 10, 18, 30 и 50°C ч<sup>-1</sup>. В качестве критерия летальной температуры при этом методе была выбрана потеря координации движений рыб, которая выражалась в перевороте особи кверху брюшком. В данный момент фиксировали температуру и время ее достижения (в минутах). При проведении экспериментов с использованием метода ОЛТ скорость нагрева составляла 1°C сут<sup>-1</sup> (или 0.04°C ч<sup>-1</sup>). С помощью контактного термометра температуру поднимали на 1°C и поддерживали на заданном уровне в течение суток. Таким образом, нагрев был ступенчатым. Критерием термостойчивости в данном случае служила гибель особи (Beitinger et al., 2000). Наблюдения за состоянием рыб в экспериментальном аквариуме проводили несколько раз в течение суток. При использовании метода ОЛТ рыб, содержащихся в экспериментальном аквариуме, кормили ежедневно вплоть до температуры прекращения питания. Кроме того, в процессе экспериментов проводили частичную замену воды, доливая воду с той же температурой, что и в экспериментальном аквариуме.

В течение ряда лет нами проводились эксперименты с целью изучения сезонного изменения ВЛТ молоди рыб. Было установлено достоверное снижение зимних значений КТМ по сравнению с летними (рис. 1). Такая ответная реакция наблюдалась при всех скоростях нагрева, использовавшихся для определения КТМ. Разность между летними и зимними значениями КТМ у всех изученных видов была сопоставимой. У большинства видов (за исключением плотвы) прослеживалась тенденция к уменьшению этой разности с увеличением скорости нагрева. По-видимому, это связано с повышением способности рыб к температурной адаптации в летний период, что приводит к относительно большему росту значений КТМ в течение года при низких скоростях нагрева воды.

Величины КТМ, установленные нами весной и осенью, занимали промежуточное положение между летними и зимними значениями (Смирнов, Голованов, 2005). Сравнительно небольшие различия между весенними и осенними уровнями КТМ, наблюдаемые при всех скоростях нагрева, чаще всего были недостоверными ( $p > 0.05$ ). Весной и осенью температура акклиматизации в наших экспериментах была равна 12°C, поэто-

му сходство значений КТМ в эти сезоны показывает, что определяющее влияние на летальную температуру неполовозрелых особей оказывает, очевидно, температура акклимации.

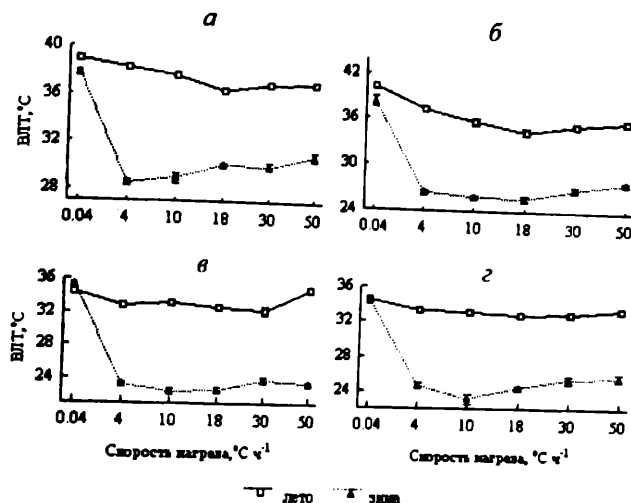


Рис. 1. Зависимость верхних летальных температур (ВЛТ) от скорости нагрева воды в различные сезоны года: а – серебряный карась, б – карп, в – плотва, г – окунь

В каждый из сезонов года были проведены также эксперименты с использованием скорости нагрева 1°С сут<sup>-1</sup> (метод ОЛТ). Полученные результаты показали относительное постоянство значений ОЛТ, полученных в различные сезоны года, в сравнении с данными по КТМ. Статистический анализ выявил, что в большинстве случаев у всех видов существовали относительно небольшие, но достоверные сезонные различия в полученных уровнях термоустойчивости. При этом максимальные значения ОЛТ наблюдались у разных видов в различные сезоны, что может быть связано с неучтенными при постановке эксперимента факторами (время суток, физиологическое состояние и др.). Относительное постоянство значений ОЛТ независимо от сезона года, по всей видимости, объясняет

ся процессом температурной переекклимации рыб в ходе экспериментов. Это подтверждается и опытами других авторов (Лапкин и др., 1990; Голованов и др., 1997).

Благодаря использованию в данной работе широкого диапазона скоростей нагрева воды стало возможным проследить динамику термоадаптационных способностей рыб в ответ на изменения, происходящие в их организме в течение годового цикла (Смирнов, Голованов, 2004). Показано, что летом у всех изученных нами видов наблюдается тенденция к увеличению способности адаптироваться к высоким температурам, в результате чего рыбы могут противостоять воздействию критических тепловых нагрузок. Это выражается в летнем смещении минимального значения КТМ в сторону более высоких скоростей нагрева. Так, если зимой минимум КТМ чаще всего наблюдался при скоростях нагрева  $4-10^{\circ}\text{C ч}^{-1}$ , то летом он смещался в область скоростей  $18-30^{\circ}\text{C ч}^{-1}$ . Интересно отметить, что в летний сезон разность между минимальным уровнем КТМ и его значением при скорости нагрева  $4^{\circ}\text{C ч}^{-1}$  у карася и карпа была очень большой – 2 и  $2.5^{\circ}\text{C}$  соответственно, в то время как у плотвы и окуня эта разность составляла лишь 0.6 и  $0.5^{\circ}\text{C}$ . Вероятно, карп и серебряный карась, акклиматизированные к температуре воды  $21^{\circ}\text{C}$ , обладают относительно большей способностью адаптироваться к воздействию высоких температур при низких скоростях нагрева воды, чем плотва и окунь.

Полученные экспериментальные данные с использованием низкой скорости нагрева (метод ОЛТ) доказывают, что верхняя летальная температура не остается одинаковой в процессе онтогенеза рыб (рис. 2). Так, молодь леща обладает наибольшей температурной устойчивостью в возрасте нескольких месяцев. На более поздних этапах развития у рыб наблюдается снижение верхних летальных температур, которое заканчивается в возрасте 8 лет. В дальнейшем термоустойчивость взрослого леща сохраняется примерно на одном и том же уровне.

У плотвы наблюдалась сходная динамика ВЛТ. Максимальные значения верхних летальных температур наблюдались в возрасте 1 мес, после чего ее термоустойчивость, как и у леща, снижалась. Однако такое падение уровня термоустойчивости, в отличие от леща, продолжалось лишь до 4-летнего возраста. В дальнейшем ВЛТ плотвы колебалась в небольших пределах до возраста 8 лет. Аналогичные результаты, но на более низком уровне в сравнении с плотвой, отмечены и для окуня (Смирнов и др., 2005).

Указанные выше материалы в сочетании с имеющимися в литературе данными по термоустойчивости рыб на ранних стадиях онтогенеза (Голованов и др., 1997; Смирнов и др., 2005) позволяют построить общую схему возрастной динамики верхних летальных температур у изученных ви-



дов, которую можно разбить на ряд последовательных фаз. Во время первой фазы («фазы подъема») наблюдается достаточно резкий рост термоустойчивости в первые месяцы жизни с момента выклева, при этом летальные температуры достигают максимума на первом году жизни рыб. Затем наступает вторая фаза («фаза снижения»), при которой происходит постепенное снижение термоустойчивости. Так, у леща снижение значений ОЛТ за период от 6 месяцев до 8 лет составило  $6^{\circ}\text{C}$ , у плотвы за период от 1 месяца до 4 лет –  $4.2^{\circ}\text{C}$ . Аналогичная картина наблюдается у окуня, у которого с 2-месячного до 3-летнего возраста происходит снижение летальной температуры на  $3.5^{\circ}\text{C}$ . Достигнув определенного уровня, температурная устойчивость прекращает снижаться, и наступает «фаза стабилизации» ВЛТ. Как показал анализ вышеприведенных данных, завершение «фазы снижения» и начало «фазы стабилизации» зачастую совпадает по времени с моментом массового полового созревания особей данного вида. Таким образом, с наступлением половой зрелости уровень верхних окончательных летальных температур остается практически неизменным. Видимо, к этому моменту наиболее существенные физиолого-биохимические перестройки, происходящие в организме рыб в процессе онтогенеза, завершаются.

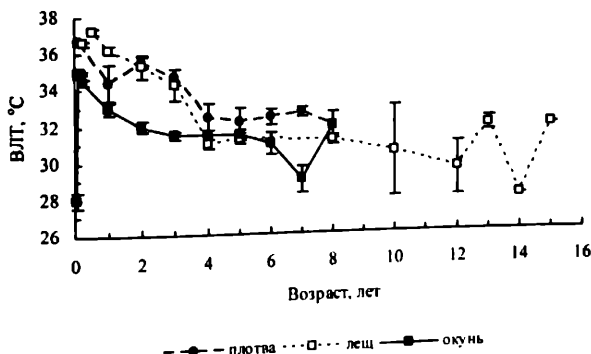


Рис. 2. Зависимость верхних летальных температур (ВЛТ) от возраста у некоторых видов рыб

Более высокая температурная устойчивость молоди рыб, по сравнению с взрослыми особями, по-видимому, связана с различными темпера-

турными условиями в местах их обитания. Так, например, в Рыбинском водохранилище молодь карповых видов в течение первого года жизни остается на нерестилищах, т.е. в прибрежье водоемов, и уходит из них только с осенним похолоданием. Такие зоны характеризуются обильной кормовой базой, большим числом укрытий, а также более высокой температурой, способствующей быстрому росту рыб. Однако здесь, на мелководье, в летние месяцы наблюдается достаточно сильный прогрев воды. В местах сосредоточения молоди, как правило, обильна высшая водная растительность, замедляющая течение и тем самым способствующая еще большему прогреванию толщи воды. В этих условиях температура прибрежных вод в жаркие дни лета может приближаться к значениям, летальным для взрослых особей. При критическом нарастании температуры на мелководье уход молоди в оптимальные условия не всегда возможен вследствие угрозы хищников. Высокая термоустойчивость молоди позволяет ей беспрепятственно использовать богатые кормом и укрытиями мелководья.

**Выводы.** У всех изученных видов рыб установлено зимнее снижение значения верхних летальных температур в диапазоне скоростей нагрева воды от 4 до 50°C ч<sup>-1</sup>. Смещение минимального значения КТМ летом в сторону повышения скорости нагрева воды свидетельствует о расширении адаптационных способностей у всех изученных видов рыб в данный период. Значения ОЛТ, полученные в различные сезоны года, в сравнении с данными по КТМ относительно постоянны. Вместе с тем, у всех видов существуют относительно небольшие, но достоверные сезонные различия в полученных уровнях термоустойчивости.

Возрастная динамика верхних летальных температур у леща и плотвы носит сходный характер и разделяется на ряд последовательных фаз: «фазу подъема», «фазу снижения» и «фазу стабилизации». Повышенная устойчивость молоди к высоким температурам по сравнению с взрослыми особями, по-видимому, связана с более высокими температурами мест обитания. Фаза возрастной стабилизации значений летальной температуры совпадает с периодом массового полового созревания у рыб.

#### Список литературы

- Голованов В.К., Валтонен Т. Изменчивость термоадаптационных свойств радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum в онтогенезе // Биология внутр. вод. 2000. № 2. С. 106–115.
- Голованов В.К., Севрский А.М., Извеков Е.И. Температурные требования рыб Рыбинского водохранилища и их реализация в естественных ус-

- ловиях // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. С. 92–123.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Бойдаков А.М. Воздействие термального загрязнения водохранилищ Верхней Волги на рыбное население: современное состояние и перспективы // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005. С. 59–81.
- Лапкин В.В., Голованов В.К., Свицкий А.М., Соколов В.А. Термоадаптационные характеристики леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1990. С. 37–85.
- Смирнов А.К., Голованов В.К. Влияние различных факторов на термоустойчивость серебряного карася *Carassius auratus* L. // Биология внутр. вод. 2004. № 3. С. 103–109.
- Смирнов А. К., Голованов В.К. Сравнение термоустойчивости молоди некоторых видов рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45, № 3. С. 430–432.
- Смирнов А.К., Голованов В.К., Свицкий А.М. Верхние летальные температуры леща, плотвы и окуня в различные периоды онтогенеза // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных. Материалы Междунар. науч. конф. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2005. С. 224–228.
- Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. 2000. V. 58. № 3. P. 237–275.
- Becker C.D., Genoway R.G. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Environ. Biol. Fish. 1979. V. 4. № 3. P. 245–256.

УДК 597.473.9

## О ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТИ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ РАЗРЯДОВ У СЛАБОЭЛЕКТРИЧЕСКИХ СОМОВ *SYNODONTIS* (СЕМЕЙСТВО МОСНОКИДАЕ), SILURIFORMES

О.А. Солдатова, В.Д. Барон, К.С. Моршнев

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия,  
admin@sevin.ru

Впервые слабые электрические разряды у представителей сомообразных были обнаружены в начале 90-х годов прошлого века (Hagedorn, 1990). На представителях трех видов рода *Synodontis* семейства Mochokidae были зарегистрированы электрические сигналы специфического паттерна и достаточно высокой амплитуды, что позволило отнести эти виды к слабоэлектрическим. До того времени среди пресноводных рыб таковыми считались лишь представители двух многочисленных групп – африканской Mormyriiformes и южноамериканской Gymnotoidei.

В последующие годы специализированная электрогенерация была обнаружена как у других представителей рода, так и среди других таксонов сомообразных, включая также и морского сома *Plotosus* (Барон и др., 1994, 1996; Барон, Моршнев, 1998; Baron et al., 1994 a, b; 2005; Моршнев, Олшанский, 1997).

Mochokidae – это семейство пресноводных сомов, обитающих преимущественно в Африке и включающее в себя 11 родов и 177 видов. Род *Synodontis* наиболее многочисленный из семейства, в его состав входят 116 видов.

Большинство представителей этого семейства – довольно агрессивны и при попарном содержании между особями происходят постоянные взаимодействия, именно во время которых, как правило, обнаруживается генерация электрических сигналов.

Задачей настоящего исследования была регистрация и анализ электрических сигналов как от представителей «чистых» видов рода *Synodontis*, так и от некоторых представителей гибридных особей. Целью работы было создание и пополнение банка паттернов электрических разрядов для некоторых видов *Synodontis*, а также попытка предварительного исследования передачи этих паттернов представителям гибридов первого поколения.

Опыты проводились в аквариуме размером 30 × 20 × 20 см с электродами из нержавеющей стали, закрепленными на его противоположных сторонах. Аквариум помещается в экранирующую камеру для предот-

вращения помех от внешних электрических полей. Температура – 27–28°C, электропроводность воды 1–2 кОм/см, что соответствует условиям характерной для естественных водоемов в которых были отловлены рыбы. Сигналы с электродов усиливаются дифференциальным усилителем Grass P15 ( $\times 100$ ; 3 Гц – 10 кГц), связанным с электронным модулем на базе сигнального процессора. Этот модуль осуществляет аналого-цифровое преобразование входных сигналов (16 бит, 200 кГц) и помещает их оцифрованные значения в кольцевой буфер (4 Кб), содержимое которого может быть записано под управлением процессора на портативный компьютер (Toshiba, PRO 440).

Объектами исследования были: *S. schall* – 5 особей, *S. frontosus* – 3, *S. nigrita* – 7, *S. eupterus* – 6 (все отловлены в водоемах Эфиопии), а также полученные от дилеров в Москве: *S. alberti* – 5, *S. multipunctatus* – 3, *S. decorus* – 4, *S. petricola* – 2. В работе приводятся также предварительные данные об электрогенераторной деятельности гибридов *S. multipunctatus* и *S. alberti*.

Паттерны электрических разрядов, зарегистрированных у исследуемых особей различаются формой импульсов (монополярные или двух и более фазные, длительностью отдельного импульса, либо каждой из фаз и т.п. Например у *S. alberti* общая длительность разряда составляла 20 мс при длительности первой фазы от 4 до 10 мс, а соотношение фаз менялось от 2.7 до 3:1. У *S. schall* разряды представляют собой залпы из 3–7 монополярных импульсов с интервалом в 2–3 мс; в экспериментах с *S. schall* были также обнаружены одиночные монополярные разряды с электроположительностью роstralной части рыбы.

На рисунке 1 представлены примеры осциллограмм электрических разрядов зарегистрированных при попарных взаимодействиях представителей 7 видов рода *Synodontis*. Следует отметить, что помимо представленных примеров электрогенерации у особей этого вида были обнаружены также и разряды иного типа, возникающие (крайне редко) при одиночном содержании. В данном сообщении они не рассматриваются. Не было обнаружено электрических разрядов ни при попарном, ни при одиночном содержании у представителей *S. multipunctatus*.

Функция разрядов при агрессивно-оборонительном поведении слабых электрических сомов состоит, по-видимому, в отстаивании прав на территорию путем воздействия на электрорецепторную систему конкурента. Способность сомов чувствовать слабые электрические импульсы, по напряженности и длительности близкие к естественным разрядам доказана в ряде работ (Барон и Орлов, 2005 а, б). С другой стороны, видоспецифичность электрических разрядов может нести и другие функциональные нагрузки: маркер своего вида, метка пола, готовности к нересту и т.п.

Безусловно, что решение этих вопросов требует проведения специальных экспериментальных работ в будущем.

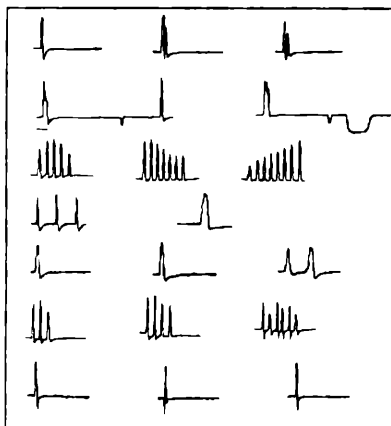


Рис. 1. Примеры осциллограмм электрических разрядов у представителей рода *Synodontis*. Сверху вниз: *S. eupterus*, *S. frontosus*, *S. schall*, *S. nigrita*, *S. petricola*, *S. decorus*.

Интересным представляется выяснение вопроса о передаче паттерна электрогенерации по наследству в случае экспериментов на гибридных особях. Подобного рода исследования недавно начаты нашей группой, и в данном сообщении приводится предварительный результат об экспериментах на гибридах *S. multipunctatus* и *S. alberti*. Как указано выше, рыбы первого вида не проявляют специализированной электрогенерации ни в каких-либо до сего времени исследованных ситуациях. На рисунке 2 схематически представлен результат одного из такого рода экспериментов.

На сегодняшний день существует ряд гипотез о причинах появления специализированной электрической активности у слабоэлектрических рыб. В процессе эволюции данный признак мог возникнуть как один из механизмов приспособления для обитания в условиях малой прозрачности водоемов и соответственно низкого уровня видимости или как адаптация к ночному образу жизни и т.д. Механизмы электрогенерации и электрорецепции используются слабоэлектрическими рыбами для коммуникации и электролокации. Рыбам, живущим в условиях низкой видимости, необходимо разыскивать пищу, избегать хищников, отстаивать территорию и отыскивать полового партнера, но так как органы зрения в подобных условиях мало эффективны, эволюция могла пойти по пути ис-

пользования систем электрических органов и электрорецепторов не в качестве средства агрессии как у сильноэлектрических рыб, а для межвидового и внутривидового общения и ориентации в пространстве. Необходимость отличать электрическую активность своего вида от чужого и обусловила, по-видимому, различия в паттерне электрических сигналов.

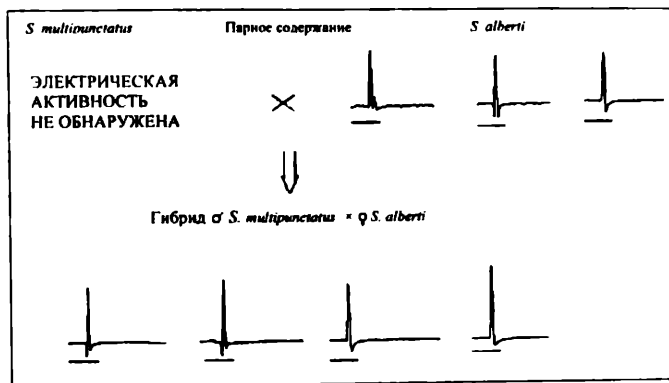


Рис. 2. Примеры электрических разрядов гибридов *S. multipunctatus* и *S. alberti* при агрессивных взаимодействиях

Вопрос, насколько прочно закреплен этот признак у того или иного вида и в какой степени он передается по наследству (не только в первом, но и в последующем поколениях) предстоит решать в последующих экспериментальных работах.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 03-04-49508).

#### Список литературы

- Барон В.Д., Моринев К.С. Об особенностях электрогенерации у двух видов африканских синодонтисов // Докл. РАН. 1998. Т. 361. № 1. С. 123–125.
- Барон В.Д., К.С. Моринев, Ольшанский В.М., Орлов А.А. Электрические разряды африканских сомов (*Synodontis*) при социальном поведении // Докл. РАН. 1994. Т. 334. № 3. С. 392–395.

- Барон В.Д., Орлов А.А. Реакции центральных нейронов электрорецепторной системы *Synodontis schall* (Mochokidae, Siluriformes) на слабые электрические поля // Вопр. ихтиологии. 2005 а (в печати).
- Барон В.Д., Орлов А.А. Функциональные характеристики центральных нейронов электросенсорной системы морского сома *Plotosus anguillaris* // Биофизика. 2005 б. Т. 50. Вып. 1. С. 119–126.
- Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. Обнаружение электрических разрядов у африканского сома *Auchenoglanis occidentalis* (Siluriformes, Bagridae) // Докл. РАН. 1996. Т. 349. № 4. С. 106–110.
- Моршнева К.С., Ольшанский В.М. Электрические разряды азиатского сома *Ompok bimaculatus* (Siluridae) // Докл. РАН. 1997. Т. 354. № 3. С. 419–422.
- Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M., Orlov A.A. Electric organ discharges of two species of African catfish (*Synodontis*) during social behavior // Anim. Behav. 1994 а. V. 48. P. 1472–1475.
- Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. African Clarias catfish elicits long-lasting weak electric pulses // Experientia. 1994 б. V. 50. P. 644–647.



УДК 597.553.2:15

## **ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СЕГРЕГАЦИЯ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

**И.А. Столбунов**

*Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
sia@ibiw.yaroslavl.ru*

Проведено изучение пространственной сегрегации плотвы Рыбинского водохранилища, основанное на исследовании причинных связей изменчивости рыб с разнообразием биотопической структуры Рыбинского водохранилища. Отлов плотвы производили стандартными орудиями лова в глубоководной и прибрежной зоне водохранилища. В прибрежье исследования проводили на открытых биотопах (незащищенных от воздействия ветрового и стокового течений, с песчаными, песчано-каменными грунтами и редкими зарослями макрофитов), на защищенных биотопах (с песчано-илистым грунтом и хорошо развитыми зарослями высшей водной растительности), а также на прибрежных биотопах крупного бокового притока водохранилища – р. Сутка.

Установлено, что группировки молоди плотвы в открытой литорали водохранилища представлены одним морфотипом, резко отличающимся от всех остальных. Разнообразие морфотипов молоди плотвы в речном притоке значительно выше, чем в открытой и защищенной литорали водохранилища. Молодь плотвы в биотопах верхнего, среднего и устьевого участка притока водохранилища различается по морфологическим параметрам.

Изменчивость (коэффициенты вариации) пластических признаков плотвы на раннем этапе малькового периода развития (F) в защищенных мелководьях водохранилища значительно выше, чем в открытых незащищенных прибрежных биотопах. Однако на следующем этапе G различия по уровню вариабельности большинства признаков сглаживаются (табл. 1). Исходя из этого, можно предположить, что стабилизирующий отбор в направлении оптимального фенотипа, наиболее приспособленного к условиям среды, у плотвы в открытой незащищенной литоральной зоне происходит на более ранних этапах онтогенеза, чем у молоди, обитающей в защищенных биотопах водохранилища (в том числе в эстуарии притока).

Возможно, отбор в направлении оптимального морфотипа в различных биотопах связан с выеданием молоди хищными рыбами. В открытой литоральной зоне водохранилища основной пресс на молодь плотвы ока-

зывает окунь, в защищенных – щука и окунь. Однако анализ содержимого желудочно-кишечного тракта хищников показал, что молодь открытых мелководий, находящаяся на этапах развития F и G, в этот период времени фактически не выедается (табл. 2).

Таблица 1

Вариация пластических признаков молоди плотвы ( $C_v \pm \Delta C_v$ , %)

Тип биотопа	Группа признаков		
	Туловищного отдела	Плавников	Головного отдела
Защищенная литораль с зарослями	$4.8 \pm 0.5$	$10.0 \pm 1.1$	$6.7 \pm 0.8$
	$3.7 \pm 0.4$	$6.4 \pm 0.7$	$5.6 \pm 0.6$
Открытая литораль без зарослей	$3.8 \pm 0.4$	$7.6 \pm 0.8$	$5.3 \pm 0.6$
	$3.7 \pm 0.4$	$7.7 \pm 0.9$	$5.6 \pm 0.6$

Примечания.  $C_v$  – коэффициент вариации;  $\Delta C_v$  – стандартная погрешность коэффициента вариации. Над чертой – на этапе развития F, под чертой – на этапе G.

Таблица 2

Суммарный состав кормовых организмов в желудочно-кишечных трактах хищников, отловленных в различных биотопах

Место вылова	Вид хищника	Кормовые организмы, экз.			U	N	n
		бен-тос	планктон	молодь рыб			
Защищенная литораль с зарослями	щука	+	0	33	3	3.3	79
	окунь	+++	0	5	5	4.1	99
Открытая литораль без зарослей	щука	+	0	0	1	1.2	25
	окунь	+++	++	0	3	5.2	82

Примечание. U – неопределяемые остатки молоди рыб (экз.), N – улов хищников на одно промысловое усилие (экз.), n – количество вскрытых желудочно-кишечных трактов (шт.), «+» – единичные, «++» – редко встречаемые, «+++» – часто встречаемые экземпляры.

По-видимому, у молоди открытого побережья плеса хорошо сформировано оборонительное поведение и сложившийся морфотип позволяет более эффективно его реализовывать. Активное выедание, вероятно, происходит на более ранних этапах развития плотвы. В погадках чашек, соб-

ранных на песчаной отмели открытой литоральной зоны водохранилища, остатков молоди не обнаружено. Птицами преимущественно выедаются рыбы старших возрастных групп (2+ и 3+). Более разнокачественная в морфологическом отношении молодь речных биотопов выедается хищниками, в основном щукой (табл. 2).

В защищенных биотопах в условиях развитой водной растительности естественных укрытий от хищников у молоди значительно больше, поэтому отбор в направлении оптимального фенотипа происходит здесь более низкими темпами и продолжается дольше, чем у молоди открытых мелководий. У молоди плотвы в открытой литорали водохранилища величина ротового отверстия и индекс формы корпуса – показатель характеризующий прогонистость тела рыб (Алеев, 1963), достоверно выше, чем у плотвы, обитающей в защищенных биотопах (рис. 1).

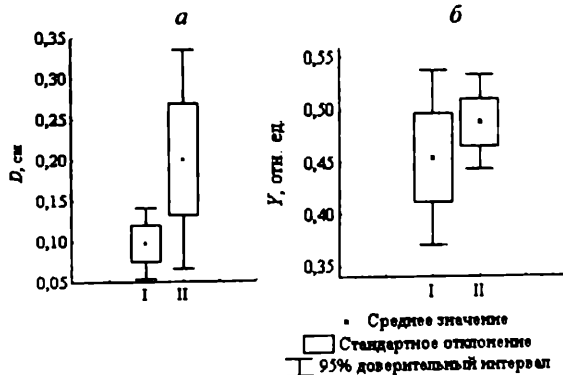


Рис. 1. Величина ротового отверстия  $D$  (а) и индекс формы корпуса  $Y$  (б) молоди плотвы в биотопах разного типа Рыбинского водохранилища: I – защищенная литораль с зарослями, II – открытая литораль без зарослей

Экспериментальное тестирование двигательной активности плотвы из разных мест обитаний показало, что молодь, отловленная в открытой незащищенной литорали, по плавательной способности превосходит молодь плотвы в защищенной прибрежной зоне водохранилища. Избирательность питания и средний размер кормовых организмов у молоди плотвы, обитающей в открытой литорали водохранилища, выше, чем у молоди в защищенном прибрежье (Столбунов, 2003). В конце малькового периода

развития (этап G) быстрорастущая часть группировки молоди плотвы из открытой незащищенной литорали мигрирует в пелагиаль водохранилища (на это указывают данные по структуре прибрежных группировок молоди рыб). Впоследствии это может привести к образованию крупной моллюскоядной экологической морфы плотвы из числа мигрантов, а из остальной медленно растущей части группировки молоди рыб – мелкой прибрежной формы. У пелагической плотвы, обитающей в открытой части водохранилища, величина ротового отверстия достоверно выше, чем у плотвы в прибрежье, этот признак сохраняется и у старших возрастных групп. Но, переход с возрастом к практически облигатному питанию моллюсками, приводит к тому, что плотва в пелагиали Рыбинского водохранилища становится менее прогонистой (рис. 2). Для нее характерна большая кривизна верхнего профиля корпуса и высокотелость. Плотва, обитающая в литорали водохранилища, со смешанным спектром питания, отличается более прогонистой формой корпуса.

Сходный процесс морфологических изменений в величине и строении ротового аппарата связанный с особенностями местообитаний наблюдается и у плотвы разного возраста из различных зон озера Плещеево. Но в отличие от Рыбинского водохранилища, в прибрежной зоне оз. Плещеево обитает плотва, отличающаяся «большеротостью» по сравнению с особями в глубоководной зоне озера (Столбунов, 2005).

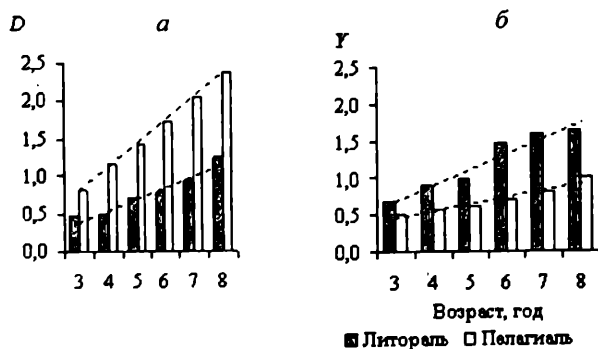


Рис. 2. Изменение величины ротового отверстия *D* (а) и формы корпуса *Y* (б) плотвы по мере ее роста в различных зонах Рыбинского водохранилища

Ранее отмечалось (Экосистема...1989), что плотва в прибрежье озера питается преимущественно донными организмами, а глубоководной плотве свойственно планктонное питание. Поэтому различия в величине ротового аппарата рыб свидетельствуют об адаптации рыб к условиям занимаемой трофической ниши и вызваны отличиями в размерно-видовом составе кормовой базы плотвы разных экологических групп.

Формирование особенностей морфологии ротового аппарата рыб происходит по мере их роста и зависит в первую очередь от спектра и специфики питания рыб (Васнецов, 1948). Не исключено, что особенности морфологического строения ротового аппарата рыб, развивающихся в различных экологических условиях, генетически закрепляются и передаются наследственно. Нами было проведено изучение наследования особенностей морфологии ротового аппарата плотвы разных экологических групп. Исследование наследования параметров ротового аппарата плотвы проводили морфо-биологическим методом в ходе эксперимента. Во время нереста плотвы, в мае 2004 г., проводили отлов производителей в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Из общей выборки отбирали две группы равноразмерных и одновозрастных особей с крайними вариантами величины ротового отверстия – «малоротые» и «большеротые». Величину ротового отверстия рыб определяли по методике Shirota (1970). Затем плотву каждой отобранной экспериментальной группы высаживали в отдельные пруды экспериментальной базы ИБВВ РАН, в которых происходил нерест производителей и последующий нагул молоди. В начале осени пруды спускали и проводили сбор сеголетков. Морфологический анализ молоди плотвы производили по 28 пластическим и 3 меристическим признакам (Правдин, 1966). Изучение глоточной зубной системы молоди плотвы проводили по ряду показателей: длина, ширина, высота и вес глоточной кости (*branchium pharyngeus*), количество глоточных зубов.

Средние значения и диапазон изменчивости показателей ротового аппарата у молоди «малоротой» плотвы в эксперименте совпадали с таковыми у «малоротой» молоди прибрежной морфы плотвы в водохранилище, что косвенно свидетельствует о наследовании характерных особенностей морфологического строения ротового аппарата плотвы разных экологических групп.

Таким образом, ряд морфологических параметров: величину ротового отверстия, форму корпуса рыб можно использовать в качестве маркерных для определения экологической и полиморфной структуры популяций плотвы.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 04-05-64618.

**Список литературы**

- Алеев Ю.Г.* Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 247 с.
- Васнецов В.В.* Этапы развития системы органов, связанных с питанием, у леща, воблы и сазана // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 233–253.
- Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 367 с.
- Столбунов И.А.* Вариабельность некоторых морфологических показателей молоди карповых рыб в различных биотопах Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 24 с.
- Столбунов И.А.* Морфобиологическая характеристика массовых карповых видов рыб оз. Плещеево // Материалы Третьей науч.-практ. конф. «Актуальные проблемы экологии Ярославской области». Ярославль: Изд-во ВВО РЭА, 2005 (в печати).
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.
- Shirot A.* Studies on the mouth size of fish larvae // Bull. Japan. Soc. Sci. Fisheries. 1970. V. 36. № 4. P. 353–367.

УДК 597-13

## **ФОРМИРОВАНИЕ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA*: РОЛЬ ОБОГАЩЕННОСТИ СРЕДЫ НА РАННИХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА**

**И.А. Столбунов, Ю.В. Герасимов**

*Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
sia@ibiw.yaroslavl.ru*

В целом ряде работ отечественных и зарубежных авторов показана тесная связь между влиянием внешних факторов среды на обмен нуклеиновых кислот и белков в нервной ткани, связанной с деятельностью мозга, оказывающий влияние на формирование поведения животных (Судаков, 1972; Hyden, 1972; Ашмарин, 1975).

Согласно концепции системогенеза, сформулированной П.К. Анохиным (1968), развитие различных функциональных систем животных связано не только с возрастом особи, но и с особенностями внешней афферентации, определяемыми конкретными условиями обитания. Способность к обработке информации, полученной из среды, ограничена реальными возможностями нервной системы животных.

Экспериментальные работы по средовой изоляции или средовому обогащению на ранних стадиях онтогенеза показали модифицирующее влияние среды на способность к обучению и формированию поведенческих реакций животных. Большинство из этих работ проведено на теплокровных животных. На млекопитающих описаны особенности поведения у мышей (Хохлова, Золотарев, 1983). Хорошо изучена чувствительность поведенческих признаков к средовому воздействию у птиц (Промптов, 1956; Vince, 1969). Гораздо менее изучена эта проблема у низших позвоночных, в том числе и у рыб, хотя работами Л.В. Витвицкой с соавторами (1985) было доказано влияние среды обитания на формирование поведения рыб.

Цель данной работы заключается в выяснении роли условий среды различной степени обогащенности в процессе формирования необходимых для выживания навыков у искусственно выращенной молоди леща.

Молодь леща для эксперимента была получена путем искусственного оплодотворения. После искусственного оплодотворения икра была помещена на стеклянные пластины, которые были опущены в емкости, где проводилась ее инкубация. Температура воды в емкостях поддерживалась на уровне температуры воды на естественных нерестилищах 13–15°C. Выклев личинок произошел на 7-е сутки. После рассасывания желточно-

го мешка и начала активного плавания личинки по 60 особей были распределены по трем аквариумам емкостью 200 л и площадью дна 1.2 м<sup>2</sup>, в которых обеспечивалась различная степень обогащенности среды.

В аквариуме № 1 были созданы условия с максимальным уровнем депривации среды (группа А). Здесь молодь содержалась в условиях отсутствия субстрата, кормления искусственным кормом и отсутствия течений. Корм подавали сверху – на поверхность воды всегда в одном месте (над серединой аквариума) и в одно время.

В аквариуме № 2 (группа В) субстрат на дне отсутствовал, с помощью помпы в аквариуме создавалось течение со скоростью 0.05 м/с. В качестве корма использовали комбикорм, выпускаемый в струю от насоса.

В аквариуме № 3 (группа С) присутствовал субстрат – песок с искусственными зарослями. В качестве корма использовался живой, отловленный в естественном водоеме зоопланктон, кормление производилось всегда в разное время. Во время питания производилась имитация нападения хищника, создаваемая при помощи стеклянной трубки, один конец которой закрывали, чтобы сохранить в ней воздух. Когда трубку подводили к особи и открывали ее верхний конец, вода резко входила в трубку, затягивая рыбу. При этом острые края трубки иногда травмировали рыбу, создавая эффект нападения хищника. Эффективность метода была достаточной для закрепления стимула, так как наряду с незначительными травмами были зарегистрированы и погибшие особи (11 экз.).

Время содержания молоди в указанных условиях – 126 дней (с 17 мая до 20 сентября). По окончании периода подращивания молодь из разных условий выращивания группами по 5 особей помещалась в экспериментальные аквариумы с одинаковыми условиями, где были смоделированы условия питания инфавной.

Эксперименты проводились параллельно в трех аквариумах емкостью 200 л и площадью дна 1.2 м<sup>2</sup>. В эксперименте рыбам предлагалось добывать корм – личинок хирономид (*Chironomus riparius*) со средней навеской 7.5 ± 0.1 мг. Корм распределялся по всей площади дна аквариума на девяти кормовых пятнах, положение которых изменялось в каждой повторности. Все эксперименты проведены в условиях, когда рыбам задавалось не возобновляемое в течение одной повторности количество корма. Кормление в эксперименте проводили дважды в сутки, корм задавался в избытке – 6% от веса рыб в аквариуме. Для моделирования условий питания инфавной в качестве субстрата использовали речной песок. Корм размещали на ситечках площадью 10 см<sup>2</sup>, которые закапывали в песок на дне аквариума на глубину 0.5 см. По окончании эксперимента ситечки откапывали и определяли количество несъеденного корма. Перед началом опыта рыб загоняли в стартовый отсек и в аквариуме, соответствующим



образом раскладывали корм, который маскировался субстратом. Затем, открывалась дистанционно управляемая задвижка и рыбы начинали поиск и потребление корма, что фиксировалось видеокамерой. По прошествии 5 мин рыб опять загоняли в стартовый отсек и собирали остатки корма, которые потом подсчитывали. После этого рыб опять выпускали из стартового отсека, и они до следующего опыта плавали по всему аквариуму. Общая продолжительность эксперимента 45 сут (90 повторностей).

Для исследования особенностей и эффективности пищевого поведения указанных видов в экспериментах регистрировались следующие поведенческие параметры: 1) величина рациона ( $R$ ) – количество пищи, съеденное за время эксперимента; 2) двигательная активность ( $L$ ) – путь, пройденный особью за время эксперимента; 3) время питания ( $T_n$ ) – время, затрачиваемое особью на поиск и потребление кормовых частиц, при перемещении в непосредственной близости от субстрата с периодическим контактом с ним; 4) время плавания ( $T_{пл}$ ) – время, в течение которого особь совершает поступательное движение, не контактируя с субстратом; 5) латентное время ( $T_A$ ) – время выхода из стартового отсека после его открытия; 6) время отказа ( $T_{от}$ ) – время отказа от поиска и потребления пищи до окончания периода кормления.

В экспериментах использовались методы, основанные на визуальной регистрации поведенческих актов. Для исключения влияния экспериментатора, аквариумы с опытными рыбами размещались в отдельном помещении. Изображение посредством телекамеры передавалось в соседнее помещение на персональный компьютер, укомплектованный платой для ввода видеосигнала. Регистрация и обработка видеоинформации проводилась с помощью специально разработанной программы. Оператор сопровождал изображение рыбы на экране электронной меткой управляемой манипулятором «мышь» и одновременно маркируя клавишами наблюдаемый тип поведения. В соответствии с маркировкой компьютер фиксировал время, затрачиваемое на тот или иной поведенческий акт, и затем суммировал их. Статистическую обработку материалов проводили на персональном компьютере с использованием стандартных статистических программ.

Проведенные эксперименты выявили у молоди, выращенной в различных условиях окружающей среды, существенные различия в поведении. Молодь, которая была выращена в информационно более сложной среде (при наличии течения и с имитацией хищника – группы В и С), обладала менее продолжительным периодом адаптации. Так, у молоди группы В относительная стабилизация рациона наступила уже на 3-и сутки, когда среднее значение рациона достигло величины  $14.1 \pm 5.9$  шт./5 мин (ниже в расчетах используется величина 300 с), но

затем наступило резкое снижение интенсивности их питания до  $4.0 \pm 2.6$  шт./5 мин, которое продолжалось в течение 8 сут и затем в течение 2 сут возрастание до 19 шт./5 мин и окончательная стабилизация со средним значением рациона  $20.2 \pm 2.4$  шт./5 мин. У молоди группы *C* рацион стабилизировался через 18 сут, а у молоди из обедненной среды (группа *A*) – через 24 сут. При этом после пересадки в экспериментальный аквариум молодь из групп *B* и *C* начала питаться с первого же дня, а из группы *A* – только через 9 дней.

Максимальные значения рациона после адаптации отмечены у представителей группы *B* ( $20.2 \pm 2.4$  шт./5 мин), а у молоди групп *C* и *A* они были сходными (соответственно,  $11.6 \pm 1.6$  и  $11.8 \pm 3.7$  шт./5 мин).

По мере адаптации рыб к новой обстановке скорости увеличения их рациона значительно различались. Нарастание рациона в период адаптации было наиболее интенсивным у рыб группы *B* (угловой коэффициент регрессии «*b*» = 0.75;  $r = 0.66$ ;  $F = 16$ ;  $p < 0.05$ ), средний за период адаптации рацион составил  $8.3 \pm 3.8$  шт./5 мин. Несколько меньшая скорость повышения рациона была отмечена у особей группы *A*, выраставшихся в условиях обедненной среды ( $b = 0.47$ ;  $r = 0.86$ ;  $F = 76$ ;  $p < 0.001$ ), при самом низком среднем значении рациона –  $1.9 \pm 1.0$  шт./5 мин. У рыб из группы *C* скорость увеличения рациона была ниже ( $b = 0.36$ ;  $r = 0.83$ ;  $F = 55$ ;  $p < 0.001$ ), среднее значение рациона после периода адаптации было промежуточным ( $6.2 \pm 1.6$  шт./5 мин).

Вышеприведенные значения коэффициентов корреляции показывают, что зависимость рациона от времени за период адаптации наиболее выражена у рыб из групп *B* и *A*. Нарастание рациона у молоди группы *C* имело более монотонный характер.

По окончании периода адаптации в поведении рыб всех групп проявились характерные и устойчивые во времени черты, присущие только особям той или иной конкретной группы. Так, особи группы *C* отличались наибольшей эффективностью пищевого поведения. После раскладывания корма они выплывали из стартового отсека, совершая минимальное количество поступательных движений, причем только для поиска и потребления корма, поскольку перемещения осуществлялись только у дна с периодическими остановками на обнаруженных кормовых пятнах. Максимальной подвижностью характеризовалось поведение особей из группы *B*, которые, кроме поиска корма, активно перемещались, поднимаясь в средний и верхний горизонт экспериментального аквариума. Промежуточное значение показателя *L* было зарегистрировано у особей группы *A*. В отличие от особей группы *B*, они не совершали подъемов в средний и верхний горизонт, а предпочитали перемещаться вдоль грунта, но в отличие от молоди группы *C* реже останавливаясь на кормовых пятнах.

Определенные различия были выявлены у особей исследуемых групп при оценке средней дистанции между особями в период кормления. У особей группы *C*, поведение которых характеризовалось максимальной приуроченностью ко дну, среднее расстояние между особями было меньше, чем у особей группы *B*, которые обладали более высокой активностью, связанной с постоянной сменой положения, как в горизонтальной, так и вертикальной плоскости, расплывались на большее расстояние. Часть особей группы *B* могла находиться у дна питаясь и плавая, в то время как другая активно перемещалась у поверхности. Молодь группы *A* в основном перемещалась в стае, соответственно, у нее расстояние между особями в период кормления было минимальным.

Некоторые различия между группами молоди, выращенными при разных уровнях сенсорной депривации, были обнаружены и в элементах оборонительного поведения. Появление экспериментатора перед кормлением вызывало у особей из разных групп различные поведенческие реакции. Особи из группы *C* прекращали питаться и затаивались в углу стартового отсека. При открытии стартового отсека после раскладывания корма у них был отмечен латентный период, в течение которого особи не выходили из него. Кроме того, у них наблюдался отказ от питания и замирание в углу аквариума после определенного уровня насыщения, после которого они могли второй раз приступить к питанию. Молодь из групп *B* и *A*, в отличие от молоди группы *C* практически не реагировала на присутствие экспериментатора или реакция была более кратковременной. Следует отметить, что особям из группы *B* присущ более широкий диапазон варьирования величин рациона и поведенческих показателей по сравнению с молодью группы *C*, содержащейся в условиях имитации хищника.

Таким образом, эксперименты продемонстрировали, что молодь леща, выращенная в информационно более сложной среде, обладает меньшим по продолжительности адаптационным периодом. Показатели рациона у молоди леща из обедненной среды ниже, чем у молоди из условий с большей средовой обогащенностью, кроме того, они в меньшей степени используют индивидуальное поведение, предпочитая держаться группой.

#### **Список литературы**

- Анохин П.К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Наука, 1968. С. 5–536.  
*Ашмарин И.П.* Загадки и открытия биохимии памяти. Л.: Изд-во ЛГУ., 1975. 175 с.

- Витвицкая Л.В., Никонов С.И., Кучеров О.А., Саидов Х.Ю.* Структурные, функциональные и молекулярные характеристики центральной нервной системы молоди рыб, выращиваемой в экологически различных условиях // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1985. Т. 35. Вып. 5. С. 884–890.
- Пропитов А.Н.* Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 305 с.
- Судаков К.В.* Физиологические механизмы и принципы целенаправленного поведения. М.: Наука, 1972. С. 148–290.
- Хохлова И.С., Золотарев С.А.* Сравнительная характеристика некоторых форм поведения домашних мышей из различных мест обитания // Прикладная этология. М.: Наука, 1983. С. 134–136.
- Hyden H.* Some brain protein changes reflecting neuronal plasticity at learning // Mechanisms and Pharmacolog. Appr. Berlin, 1972. P. 94.
- Vince M.A.* Embryonic communication, respiration and synchronization of hatching // Bird Vocalization. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1969. P. 233–260.

УДК 597-15+597-151(285.2)

## **ОБРАЗОВАНИЕ СКОПЛЕНИЙ МОЛОДИ РЫБ В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

**А.П. Стрельникова, А.С. Стрельников**

*Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия,  
strela@ibiw.yaroslavl.ru*

Проблема пространственного распределения рыб в водохранилищах, уровень режим которых часто подвергается значительным колебаниям в течение года без учета биологических процессов, происходящих в них, продолжает оставаться актуальной. Ее решение определяется необходимостью разработки основ комплексного использования таких водоемов, сохранения и охраны обитающих в них живых организмов. Для успешной реализации обозначенных мероприятий необходимы познания в области жизнедеятельности водных биогеоценозов и отдельных его элементов, обеспечивающих организацию и функционирование данной биологической системы. Одним из таких элементов являются многовидовые группировки молоди рыб, обитающие на мелководьях водохранилищ.

В 1991–2000 гг. проведено исследование пространственной и временной организации многовидовых группировок личинок и мальков с близкими экологическими потребностями. Исследован видовой и возрастной состав молоди в группировках туводных видов рыб и характер их перемещений в пределах биотопа. Проведен анализ питания и характера пищевых связей молоди рыб внутри группировок в зависимости от распределения, сезонной и суточной динамики жизнедеятельности их кормовых объектов. Выявлена функциональная роль литоральных фитоценозов в сложной системе взаимоотношений живых организмов. Исследованы механизмы, обеспечивающие разобщенность во времени и пространстве потенциальных конкурентов одного трофического уровня, сопровождаемую расхождением спектров питания и подразделением пищевых ресурсов.

Молодь рыб в Рыбинском водохранилище держится на нерестилищах все лето не совершая дальних перемещений в пределах мелководья, так как различные глубины, островки, полузатопленный кустарник, разная плотность прибрежно-водной растительности создают условия относительной изоляции отдельных микробиотопов в результате чего экологические ниши близкородственных видов являются достаточно дифференцированными, чтобы допустить их сосуществование. Кроме того, эти участки характеризуются и наиболее благоприятными трофическими ус-

ловиями. Широкое видовое разнообразие кормовых организмов в прибрежье, по мнению Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1974), с одной стороны обусловлено обилием растительного детрита и развивающейся на нем бактериальной флоры, с другой стороны – защищенностью от волнения. В прибрежной зоне Рыбинского водохранилища более широко представлено и видовое разнообразие фитопланктона, используемого беспозвоночными и личинками рыб в качестве корма.

Динамика зоопланктона в весенне-летний период по времени соответствует характеру возрастных изменений в потреблении личинками рыб различных групп гидробионтов. Выявленная синхронность обусловлена температурным фактором, который в равной степени определяет сроки и характер нереста рыб, сроки появления их личинок в водоеме и продолжительность прохождения ими отдельных этапов развития, а также влияет на ход сезонной динамики зоопланктона в целом, отдельных его групп и форм. Поэтому задержка в смене зимних форм беспозвоночных (коло-вратно-копеподитного комплекса) на летний (кладоцерный), вызванная в ряде случаев неблагоприятным температурным режимом (резкое похолодание в ранне-весенний период) проходит на фоне задержки в появлении личинок рыб в водоеме и их развития. Совпадение же распределения в пространстве кормовых объектов и их потребителей обеспечивается присутствием на мелководьях высшей водной растительности, которая служит источником пищи и субстратом для беспозвоночных и одновременно является субстратом для нереста рыб и убежищем для их молоди.

Так как фитофильных видов рыб в водохранилище несколько, то на одной и той же акватории нагуливается молодь разных видов рыб. Сходные требования к среде определяет ее совместное обитание в общих ста-ях. При этом они никогда не образуют стай, где в равных количествах присутствовали бы особи всех видов, обитающих на данном участке мелководья, равно как и стай, состоящих из какого-либо одного вида рыб, а если они и образуются, то лишь временно. Обычно стаи смешанные, с преобладанием личинок одного вида рыб, а другие служат лишь дополнением. Особи дополняющие стаю собираются по размеру более близкому к размеру доминанта. Леши, встречающиеся в стае, где основу составляет плотва, крупнее чем в лешевой стае, а плотва в стае где преобладает лещ мельче, чем в плотвичной (Ильина, 1968). Такая структура стай молоди на местах ее нагула способствует расхождению спектров питания и ослаблению межвидовой пищевой конкуренции. Это обусловлено различными сроками нереста отдельных видов рыб и появления их личинок в водоеме. Так например, к моменту перехода личинок леща на питание внешним кормом (этап развития  $C_1$ , при средней длине тела 6.5 мм) личинки синца успевают пройти 4 личиночных этапа развития и находятся на этапе  $D_2$  (при средней длине тела 15.4 мм). Следовательно, начало

взаимоотношений на почве питания у личинок этих видов рыб происходит на качественно разных уровнях развития, характеризующихся своим, доступным для каждого возраста, размерным составом кормовых беспозвоночных. По той же схеме происходит и ослабление внутривидовой пищевой конкуренции у рыб на ранних этапах онтогенеза. Особенно это хорошо видно у молоди рыб с порционным характером нереста. К примеру, в стайках густеры одновременно встречаются разноразмерные особи, находящиеся на всех этапах личиночного периода развития.

Передвижение личинок на местах нагула ограничивается периодическими выходами на участки «чистой воды» и обратными заходами в зону зарослей. При этом личинки держатся в поверхностных слоях воды. В конце личиночного – начале малькового периодов развития молодь синца и леща меняет место своего обитания. В дневные часы она распространяется по мелководью в 50–150-метровой полосе. Мальки синца нагуливаются в толще воды, а леща опускаются на глубину 60–80 см. Личинки и мальки плотвы в это время сконцентрированы у берега и их перемещения обычно связаны с продвижением вглубь водоема зоны зарослей. Вместе с молодькой плотвы по краю зарослей сосредотачивается молодь густеры, уклейки и, иногда, язя и окуня.

Изменение мест обитания по мере роста и развития молоди мирных видов рыб и ее уход из зоны зарослей заметно снижает пресс сеголетков хищных рыб. По данным М.Н. Ивановой с соавторами (1982) соотношение отдельных видов личинок карповых рыб в рационе щуки в течение сезона постоянно меняется. Уход молоди синца в пелагиаль значительно снижает вероятность нападения на нее сеголетков щуки, нагуливающих в прибрежье среди зарослей высшей водной растительности, а более продолжительное присутствие личинок плотвы в этой зоне – увеличивает эту вероятность. Относительная численность сеголетков синца в рационе молоди щуки в июне может составлять 33.0%, а в июле – 55.3%, а плотвы 29.3% и 49.3% соответственно. Представляет интерес и подход на откорм в вечерние и ночные часы в защищенные участки мелководья молоди судака и окуня, нагуливающих днем на биотопах открытого прибрежья.

Говоря о факторах, обуславливающих снижение напряженности пищевых взаимоотношений в скоплениях многовидовых группировок молоди рыб в местах их нагула, следует сказать и о том, что суточная ритмика питания у личинок и мальков такова, что периоды интенсивного откорма молоди отдельных видов рыб приходится на разные часы и обусловлена различными организмами зоопланктона. Леща и плотва, например, откармливаются в утренние и вечерние часы с различной интенсивностью. Если у леща максимум потребления пищи приходится на вечернее время – с 18 до 21 часа (в питании доминируют личинки хирономид), то у плотвы, в большинстве случаев утром – с 6 до 9 часов (пик подъема

интенсивности питания обусловлен потреблением *Polyphemus pediculus* – ветвистоусого рачка, который образует значительные скопления на участках «чистой воды» среди зарослей водной растительности. Лещ в это время питается пелагическими и придонными организмами, находясь в толще воды в глубинных ее слоях. У мальков синца, которые не меняют мест своего обитания в течение дня и продолжают оставаться в толще воды преобладающими организмами в питании являются ветвистоусые пелагические рачки из рода *Bosmina*. В то же время для личинок данного вида рыб характерен и утренний подъем пищевой активности, обусловленный потреблением полифемуса.

Анализ суточного ритма питания молоди рыб в литорали водохранилища и суточного изменения состава пищи выявил тесную связь этих процессов с суточной динамикой качественного и количественного состава зоопланктона на нерестилищах и суточными биоритмами некоторых кормовых объектов. По данным Л.Г. Буториной (1971), отрождение молоди и большие концентрации взрослых рачков *Polyphemus pediculus* отмечаются в утренние часы. Концентрация в поверхностных слоях воды ветвистоусых раков *Bosmina coregoni* и *B. longispina*, как правило, наблюдается днем – с 13 по 18 часов (Жаворонкова, 1978).

Таким образом, можно констатировать, что образование скоплений молоди рыб в прибрежной зоне водохранилища обусловлено комплексом адаптаций, выраженных в тесном взаимодействии всех составляющих данный биогеоценоз компонентов как между собой, так и с окружающей их абиотической средой, а особенности поведения и оборонительно-пищевых реакций организмов данной биологической системы придают ей целостный и сбалансированный характер.

С точки зрения рыбохозяйственной науки и практики, такие участки на водоемах давно нуждаются в особом к ним отношении и охране в целях обеспечения условий естественного воспроизводства рыб. В практике охотничьих хозяйств подобные меры широко применяются – это так называемые заказники и заповедники. Создание на водоемах «воспроизводственных участков» или «зон покоя» принято и хорошо прижилось в большинстве Европейских стран. На таком крупном водоеме, как Рыбинское водохранилище, круглогодичный запрет вылова рыбы на 2–3% его акватории, используемыми рыбами в качестве нерестовых и нагульных площадей, не должен вызвать негативной реакции как у представителей рыбодобывающих организаций, так и у местного населения и приезжих рыбаков-любителей. В Волжском плесе наиболее важным участком для нереста, нагула молоди, неполовозрелых и взрослых рыб является мелководная зона вблизи Шуморовских островов. Особенно актуально значение данного района в годы с низким уровнем воды, когда в верхней части плеса нерестовых площадей почти не остается. Сюда скатывается и мо-



лодь с других нерестовых участков, расположенных в реках, куда в большом количестве подходят производители судака и щуки, а также малощенных видов рыб – плотвы и окуня. В Моложском плесе наиболее перспективным можно считать район от Первомайских островов до п. Борок (Дарвиновский заповедник). На этой акватории имеются прекрасные нерестовые угодья практически для всех видов рыб. Здесь же нагуливается молодь леща, судака, синца и щуки. В юго-восточной части водохранилища благополучным для воспроизводства рыб местом является устье р. Ухры. Помимо ранне-нерестующих видов рыб, здесь находятся нерестилища налима. Несколько севернее р. Ухры в левобережье Шексны у Бабинских островов, с большой долей уверенности можно говорить о наличии нерестилища сома. В Шекснинском плесе важным воспроизводственным участком может стать Коротовский залив (бывшая пойма р. Кондоши).

Таким образом, на основании выявления локализации нерестовых и нагульных скоплений рыб и их молоди в Рыбинском водохранилище можно рекомендовать выделение 5 районов с последующим присвоением им статуса «охраняемых участков».

#### Список литературы

- Мордохай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. 1974. Вып. 12. С. 158–195.
- Ильина Л.К. Местные перемещения и структура стай молоди в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968. С. 182–202.
- Иванова М.Н., Лопатко А.Н., Мальцева Л.В. Пищевые рационы и кормовые коэффициенты молоди щуки в Рыбинском водохранилище // Вopr. ихтиологии. 1982. Т. 22. Вып. 2. С. 233–239.
- Буторина Л.Г. О суточных миграциях *Polyphemus pediculus* (L.) // Тр. ИБВВ АН СССР. 1971. Вып. 22(25). С. 94–105.
- Жаворонкова О.Д. О вертикальном распределении *Bosmina longispina* и *B. coregoni* // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1978. № 38. С. 257–268.

УДК 597.553.2-154.343

## **РАСЧЕТНАЯ СКОРОСТЬ МИГРАЦИИ СЕМГИ В ПРИБРЕЖНОЙ ЧАСТИ БЕЛОГО МОРЯ И УСТЬЕВЫХ ЧАСТЯХ РЕК**

**И.И. Студенов**

*Северный филиал Полярного научно-исследовательского института  
морского рыбного хозяйства и океанографии, Архангельск, Россия,  
igor@sevpinro.ru*

Миграция атлантического лосося из Баренцева моря в Белое и распределение его по многочисленным беломорским рекам всегда привлекали внимание исследователей. В 1991–1993 гг. Северное отделение ПИНРО продолжило работы по изучению направления, скорости миграции и распределения лососей вдоль Зимнего берега.

Лососей из промысловых (1991 г.) и контрольных (1992–1993 гг.) уловов метили подвесными пластиковыми метками, которые прикрепляли капроновой нитью за спинными плавниками рыб. Мечение выполнялось на тонях рыболовческого колхоза «Прилив». В 1991 г. помечено 77 экз. семги, в 1992 г. – 15 экз., в 1993 г. – 18 экз.

Возврат меток в 1991 г. составил 12 шт. (15.6% от общего количества помеченных лососей); в 1992 г. – 1 шт. (6.7%), в 1993 г. повторно было выловлено 2 меченых семги (11.1% от всех помеченных лососей). Средний за три года возврат меток также составил 11.1%.

В 1991 и 1992 гг. о мечении семги были предварительно проинформированы Архангельский, Мурманский, Карельский Рыбколхозсоюзы, однако возврата меток из Мурманской области не было. Есть сведения об обнаружении одной из меток в Карелии, однако номер и место поимки меченой семги не сообщены, поэтому в общем расчете возврата меток эта особь не фигурировала.

Анализ результатов мечения показал, что генеральное направление миграции облавливаемой по Зимнему берегу семги – Двинская губа и устье Северной Двины. Это дало основания полагать, что преобладающая часть промыслового стада, эксплуатируемого заготовителями Архангельской области, формируется именно в бассейне Северной Двины. Допуская, что метка, обнаруженная в Карелии – наша, находим, что возможный прилов семги из карельских рек на тонях средней части Зимнего берега – порядка 6% от общего числа выловленных рыб (1 из 16). Прилова семги из рек Кольского полуострова на участке Зимнего берега, где проводились исследования, по результатам мечения не выявлено.

Средняя скорость движения меченных нами мигрантов составляла 12.6 км/сут, пределы варьирования – от 2 до 42 км/сут. В работе

Л.С. Берга (1935) указано значение 50 км/сут. В Северной Двине скорость движения семги, по расчетам П.И. Новикова (1964), составляла порядка 20 км/сут (расчет основан на разнице во времени между пиками вылова на двух участках нижнего течения реки, удаленных на 100 км). Используя аналогичный метод расчетов, находим среднюю скорость движения семги на участке между тонями района р. Зимняя Золотица и устьем Северной Двины. На этом участке обычно проявления «пиков» в уловах семги различаются на 7–10 сут. Расстояние между этими районами – около 130 км, т.е. средняя скорость миграции составляет 13–20 км/сут. С.В. Кулида и В.Г. Мартынов (1987) приводят различные скорости движения семги – в море 21.2 км/сут (пределы варьирования от 9.3 до 42.4 км/сут), в р. Варзуга – 12.7 км/сут. По результатам нашего мечения в Северной Двине в 1994–1996 гг. семга в устьевой части мигрировала со средней скоростью около 8 км/сут, варьирование от 7 до 13 км/сут.

Изложенные выше сведения по скорости миграции семги позволяют представить схему ее движения вдоль Зимнего берега и в устьевой части Северной Двины следующим образом. При заходе из Баренцева моря в Белое семга движется сравнительно быстро, средняя скорость миграции составляет порядка 20 км/сут, при заходе в реки средняя скорость снижается до 8.0–12.7 км/сут. Скорость миграции семги вдоль Зимнего берега сопоставима со скоростью в реках – 12.6 км/сут (по результатам мечения), 13–20 км/сут (по расчетам). Иными словами, семга, попадающая в мощный встречный поток северодевдинских вод, движущийся вдоль Зимнего берега, снижает темп миграции до более характерного для рек. При этом различия в скоростях миграции семги в море и в «своей» реке позволяют сделать следующий вывод: лососи, попадающие в мощное выносное течение вдоль Зимнего берега, распресненное в основном стоком Северной Двины, и снижающие здесь скорость движения, идут на нерест в девдинские притоки.

Таким образом, результаты мечения атлантического лосося на Зимнем берегу Белого моря, выполнявшиеся как в 1991–1993 гг., так и ранее, свидетельствуют о том, что генеральным направлением миграции семги в этой части Белого моря является юго-западное – к Двинской губе и устьевой части Северной Двины. Основные биологические параметры лосося, вылавливаемого вдоль Зимнего берега, наиболее сходны с таковыми для лосося из уловов в Северной Двине. Анализ материалов по мечению атлантического лосося свидетельствуют о том, что вдоль Зимнего берега Белого моря мигрирует и облавливается в основном группа популяций семги северодевдинского происхождения. Поэтому традиционный, ведущийся на протяжении многих веков семужий морской прибрежный промысел в этой части Белого моря следует считать составной частью лова семги Северной Двины.

УДК 597.442-13+597.442-111.11

## НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ ОСЕТРОВЫХ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

М.Ф. Субботкин

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок Россия,  
smif@ibiw.yaroslavl.ru

Современные осетровые – экологически пластичная группа рыб, обитающих в пресной, слабосоленой и морской воде океанической солёности. Они размножаются в реках и для этого созревающие производители некоторых видов могут совершать протяженные тысячекилометровые и продолжительные многомесячные миграции. Нерестовые миграции характерны для большинства видов независимо от места постоянного обитания в пресной или соленой воде (Bemis, Kynard, 1997). Новое поколение рыб постепенно скатывается в районы нагула. Молодь видов осетровых, жизненный цикл которых связан с соленой водой, демонстрирует различные образцы поведения в течение первых нескольких лет жизни.

Изучению поведения молоди осетровых в последнее время стало уделяться большое внимание. При этом акцент делается на самые ранние стадии постэмбрионального развития, как самые уязвимые (Kynard, Horgan, 2002; Kynard et al., 2002 a, b; Zhyang et al., 2002; Gisbert, Ruban, 2003; Zhyang et al., 2003). Информация о поведении более крупной молоди, в возрасте от нескольких месяцев и старше, ограничена и касается некоторых видов (Егоров, 1961; Митрофанов и др., 1986; Kynard, 1997; Рыбан, 1999; Sulak, Randall, 2002; Taverny et al., 2002). Между тем, этот период представляет особый интерес, в первую очередь у анадромных мигрантов. В это время развиваются физиолого-биохимические механизмы, позволяющие новому поколению перейти к обитанию в условиях, различающихся по уровню солёности и солевого состава воды.

В настоящем анализируются некоторые варианты поведения молоди анадромных мигрантов. Проблема осложняется тем, что у некоторых видов внутривидовые группировки, привязанные к бассейнам разных нерестовых рек, обитают в различных экологических условиях, что обуславливает особенности миграционного поведения их молоди. Кроме того, биология и поведение молоди некоторых видов плохо изучены. Выделены следующие варианты поведения.

1. Скат в течение первого года жизни в места нагула взрослых рыб и обитание в соленой воде до половозрелости. Представители – современный русский осетр *Acipenser guldenstaedtii*, персидский осетр *A. persicus*,

севрюга *A. stellatus* и белуга *Huso huso* Понто-Каспийского бассейна (Берг, 1948).

2 а. Скот в устьевое пространство, обитание в пресной воде нерестовой реки в течение первых нескольких лет жизни. Представитель – предположительно, сахалинский осетр *A. mikadoi* (научное название по: Birstein et al., 1997) (Артохин, Андронов, 1990).

2 б. Скот в эстуарную зону нерестовых рек, обитание в условиях пониженной солености в течение первых нескольких лет жизни. Представитель – европейский атлантический осетр *A. sturio* (Taverny et al., 2002) и, возможно, китайский осетр *A. sinensis* (Zhyang et al., 2002).

3. Скот в эстуарную зону нерестовой реки, выход в солоноватые прибрежные воды и возврат в реку вместе с производителями, идущими на нерест. Представитель – атлантический осетр Мексиканского залива *A. oxyrinchus desotoi* (Sulak, Randall, 2002).

4. Смешанный тип. Часть молоди скатывается в море, а часть остается в реке, где в последствии может образовывать жилые формы. Представитель – шип *A. nudiventris* (Песериди, 1984; Митрофанов и др., 1986).

Считается, что одним из важнейших условий, позволяющих осетровым преодолевать солевой барьер при переходе молоди из реки в море, является развитие осморегуляции. Изучение физиологических механизмов регуляции водно-солевого обмена проводилось и проводится на разных видах осетровых, отличающихся по своей экологии (Краюшкина, 1998; LeBreton, Beamish, 1998; Металлов, 2002; Rodriguez et al., 2002). Показано, что механизмы осморегуляции формируются у молоди осетровых рыб очень рано (Краюшкина, 1983; Jenkins et al., 1993; Металлов, 2002), в том числе у современных пресноводных форм, которые также демонстрируют возможности преодоления солевого барьера. В 60-х годах прошлого века предпринимались попытки вселения сибирского осетра *A. baerii* из оз. Байкал в бассейн Балтийского моря в возрасте от сеголеток до трехлеток. В течение нескольких лет молодь распространилась вдоль побережья Финского и Ботнического заливов и встречалась у побережья Швеции (Егелский, Степанова, 1972). Предполагается, что молодь других популяций сибирского осетра способна выдерживать соленость до 8–9‰ (Rodriguez et al., 2002). Молодь другого пресноводного озерного осетра *A. fulvescens* в возрасте 2–4 лет не может сохранять водносолевой гомеостаз при солености воды выше 15‰, но считается, что молодь ее адаптация к солености в 12‰, как у каспийских осетровых (LeBreton, Beamish, 1998). По другим данным, она может длительное время питаться в солоноватоводных условиях при 12–18‰ (Choudhury, Dick, 1998). Анализ опубликованных материалов показывает, что развитие осморегуляции у анадромных мигрантов не может быть фактором, который сдерживает

крупную молодь к переходу в условия обитания, близкие или соответствующие взрослым рыбам. Например европейский осетр *A. sturio* в возрасте 4–5 лет в эстуарии р. Жиронда обитает при солености 15–31‰ при суточных колебаниях 10.5‰ (Tavetny et al., 2002). Тем не менее в течение некоторого времени молодь живет вблизи нерестовых рек.

Другие физиологические механизмы, тесно связанные с условиями обитания, относятся к функции дыхания и в частности метаболизму гемоглобинов. Установлено, что гемоглобины осетровых многокомпонентны, у анадромных и пресноводных видов количественно преобладают разные фракции компонентов гемоглобинов, отличающиеся по электрофоретической подвижности (Лукьяненко и др., 1991). Относительно рассматриваемого нами вопроса, интерес представляют два аспекта этих исследований: 1) онтогенетическая изменчивость фракционного состава гемоглобинов в процессе роста молоди осетровых (Гераскин, 1978; Лукьяненко, Касимов, Коккоза, 1984) и 2) различие функциональных свойств гемоглобинов у осетровых в зависимости от конкретных условий обитания (Лукьяненко и др., 2000). Синтез гемоглобинов невозможен без участия ионов  $Fe^{2+}$ , перенос которых в организме осуществляется трансферринами крови. Другая еще более важная функция, чем транспортная, это способность трансферринов распознавать гемоглобин-синтезирующие ретикулоциты, т.е. обеспечивать поставку железа только в те клетки, которые испытывают специфическую потребность в нем (Aisen, 1973). Нами установлено, что трансферрины осетровых иммуноэлектрофоретически представлены двумя антигенными компонентами:  $\beta A$ - и  $\beta B$ -глобулинами – один из которых,  $\beta A$ -глобулин, относится к количественно доминирующим компонентам у взрослых рыб (Субботкин, Субботкина, 2003). В онтогенезе трансферрины осетровых развиваются гетерохронно (Субботкин, Субботкина, 2004). Первоначально на ранних этапах постэмбрионального развития в крови появляется  $\beta B$ -глобулин, вероятно, узкоспециализированный белок, обеспечивающий синтез гемоглобинов, которые функционируют исключительно в пресной воде нерестовой реки. В возрасте примерно 4 мес в крови появляется другой компонент трансферринов –  $\beta A$ -глобулин. В течение первого года жизни этот компонент развивается в антиген, который, по размерам формируемой им дуги преципитации, существенно не отличается от  $\beta B$ -глобулина. Затем в онтогенезе белков крови осетровых наступает период относительной стабильности, в течение которого не происходит значительных изменений в спектре их антигенов. На примере сахалинского осетра *A. mikadoi* и большого амударьинского лопатоноса *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni* нами установлено, что продолжительность такого периода составляет не менее 4 лет, но не более 6 лет. Мы не исключаем, что у некоторых видов этот этап жизни

может быть короче. В это время молодь осетровых способна не только переносить кратковременное естественное и экспериментальное воздействие солености, но и перейти к обитанию в воде соленостью выше 30‰ у некоторых видов анадромных мигрантов (Tavetny et al., 2002). Антигены трансферринов, обладающие характеристиками, свойственными этому периоду, мы называем «мальковым» типом. По окончании периода относительной стабильности происходит быстрое нарастание количества белка, приходящегося на компонент трансферринов  $\beta$ A-глобулин, и иммуноэлектрофоретические спектры антигенов сывороточных белков приобретают черты, характерные взрослым особям. В этом возрасте у каспийских осетровых завершается формирование гемоглобинов взрослого типа (Гераскин, 1978). Новое поколение анадромных мигрантов, в частности атлантического осетра *A. oxyrhynchus desotoi*, переходит исключительно к морскому обитанию в условиях океанической солености (Sulak, Randall, 2002). Представленные материалы свидетельствуют, что динамика развития трансферринов связана с важнейшими этапами онтогенеза у осетровых и указывает на непосредственную зависимость поведения молоди анадромных мигрантов, от сформированности этой физиолого-биохимической системы.

Одним из интересных образцов поведения молоди описан у атлантического осетра Мексиканского залива *A. oxyrhynchus desotoi* (Sulak, Randall, 2002). Его молодь, нагуливающаяся зимой в солоноватоводной части эстуария р. Сувонни, ежегодно возвращается в родную реку вместе со взрослыми рыбами, идущими на нерест. Эти авторы предполагают, что такой тип поведения молоди обусловлен защитной реакцией популяции осетра на пресс крупных хищников. Однако подобный тип поведения молоди встречается и у других видов. Аналогичное поведение демонстрирует сибирский осетр, которое в наиболее яркой форме проявляется у его байкальской популяции *A. baerii baikalensis* (Егоров, 1961). В обоих ходах – весеннем (с апреля до середины июня) и летнем (с конца июля до середины сентября) принимают участие не только половозрелые особи, но и неполовозрелые рыбы и молодь. Мальки после выхода из икры в течение лета обитают в реках, и лишь осенью в сентябре–ноябре скатываются в Байкал. Вместе с сеголетками скатываются двух-, трехлетки и более крупные рыбы. В реке рыбы всех возрастов активно питаются, однако наращивание тела байкальского осетра, так же, как и у осетра Мексиканского залива, происходит не в речной период жизни. Таким образом, молодь двух различных видов, населяющих два разных материка демонстрирует сходное поведение. Несмотря на это сходство молоди обоих видов, экологические различия между ними имеют принципиальный характер. Байкальский осетр относится к типичной пресноводной форме, оби-

тает в пресноводном озере, не имеющем контакта с соленой водой. Атлантический осетр Мексиканского залива – эвригалинная форма, обитающая в водах океанической солености. Его молодь, заходя на определенный период в реки прекращает питаться, тогда как молодь байкальского осетра, совершая миграции в реки, активно питается. В оз. Байкал осетр не сталкивается с хищниками, подобными обитателям Мексиканского залива. По этой причине точка зрения о защитной реакции популяции *A. oxyrinchus desotoi* от хищников (Sulak, Randall, 2002) представляется малоубедительной и недостаточно обоснованной. Аналогично воспринимается взгляд авторов на причину, по которой молодь и взрослые производители прекращают питаться в речной период жизни, как энергетически невыгодном поведении, вследствие низкой калорийности речного корма. Сопоставление с байкальским осетром также опровергает мнение этих авторов. Прекращение питания в речной период жизни у анадромных мигрантов может свидетельствовать о неспособности механизма осморегуляции организма, адаптированного к морскому образу жизни, быстро переключиться на поддержание водносолевого балланса при потреблении пищи в пресной воде. Имеются данные, указывающие на влияние питания на адаптивную способность молоди при смене среды обитания (Дюбин, Киселева, 1983). Прекращение питания в период речных миграций не означает, что анадромные виды не способны питаться в пресной воде вовсе. Вероятно, период, в течение которого производители, поднимающиеся вверх по реке на нерест не питаются, определяется протяженностью нерестового пути и длительностью речного периода. У озимых рас русского осетра и белуги в Волге такой период мог составлять 12–13 мес. У других видов анадромных мигрантов, нерестящихся в более коротких реках, период голода менее продолжительный. Так, европейский атлантический осетр *A. sturio*, отловленный в эстуарии р. Жиронда, где соленость превышает 30‰, в экспериментальных условиях начинал питаться через 5.5–6.5 мес после адаптации к пресной воде (Williot et al., 1997). Белуга в Волге могла задерживаться после нереста до осени под плотиной Волжской ГЭС, где начинала питаться некрупными осетрами и стерлядью (наблюдения автора).

Сходство поведения молоди американского атлантического и сибирского осетров, при глубоком различии их экологии (Егоров, 1961; Sulak, Randall, 2002), в сочетании с нашими данными об односторонности онтогенетической изменчивости трансферринов у пресноводных и проходных осетровых (Субботкин, Субботкина, 2004), позволяет предложить следующее. 1) Предки всех современных осетровых (сем. Acipenseridae) были морскими анадромными рыбами. 2) Ранняя эволюция сибирского и американского атлантического осетров происходила в сходных или оди-



наковых условиях, что может быть связано с их близким родством в прошлом. Эта позиция совпадает с мнением некоторых авторов (Choudhury, Dick, 1998) о заселении водоемов современной северо-восточной Азии древней формой осетра со стороны американского континента. По-видимому, эволюция этих видов была связана со стоками древних рек, способных распреснять значительную часть океанского побережья за счет бурного, обильного стока. Сокращение этого стока с одной стороны давало возможность взрослым производителям преодолеть течение и войти в реки для нереста, а с другой – приводило к возрастанию солености в приустьевых участках этих рек. В настоящее время океанские приливы также оказывают влияние на прибрежные реки, повышая в них соленость воды на удалении в несколько десятков километров от эстуарной зоны (Kupard, 1997). Неспособность молоди выживать в условиях высокой солености вследствие неокончательной сформированности функции дыхания с участием гемоглобинов и трансферринов, заставляла ее возвращаться в реки. Дальнейшая эволюция атлантического осетра *A. oxyrinchus desotoi* продолжалась без существенных изменений, в тесной связи с морским образом жизни взрослых особей. Сибирский осетр *A. baerii*, напротив, оказавшись под влиянием неоднократных оледенений, был отрезан от морских вод, что изменило его экологию (Рубан, 1999; Субботкин, Субботкина, 2001). При этом у обоих видов, элементы поведения древних морских предков, такие как нерестовые миграции и речные миграции молоди вместе со взрослыми производителями сохранились с некоторыми вариациями, соответственно конкретным условиям обитания.

Таким образом, поведение молоди в естественных условиях обитания определяется уровнем онтогенетического развития функциональных систем, среди которых важная роль принадлежит дыханию. Степень ее сформированности определяет сроки перехода нового поколения осетровых, относящихся к анадромным видам, к обитанию в условиях солености соответствующих взрослым рыбам. Контроль такого развития может осуществляться на основе иммунохимического тестирования антигенов трансферринов сыворотки крови. Поведение разноразмерной молоди осетровых в естественных условиях обитания требует специального изучения и должно учитываться при филогенетических построениях.

#### Список литературы

- Артюхин Е.Н., Андронов А.Е. Морфобиологический очерк зеленого осетра – *Acipenser medirostris* (Chondrostei, Acipenseridae) из реки Тумнин (Датта) и некоторые аспекты экологии и зоогеографии осетровых // Зоол. журнал. 1990. Т. 69. Вып. 12. С. 81–91.

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 467 с.
- Гераскин П.П. Видоспецифичность фракционного состава гемоглобина крови осетровых рыб и динамика его формирования в раннем онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1978. 20 с.
- Дюбин В.П., Киселева С.Г. Адаптации молоди осетровых к морской воде при различных температурах и различной накормленности // Биологические основы осетроводства. М.: Наука, 1983. С. 167–178.
- Егелский Е. И., Степанова Р.Н. Некоторые данные о результатах вселения молоди осетровых в Финский залив и Ладожское озеро. Тр. Центральн. научно-исслед. ин-та осетрового хоз-ва. Т. 4. М., 1972. С. 180–190.
- Егоров А.Г. Байкальский осетр *Acipenser baeri stenorrhynchus* natio *baicalensis* A. Nikolski. Систематика, биология, промысел, сырьевая база и воспроизводство запасов. Улан-Удэ, 1961. 121 с.
- Краюшкина Л.С. Функциональная сформированность осморегуляторной системы молоди осетровых в зависимости от размеров и возраста // Биологические основы осетроводства. М.: Наука, 1983. С. 158–166.
- Краюшкина Л.С. Особенности осмотической и ионной регуляции у морских проходных осетров — коротконосого *Acipenser brevirostrum* и остроорылого *A. oxyrhynchus* (Acipenseridae) // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. Вып. 5. С. 684–692.
- Лукьяненко В.И., Васильев А.С., Лукьяненко В.В. Гетерогенность и полиморфизм гемоглобина рыб. СПб: Наука, 1991. 392 с.
- Лукьяненко В.И., Васильев А.С., Камшилов И.М. Гемоглобины рыб: Спектральные характеристики и функциональные свойства. Ярославль: ИБВВ РАН, 2000. 187 с.
- Лукьяненко В.И., Касимов Р.Ю., Кокоза А.А. Возрастно-весовой стандарт заводской молоди каспийских осетровых. Волгоград, 1984. 229 с.
- Металлов Г.Ф. Физиолого-биохимические механизмы эколого-адаптивной пластичности осморегулирующей системы осетровых рыб: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Астрахань, 2002. 46 с.
- Митрофинов В.П., Дукравец Г.М., Песериди Н.Е. и др. Рыбы Казахстана. Т. 1. Алма-Ата: Наука, 1986. 272 с.
- Песериди Н.Е. О состоянии запасов туводных осетровых р. Урал. Осетровос хоз-во водоемов СССР. Астрахань, 1984. С. 254–256.
- Рубан Г.И. Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt (структура вида и экология). М.: Геос, 1999. 236 с.
- Субботкин М.Ф., Субботкина Т.А. Изучение родственных отношений четырех видов осетров рода *Acipenser* по антигенам сывороточных белков // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 5. С. 656–664.

- Субботкин М.Ф., Субботкина Т.А. Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование сывороточных белков амударьинского лопатоноса *Pseudoscapharhynchus kaufmanni* // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 2. С. 254–261.
- Субботкин М.Ф., Субботкина Т.А. Возрастная изменчивость антигенных свойств белков осетров (Acipenseridae, Acipenseriformes) // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 5. С. 359–365.
- Aisen P. The transferrins (siderophilins) // Inorganic biochemistry. Amsterdam-London-New York: Elsevier, 1973. P. 280–303.
- Bemis W.E., Kynard B. Sturgeon rivers: an introduction to acipenseriform biogeography and life history // Env. Biol. Fish. 1997. V. 48. P. 167–183.
- Birstein V.Y., Bemis W.E., Waldman J.R. The threatened status of acipenseriform species: a summary // Env. Biol. Fish. 1997. V. 48. P. 427–435.
- Choudhury A., Dick T.A. The historical biogeography of sturgeon (Osteichthyes: Acipenseridae): a synthesis of phylogenetics, palaeontology and palaeogeography // J. Biogeography. 1998. V. 25. P. 623–640.
- Gishert E., Ruban G.I. Ontogenetic behavior of Siberian sturgeon, *Acipenser baerii*: A synthesis between laboratory tests and field data // Env. Biol. Fish. 2003. V. 67. P. 311–319.
- Kynard B. Life history, latitudinal patterns, and status of the shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum* // Env. Biol. Fish. 1997. V. 48. P. 319–334.
- Kynard B., Horgan M. Ontogenetic behavior and migration of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*, and shortnose sturgeon, *A. brevirostrum*, with notes on social behavior // Env. Biol. Fish. 2002. V. 63. P. 137–150.
- Kynard B., Henyey E., Horgan M. Ontogenetic behavior, migration, and social behavior of pallid sturgeon, *Scaphirhynchus albus* and shovelnose sturgeon, *S. platyrhynchus*, with notes on the adaptive significance of body color // Env. Biol. Fish. 2002 a. V. 63. P. 389–403.
- Kynard B., Zhuang P., Zhang L. et al. Ontogenetic behavior and migration of Volga River Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*, with a note on adaptive significance of body color // Env. Biol. Fish. 2002 b. 65. P. 411–421.
- LeBreton G.T.O., Beamish E.W.H. The influence of salinity on ionic concentrations and osmolality of blood serum in lake sturgeon, *Acipenser fulvescens* // Env. Biol. Fish. 1998. V. 52. P. 477–482.
- Rodriguez A., Gallardo M.A., Gishert E. et al. Osmoregulation in juvenile Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*) // Fish. Physiol. Biochem. 2002. V. 26. P. 345–354.

- Sulak K.J., Randall M. Understanding sturgeon life history: Enigmas, myths, and insights from scientific studies // J. Appl. Ichthyol. 2002. V. 18. P. 519–528.
- Taverny C., Lepage M., Piefort S. et al. Habitat selection by juvenile European sturgeon *Acipenser sturio* in the Gironde estuary (France) // J. Appl. Ichthyol. 2002. V. 18. P. 536–541.
- Zhyang, P., Kynard, B., Zhang, L. et al. Ontogenetic behavior and migration of Chinese sturgeon, *Acipenser sinensis* // Env. Biol. Fish. 2002. V. 65. P. 83–97.
- Zhyang, P., Kynard, B., Zhang, L. et al. Comparative ontogenetic behavior and migration of kaluga, *Huso dauricus*, and Amur sturgeon, *Acipenser schrenckii*, from the Amur River // Env. Biol. Fish. 2003. V. 66. P. 37–48.
- Williot P., Rochard G., Castelnaud G. et al. Biological characteristics of European Atlantic sturgeon, *Acipenser sturio*, as the basis for a restoration program in France // Env. Biol. Fish. 1997. V. 48. P. 359–370.

УДК 597.118.56

## РОЛЬ ЗРЕНИЯ В ПИЩЕВОМ ПОВЕДЕНИИ АФРИКАНСКОГО СОМА *CLARIAS GARIEPINUS*

М. Фаттолахи<sup>1</sup>, А.О. Касумян<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Московская сельскохозяйственная академия, Россия,  
arad-fattollahi@yahoo.com*

<sup>2</sup> *Московский государственный университет, Россия,  
alex\_kasumyan@mail.ru*

У большинства рыб поиск кормовых объектов и предварительная оценка их пригодности для использования в пищу обеспечивается преимущественно зрением. Однако у многих донных и придонных рыб, а также у рыб, ведущих сумеречный или ночной образ жизни или населяющих большие глубины и пещеры, в поиске и обнаружении добычи могут принимать и другие дистантные сенсорные системы – обоняние, боковая линия, электрорецепция, слух, наружная вкусовая рецепция. Целью настоящей работы была оценка роли зрения в пищевом поведении африканского сома *Clarias gariepinus* – перспективного объекта индустриального выращивания.

Эксперименты выполнены на 70 африканских сомах (длина 20–24 см, масса 80–95 г, возраст 4 мес) в аквариумах размером 15 × 65 × 25 см. В аквариумы помещали по 4 сома, опыты проводили спустя 3, 24, 48, 72, 96 и 120 ч после посадки при искусственном освещении (200–250 лк у поверхности воды) или в темноте. Опыт начинали с внесения в аквариум 30 гранул карпового комбикорма «111-1» или 30 кусочков свежемороженой говяжьей печени. Через 5 мин после начала опыта не съеденный корм из аквариума удаляли и подсчитывали.

В специальных сериях экспериментов использовали агар-агаровые гранулы (2%), окрашенные с помощью пищевых красителей в зеленый, красный или в синий цвет. В момент приготовления агар-агарового геля в него вместе с раствором красителя вносили также и экстракт мотыля, так чтобы его концентрация в геле составляла 3.0 г/л. В этих сериях опыты начинали через 1 сут после посадки рыб в аквариум. В аквариумы одновременно вносили несколько агар-агаровых гранул разного цвета и регистрировали последовательность заглатывания рыбами разных типов гранул.

Всего выполнено около 1100 опытов.

**Формирование иерархии.** В общем аквариуме, где несколько десятков африканских сомов содержались более одного месяца, рыбы чаще

всего лежат на дне широко расправив направленные вперед усы. Периодически они начинают плавать у дна и в толще воды в течение 1–2 мин и вновь опускаются на дно. Стремления к территориальности не проявляют. Постепенно рыбы привыкают к условиям содержания, приближение к аквариуму человека, осуществляющего кормление или чистку, вызывает у них возбуждение – они активизируются, следуют за рукой экспериментатора, ощупывают дно усами в поисках корма.

В первые часы после посадки в экспериментальный аквариум рыбы лежат на дне без движений, нередко рыбы могут располагаться близко или вплотную друг к другу. Чем ниже температура воды или выше освещенность, тем дольше этот период. Спустя некоторое время рыбы начинают плавать и проявлять агрессию – удары и укусы за туловище, плавники, усы, преследования и драки. Во время таких взаимодействий более слабые рыбы, спасаясь от атак противника, часто выпрыгивают из воды, бьются о стенки и углы аквариума и наносят себе таким образом дополнительные повреждения.

В результате таких взаимодействий, часто крайне агрессивных, довольно быстро определяется лидер, который в группах из 4 рыб всегда один. Обычно у лидера заметны следы борьбы – повреждения плавников, частичная потеря усов, царапины на теле. Поведение рыб служит хорошим индикаторным признаком появления в группе явного доминанта и завершения острого периода формирования иерархии. В это время рыбы лежат на дне аквариума, обычно в его углах, на максимально возможном удалении друг от друга, особенно от доминанта. Усы рыб широко расставлены и направлены вперед. Доминант периодически спокойно перемещается по аквариуму в поисках корма на дне, его приближение к какому-либо из субдоминантов вынуждает последних уходить в другую часть аквариума и вновь возвращаться на свои места после того, как доминант покидает эту часть аквариума. Часто, когда доминант проявляет пищевое поисковое поведение, субдоминанты следуют за ним на удалении.

После внесения корма в аквариум пищевой поиск и схватывание гранул первым проявляет доминант, который старается, особенно если внесены лишь несколько гранул, не допустить их схватывания другими рыбами и преследует субдоминантов, если им все же удастся схватить гранулу. При одновременном внесении 10 и более гранул результативность питания субдоминантов становится на много выше.

**Питание на свету и в темноте.** Отлов и перенос в новые условия существенно влияет на поведение рыб. Поэтому через 3 ч после помещения в аквариумы внесение корма не стимулирует у рыб пищевой активности, приближение экспериментатора и манипуляции, связанные с внесением корма, часто вызывают дополнительное беспокойство сомов. В это время

лишь в отдельных опытах происходило потребление одной или двух гранул, в большинстве же случаев (в 11 опытах из 16) ни одна из 30 гранул рыбами не была съедена. Такие результаты получены как на свету, так и в темноте.

Спустя 24 ч поведение рыб нормализуется, приближение экспериментатора вызывает у них пищевой поиск, резко возрастает потребление корма: рыбы съедают до 75% всех внесенных в аквариум гранул комбикорма как на свету, так и в темноте, и свыше 90% – кусочков печени. В последующие сутки, по мере увеличения продолжительности содержания рыб в аквариумах, потребление корма изменяется незначительно. Выполненные нами статистические расчеты не выявили значимых различий между потреблением рыбами гранул комбикорма через 1, 2, 3, 4 и 5 сут после начала опыта при любых вариантах сравнения в пределах «светлой» и «темной» серий экспериментов, за исключением сравнения потребления комбикорма через 1 и 2 суток опыта на свету ( $p = 0.04$ ) и потребления печени через 1 и 2 суток опыта в темноте ( $p = 0.04$ ). Не найдено также значимых различий при сравнении потребления рыбами комбикорма на свету и в темноте в соответствующие временные периоды опыта – спустя 3, 24, 48, 72, 96 и 120 ч после посадки в аквариумы.

**Потребление агар-агаровых гранул разного цвета.** Было выполнено несколько разных серий экспериментов, в которых применяли агар-агаровые гранулы разного цвета. В некоторых из этих серий агар-агаровые гранулы предъявляли рыбам одновременно с кусочками печени.

**С е р и я «1+3».** В аквариум с рыбами одновременно вносили либо 1 синюю и 3 красных гранулы, либо 3 синих и 1 красную гранулу или 3 синих гранулы и 1 кусочек печени. Обнаружено, что первыми значительно чаще рыбы схватывали синие гранулы при их совместном предъявлении с красными при обоих количественных сочетаниях этих гранул. При совместном предъявлении вместе синими гранулами кусочка печени последний схватывался намного чаще.

**С е р и я «1+1+1».** Подопытным рыбам одновременно предъявляли 3 гранулы разного цвета – синюю, красную и зеленую и отмечали последовательность их схватывания рыбами. Более чем в половине опытов первой рыбами схватывалась синяя гранула (52.2%) и реже всего она потреблялась последней, т.е. после всех остальных гранул (12.8%). Наименее охотно рыбы потребляли гранулы зеленого цвета, красные гранулы по этому показателю занимали промежуточное положение.

**С е р и я «1+1».** Рыбам подавали одновременно две гранулы разного цвета: синюю и зеленую, синюю и красную, красную и зеленую, синюю и кусочек печени. В ситуации альтернативного выбора первыми всегда схватывались синие гранулы, если они не предъявлялись совместно с ку-

сочками печени, или красные гранулы, если предъявлялись совместно с зелеными гранулами.

**С е р и я «5+5».** В аквариум с рыбами одновременно вносили по 5 гранул двух разных цветов и регистрировали цвет гранулы, схваченной рыбами первой и последней. Из-за стремительных перемещений рыб по аквариуму, вызванных внесением гранул, регистрировать очередность схватывания каждой из гранул не представлялось возможным. Красные гранулы в два раза чаще схватывались первыми и почти в три раза реже последними при совместном внесении с зелеными гранулами, но при внесение совместно с синими гранулами они схватывались первыми в два раза реже и почти в три раза чаще схватывались последними. Столь же очевидным был выбор рыбами гранул синего цвета по сравнению с гранулами, окрашенными в зеленый цвет.

**С е р и я «15+15+15».** В полной темноте в аквариум с рыбами одновременно вносили по 15 гранул синего, красного и зеленого цвета и через 5 мин подсчитывали число съеденных гранул каждого цвета. Обнаружено, что в среднем, из 45 внесенных гранул рыбами съедается около 30, причем избирательного предпочтения гранул какого-либо определенного цвета не наблюдается.

Таким образом, результаты выполненного исследования показывают, что при достаточной освещенности африканский сом в поиске и выборе корма полагается на обонятельную и зрительную рецепцию. В темноте в отсутствии возможности использовать зрительную рецепцию рыбы используют обонятельную рецепцию. На это указывает предпочтение рыбами гранул определенного цвета на свету и отсутствие такой избирательности в темноте, а также более успешное потребление в темноте кусочков печени по сравнению с гранулами комбикорма. Несомненно, что и в темноте и на свету важную роль в поиске африканским сомом корма играет также тактильное чувство и наружная вкусовая рецепция, однако выяснение роли этих сенсорных систем в пищевом поведении сома не входило в задачи настоящей работы.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 04-04-48157а.



УДК 597-154.343

## **ИЗМЕНЕНИЕ ОСЕННИХ МИГРАЦИЙ БЕЛОМОРСКОЙ СЕЛЬДИ В 1978–2004 гг.**

**С.Б. Фролов, С.П. Рудоманов**

*Северный филиал Полярного научно-исследовательского института  
морского рыбного хозяйства и океанографии, Архангельск, Россия,  
frolov@sevpinro.ru*

С середины 90-х годов прошлого века произошли заметные изменения в миграционном поведении, беломорской сельди. До 1994 г. сельдь из мест летнего откорма, из северо-восточной части Онежского залива перемещалась на зимовку в Сорокскую губу Онежского залива, причем эта тенденция была устойчивой в течение десятилетий. В последние годы Сорокская губа перестала привлекать сельдь, произошло перераспределение рыбы по местам зимовки и теперь значительное ее количество концентрируется в вершине залива, вблизи нерестилищ.

Миграционная активность сельди напрямую зависит от урожайности поколений и состояния запасов. По нашим наблюдениям, при относительно небольшой численности поколений, сельдь остается в пределах залива. Для сельди западной части Берингова моря Т.Ф. Качина (1981) также отмечает, что в годы низкой численности и депрессии ареал нагула значительно сокращается и характер миграций и зимовки меняется.

В условиях депрессии запаса беломорская сельдь не совершает протяженных нагульных и предзимовальных миграций, поскольку кормовая база вблизи нерестилищ удовлетворяет потребности этого ограниченного количества особей, здесь же рыба остается на зимовку. Миграция проходит по «малому» кругу, и лишь когда запас достигает своего максимального уровня, мигрирующие особи достигают крайних точек ареала. Заполняются второстепенные нерестилища. Усиливается миграционная активность, восстанавливаются пути миграций на места откорма и зимовки. Для сельди Кандалакшского залива это миграция «большого круга» (по аналогии с атлантической сельдью) от нерестилищ в вершине залива к местам нагула у Терского берега Бассейна. При низком уровне запаса таких протяженных миграций не происходит.

Так, например, в начале 80-х годов летние уловы у Терского берега были мизерными из-за прекращения миграции сельди в восточном направлении, но начиная с 1985 г. промысел был возобновлен и в 1989 г. добыча сельди составила 220 т. Именно эти годы характеризовались увеличением запасов сельди по всему морю.

По данным траловых и акустических съемок (1978–2004 гг.) установлено, что в осенний период в Двинском, северо-восточной части Онежского заливов и у Терского берега Бассейна наблюдаются локальные зоны с температурой воды на 1.5–2.0°C выше, чем в окружающих районах. Именно в этих зонах теплых вод сельдь образовывала скопления (Гошева и др., 1985). В Онежском заливе образование «теплых пятен» происходит ежегодно, однако сроки и места образования этих пятен изменяются по годам. Соответственно изменялись и места скоплений (Фролов, Климов, 1993).

Формирование скоплений сельди в заливах идет не синхронно, в силу межгодовой изменчивости гидрометеорологических условий оно имеет пространственные и временные особенности. Поскольку скопления сельди приурочены к образованию «теплых пятен», которые существуют не продолжительное время, то в годы с затяжной, теплой осенью, такие скопления сохраняются дольше. В Онежском заливе формирование косяков высокой плотности приходится на середину августа. В начале октября косяки начинают перемещаться в западном направлении, в район Сорокской губы, где обычно происходило формирование зимовальных скоплений (Фролов и др., 1995).

Начало миграции совпадает с моментом охлаждения водных масс в северо-восточной части залива. В конце 80-х годов большая часть сельди постоянно подходила в Сорокскую губу на зимовку и трудностей в добыче ее как судами, так и ставными орудиями лова не возникало. Начиная с 1992 года, и по сей день, складывается совершенно иная ситуация. В связи с общим потеплением климата теплозапас моря существенно вырос, и сельдь зачастую зимовала на местах нагула. Вполне вероятно, что это происходит из-за аномально высокого прогрева водных масс Белого моря в последние годы, что приводит к замедлению всех биологических процессов, изменению сроков и путей миграций. Следует отметить, что мягкие, «теплые» зимы повторяются уже несколько лет подряд, такого положения в предыдущее десятилетие не наблюдалось. Произошли изменения и в миграционном поведении сельди, рыба зачастую перераспределялась в вершину залива, а также оставалась на зимовку в Анзерской Салме и севернее Кемских шхер.

У Терского берега Бассейна косяки сельди встречаются с начала августа на глубинах 20–40 м, по мере охлаждения поверхностных слоев косяки становятся плотнее и перемещаются до глубины 60–75 м. Следует отметить, что в октябре особи старших возрастных групп заканчивают откорм и мигрируют в вершину залива, где формируются значительные скопления. К концу октября у Терского берега зачастую скопления состо-

ят из молоди, а основная масса сельди перемещается к полуострову Турый, и в близкие к нему районы.

Зависимость поведения сельди от значений температуры воды интересует нас и сейчас, т.к. от этого в значительной мере зависит эффективность судового лова. Поэтому исследования в этом направлении продолжают. Возможны различные сценарии развития промысловой ситуации в осенний период, под воздействием внешних факторов. Приведем наиболее характерные примеры.

В 1998 г. зона оптимальных для сельди температур ( $6-7^{\circ}\text{C}$ ) сформировалась в Восточной Соловецкой Салме Онежского залива. Именно в этом районе и были отмечены ее скопления, но отсутствие ярко выраженных градиентов температур позволяло сельди распределяться на значительной акватории, не образуя промысловых концентраций. Сельдь при этом активно перемещалась из Восточной Соловецкой Салмы в Анзерскую и Жижгинскую Салму, уходя в зоны «ветровой тени». При ветрах северо-восточного и восточного направлений сельдь возвращалась обратно. При продолжительных штормовых ветрах западного и северо-западного направлений сельдь перемещалась на глубины 48–55 м, благо придонная температура не препятствовала этому перемещению. Кроме того, плотные косяки сельди были отмечены в районе Пушлахотской мели, в желобах глубиной 5–7 м.

В Кандалакшском заливе и у Терского берега Бассейна в начале октября были отмечены значительные градиенты температур, причем если в губе Чупа по всей акватории отмечены значения  $7-7.5^{\circ}\text{C}$ , то уже у Терского берега, в районе р. Кузрека – р. Оленица, температура воды  $2.1-2.2^{\circ}\text{C}$ . Вдоль Терского берега водные массы были стратифицированы, температурный пик был отмечен в районе Кашкаранцы-Кузомень. Именно в этих районах были отмечены скопления сельди, но если в губе Чупа скопления носили неустойчивый характер, то у Терского берега сельдь рассеивалась только в период шторма (Фролов, Похилюк, 1999).

Гидрологические условия 2003 года были аномально теплыми, прогрев моря был выше нормы на  $2-3^{\circ}\text{C}$ . Сентябрь и первая декада октября были значительно теплее того же периода прошлого года. Температура воды в южной части Онежского залива в сентябре зафиксирована на уровне  $10-11.5^{\circ}\text{C}$ , в Восточной Соловецкой Салме –  $8.5-9.3^{\circ}\text{C}$ .

В Кандалакшском заливе скопления сельди были отмечены в сентябре в вершине залива и близ губ, где температура воды была на уровне  $5.6-6.2^{\circ}\text{C}$ . Открытая часть залива и акватория вдоль Терского берега Бассейна была охлаждена до отрицательных значений (горизонт 30 м) и здесь скоплений не было отмечено.

В 2004 г. в Кандалакшском заливе температура воды в ноябре понизилась до 1.6–2.2°C, открытая часть залива и акватория вдоль Терского берега, до р. Варзуга была охлаждена до 1.0°C. В районе р. Варзуга – р. Чаваньга температура воды составила 3.8–4.2°C, в губе Чупа 3.0–3.2°C. Именно в этих районах с повышенной температурой были отмечены скопления. Причем круглосуточно сельдь держалась у дна, не поднимаясь в средние слои и не рассеиваясь, что делало возможным вести промысел непрерывно.

Следует отметить, что промысловые работы в местах концентрации сельди подтвердили действенность наших рекомендаций. В Восточной Соловецкой Салме начиная с 2001 г. ежегодно добывается судами не менее 300 т этой рыбы, возможно и дальнейшее увеличение объемов добычи в этом районе. К сожалению, пока не удастся организовать промысловую работу судов у Терского берега Бассейна и губах Кандалакшского залива на путях предзимовальных миграций, потенциально перспективных районах промысла.

#### **Список литературы**

- Качина Т.Ф.* Сельдь западной части Берингова моря. М.: Пищ. пром-сть, 1981. 120 с.
- Гошева Т.Д., Елсукова Р.Р., Фролов С.Б.* Осеннее распределение сельди во внутренних районах Белого моря // Тез. докл. регион. конф. Архангельск, 1985. С. 219–220.
- Фролов С.Б., Климов С.И.* Особенности распределения беломорской сельди в осенний период // Рыб. хоз-во. 1993. № 6. С. 18.
- Фролов С.Б., Гнетнева Л.В., Похилук В.В.* Изменение характера промысла беломорской сельди в Сорокской губе Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл. регион. конф. СПб, 1995. С. 115.
- Фролов С.Б., Похилук В.В.* Осеннее распределение беломорской сельди в 1998 году // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финляндии. Тез. докл. Междунар. конф. Петрозаводск, 1999. С. 168.

УДК 597-153(26)

## ВЛИЯНИЕ СОСТАВА ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ НА ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ЛИЧИНОК КАМБАЛООБРАЗНЫХ

А.Н. Ханайченко

Институт биологии южных морей НАН Украины, Севастополь,  
khan@ibss.iuf.net

В экспериментальных условиях изучено изменение пищевых предпочтений черноморской камбалы калкана (*Psetta maeotica* Pallas) в процессе онтогенеза (возраст от 3 до 60 сут) при питании в смеси культивируемых зоопланктонных организмов морского и солоноватоводного происхождения оптимальных (для возрастных категорий) размерных характеристик. Обсуждаются факторы, влияющие на избирательность личинками корма, а также влияние происхождения (морского или солоноватоводного) зоопланктона на его биохимический состав, и, опосредованно, на особенности поведения и его закрепления у калкана в процессе развития. Предлагается гипотеза о влиянии структуры пищевой цепи на стадиях до завершения метаморфоза на закрепление «пассивного» («прирученного») и «активного» («дикого») типа поведения камбалообразных.

## IMPACT OF FOOD WEB COMPOSITION ON BEHAVIOR PATTERNS OF THE FLATFISH LARVAE

A.N. Khanaychenko

Institute of Biology of the Southern Seas, National Academy of Sciences of  
Ukraine, khan@ibss.iuf.net

Global climate change impacts on marine ecosystem integrity, biodiversity and sustainability, changing the structure of ecosystem from the lower (phytoplankton) to the higher (fish) level. Annual and seasonal changes of temperature result in phytoplankton dominating species shift, which, coupled with temperature, or salinity effect, can cause the shift in zooplankton dominating species, and thereafter affect quickly and significantly the fragile ecosystem where the fish larvae are feeding, disrupting their food chain, and thus affecting the behavioral and recruitment patterns of the fish stock.

Such impact could be observed on the example of the kalkan (*Psetta maeotica*), one of the most valuable carnivorous flatfish species of the Black Sea. Natural stocks of *Psetta maeotica* are in depressive state already since start of

the 80's not only due to by its intensive over-fishing by all the Black Sea countries, but also as a result of the zooplankton community changes in the Black Sea. Feeding requirements of the early kalkan larvae are very specific. Being active predator from start of exogenic feeding onwards, kalkan need to start feeding on the small-sized, adequate prey in abundance, as the larvae have very limited endogenic resources, and "point-of-no-return" in absence of the appropriate feeding appeared within 2 days from mouth opening. During typical for Global changes, abrupt decrease – 10-fold in number – and disappearance of earlier dominant small-fraction of the zooplankton species (copepods *Oithona nana*, cladocerans *Penilia avirostris* и *Pleopis poliphemoides*, rotifers of *Synchaeta* gen.) resulted in increase of the minimum size of the zooplankton prey from 130 to 170  $\mu\text{m}$  (Kovalev et al., 1995). Thereafter, more than 50% of the fish larvae in the Black Sea were found with empty stomach (Tkach, 1996). Changes in the Black Sea coastal biocoenosis increased the role of atypical for the marine system food preys. The attempts to restock the natural populations by cultivated kalkan, artificially reared on brackishwater rotifers and crustaceans, should be assessed in terms of its effect on natural behavior of the fish.

Literature analysis reveals that despite the long experience in research of kalkan larvae there were no studies concerned the effect of the food webs of different ecosystems origin on behavioral and other characteristics of the fish larvae development. Data on the Black Sea early fish larvae feeding are very scarce, and, especially, the aspect of the effect of prey type on kalkan larvae behavior in nature was not studied at all. Meanwhile, the development of all systems of the flatfish during early ontogenesis and long-term metamorphosis are known to be under significant control of food composition. Changes in diet can be the cause of significant alterations in their behavioral patterns.

To study hypothesis, kalkan larvae were cultivated from the artificially stripped, fertilized and incubated eggs obtained from natural kalkan broodstock. All prey were laboratory cultivated by original standard techniques (Khanaychenko, 1990), and used in mesocosms both as multiple prey assemblages including different proportions of prey types, or as a single prey.

Early kalkan larvae before start of exogenous feeding in artificial microcosms actively distribute themselves in the patches of dinoflagellates *Peridinium trochoideum* and *Prorocentrum micans* (Khanaychenko, unpubl.). These dinoflagellates species contribute significantly to the late spring phytoplankton blooms (Senicheva, 1990), serving the optimal food source for copepod recruitment, and coinciding temporarily with maximum reproduction of mass copepod species (Khanaychenko, 1999) and spawning period of kalkan in the Black Sea (Bitukova et al., 1990). Similar observations were reported for the northern anchovy larvae distributed in the patches of dinoflagellate *Gymnodinium splendens* (Blaxter, 1986). As the visual system of the first feeding kalkan

larvae is not developed enough to make them capable for orientation in natural environment towards prey patches by visual means, presumably, certain chemical stimuli lead first feeding larvae to the patches of microalgae serving the food for zooplankton. Spatial and temporal overlap of the flatfish larvae and copepods in natural conditions seems to be ensured by active mechanism of matching the early larvae with phytoplankton on which zooplankton is grazing. Still, Global changes can break the sequence of overlapping of kalkan larvae and their natural prey, and the effect of such change is still unpredictable.

Studies of food preferences, selectivity and behavioral patterns of the Black Sea kalkan *Psetta maotica* Pallas from 3 days post hatch (dph) onwards were carried out in artificial laboratory mesocosms. During the early development from start of exogenous feeding till the onset of metamorphosis (15–18 dph) kalkan larvae feeding and behavior was studied on the following spectrum of prey: brackish water rotifers *Brachionus plicatilis* (SL = 180 – 310  $\mu$ m), nauplii of marine calanoid (*Acartia* spp., 110 – 270  $\mu$ m) and harpacticoid (*Tisbe* sp., *Harpacticus* sp., 60–180  $\mu$ m) copepods. During the later development (18 – 60 dph) kalkan larvae feeding was studied on the spectrum of larger prey: brackishwater Branchiopoda, *Artemia salina* metanauplii (400–600  $\mu$ m), Cladocera *Moina micrura* (400–800  $\mu$ m), copepodites and adult stages of marine calanoid (*Acartia* spp., 400–1000  $\mu$ m) and harpacticoid (*Tisbe* sp., *Harpacticus* sp. 200– 850  $\mu$ m) copepods. Marine versus brackishwater zooplankton feeding effect on morphotype and behavioral patterns was compared on the 30–60 dph kalkan specimens.

Assessment of prey selectivity of the kalkan larvae, quantified by means of the Ivlev's second electivity indices (Ivlev, 1977) showed that 5 dph larvae selected primarily for slowly moving brackishwater rotifers – in any prey combination, and started to avoid them only at 10 dph when the electivity index of harpacticoid copepodites increased up to  $E_i = +0.5/0.25$ , while the calanoid copepodites were still avoided ( $-1/0.25$ ). At age 15 dph, that is at start of metamorphosis, kalkan larvae start to select for the copepodites of both harpacticoid and calanoid copepods even at their very low density and ratio among other prey in the mesocosm ( $E_i = +0.75/0.05$ ).

From 20–30 dph kalkan, reared in mesocosms with equi-proportioned multiple prey, select for *Moina* ( $E_i = +0.65/0.33$ ) in presence of metanauplii of *Artemia* and copepodites of *Acartia*; select for metanauplii of *Artemia* ( $E_i = +0.71/0.5$ ) in presence of copepodites of *Acartia*. Still, despite the primary selection for *Artemia*, the level of its digestion was very low in comparison with *Acartia* and *Moina*.

Kalkan larvae reared during the total period of development from 3 to 30 dph and from 18 to 60 dph on two different prey complexes: brackishwater (BZ) and marine zooplankton (MZ) – revealed (besides peculiarities in mor-

phology and pigmentation) different behavioral patterns in catching abilities and escape reactions. Larvae fed only BZ were rather passive being persuaded ("prey") or hunting ("predator"), as if "tamed", they possess reduced catching abilities and sluggish escape reactions. Larvae fed MZ were very active (being "prey" or "predator" equally) as if "wild". They were very acute (100% attack success) in catching most elusive prey (adult copepods), and their rushing speed, while being persuaded, exceed 20 cm per second. Developed types of "passive" or "active" behavior of the larvae seemed to become irreversible during the climax of metamorphosis. Observations of wild and reared young and adult fish of different species evidence similar behavioral patterns: wild salmonids were found better swimmers than cultured; reared plaice released in the sea showed poor survival due to lack of normal avoidance responses (Blaxter, 1975). Poor hunting activity and lower conditional status of artificially reared released *Scophthalmus maximus* juveniles was observed even after 1.5 year of post-release in comparison with their wild counterparts (Hvingel, Stotttrup, 1993).

Recently (Khanaychenko et al., in press), was found that fed MZ kalkan differ significantly from BZ-fed counterparts not only in behavior but very acute specificities in chromatophore development and ossification patterns even in visually similar phenotypes. The different peculiarities in phenotype seemed to be irreversible, as well as behavior patterns, during the climax of metamorphosis.

Thus, the phenomenon of selectivity during early kalkan development was manifested in the choice of the most passive prey of the largest available size, changing depending on prey density, based on criteria of availability, typical for the "passive" predator, and does not coincide with its optimal biochemical demands. Prey selectivity of kalkan for the most adequate suitable prey despite its density in environment tended to be changed only towards the end of metamorphosis, when kalkan starts to be the "active" predator.

Pepsin and lipolytic activities in digestive tract of kalkan larvae start functioning only during late metamorphosis. Prey adequacy not only in size and density but mainly in biochemical and enzymatic composition positively correlate with the flatfish larvae performance and behavior. For normal development, flatfish larvae prior the climax of metamorphosis need exoenzymes, provided by the live prey, and among them the lowest level of enzymatic activity was determined in brackishwater zooplankton, rotifers *Brachionus plicatilis* and metanauplii of *Artemia salina*, used as a standard diet for larviculture of the flatfish, while the highest level of exoenzymes was determined in marine copepods (Munilla-Moran et al., 1990). Lacking delta-5 desaturase enzyme activity for elongation and desaturation of fatty acids till the end of metamorphosis flatfish larvae have elevated requirements for highly unsaturated fatty



acids (HUFA) n-3 family DHA and EPA (Sargent et al., 1994). Enrichment by lipid emulsions (with elevated HUFA DHA/EPA concentrations and ratio) of rotifers and metanauplii of *Artemia*, can improve significantly larvae performance and survival, but never result in development of the "wild" morphotype and behavior in kalkan.

Natural food chains have evolutionary worked out mechanisms: higher the organizational level of the ecosystem – higher the organizational level of the zooplankton species – higher the organizational level of the phytoplankton species situated at the base of "food pyramid" – higher DHA level transmitted through the food chain. Comparison of brackishwater and marine zooplankton as the prey complexes for fish larvae involve as well comparison of their differences on physiological, biochemical and behavioural levels. Functioning and reproduction of "passive" prey BZ: sedimentator rotifer *Brachionus plicatilis* as well as passive filtrator *Artemia salina*, with their high tolerance and adaptations to large range of salinity, temperature and metabolites could be supported by microalgae Chlorophyceae and Prasinophyceae with low content of HUFA and total absence of DHA (Brown et al., 1989). For "active" prey – copepods – typical MZ with narrow range of optimal temperatures and salinities – only Dinophyceae, Haptophyceae and Cryptophyceae with their high content of HUFA, DHA prevailing (Brown et al., 1989), are available to meet nutritional requirements for both growth and reproduction (Khanaichenko, 1994; 1996). As kalkan cannot synthesize DHA de novo from precursor molecules, DHA-deficiency in their food brings out the disability of feeding at low light intensity, lack of school formation, and, presumably, decrease of hunting activity. Marine copepods accumulate DHA and specific carotenoids by feeding on specific microalgae, and fish larvae can accumulate these essential components, as well as exoenzymes, only through grazing on copepods.

It is supposed that "passive" food chain results in "passive" ("tamed") juvenile; "active" food chain results in "active" ("wild") type. "Point-of-no-return" of this process is supposed at the stage of eye migration and duplex retina formation during metamorphosis of the kalkan larvae. Changes of both organizational level of the prey and its biochemical composition undoubtedly determine the characteristics of the larvae and their behavioral patterns due to combined effect of efficiency of transmission of essential biochemical compounds and development of neuro-muscular systems during learning and training processes.

УДК 597-11

## **ТЕМПЕРАТУРНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ ЭТАНОЛЬНОЙ АНЕСТЕЗИИ У РЫБ**

**Д.П. Харакоз, К.Б. Асланиди**

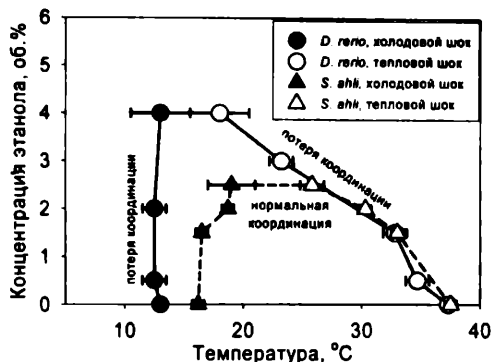
*Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,  
Пуцзино, Россия, kharakoz@iteb.ru*

Исследования зависимости анестетического действия веществ от температуры занимают важное место в изучении общих молекулярно-клеточных механизмов анестезии (Franks, Lieb, 1996). Мелкие рыбы – удобная модель для таких исследований, так как температура их мозга практически равна температуре среды и потому легко контролируется в эксперименте (Smith, 1982). Существуют теории, согласно которым действие анестетиков обусловлено тем, что они увеличивают флюидность («жидкостьность») биологической мембраны (Trudell et al., 1975; Kamaya et al., 1979). Наиболее развитая из таких теорий была предложена несколько лет назад (Kharakoz, 2001). В ее основе лежит гипотеза о фазово-переходном механизме синаптического экзоцитоза (phase-transition-driven exocytosis, PTDE). Главное утверждение состоит в том, что пресинаптическая мембрана в состоянии покоя находится в жидком состоянии, а волна деполяризации мембраны, приводящая к резкому увеличению внутриклеточной концентрации  $\text{Ca}^{2+}$ , индуцирует отвердевание цитоплазматической мембраны и ее слияние с синаптическими везикулами. При этом происходит быстрый выброс нейромедиатора из везикулы в синаптическую щель.

Одно из следствий механизма состоит в том, что синаптический экзоцитоз может происходить лишь в ограниченном интервале температур, в котором возможен переход между жидким и твердым состояниями. Ограничение снизу определяется температурой отвердевания мембраны в бескальциевой среде – при более низких температурах мембрана всегда находится в твердом состоянии и уже не управляется кальцием. Ограничение сверху определяется температурой плавления при пиковой концентрации  $\text{Ca}^{2+}$ , которая достигается в примембранном слое цитоплазмы при возбуждении – при более высоких температурах мембрана находится всегда в жидком состоянии, ее отвердевание под действием  $\text{Ca}^{2+}$  невозможно. Согласно этим представлениям, должны существовать границы толерантного термального диапазона, за пределами которых происходит нарушение синаптической передачи, приводящее к потере координации. Действительно, такие границы существуют (Smith, 1982).

Другое предсказание модели заключается в том, что действие анестетиков на экзцитотоз должно быть эквивалентно повышению температуры. Это следует из общей закономерности, известной из физико-химических исследований липидных мембран: под действием анестетиков температура плавления мембраны понижается. Действительно, существуют данные, качественно подтверждающие эквивалентность действия анестетика и повышенной температуры (Ingram et al., 1982; Kharakoz, 2001). В частности, было показано, что действие одной минимальной анестетической дозы на рыб *Gambusia affinis* эквивалентно повышению температуры на 2°C (Ingram et al., 1982). Однако авторы заключают, что флюидность мембраны сама по себе не является причиной анестезии, так как повышение температуры даже на 8°C не приводит к анестезии.

Наше исследование проводилось на рыбах *Danio rerio* и *Scieanochromis ahli* размером тела 30–50 мм, которые были предварительно акклимированы в течение трех недель к температуре 24°C (*D. rerio*) или 26°C (*S. ahli*). Рыбки переносились в хорошо аэрируемый тестовый сосуд объемом около 600 мл с экстремально высокой или экстремально низкой температурой и с заданной концентрацией этанола. Интенсивность аэрации подбиралась так, чтобы рыбки в норме легко держались в потоке воды, создаваемом потоком воздуха. В качестве критерия шока принималась потеря координации (lost fighting-reflex) в течение четырех минут пребывания в тестовом сосуде. Выбор четырехминутного времени инкубации был сделан, исходя из следующих соображений. С одной стороны, время должно быть как можно более коротким, чтобы по возможности уменьшить влияние адаптационных механизмов на результат измерения температурных границ толерантности. С другой стороны, времени должно быть достаточно для того, чтобы этанол мог в заметных количествах проникнуть в ткани рыбы. Наши предварительные опыты и литературные данные (Crawshaw et al., 1997) по кинетике достижения анестезии мелких рыб показывают, что для полного уравнивания концентрации этанола между средой и организмом необходимо порядка 20–30 мин, а за 4 мин концентрация в крови достигает 60–70% от равновесной. Следовательно, анестетические концентрации в наших опытах завышены на 30–40%. Результаты экспериментов представлены на рисунке в виде фазовой диаграммы, на которой в координатах температура-концентрация этанола показаны границы области нормальной координации.



Фазовые диаграммы состояния рыб *D. rerio* и *S. ahli* в координатах «температура – концентрация этанола». Температуры долговременной адаптации – 24°C для *D. rerio* и 26°C для *S. ahli*.

Перечислим наиболее важные выводы из результатов.

1. В области тепловой границы толерантности наблюдается синергизм действия анестетика и температуры. Из рисунка видно, что рост концентрации этанола приводит к снижению температуры теплового шока по закону, близкому к линейному. Причем для обоих исследованных видов линии границ совпадают и по наклону, и по положению. Тем самым на границе теплового шока качественно подтверждается предсказание PTDE гипотезы о том, что действие анестетика эквивалентно повышению температуры. Однако при рассмотрении количественной стороны дела возникает противоречие. Из рисунка следует, что в отсутствие этанола анестезия (или шок) вызывается повышением температуры на 11.5–12°C (от температуры адаптации 24–26°C). Это почти на порядок превышает предсказание фазовопереходной гипотезы в ее упрощенной формулировке. Действительно, согласно литературным данным (Ingram et al., 1982; Kharakoz, 2001) минимальная анестетическая доза эквивалентна повышению температуры на 0.5–0.8°C – по действию на температуру фазового перехода в модельных мембранах, повышению температуры, или на 3.7°C – по гипотермическому действию на золотых рыбок, или на 3.4°C – по данным о реверсии анестезии давлением, или на 2°C – по влиянию на флюидность биологических мембран. Ниже мы попытаемся разрешить это противоречие.

2. Температура холодового шока практически не зависит от концентрации этанола. Этот результат также находится в противоречии с предсказанием гипотезы PTDE, согласно которой ожидалось бы уменьшение температуры холодового шока с увеличением дозы алкоголя.

3. Существует предельная концентрация этанола, анестетическое действие которой не может быть скомпенсировано изменением температуры. Она равна ~ 4 об.% для *D. rerio* и ~ 2.5 об.% для *S. ahli* (величины приводятся без поправки на неполное уравнивание концентрации этанола между внешней средой и организмом).

Компромисс между гипотезой PTDE и полученными результатами можно найти, введя дополнительное предположение. Оно состоит в том, что в синаптических окончаниях существуют быстрые механизмы адаптации фазового состояния мембраны, которые сдвигают температуру фазового перехода вслед за изменяющейся температурой среды. В самом деле, если температура фазового перехода так важна для работы синапса, то должен существовать механизм быстрой адаптации к изменениям температуры, в противном случае пойкилотермное животное было бы обречено на гибель при резком изменении температуры среды.

Быструю адаптацию мембран может обеспечивать система ферментов сатураз и десатураз (Hochachka, Somero, 1984). Первые включаются при повышении температуры и уменьшают количество двойных связей в жирнокислотных цепях; при этом температура плавления мембраны повышается. Вторые включаются при понижении температуры и, напротив, увеличивают количество двойных связей; при этом температура плавления мембраны понижается.

Кроме того, повышение температуры плавления мембраны может быть обеспечено фосфолипазной активностью, в результате которой в мембране появляются свободные жирные кислоты. Из исследования модельных липидных мембран известно, что добавление насыщенных жирных кислот приводит к повышению температуры плавления (Dluzewski et al., 1983).

И, наконец, можно допустить существование такого механизма, подобного действию анестетиков. Все анестетики без исключения понижают температуру плавления липидной мембраны (Kamino et al., 1992). Это связано их предпочтительным связыванием с жидкокристаллической фазой по сравнению с твердой гелевой фазой. Предположим, что клетка способна в ответ на охлаждение быстро вырабатывать метаболит (условно назовем его эндогенным «анестетиком»), который, подобно анестетикам, понижает температуру плавления мембраны.

Однако за такой способ понижения температуры плавления неизбежно приходится «платить» потерей кооперативности перехода – расшире-

нием переходной области (Kaminoh et al., 1988). Потеря кооперативности сама по себе нарушает работу фазово-переходного механизма (Kharakoz, 2001). Тогда становятся понятными особенности диаграммы состояния рыб. При понижении температуры в отсутствие этанола нарастает концентрация эндогенного «анестетика» до некоторой величины, при которой потеря кооперативности перехода становится критической, когда работа PTDE механизма становится невозможной. Эта предельная концентрация и обуславливает границу холодового шока. Также и в экспериментах с внешним анестетиком (этанолом) понижение температуры среды вызывает наработку эндогенного «анестетика», но теперь понижение температуры фазового перехода является результатом совместного действия внешнего и эндогенного «анестетиков». Каждый из них дает свой вклад в понижение кооперативности перехода, поэтому критическая потеря кооперативности наступает при той же температуре. Иными словами, холодовая граница толерантности определяется тем, что потеря кооперативности достигает критического уровня, независимо от того, каким из анестетиков, внешним или эндогенным, обусловлено понижение температуры фазового перехода мембраны.

Из этого же рассмотрения становится понятным наличие верхнего предела концентрации этанола, когда его анестетическое действие уже не может компенсироваться понижением температуры тела. Это такая концентрация, при которой потеря кооперативности достигает критического уровня.

Предложенный способ снятия противоречия между PTDE гипотезой и экспериментами по температурной зависимости анестезии не является единственным. Еще один возможный способ рассмотрен в другой нашей статье в настоящем сборнике (Асланиди, Харакоз, 2005).

Работа поддержана грантами РФФИ (04-04-97262) и Министерства науки Московской области (04-04-97206).

#### **Список литературы**

- Асланиди К.Б., Харакоз Д.П.* Влияние температурной адаптации на потенцию координации у рыб. 2005. См. настоящий сборник.
- Crawshaw L.I., Wallace H.L., Crabbe J.C. et al.* Ethanol disrupts and decreases the regulated body temperature differentially in C57BL/6J and DBA/2J mice // *Amer. J. Physiol.* 1997. V. 273. P. 696–702.
- Dluzewski A.R., Halsey M.J., Simmonds A.C.* Membrane interactions with general and local anaesthetics: a review of molecular hypotheses of anaesthesia // *Mol. Aspects. Med.* 1983. V. 6. P. 461–573.

- Franks N.P., Lieb W.R.* Temperature dependence of the potency of volatile general anesthetics: implications for in vitro experiments // *Anesthesiology*. 1996. V. 84. P. 716–720.
- Hochachka P.W., Somero G.N.* Biochemical Adaptation. Princeton: Princeton University Press, 1984. Chap. 11.
- Ingram L.O., Carey V.C., Dombek K.M.* On the relationship between alcohol narcosis and membrane fluidity // *Subst. Alcohol Actions Misuse*. 1982. V. 3. P. 213–24.
- Kamaya H., Ueda I., Moore P.S., Eyring H.* Antagonism between high pressure and anesthetics in the thermal phase-transition of dipalmitoyl phosphatidylcholine bilayer // *Biochim. Biophys. Acta*. 1979. V. 550. P. 131–137.
- Kaminoh Y., Nishimura S., Kamaya H., Ueda I.* Alcohol interaction with high entropy states of macromolecules: critical temperature hypothesis for anesthesia cutoff // *Biochim. Biophys. Acta*. 1992. V. 1106. P. 335–343.
- Kaminoh Y., Tashiro C., Kamaya H., Ueda I.* Depression of phase-transition temperature by anesthetics: nonzero solid membrane binding // *Biochim. Biophys. Acta*, 1988. V. 946. P. 215–220.
- Kharakoz D.P.* Phase-transition-driven synaptic exocytosis: A hypothesis and its physiological and evolutionary implications // *Biosci. Rep.* 2001. V. 21. P. 801–830.
- Smith L.S.* Introduction to Fish Physiology. T.F.H. Publications, 1982. Chap. 6.
- Trudell J.R., Payan D.G., Chin J.H., Cohen E.N.* The antagonistic effect of an inhalation anesthetic and high pressure on the phase diagram of mixed dipalmitoyl- dimyristoylphosphatidylcholine bilayers // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1975. V. 72. P. 210–213.

УДК-597-154.343

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И СЕЗОННЫЕ МИГРАЦИИ ОСНОВНЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ БАНКИ РОКОЛЛ

В.Н. Хливной

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного  
хозяйства и океанографии, Мурманск, Россия, khlivn@pinro.ru

К числу наиболее массовых видов ихтиофауны на банке Роколл принадлежат пикша *Melanogrammus aeglefinus* (L.) и серая тригла *Eutrigla gurnardus* L. Несмотря на большое промысловое значение этих видов, многие аспекты их биологии до сих пор недостаточно изучены. Особенно это касается вопросов, связанных с миграциями, по которым в научной литературе содержится весьма ограниченная, а в некоторых случаях, противоречивая информация.

В настоящей статье обобщены результаты российских и зарубежных исследований пикши и триглы (морского петуха), выполненных в последние годы на банке Роколл, что позволило дополнить существующие представления об онтогенетических и сезонных миграциях этих видов.

**Материал и методика.** Настоящая статья подготовлена по материалам, собранным в 1977–2005 гг. в экспедициях советских и российских научно-поисковых, научно-исследовательских и промысловых судов, а также по данным шотландских траловых съемок донных рыб на банке Роколл.

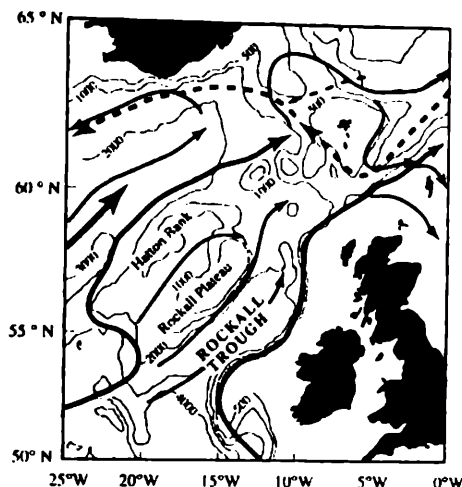
Российские уловы пикши и триглы получены донными и пелагическими тралами с размером ячеи 20 мм на научно-исследовательских судах и донными тралами с размером ячеи 40–100 мм на промысловых траулерах. Район российских исследований и промысла в последние годы ограничивается юго-западным участком банки Роколл, расположенным в международных водах. Исключения составила тралово-акустическая съемка (ТАС) 2005 г., которая охватывала всю банку Роколл. Шотландские траловые съемки пикши выполняются ежегодно на всей акватории банки Роколл, начиная с 1985 г. (за исключением 1998, 2000 и 2004 гг.). Период исследований – конец августа – начало сентября. Наряду с пикшей исследуется и тригла. Для съемки использовали донные тралы с минимальным размером ячеи 20 мм.

Распределение рыбы оценивали по результатам тралений, акустических наблюдений и по данным о дислокации добывающего флота.

**Результаты.** П и к ш а . В период исследований пикша образовывала относительно плотные нерестовые скопления в марте–мае на юго-западе



банки Роколл, где в этот сезон с высокой производительностью работали российские траулеры (Винниченко и др., 2003, 2004). В мае плотность скоплений здесь начинала снижаться, что объясняется посленерестовой миграцией пикши по направлению течений (рис. 1) на северо-восточные участки банки.



**Рис. 1.** Схема циркуляции водных масс в районе к западу от Британских островов. Сплошными линиями выделена циркуляция поверхностного слоя, прерывистыми – придонного (по: Holliday et al., 2000).

В целом за весь период наблюдений в российских уловах донным траулом встречалась рыба длиной 12–60 см, в редких случаях – до 80 см. По данным шотландских донных траловых съемок в уловах встречалась пикша длиной 5–81 см, при этом основу уловов составлялась пикша длиной от 10 до 30–35 см.

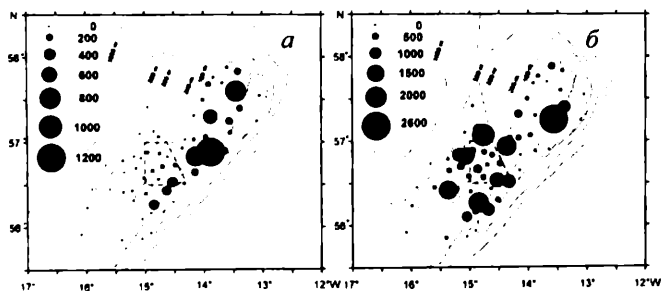
По результатам отечественных и зарубежных исследований, неполовозрелая пикша на банке Роколл распределяется преимущественно на участках с глубинами менее 200 м, причем основные ее скопления находятся в центральной части банки в пределах 200-мильной зоны ЕС. Крупная пикша распределяется более равномерно и встречается как на мелководье банки, так и на ее склонах до глубины 600 м. В целом, с увеличением глубины длина пикши увеличивается (Винниченко и др., 2003).

В ходе российской тралово-акустической съемки, выполненной в сентябре 2000 г. на юго-западном участке банки, установлено, что встречаемость мелкой рыбы возрастала в северо-восточном направлении с уменьшением глубин лова и достигала максимума (2,5–10 тыс. кг на квадратную милю) у границы с 200-мильной зоной ЕС (Винниченко и др., 2003).

В период российской ТАС 2005 г. пикша в уловах встречалась практически на всей акватории исследований. В международных водах, наибольшие плотности скоплений пикши регистрировались эхолотом в основном на глубинах 250–300 м. В зоне Великобритании пикша распределялась большей частью на глубинах 140–200 м, т. е. в пределах изобаты 200 м (Oganin et al., 2005).

Доля мелкой пикши в уловах возрастала с уменьшением глубины траления. Пикша с наименьшей средней длиной вылавливалась на глубинах менее 150 м. На этих же глубинах отмечался максимальный прилов молоди длиной менее 25 см. На больших глубинах происходило увеличение средней длины и уменьшение количества мелкой рыбы: в диапазоне глубин 201–250 м доля молоди была меньше в 2,3 раза, чем на глубинах менее 150 м (Oganin et al., 2005).

Результаты съемки подтвердили данные предыдущих исследований, согласно которым основные скопления молоди пикши распределяются на мелководье в центральной части банки (глубины менее 200 м), расположенном в зоне Великобритании (Report..., 2004, Vinnichenko et al., 2003). На этих участках наблюдались максимальные концентрации пикши длиной менее 25 см (рис. 2 а).



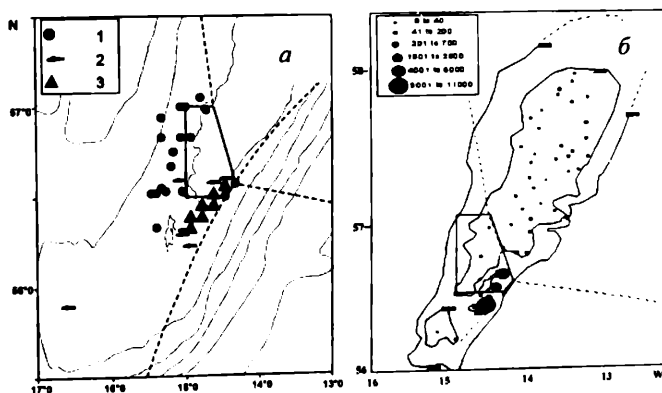
**Рис. 2.** Встречаемость пикши (экз. за 30 минут траления) длиной < 25 см (а) и ≥ 25 см (б) на банке Роколл в марте 2005 г. (по данным НИС «Ф. Нансен»)

Встречаемость молоди уменьшалась при смещении на юго-запад в сторону международных вод. Более крупная пикша концентрировалась на

юго-западном склоне банки Рокколл за пределами экономических зон. Здесь в период исследований распределялись основные скопления пикши длиной 25 см и более (рис. 2 б). Анализ пространственного распределения пикши в период съемки НИС «Нансен» показал, что по достижении длины 25 см пикша начинает совершать нерестовые миграции.

**Т р и г л а.** В районе банки Рокколл серая тригла российскими исследователями впервые зарегистрирована в середине апреля 1977 г., когда при донном тралении НПС «Параллакс» в координатах 56°34' с.ш. 14°56' з.д. по глубинам 208–210 м было выловлено 5 преднерестовых особей этого вида.

Промысловые скопления морского петуха на банке Рокколл были обнаружены во второй декаде августа 1999 г., после чего здесь был организован высокопроизводительный донный лов, продолжавшийся до середины ноября. Большую часть указанного периода суда работали на юго-восточном склоне банки по глубинам 225–305 м (рис. 3 а).



Специализированный промысел морского петуха велся также в 2000–2001 и 2004 гг. преимущественно во второй половине августа–октябре. Тригла круглосуточно формировала небольшое по площади (10 × 3 миль) плотное донное скопление на юго-восточном склоне банки в диапазоне глубин 200–250 м, при этом рыба не питалась. На остальной акватории южной части банки морской петух вылавливался редко и в небольшом количестве (Хливной, 2004).

Весной и в первой половине лета 1999–2005 гг. морской петух встречается в качестве прилова на донном промысле пикши и путассу на юго-западном склоне банки в диапазоне глубин от 180 до 500 м, в одном случае – на глубинах 598–608 м.

Этот вид отмечался также в середине апреля 2000 г. на участке 56°15'–56°31' с.ш., 15°10'–15°20' з.д. при тралении пелагическими тралями в слое 40–75 м над глубинами 200–300 м. Уловы состояли из преднерестовых и нерестовых рыб, при этом тригла активно питалась (Винниченко и др., 2003). В середине мая НИС «АтлантНИРО» обнаружило скопления преднерестовой триглы в приповерхностном слое между 56°30'–57°10' с.ш., 14°50'–15°40' з.д. над глубинами 200–450 м (рис. 3 а) (Гербер, Куров, 2001). В августе в некоторых уловах зарегистрированы сеголетки морского петуха длиной 4–6 см. Встречаемость сеголеток увеличивалась при тралении в приповерхностных слоях.

В конце июня 2001 г. НИС «Атлантида» выполнило серию тралений пелагическим тралом в приповерхностных слоях на акватории, расположенной над глубинами 200–2450 м между 56°10'–60°05' с.ш., 14°39'–17°00' з.д. На севере этого района над большими глубинами вылавливались только единичные особи триглы (Винниченко и др., 2005).

В 2002 г. промысел донных рыб на банке велся с апреля по сентябрь, однако морской петух отмечался в уловах в небольших количествах в августе–сентябре. В 2003 г. морской петух встречался в небольшом количестве в уловах донными тралями практически весь промысловый сезон. В августе на юго-западном склоне происходило постепенное увеличение плотности скоплений триглы, и в конце месяца она эпизодически составляла основу уловов.

Весной 2005 г. в уловах НИС «Нансен» отмечалась преимущественно преднерестовая и неполовозрелая тригла, которая распределялась в основном в пелагиали на юго-западном склоне банки (Oranin et al., 2005).

В уловах шотландских НИС морской петух отмечался в течение всего периода и практически на всей акватории исследований (рис. 3 б). В период с 1992 по 1994 гг. и в 1999 г. отмечалось значительное увеличение уловов морского петуха, причем его основные скопления в большинстве

случаев распределялись в южной части банки, расположенной в международных водах (рис. 3 б).

Анализ материалов съемок показывает, что для триглы характерна пространственная дифференциация по размерам рыб. В частности, относительно крупные особи длиной 18 см и более, как правило, вылавливались в южной части банки на глубинах 180–270 м. Напротив, основное количество мелкой рыбы (длиной менее 18 см) обычно сосредоточивалось на мелководье центральной части банки с глубинами менее 200 м (Винниченко и др., 2005).

**Обсуждение и выводы.** Имеющиеся материалы позволяют составить предварительную схему миграций пикши на банке Роколл. Весной пикша образует относительно плотные нерестовые скопления на юго-западе банки, в последующий период происходит посленерестовая миграция пикши на северо-восточные участки банки. Нерест происходит в придонных слоях. Выметанная икра и личинки держатся в пелагиали и переносятся течением в северо-восточном направлении. Сеголетки пикши по достижении длины 5–10 см постепенно опускаются в придонные слои преимущественно в центральной части банки. Основная масса молоди пикши распределяется на мелководье с глубинами менее 200 м. Нерестовые миграции пикши начинают совершать при достижении длины 25 см.

Серая тригла, также как и пикша нерестится на юго-западном склоне банки Роколл. Однако ее нерест происходит преимущественно в приповерхностном слое с марта по август. Серая тригла – эврибатный вид, обитающий в широком диапазоне глубин от поверхности моря до глубин около 600 м. После окончания нереста в середине лета крупная тригла опускается на грунт и формирует плотные посленерестовые донные скопления преимущественно на южном склоне банки, которые сохраняются здесь в течение осени. При этом тригла не питается. В этот период ее вертикальные суточные миграции выражены слабо. Протяженность горизонтальных перемещений незначительна. Сосредоточение крупных особей после нереста в придонных слоях на небольшом участке, вероятно, является механизмом позволяющим уберечь личинки и сеголетки триглы от поедания взрослыми особями. Продолжительность нахождения морского петуха на этом участке может испытывать существенные межгодовые вариации, которые, вероятно, обусловлены динамикой численности и размерно-возрастного состава вида, а также изменениями океанографических условий. Затем тригла совершает нагульные миграции постепенно смещаясь в северо-восточном направлении.

Сеголетки триглы в наибольшем количестве встречаются в приповерхностных слоях, мелкие особи распределяются преимущественно в центральной мелководной части банки Роколл.

### Список литературы

- Винниченко В.И., Хливной В.Н., Филина Е.А. Некоторые особенности размножения серой триглы *Eutrigla gurnardus* на банке Роколл // Тез. докл. отчетной сессии ПИНРО и СевПИНРО по итогам научно-исследовательских работ в 2001–2002 гг. Мурманск: ПИНРО, 2003. С. 7.
- Винниченко В.И., Сентябов Е.В., Хливной В.Н. Особенности распределения пикши в районе банки Роколл. Тез. докл. IX Всерос. конф. по проблемам промыслового прогнозирования. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004. С. 212–213.
- Винниченко В.И., Тимошенко Н.М., Хливной В.Н. Об изменении границ запретного промыслового района на банке Роколл // Рыб. хоз-во. 2003. № 4. С. 27–29.
- Винниченко В.И., Хливной В.Н., Тимошенко Н.М., Ньютон А. Особенности распределения серой триглы *Eutrigla gurnardus* Linnaeus (Triglidae) в районе банки Роколл // Вopr. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 2. С. 194–203.
- Гербер Е. М., Куров В.М. Биология и промысел серой триглы в районе возвышенности Роколл. Калининград: АтлантНИРО, 2001. 16 с.
- Хливной В. Н. Возможные подходы к оценке и прогнозированию численности серой триглы *Eutrigla gurnardus* на банке Роколл // Тез. докл. IX Всерос. конф. по проблемам промыслового прогнозирования. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004.
- Vinnichenko V.I., Khlivnoy V.N., Gerber E.M., Timoshenko N.M. Russian investigations of demersal fish on the Rockall bank (division VIb) in 2000 // Working document for Working Group on the Assessment of Northern Shelf Demersal Stocks, 2001. 23 p.
- Vinnichenko, V.I., Khlivnoy, V.N., Timoshenko, N.M. Results of Russian investigations and fishery for haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) on the Rockall bank in 2002 // Working Document 1: ICES Working Group on Northern Shelf Demersal Stocks. Aberdeen, 2003, 7 p.
- Oganin I.A., Ratushniy S.V., Astachov A.Y. et al. Preliminary results from the trawl-acoustic survey for haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) stock on the rockall bank in 2005 // Working Document for ICES Working Group on Northern Shelf Demersal Stocks. Murmansk, 2005. 16 p.
- Holliday N.P., Pollard R.T., Read J.F., Learch H. Water mass properties and fluxes in the Rockall through: 1975 to 1998 // Deep Sea Research I. 2000. V. 47(7). P. 1303–1332.
- Report of an Expert Group on Rockall Haddock Recovery Plans following a request for advice made on behalf of the European Community and the Russian Federation, 13–15 January 2004. ICES. Galway, Ireland, 2004.

УДК 574.34(26)

## **ДИНАМИКА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОСЕТРОВЫХ В КАСПИЙСКОМ МОРЕ**

**Р.П. Ходоревская**

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

Проанализированы данные о распределении осетровых за последние три десятилетия XX века. 1970-е годы характеризовались понижением уровня Каспийского моря и началом его повышения с 1978 г. (при анализе распределения осетровых использованы материалы учетной траловой съемки 1978 г). В 1980-х годах наблюдалось максимальное влияние токсических веществ на осетровых в море, вызвавшее у них массовое заболевание – кумулятивный политоксикоз (за основу анализа распределения использованы материалы учетной траловой съемки 1983 г). В 1990-е годы наблюдалось наибольшее развитие браконьерства в море (за основу анализа использованы материалы учетной траловой съемки 1994 г). Начало XXI века характеризуется продолжением незаконного промысла осетровых и резким сокращением их численности (проанализированы материалы съемки 2002 г).

**Распределение осетровых в 1970-е гг.** Сокращение объема пресного стока в период 1973–1977 гг. вызвало снижение уровня моря до отметки – 29.04 м по Балтийской Системе (БС). В связи с особенностями геоморфологического строения Каспийского моря падение его уровня наиболее остро ощущается в северной части. В этой части моря относительная численность нагуливающих рыб в 1976–1979 гг. составляла в среднем 86 экз. на 100 тралений, т.е. в 2 раза ниже, чем в 1971–1975 гг. – 170 экз. на 100 тралений (Каспийское море, 1989). В Гурьевской бороздине и в зоне влияния пресного стока р. Урал, несмотря на высокую биомассу бентоса (Осадчих, 1980), в 1977–1978 гг. осетровые встречались единичными экземплярами. В это время преобладающее их число (80–90%) нагуливалось в западной и центральных районах северной части моря. Наиболее плотные концентрации русского осетра (10–25 экз./траление) отмечались весной на свалах глубин Белинского, Кировского банков и банок Жемчужных, северюги (10–16 экз.) на Бахтемирском осередке, а белуга распределялась равномерно.

В средней части Каспийского моря наибольшее количество осетровых в 1976–1979 гг. нагуливалось на западном шельфе. Максимальные концентрации русского осетра (80–230 экз. за траление) и северюги (70–252 экз. за траление) наблюдались на участках моря г. Махачкала до

условной границы с северной частью моря, а белуги от г. Дербента до мыса Килязинская Коса (21–36 экз. за траление). У восточного побережья средней части моря стабильные уловы осетровых отмечались лишь в Казахском заливе.

В южной части Каспийского моря наибольшее значение для нагула осетровых имел Туркменский шельф. Скопления рыб здесь в течение года не претерпевали значительных изменений в силу благоприятных условий обитания. В 1976–1979 гг. уловы осетра достигали 15–25, севрюги до 46, а белуги до 7 экз. за траление. Участок моря вдоль западного побережья южной части моря, осетровые почти не осваивали из-за сильной загрязненности дна. Хотя осетровые осваивают глубины до 120–130 м, большая их часть отлавливалась зимой на глубине не более 50 м. Половозрелые особи и молодь осетровых в этих местах зимой встречаются одновременно, причем массовые их скопления, как правило, наблюдались в зонах температурой воды 9–12°C.

В 1976–1980 гг. уровень Каспийского моря в результате сокращения объема пресного стока рек был низким. Минимальный уровень моря наблюдался в 1977 г. и составил –29,04 м БС. Это привело к ухудшению условий обитания рыб в северной части Каспийского моря вследствие зарастания мелководья жесткой и мягкой растительностью, сокращения площадей нагула на 10 тыс. км<sup>2</sup>, повышения минерализации вод. В результате этих изменений к 1978 г. в северной части Каспийского резко сократилось количество молоди русского осетра, севрюги и белуги (до 13–15,8 и 2–4 экз. на 100 тралений соответственно). Сеголетки осетровых, скатывающиеся из Волги и Урала, перестали задерживаться на нагул в этой части моря (Пироговский, 1981) и основное их число мигрировало на западный шельф средней части моря. В северной части моря также сократилась численность половозрелых осетровых (осетра – 25 экз., севрюги – 26 экз., белуги – 3 экз. в пересчете на 100 тралений).

Снижению относительной численности молоди осетровых в 1978–1980 г. способствовало также уменьшение пополнения популяций вследствие незначительных объемов весеннего половодья и, соответственно, сокращения масштабов естественного воспроизводства.

Проведенные исследования показывают, что уровень Каспийского моря –28,5 м БС является критическим для осетрового хозяйства, так как дальнейшее его снижение ведет к уменьшению рыбопродуктивности наиболее важной в рыбохозяйственном отношении северной части моря.

**Распространение осетровых в 1980-е годы.** Период с 1981 по 1990 гг. характеризуется быстрым повышением уровня моря. Численность осетровых, нагуливающих в северной части моря, в начале 1980-х годов уменьшилась. Если в 1971–1974 гг. относительная числен-



ность русского осетра составляла 2.5–4.0 экз./траление, то в 1980 г. она уменьшилась до 2.0 экз./траление, а севрюги – 2.2–3.6 и 1.7 экз./траление соответственно. По расчетам А.И. Кушнаренко (2001), абсолютная численность осетровых в этот период снизилась у осетра с 120 млн. экз. до 42–60 млн. экз., севрюги – с 83–90 млн. экз. до 36.7 млн. экз.

Анализ материалов по распределению молоди осетровых в различных частях моря, свидетельствует о ее перераспределении из северных районов моря в его среднюю и южную части.

Начавшееся в 60–70-х годах загрязнение Волго-Каспийского бассейна нефтью, нефтепродуктами, промышленными и хозяйственно-бытовыми сточными водами к 1987–1988 гг. сильно возросло.

Пополнение популяции белуги происходило преимущественно за счет искусственного воспроизводства. Ее численность и плотность распределения в Каспийском море в период 1981–1990 гг. достигли максимума. Белуга использовала для нагула практически все море. Максимальные ее концентрации отмечены на западном побережье северной и средней частей моря, а также в юго-восточных районах южной части моря. В это время кормовая база белуги изменилась, и она стала испытывать недостаток в пище.

Летом наибольшее количество белуги было сосредоточено в северной части моря. Сократилось количество особей нагуливающих у западного побережья южной части моря. Ареал белуги у восточного побережья южной и средней частей Каспийского моря увеличился.

В 1981–1990 гг. русский осетр в северной части моря предпочитал нагуливаться в ее центральном и западном районах. В средней части моря было отмечено почти равномерное распределение русского осетра. Эти изменения произошли на фоне сокращения абсолютной численности русского осетра в Каспийском море.

Распространение севрюги в Каспийском море в 1983 г. резко сократилось и особенно это характерно для северной части моря. В этот период севрюга преимущественно встречалась у восточного побережья средней и южной частях моря, ее относительная численность во всех районах моря уменьшилась практически вдвое.

**Распространение осетровых в 1990-е годы.** В 1994 г. относительная и абсолютная численность осетровых сократились. Распространение белуги в северной части моря изменилось и она стала преимущественно нагуливаться в восточных районах. У Азербайджанского побережья во время траловой съемки в 1994 г. не было выловлено ни одного экземпляра этого вида, сократилась площадь ее нагула у восточного побережья южной части моря.

Площадь нагульного ареала русского осетра в северной части Каспийского моря в 1990-е годы уменьшилась, его плотность не превышала 0.55 экз./траление, что вдвое ниже, чем в 1981–1985 гг. Основные места нагула осетра располагаются в западных районах северной части Каспийского моря.

Распространение севрюги в Каспийском море в 1990-е годы сократилось. Она практически отсутствовала в траловых уловах у западного побережья средней и южной частей моря, что объясняется наличием интенсивного браконьерского лова на местах нагула. Для распределения севрюги в 1994 г., так же, как белуги и осетра, характерно снижение плотности.

Обобщение полученных результатов показало, что в Каспийском море осетровые совершают протяженные нагульные и зимовальные миграции, которые определяют их распределение в море, зависящее от факторов среды. Весной и летом они предпочитают более прогреваемые участки. Среди рассматриваемых видов севрюга наиболее теплолюбива и осенью раньше других видов мигрирует в южные районы моря. Сезонные миграции имеют как горизонтальную, так и вертикальную составляющие. Горизонтальные перемещения направлены весной с юга на север, а в конце лета, осенью – с севера на юг. Вертикальные – весной с глубины в мелководную прибрежную полосу моря, а в конце лета, осенью, наоборот, – из прибрежной полосы в места с большими глубинами.

Наиболее плотные концентрации осетровых наблюдаются в северной части Каспийского моря. При этом осетровые распределяются неравномерно. На меньших глубинах обитает севрюга. Русский осетр летом заселяет практически всю северную часть моря, образуя особенно плотные скопления у юго-западного побережья. Белуга, также использует для нагула всю северную часть моря. Межвидовые различия распределения осетровых определяются различиями в предпочитаемых значениях температуры, глубины, прозрачности и солености воды, а также состоянием кормовой базы отдельных видов. Наличие значительного количества осетровых в северной части моря существенно влияет на численность и биомассу бентоса (Осадчих, 1965).

Значение средней части Каспийского моря в жизни осетровых велико. Эта зона является основным местом обитания русского осетра, севрюги, белуги в осенне-зимний период. В отдельные годы большое количество севрюги в течение всего лета, и русского осетра в конце лета – начале осени ловятся на мелководье, прилегающем к Аграханскому полуострову. Здесь осенью появляются особи севрюги, первыми мигрирующие из северной части моря. Осенью, по мере охлаждения вод, севрюга мигрирует из северной части моря на юг в двух направлениях – вдоль западного побережья, и, в массе, на восток через мелководье и далее вдоль восточного

побережья Каспийского моря. Русский осетр также осенью мигрирует из северной части моря на юг вдоль западного и в меньшей степени восточного побережий.

В средней части моря плотные концентрации русского осетра наблюдаются до весны. С наступлением весеннего потепления осетровые вновь начинают перемещаться в основном с юга на север, и лишь незначительное их количество мигрирует в прибрежную часть моря.

Белуга использует для нагула среднюю часть моря в течение всего года, что обусловлено наличием высоких концентраций обыкновенной и анчоусовидной килек, а также бычков. Южная часть моря в жизни исследованных видов осетровых в целом имеет меньшее значение (Легеза, 1969). Однако этот район продолжает играть существенную роль в жизни этих видов, так как через него проходят миграционные пути их молоди и половозрелых особей.

**Распространение осетровых в начале XXI века.** Начало нового столетия характеризуется продолжающимся снижением численности популяций всех видов осетровых, преобладанием пополнения над остатком, значительно меньшими плотностями рыб на пастбищах и высокой величиной неучтенного вылова в Каспийском море.

Таким образом, рассматривая распределение осетровых в Каспийском море, как понятие включающее в себя распространение и плотность видов в местах их обитания, можно прийти к заключению, что оно характеризуется стабильной локализацией мест концентрации осетровых и неустойчивой плотностью рыб, зависящей от изменения их численности.

#### Список литературы

- Кушнарченко А.И. Экологические аспекты воспроизводства промысловых рыб Северного Каспия: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2001. 50 с.
- Легеза М.И. Закономерности распределения и формирование численности осетровых в Каспийском море: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Калининград, 1969. 34 с.
- Осадчих В.Ф. Моллюск *Synedasma ovata* в Северном Каспии // Тр. КаспНИРО. 1965. Т. 20. С. 35–39.
- Осадчих В.Ф. Гидробиологические исследования на Каспии // Развитие рыбохозяйственных исследований на Каспии. Астрахань: Волга, 1980. С. 48–61.
- Пироговский М.И. Влияние уровня моря на динамику численности осетровых в Северном Каспии // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград: Волгоградская правда, 1981. С. 197–198.

УДК 597.442(26)

## **ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСЕТРОВЫХ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ**

**Р.П. Ходоревская**

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

Вертикальные перемещения многих морских рыб и их распределение в толще воды имеют большое биологическое значение. Они выполняют регулирующую роль в комплексе пищевых и оборонительных взаимоотношений и связаны с изменениями факторов среды (Кожов, 1952; Мантейфель, 1959, 1961; Зуссер, 1971; Мантейфель и др., 1980).

До настоящего времени имелись лишь фрагментарные данные (Борзенко, 1942; Левин и др., 1981) о динамике вертикального распределения осетровых в толще воды на местах нагула в Каспийском море весьма, полученные при сетном и траловом промысле, косвенно свидетельствующие о суточных и сезонных перемещениях русского осетра и севрюги в водной толще.

Нами исследовалось вертикальное распределение осетровых в северной части моря. При этом анализировались видовые особенности и распределение в зависимости от глубины и времени суток.

Анализ вертикального распределения осетровых рыб в Каспийском море во время нагула показал, что оно изменяется в зависимости от сезона наблюдений, видовых особенностей, времени суток, глубины и атмосферного давления.

Весной белуга и русский осетр предпочитали нагуливаться на участках с глубиной 3–6 м. Здесь прогрев воды происходит быстрее, что ведет к активному развитию кормовой базы. На этих глубинах концентрируется до 60% от общего количества особей белуги, 45% – русского осетра и 40% севрюги.

Белуга преимущественно придерживалась поверхностных, а русский осетр и севрюга – поверхностных и средних горизонтов.

Летом осетровые мигрируют в районы моря с глубиной 6–9 м. Миграция с прогреваемых мелководий наиболее отчетливо наблюдается у осетра и севрюги. На мелководье нагуливается 16% белуги и по 10% осетра и севрюги. Летом в поверхностных слоях моря нагуливается наименьшее количество осетровых.

Осенью белуга преимущественно осваивает участки моря с глубиной 3 м, придерживаясь поверхностных слоев воды. Русский осетр нагулива-

ется в зонах с глубиной 6–9 м (90% особей), избегая поверхностных слоев моря, а севрюга – с глубиной до 9 м, равномерно распределяясь по всей толще воды.

Таким образом, весной в северном районе Каспийского моря белуга, русский осетр и севрюга при нагуле используют мелководные, быстро прогреваемые участки. Летом, наоборот, происходит перемещение этих видов в средние и придонные слои воды. Осенью наблюдается существенное различие между видами по используемым ими горизонтам воды – белуга предпочитает поверхностные слои, русский осетр – средние и придонные, а севрюга равномерно распределяется в толще воды.

Вертикальное распределение белуги зависит от глубины нагульных участков и времени суток. На мелководье (глубина 3 м) белуга встречается преимущественно в верхних и средних слоях воды независимо от времени суток. На участках с глубиной 6 м в вечерние и ночные часы белуга нагуливается в верхнем и среднем горизонтах воды, в остальное время суток она распределена по глубине относительно равномерно. На местах нагула с глубиной 9 м в утренние и дневные часы белуга придерживается в основном верхнего и нижнего горизонтов воды, а в вечерние и ночные часы – верхнего и среднего горизонтов.

Русский осетр на мелководье (3 м) круглосуточно находился преимущественно в верхнем и среднем горизонтах воды. На участках моря с глубиной 6 м осетр в утренние и дневные часы нагуливался в основном в поверхностном и придонном горизонтах воды. На более глубоководных участках (9 м) нагул происходил круглосуточно в среднем и придонном горизонтах (рис. 1).

На мелководье (3 м) днем севрюга, перемещается в основном в верхний горизонт, в вечерние часы она перемещается в средний и нижний горизонты, а ночью – в верхний горизонт.

На участках моря с глубиной 6 м севрюга в утренние, дневные и вечерние часы находится в основном в верхнем и среднем горизонтах, а в ночные часы – ее распределение по горизонтам относительно равномерно. На более глубоководных участках (9 м) севрюга круглосуточно находится преимущественно в среднем горизонте, а в ночные часы также и в нижнем горизонте (рис. 1).

При понижении атмосферного давления перед штормом осетровые мигрировали из районов с небольшими глубинами (до 5–6 м), на более глубоководные участки, двигаясь при этом в придонных слоях воды.

Так, в 1979 г. дважды было отмечено, что при падении показаний барометра с 765 до 755 мм. рт. ст. за 28 – 40 часов до появления сильного северо-западного ветра (14–18 м/с) до 85% осетровых вылавливались в придонных слоях. В поверхностных слоях было выловлено лишь

25% белуги и 4.5% осетра. Все особи двигались в юго-восточном направлении в сторону увеличения глубин.

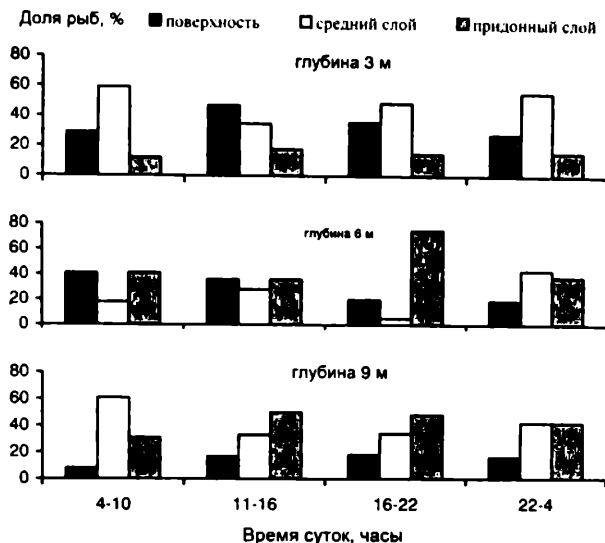


Рис. 1. Суточные изменения в вертикальном распределении русского осетра (% числа рыб, пойманных в указанный интервал времени) на участках Каспийского моря с различной глубиной (1978–1980 гг.). Высота каждого горизонта составляет 1/3 глубины соответствующего участка моря.

Таким образом, вертикальное распределение осетровых изменяется в течение суток. Суточные вертикальные перемещения наиболее четко выражены у русского осетра, что объясняется его бентофагией и выраженным вечерним пиком пищевой активности (Полянинова, 1974, 1979). У севрюги пищевой ритм проявляется слабее, но все же она интенсивнее питается ночью. Кроме того, севрюга чаще, чем осетр питается рыбой и реже донными организмами. Белуга – хищник и уже на первом году начинает питаться рыбой (Полянинова и др., 1993, 1999) и может довольно быстро перемещаться в толще воды, поднимаясь к поверхности или опускаясь ко дну в поисках, находящихся в пелагиали, кильки, воibly или, держащихся у дна, бычков. Поскольку исследованные виды осетровых

являются бентофагами и хищниками, они не совершают таких четких и массовых суточных миграций к поверхности, как планктофаги (Мантейфель, 1959; Зуссер, 1971).

Осетровые реже поднимаются в поверхностные горизонты при увеличении глубины. Это явление можно объяснить большой разницей температуры воды у дна и у поверхности на больших глубинах. Так, по нашим данным эта разница на 9-й изобате летом достигала 5–6°C, а на 3-й изобате – лишь 1–1.5°C. По мнению А.С. Константинова (1968), значительные градиенты температуры, солености и плотности воды способны ограничивать вертикальные перемещения животных.

Предпочтение некоторыми рыбами тех или иных диапазонов глубины и температуры связано с сезонными колебаниями температуры и глубины залегания термоклина. Вероятно, у осетровых эти факторы также имеют значение при изменении вертикального распределения наряду с другими.

Миграция осетровых весной к поверхности воды может быть объяснена поиском наиболее благоприятных термических условий после зимовки. Весной у рыб возрастают скорость метаболизма и пищевая активность. Летом температура верхних слоев воды достигает 28–29°C, в то время как у дна – лишь 20–22°C, а иногда и ниже. Вероятно, такая высокая температура поверхностных слоев воды превышает оптимальные для исследованных видов значения и, оказывает на них отпугивающее воздействие.

Таким образом, осетровые на местах нагула в северной части Каспийского моря совершают вертикальные суточные миграции, неодинаковые у различных видов и зависящие от характера их питания. Белуга и севрюга в вечерние и ночные часы преимущественно встречаются в верхних и средних, а русский осетр – в придонных и средних слоях воды.

#### Список литературы

- Борзенко М.П. Каспийская севрюга (систематика, биология и промысел) // Изв. Азерб. рыбохоз. ст. 1942. Вып. 7. С. 24–44.  
Зуссер С.С. Суточные вертикальные миграции морских планктоноядных рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1971. 214 с.  
Кожов М.М. Вертикальное распределение планктона и планктоноядных рыб оз. Байкал // Вopr. ихтиологии. 1952. Вып. 2. С. 7–20.  
Константинов К.Г. Изменение фауны беспозвоночных Волги близ Саратова за последние 65 лет // Первая конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти, 1968. С. 141–143.

- Левин А.В., Безрукавников О.П., Пироговский М.И.* Особенности вертикального распределения осетровых в Северном Каспии // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград, 1981. С. 143–144.
- Мантейфель Б.П.* Адаптивное значение периодических миграций водных организмов // Вопр. ихтиологии Т. 13. 1959. С. 3–15.
- Мантейфель Б.П.* Вертикальные миграции морских организмов. II: Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов // Тр. ИМЖ АН СССР. 1961. Вып. 39. С. 5–46.
- Мантейфель Б.П., Павлов Д.С., Ильичев В.Д., Баскин Л.М.* Биологические основы управления поведением животных // Экологические основы управления поведением животных. М.: Наука, 1980. С. 5–24.
- Полянинова А.А.* Соотношение размеров молоди осетра и потребляемых кормовых организмов // Тез. отчет. сессии ЦНИОРХ. Астрахань: Волга, 1974. С. 121–122.
- Полянинова А.А.* Годовая изменчивость питания и степени накормленности белуги в Северном Каспии // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань: Волга, 1979. С. 210–211.
- Полянинова А.А., Молодцова А.И., Белова Л.Н. и др.* Биологическая продуктивность, трофические условия нагула рыб в море // Биологические ресурсы Каспийского моря и пути рационального их использования. По материалам исследований 1992 г. Астрахань: КаспНИРХ, 1993. С. 29–37.
- Полянинова А.А., Молодцова А.И., Кашенцева Л.Н.* Состояние нагула осетровых рыб в Каспийском море в современный период // Тез. докл. XI Всерос. конф. по промысловой океанологии. Калининград: Изд-во ВНИРО, 1999. С. 127–128.



УДК 597-154.343

## **ОПЫТ ИССЛЕДОВАНИЯ НАГУЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ АТЛАНТИЧЕСКОЙ СКУМБРИИ В НОРВЕЖСКОМ МОРЕ**

**М.К. Циекалс<sup>1</sup>, Д.Н. Клочков<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Мурманский филиал ФГУП «Нацрыбресурсы», Россия

<sup>2</sup> НПК «Морская информатика», Мурманск, Россия, [nio@mrct.ru](mailto:nio@mrct.ru)

В общебиологическом плане миграции позволяют виду наиболее полно использовать возможности, предоставляемые природой, приводят к снижению внутривидовой конкуренции и являются для популяции средством преодоления лимитирующих факторов среды.

Нагульные миграции, в свою очередь, являются важным приспособлением к повышению обеспеченности вида пищей. При изменении плотности популяции меняется величина ее нагульного ареала. Сильнее всего пульсация нагульного ареала выражена у рыб со значительными флюктуациями численности (сардины, сельди, треска, пелагиды, скумбрии). Колебания численности позволяют виду, при наличии большого лабильного нагульного ареала и в случае значительного повышения обеспеченности пищей родительского стада через повышение урожайности потомства, полностью его осваивать. Кроме того, расхождение мест нагула у рыб разного возраста способствует повышению обеспеченности пищей популяции в целом.

В районах к югу от 62° с.ш. биология скумбрии изучена специалистами ИКЕС достаточно полно и по этой проблематике существует обширная литература. Что же касается такого важного для изучения экологии и организации промысла этапа жизненного цикла скумбрии, как сезонные миграции, в том числе и нагульные, то их схема в районе Норвежского моря до настоящего времени не была детализирована.

Современные представления о миграциях скумбрии пополняются в основном за счет промысловым данным и, в меньшей степени, за счет мечения. Для восполнения пробелов в общей картине сезонных миграций, особенно к северу от 64° с.ш. был проведен ряд исследований.

Проанализированы ежедневные данные от 40–60 судов на промысле скумбрии в Норвежском море за 24-летний период (позиция, в том числе, по спутниковому контролю, вылов за сутки, количество тралений, производительность, процент содержания скумбрии в уловах, судо-сутки промысла). Кроме указанных промысловых данных в анализ были включены сведения о биологических характеристиках скумбрии по уловам поиско-

вых и научно-исследовательских судов, а также результаты авиасъемок, выполненных «Севербпроморазведкой» и ПИНРО в 1980–2004 гг.

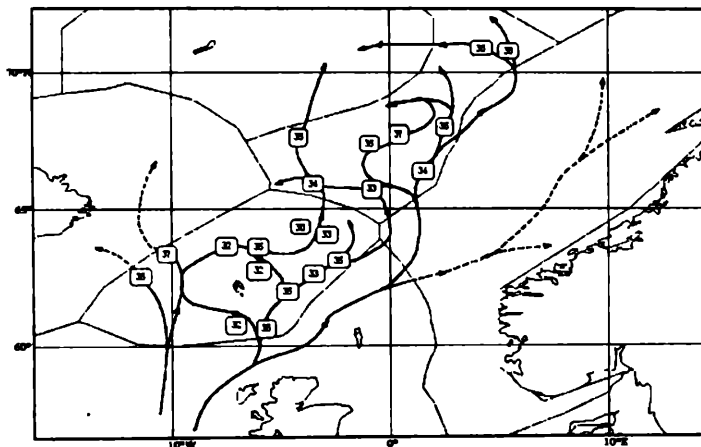


Рис. 1. Основные направления нагульных миграций и модальные размеры скумбрии (см) на этих направлениях за 1980–2004 гг. Пунктирные линии – предполагаемые направления миграций.

Основные результаты исследований представлены на рисунке 1. Анализ материалов по биологии, распределению скоплений и уловам скумбрии в летний период 1980–2004 гг. позволил уточнить и детализировать общую схему ее нагульных миграций в Норвежском море. Как видно из общей картины миграций, северная граница нагульного ареала проходит по 72° с.ш., а отдельные уловы получены вплоть до 74°30' с.ш. (август 1990 г.). Пунктирной линией показаны предполагаемые направления перемещения скоплений, это экономические зоны Исландии и Норвегии, где отечественный флот промысел не ведет. Из полученных данных можно сделать также два очень важных вывода: первый – более 15% отечественного вылова скумбрии приходится на рыбу, мигрирующую на нагул в Норвежское море через пролив между Исландией и Фарерскими островами; второй – подтвердить, что более 60% вылова Россия на протяжении 24 лет получает в открытой части Норвежского моря, а это прямое подтверждение значительности биомассы скумбрии, регулярно распределяющейся в этой зоне свободного рыболовства. Эти же данные, в свою очередь, хорошо иллюстрирует направление основного миграционного

потока (через вероятность образования промысловых скоплений), который проходит между 60–67° с.ш. в генеральном северо-восточном направлении. Это согласуется со схемой основных течений Норвежского моря. Рисунок 1 характеризует распределение модальных размеров скумбрии по основным направлениям миграции. Более крупные особи облавливались на северной границе нагульного ареала, на смежном участке между зонами Фарер и Исландии, а также к западу от Фарерских островов («океаническая» популяция). В целом, в период нагула модальные размеры скумбрии изменялись от 32 до 38 см. Наши данные подтверждают, что в этот сезон в Норвежском море распределяются преимущественно крупные половозрелые особи старших возрастных групп.

Точно установить в ходе исследований восточную и западную границы нагульного ареала, по объективным причинам (недоступность экономических зон Норвегии и Исландии для этого вида промысла), не представилось возможным, однако реальная дислокация флота по спутниковым данным убедительно показывает большую вероятность распределения скумбрии, помимо зоны Фарер, в зонах Исландии, Норвегии, Великобритании и острова Ян-Майен.

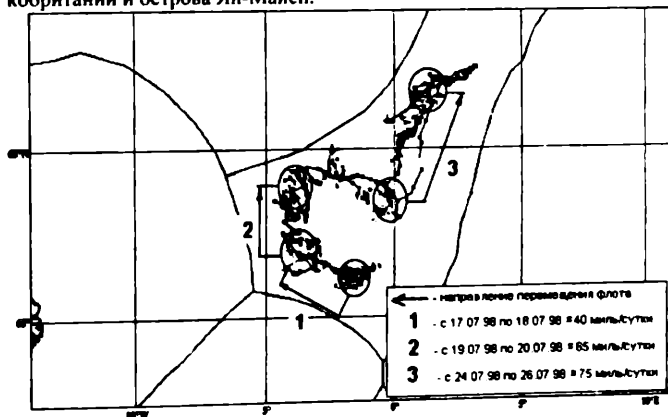


Рис. 2. Пример скорости перемещения флота на промысле скумбрии в период с 01.06.1998 г. по 06.09.1998 г. по данным спутникового позиционирования

Количественные оценки возможной скорости перемещения скоплений в период миграций в литературе по атлантической скумбрии полностью

отсутствуют. Результаты наших исследований с использованием данных спутникового позиционирования показывают, что скорость перемещения промысловых скоплений скумбрии в период нагула может варьировать в широких пределах и достигать порядка 75 миль в сутки (рис. 2). Столь быстрое смещение, помимо указанных абиотических факторов, может объясняться отсутствием на пути мигрирующей рыбы главного аккумуляющего фактора – скоплений кормового зоопланктона.

Итоги исследований миграций атлантической скумбрии в Норвежском море были использованы в совершенствовании методов краткосрочного и долгосрочного рыболовства прогнозировании и создании на Северном промысловом бассейне системы комплексного информационного мониторинга районов Северо-Восточной Атлантики, что повысило эффективность сырьевых научных исследований и увеличило производительность отечественных крупнотоннажных траулеров в 1.3–1.5 раза.

УДК 597.554.3

## ПОРОГИ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ КОЖНЫХ ХЕМОРЕЦЕПТОРОВ КАРПА

Л.С. Червова

Московский государственный университет, Россия,  
lily\_chervova@mail.ru

В природных условиях животное ориентируется и совершает адекватные поведенческие акты, например, поиск пищи, опираясь на комплексную информацию, поступающую от многих сенсорных систем (Павлов, Касумян, 1990). Формирование поведенческих реакций у рыб в ответ на химические вещества происходит, вероятно, при участии всех хеморецепторных образований – обоняния, вкусовых наружных почек, одиночных хемосенсорных клеток (ОХК) и свободных нервных окончаний. Их плотность существенно различается на кожной поверхности рыб (Whitear, 1971 a, b; Gomahr et al., 1992; Kotschal, 1992), поэтому представляет интерес разработка системы картирования поверхности тела рыбы по критерию интегральной чувствительности к различным типам веществ.

**Материал и методика.** Электрофизиологические опыты проводили на 2-летних карпах *Cyprinus carpio*, длиной 14–17 см. Рыбу фиксировали в станке с проточной водой. Регистрировали медленные электрические потенциалы с поверхности кожи в передней части головы в ответ на локальное предъявление раствора стимулирующего вещества. Миорелаксанты и анестетики не применяли.

Участок кожи вокруг регистрирующего электрода орошали отстойной водой, вытекающей из капилляра (25 мл/мин). Стимулирующий раствор (2 мл) вводили в этот проток шприцом в течение 2 с. Для демпфирования скачка давления при впрыскивании стимул-раствора в систему протока была включена емкость, заполненная воздухом.

В качестве тестовых стимулов использовали растворы  $10^{-8}$ – $10^{-3}$  М L-аминокислот цистеина, гистидина, фенилаланина и пролина, растворы классических вкусовых веществ хинина-хлорида  $5 \cdot 10^{-6}$ – $5 \cdot 10^{-3}$  М, хлористого натрия, лимонной кислоты  $10^{-5}$ – $5 \cdot 10^{-3}$  М и сахарозы  $5 \cdot 10^{-3}$ – $5 \cdot 10^{-1}$  М, приготовленных на отстойной водопроводной воде, эту же воду предъявляли в качестве контроля.

В качестве регистрирующего электрода была использована серебряная хлорированная проволока (Ag-AgCl) диаметром 0.3 мм, установленная внутри стеклянного капилляра с внутренним диаметром 1 мм. Просвет между проволочным электродом и стеклом заполнялся пресной водой.

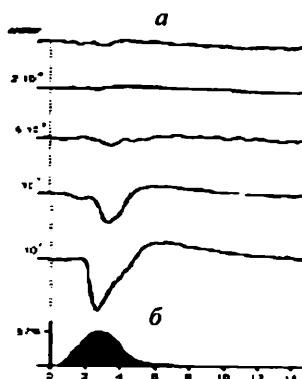
Нижний конец капилляра с оплавленным кольцевым краем прижимали к тестируемому участку кожи. Регистрацию начинали через 60 мин после установки электрода. Электрический сигнал с электрода после усиления и низкочастотной фильтрации (постоянная времени фильтра 0.2 с) поступал на вход АЦП и далее, уже в цифровой форме, через параллельный порт ввода-вывода – в память компьютера. Период квантования входного сигнала АЦП составлял 10 мс. Балансировка усилителя (установка нуля на выходе) производилась автоматически под управлением авторской программы. Изменения электрического потенциала отражали суммарные ответы кожных хеморецепторов.

Пороговой считали такую концентрацию стимулирующего раствора, при которой электрический ответ по амплитуде превышал в два раза возможные отклонения потенциала на фоне предъявлений контрольного стимула – чистой воды. Вывод о достоверности различий потенциалов в ответ на стимуляцию и до нее проверяли по парному критерию Уилкоксона при уровне значимости  $p < 0.05$ .

Последующая обработка данных включала вычисление среднего от логарифмов значений пороговых концентраций (измеренных при действии одного типа вещества на разных особей,  $n = 6$ ), которые затем переводили в десятично-степенную форму представления концентрации растворов.

**Результаты и обсуждение.** Регистрируемые электрофизиологические ответы на воду (см. рисунок) были близки к уровню фоновой активности. Введение в проток растворов стимулирующих веществ вызывало концентрационно-зависимые изменения потенциала с временем нарастания активности 1–2 с и последующим спадом до исходного уровня. Длительность ответов составляла 3–5 с, а их амплитуда в зависимости от типа вещества и его концентрации – 0.2–1.5 мВ. При увеличении концентрации наблюдался сдвиг кривой влево.

В различных зонах головы карпа пороги чувствительности к веществам различались в 2–3 раза. Максимальная чувствительность к химическим стимулам зарегистрирована у основания большого усика и в центре верхней губы (см. таблицу). Цистеин был наиболее эффективным стимулом во всех точках отведения. В соответствии с пороговой чувствительностью к цистеину, исследованные зоны располагаются в следующей последовательности: основание большого усика > гулярная область > середина верхней губы > подглазничная область > межглазничное пространство. Сахароза обладала наименьшей эффективностью.



Реакции кожных хеморецепторов гулярной области карпа (а) на растворы цистеина (М) и изменение концентрации тестируемого вещества в потоке в процессе стимуляции (б). За 100%-ную концентрацию принята концентрация исходного раствора.

Средние значения пороговых концентраций (М) химических стимулов для пяти зон поверхности головы карпа

Химические стимулы	Гулярная область	Основание большого максиллярного усика	Центр верхней губы	Подглазничное пространство	Межглазничное пространство
Цистеин	$3.7 \cdot 10^{-5}$	$6.5 \cdot 10^{-6}$	$5.0 \cdot 10^{-5}$	$8.0 \cdot 10^{-4}$	$3.0 \cdot 10^{-3}$
Фенилаланин	$5.9 \cdot 10^{-5}$	$1.1 \cdot 10^{-5}$	$2.0 \cdot 10^{-5}$	$3.2 \cdot 10^{-3}$	$5.0 \cdot 10^{-3}$
Гистидин	$3.2 \cdot 10^{-4}$	$2.0 \cdot 10^{-5}$	$3.2 \cdot 10^{-5}$	$5.0 \cdot 10^{-4}$	$5.0 \cdot 10^{-3}$
Пролин	$10^{-4}$	$4.0 \cdot 10^{-5}$	$5.0 \cdot 10^{-5}$	$1.6 \cdot 10^{-2}$	$3.2 \cdot 10^{-2}$
Хинин-хлорид	$10^{-4}$	$8.5 \cdot 10^{-5}$	$5.0 \cdot 10^{-5}$	$5.0 \cdot 10^{-4}$	$10^{-3}$
Лимонная кислота	$2.0 \cdot 10^{-4}$	$2.0 \cdot 10^{-4}$	$2.0 \cdot 10^{-4}$	$5.0 \cdot 10^{-4}$	$5.0 \cdot 10^{-4}$
Хлористый натрий	$7.9 \cdot 10^{-4}$	$10^{-3}$	$5.0 \cdot 10^{-4}$	$10^{-3}$	$6.3 \cdot 10^{-4}$
Сахароза	$3.3 \cdot 10^{-2}$	$1.6 \cdot 10^{-2}$	$10^{-2}$	$10^{-1}$	$10^{-1}$

Хемочувствительность различных участков кожи заметно различалась. Самые низкие пороги зарегистрированы у основания большого верхнечелюстного усика, наиболее высокие – в меж- и подглазничном пространстве. Это коррелирует с данными о высокой концентрации вкусовых почек у карпа на верхней губе и усиках (Bardach, Atema, 1971), что,

в свою очередь, согласуется с морфологическими сведениями об иннервации передней части головы карпа ветвями VII и V нервов, проводящими информацию о химических и тактильных стимулах (Червова, Девицина, 1981; Девицина, Червова, 1983).

Полученные нами пороги для классических вкусовых веществ сравнимы с порогами, рассчитанными для этих веществ при регистрации активности от лицевого нерва карпа (Funakoshi et al., 1981). Низкая чувствительность наружных хеморецепторов к сахарозе ( $10^{-2}$ – $10^{-1}$  М) согласуется с данными, полученными при исследовании вкусовой системы карпа (Bardach, Case, 1965; Funakoshi et al., 1981; Касумян, Морси 1996). Это указывает на то, что регистрируемые нами ответы были также опосредованы наружной вкусовой рецепцией.

По-видимому, в формировании регистрируемых электрических ответов, участвуют все поверхностные кожные хемосенсорные структуры (вкусовые почки, ОХК и свободные нервные окончания). Однако основная компонента ответа обеспечивается, по-видимому, вкусовой наружной рецепцией.

У карпа наибольшая электрическая активность наружных хеморецепторов зарегистрирована вокруг большого максиллярного усика, на верхней губе и в гулярной области, что позволяет предполагать об относительно большой плотности хеморецепторов в этих зонах, принадлежащих, прежде всего, наружной вкусовой системе.

Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований № 03-04-49230, грантом Ведущие научные школы НШ-1334.2003.4 и Программой «Университеты России».

### Список литературы

- Девицина Г.В., Червова Л.С. Структурные особенности тройничного ганглия трески *Gadus morhua* // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1983. Т. 19. № 3. С. 293–298.
- Касумян А.О., Морси А.М.Х. Вкусовая чувствительность карпа к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. № 3. С. 386–399.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиол. 1990. Т. 30. Вып. 5. С. 720–732.
- Червова Л.С., Девицина Г.В. Использование аксонного транспорта ионов кобальта для изучения структуры тройничного ганглия у рыб // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1981. Т. 17. № 3. С. 316–318.



- Bardach J.E., Atema J.** The sense of taste in fishes // Chemical senses. Handbook of sensory physiology. V. 4. Pt. 2. Berlin-Heidelberg- NY: Springer, 1971. P. 292–336.
- Bardach J.E., Case J.** Sensory capabilities of the modified fins of squirrel hake (*Urophycis chuss*) and searobins (*Prionotus carolinus* and *P. evolans*). Copeia. 1965. P. 194–206.
- Funakoshi M., Kawakita K., Marui T.** Taste responses in the facial nerve of the carp, *Cyprinus carpio* L. // Japan. J. Physiol. 1981. V. 31. P. 381–390.
- Gomahr A., Palzenberger M., Kotrschal K.** Density and distribution of external taste buds in Cyprinids // Environ. Biol. Fish. 1992. V. 33. P. 125–134.
- Kotrschal K.** Quantitative scanning electron microscopy of solitary chemosensory cells in cyprinids and other teleosts // Environ. Biol. Fish. 1992. V. 35. P. 273–282.
- Whitear M.** The free nerve endings in fish epidermis // J. Zool. 1971 a. V. 163. P. 231–236.
- Whitear M.** Cell specialisation and sensory function in fish epidermis // J. Zool. 1971 b. V. 163. P. 237–264.

УДК 597-153

## **РЕЦЕПЦИЯ БОЛЕВЫХ СТИМУЛОВ И ПОВЕДЕНИЕ РЫБ**

**Л.С. Червова**

*Московский государственный университет, Россия,  
lily\_chervova@mail.ru*

Активизация деятельности обществ по защите прав животных заставляет исследователей, проводящих биомедицинские исследования, обращаться к модельным тестам с использованием рыб и других низших позвоночных. Следствием этого является усиление интереса к облегчению вреда, наносимого операционными процедурами подопытным животным, о чувстве боли которых ранее мало что было известно. В последние годы возросло число работ, направленных на изучение физиологии боли ее рецепторов у рыб. Одной из причин малого числа исследований, посвященных болевым ощущениям у рыб, было отсутствие адекватных методических приемов, позволяющих количественно измерять величину ноцицептивного (болевого) стимула и ответной реакции рыбы на него. Нами была разработана компьютеризированная оптико-механическая система, позволяющая регистрировать поведенческую (двигательную) реакцию рыбы в ответ на болевой стимул, определять величину порогового стимула, а также изменения величины этого порога под действием анальгетиков различной природы.

**Материал и методика.** Опыты проводили на карпе *Cyprinus carpio* массой 50–100 г (всего 43 особи), в камере с проточной водой, постоянно орошающей рот и жабры (150 мл/мин). Рыбу в станке фиксировали так, что все ее тело каудальнее грудных плавников оставалось свободным. Стимулирующие электроды вводили в лопасть хвостового плавника, чтобы исключить прямое раздражение мышечных волокон. Ноцицептивными стимулами служили серии коротких 0.5 мс импульсов электрического тока, амплитудой 0.5–2.0 мА, с частотой повторения 300/с, общей длительностью импульсации 0.7 с (рис. 1). Нанесение стимула и регистрация локомоторных ответов контролировались компьютером (оригинальной программой). Измерения порогов проводили каждые 5 мин в течение 1 ч до (фон) и 1–2 ч после введения анальгетического раствора. В качестве анальгетиков использовали агонисты, мю-, дельта- и каппа-опиоидных рецепторов – трамадол (10–100 нмоль/г), DADLE (10–50 нмоль/г) и U-50488 (30–80 нмоль/г), соответственно. Растворителем и контролем служил 0.9% раствор NaCl. В отдельной серии опытов за 1 ч до эксперимента вводили раствор 100 нмоль/г универсального антагониста опиоид-

ных рецепторов – налоксона. Все растворы вводили в/м в объеме 1 мл/г веса тела. Величину анальгезии (А) рассчитывали как логарифм отношения порогов после введения анальгетика к средней величине порога до его введения  $A = \lg(T_1/T_0)$ . Данные статистически обрабатывали по критериям Манна-Вилкоксона-Уитни.

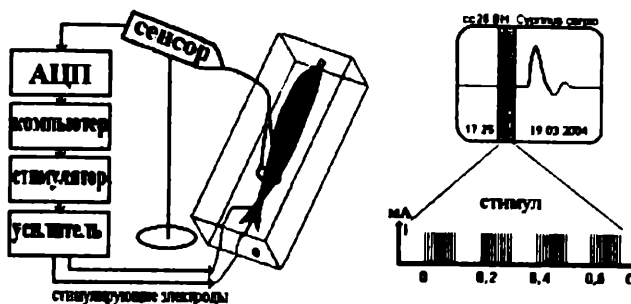


Рис. 1. Схема установки для регистрации порогов двигательных реакций рыб в ответ на болевой электрический стимул

**Результаты и обсуждение.** Результаты исследований показали, что ноцицептивные пороги у рыб в случае применения электрического стимула, соответствовали таковым у человека. В норме ноцицептивные пороги у рыб оставались стабильными в течение 1–2 и более часов, колебания не превышали 10%. Через 5–15 мин после введения растворов опиоидных агонистов пороги чувствительности к болевому раздражителю повышались. Анальгетический эффект зависел от концентрации вводимого вещества. При увеличении концентрации скорость наступления анальгезии возрастала (рис. 2, 3). Отдельные наблюдения показали, что общее время анальгетического действия трамадола (наиболее эффективного из применяемых анальгетиков) могло составлять более 4-х часов. На фоне предварительно введенного антагониста опиоидных рецепторов налоксона анальгетический эффект опиоидов не проявлялся. Инъекции контрольного раствора не изменяли пороги реакций и характер ответов. Отсутствие двигательных реакций на возрастающий болевой стимул после введения анальгетика не было следствием обезвреживания (как можно было бы предположить), так как подопытные рыбы, отпущенные в аквариум, демонстрировали нормальное плавание и обычное поведение.

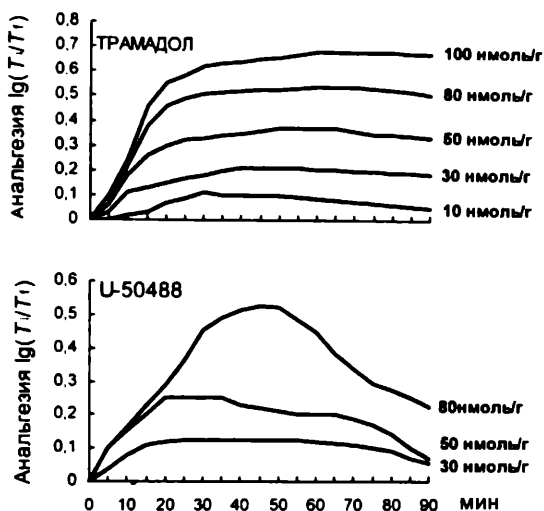


Рис. 2. Изменение порогов болевой чувствительности карпа после введения агонистов мю- и kappa-опионных рецепторов

Болевые ощущения позволяют животному идентифицировать раздражители, которые ведут к повреждению или разрушению тканей организма, и формировать адекватные поведенческие реакции. Поведенческие ответы, которые у млекопитающих рассматриваются в качестве маркеров болевой чувствительности, – это первичные локомоторные стартовые реакции, простое неспецифическое избегание, отдергивание конечности, нападение на источник раздражения, и др. У рыб это попытка уплыть, стартовым моментом которой является движение хвостового стебля. Так, у малоподвижных рыб («засадчиков»), черноротого бычка *Neogobius melanostomus* и губана *Symphodus roissali* ответом на электрический стимул было вздрагивание, короткий бросок в сторону и замирание; на последующие болевые стимулы – только учащение дыхания.

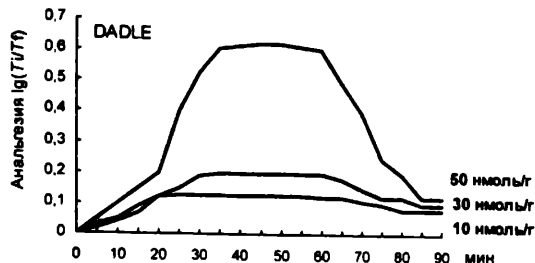


Рис. 3. Изменение порогов болевой чувствительности карпа после введения агониста дельта-опиоидных рецепторов

Однако у рыб, которым в природе свойственно быстрое стремительное плавание, легко вырабатывалось условнорефлекторное избегание авersiveного стимула. Так, черноморская ставрида *Trachurus mediterraneus ponticus* обучалась избегать световой сигнал, за которым следовал болевой электрический стимул, через 12–13 сочетаний (Рекубратский, 1967). У млекопитающих ответ на болевой стимул часто сопровождается аффективным компонентом – вокализацией. У рыб также были зафиксированы специфические звуки, издаваемые при ранении. У вьюна *Misgurnus fossilis* эти звуки генерировались плавательным пузырем, характеризовались спектром частот 0–4000 Гц с максимумами 500, 1500 и 3000 Гц, продолжаясь в среднем 490 мс. По этим параметрам «крик» боли вьюна отличался от звуков, сопровождающих захват пищи, питание или нерестовое поведение (Никольский и др., 1968). У радужной форели *Oncorhynchus mykiss* инъекции уксусной кислоты в губы вызвали аномальное поведение – раскачивание из стороны в сторону и потирание губ о гравий и стенки аквариума. Частота этих реакций снижалась у рыб, которым одновременно вводили агонист опиоидных рецепторов – морфин (Sneddon, 2003). В наших опытах агонисты опиоидных рецепторов вызвали значительное и длительное повышение ноцицептивных порогов у карпа, что подтверждает существование у рыб антиноцицептивной системы, представленной, как и у наземных позвоночных, опиоидными рецепторами, опосредующими эффекты морфина и его производных (анальгезию, привыкание и др.), а также являющихся мишенями для эндогенных опиоидных пептидов – энкефалинов и эндорфинов.

Таким образом, можно констатировать, что у костистых рыб имеется система болевой чувствительности, а болевые пороги модулируются агонистами опиоидных рецепторов. По-видимому, эти факторы способствуют формированию оборонительного поведения и лучшей адаптации рыб к окружающей среде. Кроме того, полученные данные следует учитывать при проведении хирургических операций, а также других болезненных манипуляций, совершаемых с рыбами

Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований № 03-04-49230, грантом Ведущие научные школы НШ-1334.2003.4 и Программой «Университеты России».

#### Список литературы

- Никольский И.Д., Протасов В.Р., Романенко Е.В., Шишкова Е.В. Звуки рыб. Атлас. М.: Наука, 1968. 95 с.
- Рекубратский В.А. Экологические стереотипы пищедобывательного и защитного поведения рыб // Поведение и рецепции рыб. М.: Наука, 1967. С. 121–125.
- Червова Л.С. Поведенческие реакции рыб на болевые стимулы // Научная сеть. 15.11.2002. <http://www.nature.ru/db/msg.html?mid=1190920>.
- Червова Л.С. Болевая чувствительность и поведение рыб // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 1. С. 106–111.
- Червова Л.С., Лапшин Д.Н. Опиоидная модуляция болевых порогов у рыб // Докл. РАН. 2000. Т. 375. № 5. 703–704.
- Червова Л.С., Каменский А.А., Малюкина Г.А. и др. Исследование механизма интраназального действия дерморфина у представителей двух классов позвоночных // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1992. Т. 28. № 1. С. 45–48.
- Червова Л.С., Лапшин Д.Н., Каменский А.А. Болевая чувствительность форели и анальгезия, вызываемая интраназально вводимым дерморфином // Докл. РАН. 1994. Т. 338. № 6. С. 836–837.
- Sneddon L.U. The evidence for pain in fish: the use of morphine as an analgesic // Appl. Anim. Behav. Sci. 2003. V. 83(2). P. 153–162.
- Sneddon L.U., Braithwaite V.A., Gentle M.J. Do fishes have nociceptors? Evidence for the evolution of a vertebrate sensory system // Proc. Royal Soc. (London) B. 2003. V. 270. № 1520. P. 1115–1121.

УДК 639.371.1

## **К ВОПРОСУ О РАСПРЕДЕЛЕНИИ МОЛОДИ СИГОВЫХ РЫБ В БАСЕЙНЕ р. ТАЗ**

**П.И. Чертыковцев**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург,  
Россия, pavel.ch@ipae.uran.ru*

Таз – одна из крупных рек Западной Сибири. Видное место в ихтиофауне Тазовского бассейна занимают сиговые рыбы: чир, пелядь, муксун, сиг-пыжьян, тугун. Несмотря на то, что эти виды активно используются промыслом в бассейне р. Таз, они изучены недостаточно. В литературных источниках приводятся лишь сведения по нагулу и зимовке в Тазовской губе и в нижнем течении р. Таз, отдельных вопросов биологии видов (Москаленко, 1958; 1971; Амтиславский, 1976; Яковлева, 1978; Никонов, 1977), тогда как проблеме воспроизводства и распределения молоди в бассейне должного внимания не уделялось. Исследования миграций, распределения рыб в разные периоды жизненного цикла дают возможность выявить особенности экологии сиговых рыб в бассейне р. Таз и разработать принципы охраны и рационального использования запасов ценных промысловых видов.

Условия воспроизводства и выживания молоди во многом определяют численность популяций рыб (Никольский, 1974). Целью наших исследований было изучение особенностей пространственного распределения личинок в процессе покатной миграции с нерестилищ и нагульной миграции молоди сиговых рыб в бассейне р. Таз.

Исследования проводились в 2002–2004 гг. в период с июня по август. Молодь отлавливали на разнотипных участках русла, в заливах, протоках, курьях. Для отлова личинок использовали изготовленную из мелничного газа № 20 конусную ловушку с площадью входного отверстия 0,25 м<sup>2</sup>. Мальков отлавливали 12-метровым бреднем с размером ячеи в мотне 4 мм. Отловленную молодь фиксировали в 4%-ном растворе формалина. Измерения проводились в лабораторных условиях. Видовую принадлежность определяли по описаниям В.Д. Богданова (1998).

Распределение личинок сиговых рыб в пойме р. Таз протекает в процессе покатной миграции. Уже на этой стадии развития поведение личинок в потоке видоспецифично. Так, у личинок тугуна и сига-пыжьяна сильнее выражено стремление выйти из потока в прибрежные мелководья, а личинки чира и пеляди дольше остаются в потоке и могут сносить-

ся на значительные расстояния (Богданов, 1992). В дальнейшем, это явление отражается на распределении молоди по районам нагула.

Известно, что большинство нерестовых притоков (реки Ратта, Покалька, Каралька, Печалька, Толька) расположено в верхнем течении р. Таз и один крупный нерестовый приток (р. Худосей) – в среднем течении (Амстиславский, 1976). Молодь сигов, размножающихся в притоках верхнего течения, скатываясь, распределяется в пойме р. Таз на участке сразу ниже впадения нерестовых рек. Молодь сигов, нерестившихся в р. Худосей, скатывается в район нижнего течения р. Таз, где находит необходимые условия для нагула.

В результате проведенных исследований нами для бассейна р. Таз выявлено три района нагула молоди сиговых рыб:

- 1) участок верхнего течения р. Таз включает русло реки и от устья р. Печалька вверх по течению выше района п. Толька;
- 2) участок нижнего течения р. Таз включает русло реки и от района о. Мунгуй вниз по течению до Тазовской губы;
- 3) южная часть Тазовской губы.

Участок верхнего течения характеризуется ранним появлением обширных песчаных мелководий, образующихся как в русле р. Таз, так и в впадающих в него притоках. Молодь различных видов рыб, в том числе и сиговых, нагуливается преимущественно на прибрежных песчаных мелководьях. Плотность сеголетков сигов в среднем составляет 17 экз./100 м<sup>2</sup>.

Видовой состав нагульной молоди сигов в верхнем течении р. Таз представлен сигом-пыжьяном, пелядью, чиром, тугуном. Среди них преобладают сиг-пыжьян и чир: соответственно 58% и 24%. Плотность нагульных скоплений сеголетков сиговых рыб колеблется от 2 до 26 экз./100 м<sup>2</sup>. Молодь сиговых всегда нагуливается вместе с молодью карповых и окуневых рыб, относительная численность которых всегда выше в бассейне р. Таз и достигает 50 экз./100 м<sup>2</sup>.

Участок нижнего течения характеризуется наличием густой системы проток и сравнительно большим количеством заливов. Площадь мелководий на таких участках незначительна и молодь сигов сосредотачивается в прибрежной зоне проток, у затопленных паводковыми водами кустов.

Молодь сиговых представлена пелядью, чиром и сигом-пыжьяном. Среди них заметно преобладает молодь пеляди (87%). Плотность личинок в нижнем течении была заметно меньше, чем в верховьях р. Таз и в среднем составила 2,3 экз./100 м<sup>2</sup>. Наибольшая плотность молоди, 8 экз./100 м<sup>2</sup>, отмечена в прибрежной зоне, где течение отсутствует.

Тазовская губа вместе с устьями рек Таз и Пур имеет огромное значение для нагула сиговых рыб. В северной части губы проходит зимовка



неполовозрелых и отнерестившихся сегов (Головков, 1948; Москаленко, 1971). В центральном участке Тазовской губы нами отмечена молодь 10 видов рыб (ряпушка, пелядь, чир, сиг-пыжьян, елец, плотва, язь, окунь, ерш, щука). В процентном соотношении заметно преобладают сеголетки ряпушки (более 60%). Это связано с относительно высокой численностью этого вида и близостью нерестилищ в бассейне р. Таз (Андрienко, 1990). Для нагула сеголетки сегов используют обширные прибрежные мелководья с песчаным дном и глубиной 0,4–0,6 м. Плотность сеголеток на мелководьях Тазовской губы в среднем составила 12 экз./100 м<sup>2</sup>, и была, следовательно, в несколько раз выше, чем в нижнем течении р. Таз.

В результате изучения пространственного распределения молоди сеговых в Тазовском бассейне выявлена важная роль участка верхнего течения р. Таз в формировании пополнения сига-пыжьяна и тугуна и акватории Тазовской губы – для чира, пеляди и ряпушки.

Кроме того, определены основные места нагула и выявлено различие в биотопической приуроченности молоди сегов по районам. Расширяя нагульный ареал, сеголетки сегов полнее используют пищевые ресурсы для своего роста и поддержания численности популяции.

Изучение динамики количественных характеристик распределения молоди сегов в Тазовском бассейне на протяжении ряда лет позволит выявить влияние экологических условий (гидрологический режим) на нагул.

Выявление на основе полученных данных по относительной численности особо важных мест нагула молоди сегов и разработка режима их охраны будет способствовать сохранению запасов сеговых рыб и их рациональному использованию в бассейне р. Таз.

#### **Список литературы**

- Амстиславский А.З.* Морфология и экология чира рек Таз и Пур // Тр. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. 1976. Вып. 99. С. 61–72.
- Андрienко Е.К.* Современное состояние запасов и промысла ряпушки в бассейне Обской и Тазовской губ // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск: Наука, 1990. С. 39–41.
- Богданов В.Д.* Изучение динамики численности и распределения личинок сеговых рыб реки Северной Сосьвы. Свердловск, 1987. 60 с.
- Богданов В.Д.* Морфологические особенности развития и определитель личинок сеговых рыб р. Оби. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1998.
- Богданов В.Д.* Пространственная структура и выживаемость личинок сеговых рыб в пойменном водоеме // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1992. С. 27–46.

- Головкин Г.А.* Заморные явления в Тазовском бассейне и влияние их на рыб и промысел // Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 25. Вып. 2.
- Москаленко Б.К.* Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюменское книжное изд-во, 1958.
- Москаленко Б.К.* Сиговые рыбы Сибири (Биологические основы промышленной эксплуатации и воспроизводства сырьевых запасов). М.: Пищ. пром-сть, 1971.
- Никольский Г.В.* Экология рыб. М.: Высш. школа, 1974. 367 с.
- Никонов Г.И.* Биология муксуна бассейна Тазовской губы // Тр. Обь-Тазовского отд. Сиб. н.-и. и проектно-констр. ин-та рыб. хоз-ва. 1977. Т. 4. С. 9–18.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др.* Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
- Яковлева А.С.* Сравнительный анализ роста чира из водоемов Обского бассейна // Материалы по фауне Субарктики Западной Сибири. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. С. 33–51.

УДК 639.371.2

## **ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОСЕТРОВЫХ РЫБ ЕСТЕСТВЕННОЙ ГЕНЕРАЦИИ ДЛЯ ФОРМИРОВАНИЯ МАТОЧНЫХ СТАД НА РЫБОВОДНЫХ ЗАВОДАХ**

**В.Г. Чипинов<sup>1</sup>, С.В. Пономарев<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Южный научный центр РАН, Астрахань, Россия, [kafavb@astu.org](mailto:kafavb@astu.org)

<sup>2</sup> Астраханский государственный технический университет,  
Россия, [kafavb@astu.org](mailto:kafavb@astu.org)

Одомашнивание различных видов рыб представляет большой научный и практический интерес. Изучение поведения разновозрастных диких рыб попавших в искусственные условия, в том числе их пищевых реакций на различные корма, время адаптации к изменившейся среде обитания, позволяет дополнить имеющиеся сведения о виде. Исследования вопросов приучения изъятых из водоема рыбы к условиям аквакультуры, в том числе индустриальной, основанной на интенсивных методах выращивания с использованием полнорационных кормов, способствуют определению перспективы использования различных объектов для целей рыбоводства. Выбор объектов для проведения подобных работ должен быть обоснован, в том числе особенностями биологии вида, целесообразностью его использования в аквакультуре.

Осетровые рыбы являются полициклическими долгоживущими рыбами. Продукция из осетровых рыб, является весьма востребованной на отечественном и мировом рынке. Искусственное воспроизводство, на сегодняшний день, является основным источником пополнения популяций различных видов осетровых в естественных водоемах (Бараникова и др., 2000; Белоусов и др., 2000). Основной проблемой в работе предприятий по воспроизводству остается нехватка зрелых производителей (Полушка, 1997; Шевченко и др., 2002).

При применении традиционной технологии воспроизводства осетровых практикуется использование производителей, отловленных в естественных водоемах (Кожин и др., 1963; Мильштейн, 1982). Зрелые самки и самцы заготавливались на тоневых участках в весеннее время, направлялись на рыболовные заводы, где либо выдерживались до наступления в водоноточнике нерестовых температур, либо инъецировались буквально по прибытию на завод. Взятие икры осуществлялось методом вскрытия с забросом всех использованных производителей.

До определенного времени не существовало недостатка в качественных производителях и применение этой технологии вполне себя оправ-

дывало. Однако в начале 90-х годов начала ощущаться реальная нехватка зрелых самок. С этого времени начали промышленно использовать самок, заготовленных осенью (Попова и др., 2000). Рыба передерживалась в земляных зимовальных прудах, при наступлении нерестовых температур инъецировалась и, по-прежнему забивалась. На протяжении всего периода выдерживания, который продолжался до полугода, рыбу не кормили.

Наконец, и такой способ заготовки перестал удовлетворять потребности рыбоводных заводов. Были начаты работы по заготовке осетра летнего хода, т.н. «жирового» (Тяпугин, 2004). Эта достаточно многочисленная группа озимого осетра, заходящего в реку в летние месяцы с не зрелыми половыми продуктами, дозревающего непосредственно во время нерестовой миграции по реке. Таким образом, производители резервировались в условиях завода уже около года. В настоящее время указанный способ заготовки осетра является наиболее применимым в практике искусственного воспроизводства на Волге. Тем не менее, при несомненных достоинствах метода, очевидна его зависимость от наличия производителей в реке и технической возможности их заготовки.

Таким образом, возлагать надежды на заготовку достаточного количества производителей из естественных водоемов не вполне обоснованно, даже если вести их вылов в течение всего года.

Альтернативный метод получения посадочного материала – формирование ремонтно-маточных стад (Виноградов, 2001). Имеется положительный опыт формирования маточных стад различных видов осетровых на предприятиях по товарному осетроводству (Устинов, 2000; Багров, Виноградов, 2001). Однако, если на товарных хозяйствах уделялось достаточно внимание к формированию маточных стад, закладка ремонтных групп проводилась планомерно в течение многих лет, то на многих осетровых рыбоводных заводах, в частности в дельте Волги, такие работы только в стадии становления. Очевидно, что практический результат, в виде полученного посадочного материала, будет получен через достаточно продолжительное время.

В существующей ситуации сохранение жизни заготовленным производителям становится первоочередной задачей. Тем более, что практическое выполнение таких работ вполне реально, работы по domestikации проводятся многими исследователями (Попова и др., 2000; Тяпугин, Васильева, 2000; Абросимова, Лобзакова, 2004), методы прижизненного получения отработанный (Бурцев, 1969; Подушка, 1986; Львов, 1992), на заводах имеются площади, пригодные для выращивания маточных стад (Чипинов и др., 2004).

Основной трудностью при domestikации производителей осетровых является сложность адаптации их к искусственным кормам.

Проводимые нами работы по переводу разновозрастных рыб, изъятых из естественной среды обитания, в том числе производителей, позволили определить основные этапы при приучении.

Полученный нами опыт перевода прудовой молоди с естественных кормов на сухие гранулы в бассейнах, показывает, что рыба перед началом питания даже привычной пищей в измененных условиях проходит период адаптации, во время которого не питается. Затем рыба начинает потреблять живой корм, который постепенно замещается искусственным. Проведенные эксперименты по «жесткому» переводу молоди без применения живых кормов, сразу на сухие гранулы или пастообразные корма, показали принципиальную возможность этого метода, однако выживаемость при его применении несколько ниже, чем с постепенным через живые корма.

При переводе прооперированных производителей белуги и русского осетра на Бертюльском осетровом рыбоводном заводе в прудах куринского типа достаточно проблематично было использовать кормовые организмы в живом состоянии. Поэтому адаптацию осуществляли с применением пастообразного корма (сухой гранулированный продукционный осетровый комбикорм, смешанный со свежеприготовленным килечным фаршем), закладывая его на подъемные кормушки. В каждом пруду использовали по три кормушки. После операции прижизненному получению икры самок помещали в пруды и сразу начинали закладывать корм.

Приручаемые рыбы были заготовлены осенью, резервировались в прудах до проведения стимуляции несколько месяцев и, таким образом, прошли начальный период адаптации к искусственным условиям содержания. Однако корм оставался совершенно не тронутым в разных случаях от 15 до 25 дней. Корм ежедневно убирали с кормушек и закладывали свежий. Рыбы начинали питаться постепенно, сначала при подъеме кормушек, обнаруживали выедание небольшой части корма на одной из них, через несколько дней корм выедался полностью уже со всех кормушек.

Успех при приучении производителей, возможно, связан, в том числе, с формой прудов, обеспечивающих достаточный контакт рыбы с кормом. Пруды куринского типа на Бертюльском рыбоводном заводе достаточно узкие, с хорошим водообменом. Рыба, во время выращивания в них активно перемешалась по всей их площади, особенно в самых глубоких местах, возле водосброса, где и были установлены кормушки.

Характерно, что после начала активного питания рыбы съедали всю задаваемую разовую суточную норму сразу после внесения в пруд – за 10–15 мин. Кормление осуществляли в разное время суток, активность питания оставалась постоянной.

Таким образом удалось приучать производителей с выживаемостью и полным переходом на искусственные корма до 100% выращиваемых осетей. С помощью кормления сбалансированными искусственными кормами удалось добиться значительных приростов массы выращиваемых рыб. Доместичированные самки русского осетра, введенные в маточное стадо, начали созревать, и с 2004 г. от них ежегодно получают доброкачественное потомство для выращивания и выпуска в Каспийское море.

### Список литературы

- Абросимова Н.А., Лобзакова Т.В.* Первый опыт доместикации диких осетровых рыб на Донском ОРЗ // Научные подходы к решению проблем производства продуктов питания: Межвузовский сб. науч. трудов. Ростов-на-Дону: РГУ, 2004. С. 107–111.
- Багров А.М., Виноградов В.К.* Сбросные воды энергетических объектов и геотермальные источники как основа реализации новой концепции развития осетрового хозяйства // Проблемы и перспективы развития аквакультуры в России: Материалы докл. науч.-практ. конф. Краснодар, 2001. С. 139–140.
- Баранникова И.А., Никоноров С.И., Белоусов А.Н.* Проблема сохранения осетровых в современный период // Осетровые на рубеже XXI века: Тез. докл. Междунар. конф. Астрахань, 2000. С. 7–9.
- Белоусов А.Н., Строганова Н.З., Острогорская Т.А.* Проблемы искусственного воспроизводства рыбных ресурсов // Воспроизводство рыбных запасов. Сб. материалов совещ. Ростов-на-Дону, 2000. С. 22–28.
- Бурцев И.А.* Получение потомства от межродового гибрида белуги со стерлядью // Генетика, селекция и гибридизация рыб. М.: Наука, 1969. С. 232–242.
- Виноградов В.К.* Новые концептуальные подходы к проблеме развития осетрового хозяйства России // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития: Материалы докл. II Междунар. науч.-практ. конф. Астрахань, 2001. С. 11–16.
- Кожин Н.И., Гербильский Н.Л., Казанский Б.Н.* Биотехника разведения осетровых и принципиальная схема осетрового рыбоводного завода // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М., 1963. С. 29–34.
- Львов Л.Ф., Попова А.А., Чуканов В.А.* О прижизненном получении потомства у русского осетра // Биологические ресурсы Каспийского моря: Тез. докл. I Междунар. конф. Астрахань, 1992. С. 253–256.
- Мильтштейн В.В.* Осетроводство. М.: Пищ. пром-сть, 1982. 150 с.
- Подушка С.Б.* Способ получения икры от самок осетровых рыб. Авт. свид. СССР. 1986. № 1412035.

- Подушка С.Б.* Формирование и эксплуатация маточных стад осетровых рыб с целью получения посадочного материала для выпуска в естественные водоемы // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997. С. 293.
- Попова А.А., Донская П.В., Пискунова Л.В., Шевченко В.Н.* К вопросу формирования маточного стада белуги от производителей естественных популяций на осетровых заводах дельты Волги // Осетровые на рубеже XXI века: Тез. докл. Междунар. конф. Астрахань, 2000. С. 313–314.
- Тяпугин В.В.* Изменение состояния зрелости ооцитов у озимого осетра летнего хода при передерживании его в прудах куринского типа для использования в следующем рыболовном сезоне // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития: Материалы докл. III Междунар. науч.-практ. конф. Астрахань, 2004. С. 71–74.
- Тяпугин В.В., Васильева Л.М.* Результаты работ по формированию ремонтно-маточного стада осетровых на базе ОНПЦ «Биос» // Проблемы современного товарного осетроводства: Сб. докл. I Междунар. науч.-практ. конф. Астрахань, 2000. С. 83–86.
- Устинов А.С.* Опыт производства осетровых и формирования ремонтно-маточных стад в опытно-промышленном рыболовном цехе ОАО «Новолипецкий металлургический комбинат» // Проблемы современного товарного осетроводства: Сб. докл. Астрахань, 2000. С. 86–87.
- Чипинов В.Г., Пономарев С.В., Чипинова Г.М., Пономарева Е.Н.* Руководство по формированию маточного стада осетровых рыб методом доместики. Астрахань, 2004. 24 с.
- Шевченко В.Н., Попова А.А., Пискунова Л.В. и др.* Биологические основы формирования маточного стада осетра и белуги на ОРЗ дельты Волги // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2001 г. Астрахань, 2002. С. 341–349.

УДК 574.52.042

**ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ХОД  
ЗИМОВАЛЬНОЙ МИГРАЦИИ БЕЛОМОРСКОЙ РЕЧНОЙ  
КАМБАЛЫ *PLATICHTHYS FLESUS* В  
р. ОНЕГА в 2002–2004 гг.**

**А.С. Шерстков, А.А. Сковородько**

*Северный филиал Полярного научно-исследовательского института  
морского рыбного хозяйства и океанографии, Архангельск, Россия,  
alex@sevpinro.ru*

Недостаточная изученность вопроса о миграциях речной камбалы Белого моря в полной мере касается и такой стороны данной проблемы, как влияние факторов среды на миграционную активность. Роль изучения этого влияния видится значительной в связи с возможным образованием рыбой в ходе миграции промысловых скоплений.

Для речной камбалы Онежского залива Белого моря, как вида бореального и относительно теплолюбивого, в частности, характерна зимовальная миграция – массовый осенний ход в реки, обусловленный большей температурой воды в пресных водотоках в зимний период по сравнению с температурой морской воды. По сведениям, полученным нами от местного населения, наиболее активный ход наблюдается непосредственно перед ледоставом, когда происходит образование шуги. Отметим, что в указанный период осуществлять лов камбалы не представляется возможным по понятным причинам.

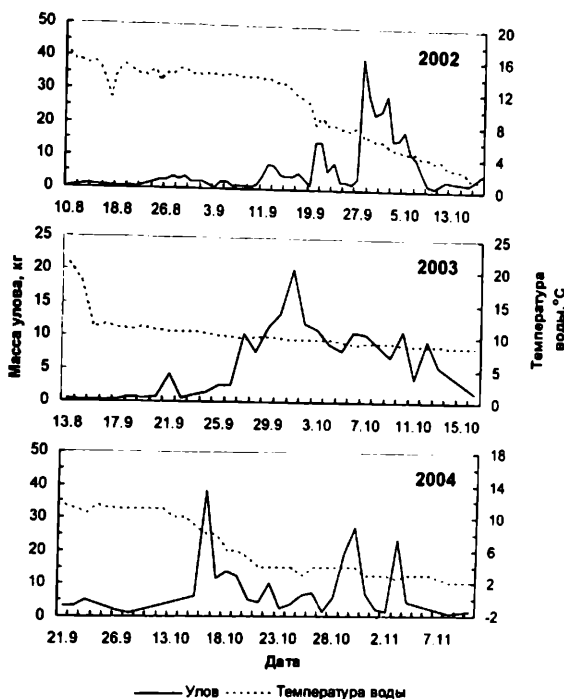
Нами проанализирован материал по миграционной активности речной камбалы Онежского залива Белого моря, полученный в августе – октябре 2002 и 2003 гг. и сентябре – ноябре 2004 г. Лов производился ставными ловушками (рюжами) на рыбоучетном заграждении, установленном в 20 км вверх по течению от устья р. Онега (участок Подпорожье).

Были сделаны попытки выявить закономерности влияния на активность хода камбалы температуры воды, температуры воздуха и направления ветра. Динамика уловов и температуры воды р. Онега в ходе миграции в 2002 – 2004 гг. показаны на рисунке. Установлено, что устойчивой корреляционной связи между уловами речной камбалы и каждым из указанных факторов в отдельности нет. Однако некоторые закономерности все же существуют.

Первый пик уловов наблюдается во все годы при температуре воды 8–9°C. В 2004 и 2003 гг. при этой температуре был получен максималь-



ный улов. Второстепенные пики вылова отмечались при 3–4° С. В 2002 г. максимум наблюдался при 5–6° С.



Динамика уловов речной камбалы и температуры воды в р. Онега (участок Подпорожье), 2002–2004 гг.

Также выяснилось, что подавляющая часть больших уловов (от 15 кг и более) была получена в дни, накануне которых наблюдались ветра северных и западных румбов (сектор от W до NE). Такие ветра, учитывая пространственное положение устьевой части р. Онеги и Онежского залива, способны вызывать нагонные явления, увеличивая высоту приливной

волны в реке. Тем самым они, видимо, способствуют миграционному процессу речной камбалы.

Очевидно, что активность миграции речной камбалы в р. Онега обусловлена комплексным влиянием ряда факторов среды. Помимо перечисленных выше, в качестве таких факторов могут выступать:

а) Уровень воды в реке. После выпадения осадков (дождь, снег) уровни воды в реке повышаются (так называемая «верховодка»). В осенний период такое происходит довольно часто, и предположительно приводит к уменьшению величин уловов вплоть до нулевых. Снижение уровней воды происходит при заморозках, когда в реку перестает поступать вода из болот.

б) Приливы и отливы. Предполагается, что речная камбала идет в реки с приливом, предпочтительно в светлое время суток. То есть, выпадение времени полной воды на день, вероятно, должно влечь за собой увеличение уловов.

Дальнейшее изучение закономерностей осенней миграции речной камбалы и комплексного влияния на нее факторов внешней среды необходимо для разработки научных основ рационального промыслового использования запасов этого вида рыб и, в частности, прогнозирования уловов.

УДК 597-154.343

**НЕРЕСТОВЫЕ МИГРАЦИИ АЗИАТСКОЙ КОРЮШКИ  
*OSMERUS MORDAX* НА ПРИМЕРЕ р. НЮХЧА  
ОНЕЖСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ**

**В.С. Шерстков**

*Северный филиал Полярного научно-исследовательского института  
морского рыбного хозяйства и океанографии, Архангельск, Россия,  
vladimir@sevpinro.ru*

В 2004 г. лаборатория морских рыб Северного филиала ПИНРО продолжила работу по изучению второстепенных объектов промысла в Белом море. Азиатская корюшка (*Osmerus mordax* Mitchell) являлась одним из объектов исследования. Биологическая информация по нерестовым скоплениям собиралась на западном побережье Онежского залива Белого моря в р. Нюхча с 12 по 28 мая 2004 г.

**Описание нереста корюшки в р. Нюхча.** В 2004 г. лов корюшки на р. Нюхча начался 4 мая, первый улов составил 500 кг за сутки на 10 рюж. Орудия лова выставляются крыльями вниз по течению (на прилив), раскрытис 5–7 м. ячея 16–18 мм. Условно нерестовый ход можно разделить на 3 части.

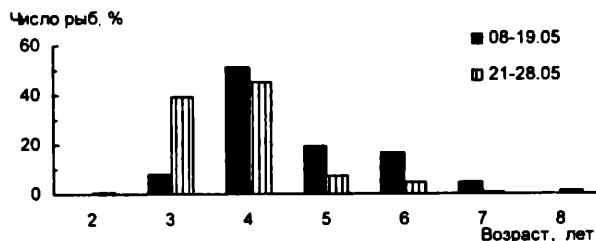
Первый подход фиксировался напротив пункта приема рыбопродукции 2–3 км от устья реки. Длился подход с 4 по 14 мая включительно. Средний вылов в этот период составил 600 кг на 15 рюж в сутки. (40 кг на 1 рюжу). 10 мая 2004 года наступило резкое похолодание, что привело к снижению температуры воды в реке и падению уловов.

Второй подход корюшки отмечался с 20 по 28 мая основные уловы отмечались выше по течению у первых перекатов 4–5 км от устья реки. В этот период уловы достигали своих максимальных значений 2.9 т на 15 рюж в сутки. Средний вылов в этот период составил 1.3 т на 15 рюж (86 кг на 1 рюжу). 30 мая бригада колхоза «Беломор» прекратила лов и были сняты последние орудия лова. По словам местных рыбаков второй ход корюшки длится 7–8 дней и уловы на 15–20 мереж составляют 2–3 т в сутки. Но высокие уловы от 2 до 2.9 т были зафиксированы только 5 дней с 20 по 25 мая. 26 мая вода в реке поднялась на 20–30 см, а 27 мая снизилась температура воды в реке на 2 градуса. Изменение гидрологического режима привело к смещению мест нереста и уловы упали до 500 кг в сутки на 15 рюж.

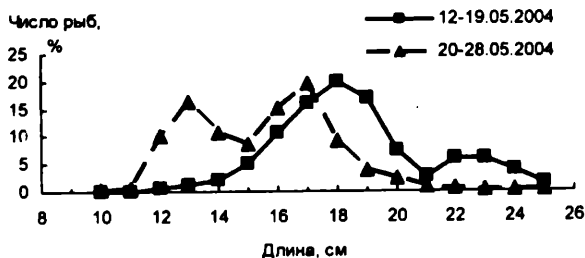
Третий подход корюшки в р. Нюхча во время проведения научных работ не был зафиксирован, но местные рыболовы отмечают его

ежегодно на расстоянии 6–7 км от устья реки на против населенного пункта Нюхча. Основную массу в третьем подходе составляет мелкая рыба и бригада колхоза не выставляет орудий лова в местах ее нереста. Но местное население активно использует удебный лов и выставляет незначительное количество мелкочейных орудий лова.

**Возрастной состав.** Во время первого подхода в уловах присутствует в основном крупная рыба в возрасте от 8 до 4 лет, доминируют особи 4–6 лет. Корюшка в возрасте 4 года составляет 51%, 5 лет – 19% и 6 лет – 16%. Во втором подходе участвуют особи 3–4 лет (39 и 45% соответственно) с незначительным приловом старших возрастов и единично встречаются половозрелые особи в возрасте двух лет (рис. 1). В третьем подходе, предположительно, в основном участвуют особи двух летнего возраста и незначительно 3–4 годовики. На рисунке 2 приведены графики размерных рядов корюшки первого и второго подхода



**Рис. 1.** Возрастной состав корюшки первого и второго подходов в р. Нюхча



**Рис. 2.** Размерные ряды корюшки первого и второго подходов в р. Нюхча

Следует отметить, что нерест отслеживался с 12 мая, а лов на реке Нюхча начался с 4 мая, поэтому данные по первому подходу корюшки не достаточно полные и при отслеживании нереста с первых дней, скорее всего, приведет к увеличению доли старших возрастов в первом подходе. Данные же по третьему подходу корюшки в реке Нюхча отсутствуют и носят исключительно предположительный характер.

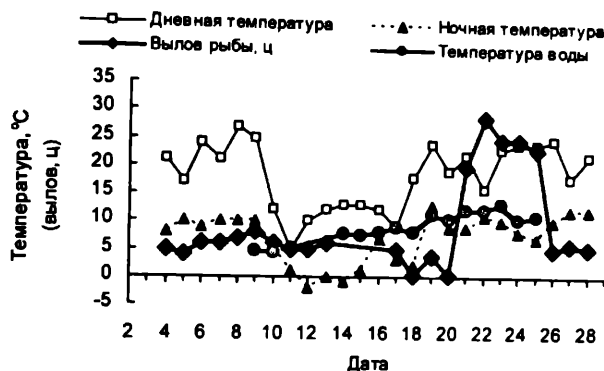


Рис. 3. Температура воздуха, воды и вылов корюшки в период нереста на р. Нюхча (май 2004 г.)

Соотношение количества самцов и самок по всему периоду проведения работ составило 3:1 соответственно. В литературе отмечается, что соотношение полов у корюшки во время нереста может колебаться, но в общем остается близким 1:1 (Кирпичников 1935 г.; Алтухов, Ерастова 1974 г.) В период первого подхода соотношение полов составило 8:1, т.е. количество самцов в пробах значительно преобладало над самками. Данный факт можно объяснить резким похолоданием 10 мая, 12 мая температура воды на местах нереста составила 4.6°C (рис. 3). Примечательно, что из 20 экз., выловленных 8 мая, 17 экз. составили самки и лишь 3 экз. — самцы. По литературным данным нерест корюшки протекает при температуре воды от 7–8 мм. Похолодание не только привело к понижению уловов, но и резкой смене полового состава. Подобное соотношение полов фиксировалось и в начале второго подхода и лишь при прогреве воды

лавливают сачком, после чего всю процедуру повторяют, периодически меняя место лова.

Упоминаний о подобном поведении ершоватки в отечественной литературе мы не встречали. Причины, обуславливающие описанную особенность, для нас в данный момент не ясны.

#### Список литературы

- Алтухов К.А., Михайловская А.А., Мухомедияров Ф.Б. и др. Рыбы Белого моря. Петрозаводск: Изд-во КАССР, 1958. 162 с.
- Андряшнев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.
- Бараненкова А.С. Ершоватка, лиманда – *Limanda limanda* // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Мурманск, 1952. С. 224–226.
- Есипов В.К. Ершоватка, лиманда – *Limanda limanda* (Linne) // Описание к Атласу промысловых рыб СССР. М.: Пищепромиздат, 1949. С. 712–713
- Николаев А.П. Материалы к систематике и биологии ершоватки *Limanda limanda* (L.) Белого моря // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып 4. С. 57–62.
- Новиков П.И. Рыбы водоемов Архангельской области. Архангельск: Сев.-зап. кн. изд-во, 1964. 141 с.
- Шутова-Корж И.В. Ершоватка – *Limanda limanda* L. // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. М.: Пищ. пром-сть, 1977. Ч. 2. С. 111–112.

УДК 597.554.3:504.45

**РАЗДЕЛЬНОЕ И СОЧЕТАННОЕ ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ  
(ЦИНК, МЕДЬ) И ВНУТРЕННИХ (АДРЕНАЛИН)  
ФАКТОРОВ НА ЛАТЕНТНОЕ ВРЕМЯ ПИТАНИЯ  
КАРПА *CYPRINUS CARPIO***

**М.М. Шишин, В.В. Кузьмина**

*Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия.  
vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru*

В последнее время усилился интерес к изучению влияния токсикантов, в частности тяжелых металлов (ТМ), на различные аспекты поведения рыб (Новицкий, 1987; Chuiko et al., 2004). Установлена возможность влияния меди, кадмия, цинка и свинца на пищевое поведение рыб (Герасимов и др., 1991; Касумян, Морси, 1998). При исследовании воздействия меди и цинка на вкусовые поведенческие ответы карпа, обусловленные различными пищевыми стимулами, выявлено уменьшение пищевой привлекательности изучаемых веществ (аминокислоты, экстракт мотыля) через 3–6 ч после начала эксперимента, а также прекращение питания после 24–48 ч пребывания рыб в воде (Касумян, Морси, 1998). Однако в этих опытах регистрировалось поведение отдельных особей, в то же время известно, что изоляция карпа из стаи вызывает стресс и изменение его физиологического статуса (Лебедева и др., 2000).

Цель данной работы – изучение раздельного и сочетанного влияния внешних (цинка и меди), а также внутренних (адреналина) факторов на один из важнейших показателей пищевого поведения – скорость пищевой реакции при групповом питании карпа.

**Материал и методы исследования.** Работа проведена в течение 2003–2005 гг. Объект исследования – годовики карпа (масса  $40 \pm 3$  г). Рыб, содержащихся в непроточных, принудительно аэрируемых аквариумах (40 л) при температуре  $18 \pm 2^\circ\text{C}$  (летом  $22 \pm 2^\circ\text{C}$ ), акклиматизировали в течение 2 нед к условиям эксперимента. Рыб приучали брать корм (личинки хирономид *Chironomus* sp. или близкие по размеру мышцы рыб) с пинцета у поверхности воды в условиях группового питания. В период акклиматизации рыб воду (рН воды 8.1, жесткость 4.6 ммоль/л) в аквариумах меняли 1 раз в неделю, во время опытов – ежедневно за 1 ч до начала опыта с добавлением исследуемых растворов солей в аквариумы с рыбами опытных групп. Скорость пищевой реакции (латентное время питания, ЛВП) оценивали по промежутку времени от момента соприкосновения пищи с поверхностью воды до момента схватывания ее рыбой (в секун-

дах). Время измеряли при помощи секундомера. Рыб прекращали кормить за 2 сут до начала эксперимента, во время эксперимента рыбам предлагали пищу только во время регистрации показателя. Для оценки влияния ТМ на латентное время питания карпа было сформировано 4 группы рыб по 5 особей в каждой (1 контрольная группа и 3 опытных). Рыбы контрольной группы содержались в чистой воде, в аквариумы с рыбами опытных групп добавляли растворы исследуемых ТМ. В первой серии опытов исследовали влияние на скорость пищевой реакции карпа сернокислого цинка ( $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ) – 0.5, 1.0, 1.5 мкМ. Во второй серии опытов оценивали влияние на пищевое поведение сернокислой меди ( $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ ) в той же концентрации. В третьей серии экспериментов оценивали сочетанное влияние цинка (1.0 мкМ) и адреналина (0.14, 0.7 и 1.4 мг/кг массы тела) на ЛВП карпа, в четвертой серии – сочетанное влияние меди и адреналина. В течение опыта рыбы получали пищу лишь во время регистрации показаний, которые снимались через 0.5, 1, 1.5, 3, 6, 24, 27, 30 ч (и 48 ч в третьей и четвертой сериях) после помещения рыб в исследуемый раствор. Данные обработаны статистически с использованием приложения EXCEL программы MS Office XP. Достоверность оценивали по критерию Стьюдента ( $p = 0.05$ ).

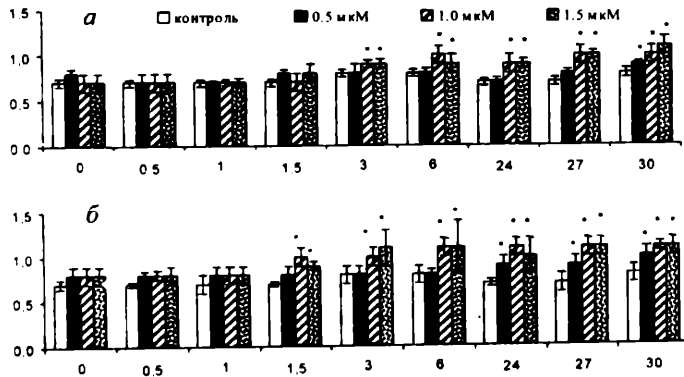


Рис. 1. Влияние цинка (а) и меди (б) на латентное время питания карпа. По оси ординат – латентное время питания (с), по оси абсцисс – экспозиция (ч).

**Результаты.** В первые сутки эксперимента цинк в концентрациях 0.5 мкМ не вызывает достоверных изменений показателя, лишь к концу опыта наблюдали незначительное его увеличение (рис. 1). Большие кон-



центрации (1.0 и 1.5 мкМ) достоверное увеличивают показатель через 3 ч экспозиции (максимум на 14% при обеих концентрациях). Через сутки ЛВП карпа в присутствии цинка в двух последних концентрациях увеличивается на 29%, через 30 ч – на 28 и 38% от контроля. Сульфат меди в этих же концентрациях оказывает достоверное изменение ЛВП рыб через 1.5 ч (на 43 и 38% выше контроля). К концу эксперимента ЛВП карпа в присутствии меди в двух последних концентрациях превышает контроль на 57%.

Эффект адреналина также зависит от дозы препарата. Так, через 0.5 ч воздействия адреналин в дозе 0.14 мг/кг увеличивает ЛВП на 63%, в дозе 0.7 мг/кг – на 163%, в дозе 1.4 мг/кг массы тела – на 176%. При этом характерны различия в эффектах разных доз гормона (рис. 2).

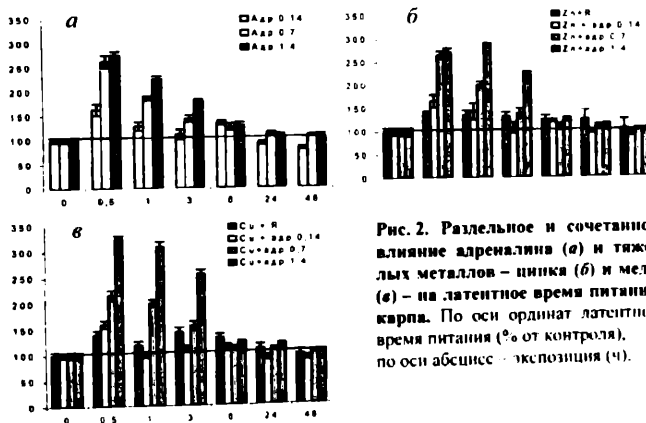


Рис. 2. Раздельное и сочетанное влияние адреналина (а) и тяжелых металлов – цинка (б) и меди (в) – на латентное время питания карпа. По оси ординат латентное время питания (% от контроля), по оси абсцисс – экспозиция (ч).

При сочетанном воздействии цинка (1 мкМ) и адреналина в дозе 0.14 мг/кг достоверное увеличение ЛВП наблюдается уже через 0.5 ч после начала опыта (на 66% выше контроля), при сочетанном воздействии цинка и адреналина в дозе 0.7 мг/кг – на 166%, при сочетанном воздействии цинка и адреналина в дозе 1.4 мг/кг – на 172%. Через 1 ч после введения гормона величина показателя в первых двух случаях снижалась, в последнем – была несколько выше (на 186%). Через 6 ч величина ЛВП у рыб опытной группы не отличалась от таковой рыб контрольной группы. При этом наблюдаются различия в продолжительности воздействия в зависимости от дозы препарата, возвращение показателя к норме происхо-

дит через 3 ч (0.14 мг/кг массы тела) или через 6 ч (0.7 и 1.4 мг/кг массы тела). Сходная динамика выявлена и в опыте по влиянию сочетанного воздействия меди (1 мкМ) и адреналина. При сочетанном воздействии минимальной дозы гормона и меди величина исследуемого показателя возросла на 60%, средней дозы гормона и меди – на 116%, максимальной дозы гормона и меди – на 225%. При этом сочетанное действие меди и двух последних доз адреналина имеет более продолжительный эффект, чем аналогичное воздействие цинка и адреналина или одного адреналина. Важно отметить, что суммарный эффект ТМ и адреналина выше их сочетанного воздействия в случае цинка в зависимости от дозы в 1.5, 1.2 и 1.3 раза, меди – в 1.7 и 1.8 раза (различия в случае максимальной дозы отсутствуют).

**Обсуждение.** Известно, что поведенческие реакции дают наиболее быстрый ответ на изменение условий окружающей среды. Антропогенная нагрузка на водоемы, в частности, залповые сбросы ТМ, а также их смыв с поверхности земли дождевой и талой водой, приводит к локальному увеличению концентрации ТМ в воде. Так, в р. Волга концентрация цинка и меди может достигать 460 и 177 мг/л соответственно (Галеева, 1993). Последнее может влиять на пищевое поведение рыб. Изучение воздействия сульфата цинка и меди на ЛВП карпа показало возможность изменения скорости пищевой реакции. При этом медь оказывает большее влияние на ЛВП карпа, чем цинк. Эти результаты, несмотря на различия в схеме опытов, в значительной мере близки полученным ранее (Касумян, Морси, 1998). Поскольку реализация пищедобывательного поиска рыб осуществляется при участии различных сенсорных систем, в том числе обоняния, вкуса и общего химического чувства, замедление скорости пищевой реакции может быть в значительной мере обусловлено воздействием ТМ на периферические отделы этих систем. Наличие рецепторов на поверхности тела рыб делает понятным увеличение ЛВП при содержании рыб в растворе токсикантов, поскольку ТМ вызывают не только нарушения эпителия жаберной ткани (Алабастер, Ллойд, 1984), но и выделение кожными покровами и жабрами слизи (Матей, 1996). При этом данные поведенческих опытов хорошо согласуются с результатами, свидетельствующими о более значительных деструктивных изменениях во вкусовых почках у золотой рыбки *Carassius auratus* под влиянием меди, чем цинка (Vijayamadhavan, Iwai, 1975). По всей вероятности, эффект тяжелых металлов обусловлен взаимодействием ионов с рецепторами всех указанных выше сенсорных систем, а дозозависимость – как с соотношением рецепторов и ионов, способных вступать во взаимодействие, так и с их воздействием на медиаторные системы (Chuiko et al., 2004).

Таким образом, цинк и медь (0.5–1.5 мкМ) увеличивает ЛВП карпа. Эффект адреналина в первые 3 ч после введения находится в прямой зависимости от дозы гормона. Продолжительность эффекта при сочетанном воздействии гормона и тяжелых металлов в значительной мере зависит от их концентрации. Полученные данные свидетельствуют о существенных различиях в раздельном и сочетанном влиянии внешних (цинк, медь) и внутренних (адреналин) факторов на пищевое поведение рыб, причем адреналин в дозе 0.7 мг/кг массы тела и ниже, характерных для стресс-реакций, может оказывать значительный протекторный эффект.

### Список литературы

- Алабастр Дж., Ллойд Р. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1984. 344 с.
- Ганеева М.В. Биогеохимическое распределение тяжелых металлов в экосистеме Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометиздат, 1993. С. 42–49.
- Герасимов Ю.В., Чуйко Г.М., Павлов Д.Ф. Пищевое поведение леща при хроническом действии кадмия // Труды Всесоюзного совещания по вопросам поведения рыб. М., 1991. С. 196–203.
- Касумян А.О., Морси А.М.Х. Влияние тяжелых металлов на пищевую активность и вкусовые поведенческие ответы карпа *Cyprinus carpio*. 1. Медь, кадмий, цинк и свинец // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 3. С. 393–409.
- Кузьмина В.В. Влияние гуморальных факторов на скорость пищевой реакции рыб // Докл. АН СССР. 1966. Т. 170. № 2. С. 486–488.
- Кузьмина В.В., Гарина Д.В., Яблочкина Е.В. Влияние адреналина на процесс гидролиза полисахаридов, уровень гликемии и концентрацию гликогена в тканях рыб // Журн. эвол. биохим. физиол. 2003. Т. 39. № 2. С. 140–143.
- Лебедева Н.Е., Касумян А.О., Головкина Т.В. Коррекция физиологического статуса карпа *Cyprinus carpio* естественными химическими сигналами // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. № 2. С. 247–255.
- Матей В.Е. Жабры пресноводных костистых рыб: Морфофункциональная организация, адаптация, эволюция. СПб.: Наука, 1996. 204 с.
- Новицкий А.Л. Поведенческие реакции байкальских рыб под воздействием токсикантов в условиях эксперимента: Автореф. дис. .... канд. биол. наук. Иркутск, 1987. 24 с.

*Chuiko G.M., Gerassimov Y.V., Pavlov D.D.* Cholinergic regulation of feeding behavior of bream *Abramis brama*, a freshwater teleost // Integrative physiology and behaviour. SPb, 2004. P. 50.

*Vijayamadhavan K.T., Iwai T.* Histochemical observations on the permeation of heavy metals into taste buds of goldfish // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1975. V. 41. P. 631–640.

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Алымов С.И., Иванов В.С., Фильчагов Л.П., Бердинских В.А., Казаков С.В.</b> Разработка методов сохранения рыбного населения р. Ю. Буг в связи со строительством Южноукраинского энергокомплекса .....	5
<b>Алымов С.И., Иванов В.С., Фильчагов Л.П., Бердинских В.А., Казаков С.В.</b> К вопросу о защите рыб на Тапшыльской ГАЭС ..	10
<b>Антонов А.И.</b> Использование искусственных физических полей для управления поведением рыб в заморных озерах .....	15
<b>Асланиди К.Б., Харакоз Д.П.</b> Влияние температурной адаптации на потерю координации у рыб .....	19
<b>Базаров М.И.</b> Суточные вертикальные миграции тюльки в некоторых водохранилищах .....	25
<b>Барабанников Е.И.</b> Распределение и миграции косатки-крошки <i>Pelteobagrus mitsa</i> в водоемах Приморья .....	30
<b>Барон В.Д.</b> Современные проблемы электроинженерии .....	34
<b>Басов Б.М., Орлов А.А., Барон В.Д.</b> Изучение особенностей «эхо-ответа» на представителях трех видов африканских клюворылообразных .....	39
<b>Бахмет И.Н.</b> Дыхательная ритмика молоди лосося как показатель некоторых аспектов поведения .....	44
<b>Богданов В.Д., Копориков А.Р., Гаврилов А.Л.</b> Пространственно-биотопическое распределение личинок сиговых рыб в пойме Нижней Оби .....	53
<b>Вербицкий В.Б., Гибенко И.В., Свицкий А.М.</b> Избирательные температуры каспийских рыб-вселенцев (бычков головача и цуцки) в сравнении с двумя аборигенными видами (пескарем и гольцом) .....	58
<b>Веселов А.Е., Калюжин С.М.</b> Сезонная динамика распределения молоди атлантического лосося <i>Salmo salar</i> .....	63
<b>Воскобойников В.А., Трифонова О.В.</b> Изменения нерестовых миграций и мест размножения аборигенных рыб в озере Чаны ....	71
<b>Гарина Д.В., Кузьмина В.В., Герасимов Ю.В.</b> Роль глюкозы в регуляции пищедобывательной и двигательной активности рыб .....	76
<b>Гарина Д.В., Кузьмина В.В., Герасимов Ю.В.</b> Роль инсулина в регуляции пищедобывательной и двигательной активности рыб .....	82
<b>Герасимов Ю.В., Лапшин О.М.</b> Изучение особенностей поведения рыб в зоне действия учетных ставных неводов .....	88

Герасимов Ю.В., Лапшин О.М. Особенности поведения лещей <i>Abramis brama</i> с различными генотипами по локусу пероксидазы в зоне действия активных орудий лова .....	97
Герасимов Ю.В., Столбунов И.А., Павлов Д.Д. Роль поведенческого полиморфизма в процессе внутрипопуляционной сегрегации экологических ниш у рыб .....	104
Гиригосов В.Е. Особенности суточного, лунного и онтогенетического циклов поведения и их отражение в микроструктуре отолитов у массовых видов светящихся анчоусов ( <i>Mycophidae</i> ) тропической зоны Атлантического океана .....	110
Голованов В.К. Экологические и эволюционные аспекты терморегуляционного поведения рыб .....	115
Госькова О.А., Гаврилов А.Л. Динамика покатной миграции личинок сиговых рыб в реке Сыня (Нижняя Обь) .....	121
Девякина Г.В. Влияние хронического аносмирования на морфофункциональное состояние вкусовой системы рыб .....	126
Девякина Г.В. Структура интраорального вкусового аппарата рыб в связи со спецификой их пищевого поведения .....	131
Дюменко Н.Ф. Поведение производителей байкальского омуля в искусственных условиях .....	138
Долгих П.М., Гадинов А.Н. Особенности покатной миграции рыб из Красноярского водохранилища .....	143
Журавлева О.Л., Иванова Л.А. Изучение нерестовой миграции русского осетра в Волге в современный период .....	148
Журавлева О.Л., Иванова Л.А. К вопросу о миграции и биологических показателях неполовозрелых особей русского осетра р. Волга в многолетнем аспекте .....	153
Запрудниova P.A. Поведение и ионная регуляция у пресноводных рыб в низких сублетальных температурах .....	158
Зданович В.В. Некоторые характеристики термопреферендного поведения молоди осетровых рыб в зависимости от кормления .....	163
Зданович В.В., Пушкарь В.Я. Двигательная активность и энергобюджет молоди стерляди <i>Acipenser ruthenus</i> в термоградиентном поле .....	167
Зимин А.В. Влияние естественных электромагнитных полей на поведение рыб и ракообразных .....	171
Иванов А.В., Филиппов Г.Г. Перспективы использования водяных струй для защиты молоди рыб на водозаборах различного назначения .....	174

<b>Иванов В.С., Ноженко А.И., Фильчагов Л.П., Бердинских В.А., Казakov С.В.</b> Использование зонтичных рыбозащитных устройств для водозаборов с затопленными оголовками .....	180
<b>Иванова М.Н., Свирская А.Н.</b> Влияние температурного режима на особенности распределения и роста щуки <i>Exox lucius</i> в Рыбинском водохранилище .....	185
<b>Извеков Е.И.</b> Асимметрия порогов ответных реакций рыб разного возраста при воздействии постоянного электрического тока различной полярности .....	190
<b>Извеков Е.И.</b> Теоретические и прикладные аспекты изучения поведенческих реакций рыб в электрических полях .....	196
<b>Измятинский Д.В.</b> Ориентация рыб залива Петра Великого в водной среде .....	203
<b>Изюмов Ю.Г., Герасимов Ю.В., Лапшин О.М., Котенев Б.Н.</b> Роль поведенческого полиморфизма в изменении структуры популяции минтая <i>Theragra chalcogramma</i> под воздействием промысла .....	208
<b>Иноземцев А.Н., Непомнящих, В.А., Гремячих В.А.</b> Действие пирастема на поведение золотых рыбок в установке «открытое поле» .....	215
<b>Исаева О.М., Касумян А.О.</b> Исследование поведенческого вкусового ответа у леща, линя и горчача .....	220
<b>Касумян А.О.</b> Вкусовые предпочтения и вкусовое поведение у рыб .....	225
<b>Касумян А.О., Марусов Е.А.</b> Стереотипы поведенческой пищевой реакции у рыб в норме и после острой и хронической аносмии .....	227
<b>Касумян А.О., Пацева А.С.</b> Вкусовое поведение особей разного иерархического статуса у мешкожаберного сома <i>Heteropneustes fossilis</i> .....	232
<b>Касумян А.О., Сидоров С.С.</b> Влияние голодания на вкусовой поведенческий ответ у карпа .....	237
<b>Клеуш В.О., Ким Л.В., Корнеев Е.А., Михалев С.В.</b> Распределение молоди рыб в водозаборном ковше .....	241
<b>Козьмин А.К.</b> Лимнологические особенности озер Лача и Воже и наблюдения за миграцией рыб между ними .....	246
<b>Кондрашев С.Л.</b> Цветное зрение у прибрежных рыб Японского моря .....	250
<b>Коноплев Е.Н., Скоробогатов М.А., Карапетян А.А.</b> Рыбоходы, совмещенные с сифонными водосбросами .....	255
<b>Кузнецов В.А.</b> Характер распределения молоди массовых видов рыб в сезонном аспекте на разрезе рек Волги, Свияги и их междуречья .....	258

Кузьмина В.В. Регуляция пищевого поведения рыб .....	262
Кузьмина В.В., Смирнова Е.С. Влияние М-, М-Н- и Н-холинолитиков на пищевое поведение карпа <i>Cyprinus carpio</i> .....	270
Лапшин О.М. Влияет ли поведение объекта лова на процедуру определения коэффициента уловистости орудия лова? .....	275
Лупадин А.И. Роль гидравлической неоднородности среды в поведении и распределении пресноводных рыб .....	291
Лупадин А.И., Кириллов П.И. Питание рыб в потоке при различных скоростях течения .....	298
Львов Ю.Б. Влияние некоторых факторов на воспроизводство пеляди <i>Coregonus peled</i> в заводских условиях .....	302
Львов Ю.Б. Пищевая активность рыб в водоемах, используемых для коммерческого рыболовства .....	307
Маркевич А.И. Территориальное поведение у батимастера Дерюгина <i>Bathymaster derugini</i> : приоритет размножения .....	313
Марусов Е.А. Модифицирующее влияние температуры воды и голодания на интенсивность поведенческих реакций рыб на пищевые химические стимулы .....	318
Матковский А.К. Явление хоминга у сиговых рыб Обь-Иртышского и Пур-Тазовского бассейнов .....	322
Мельниченко И.П., Богданов В.Д. Миграции рыб в р. Ляпин в зимний период .....	327
Михайлов Н.Н. К методике выбора рыбозащитных мероприятий .....	331
Михайлова Е.С., Касумян А.О. Сравнение вкусового поведенческого ответа у трехиглой колюшки из нескольких географически изолированных популяций .....	336
Михеев В.Н., Пастернак А.Ф., Валтонен Т.Е. Поведенческие аспекты взаимодействий между рыбами и паразитами .....	340
Мишелович Г.М. Особенности поведения молоди рыб в учетной камере счетно-измерительного устройства .....	345
Нездолий В.К., Нго Чи Тхьен, Нгуен Зуй Тоан. Поведение покатной молоди рыб в системе «река–эстуарий–море» (Вьетнам, провинция Кхань-Хоа) .....	353
Нездолий В.К., Нгуен Зуй Тоан. Покатная миграция рыб из водохранилища Да-Бан (Вьетнам, провинция Кхань-Хоа) .....	360
Некрасова С.О. Поведение предличинки веслоноса <i>Polyodon spathula</i> и севрюги <i>Acipenser stellatus</i> на отрезке онтогенеза от вылупления до перехода на внешнее питание .....	364
Непомнящих В.А. Модель асимметрии направления движения золотых рыбок .....	370



Николаева Е.В., Павлов Д.С., Касумян А.О. Сравнение параметров вкусового ответа гуппи <i>Poecilia reticulata</i> в потоке и в стоячей воде .....	375
Новоселов А.П., Студенов И.И. Распределение промысловой ихтиофауны в русловой части Северной Двины в годы с разным гидрологическим режимом .....	382
Ольшанский В.М., Моршнев К.С., Нгуен Тхи Нга. Назначение электрических разрядов азиатских сомов – проблема остается открытой .....	387
Ольшанский В.М., Моршнев К.С., Солдатова О.А., Нгуен Тхи Нга. Особенности создания аппаратуры для экспериментальных исследований электрокоммуникации сомов .....	392
Орлов А.В. Особенности пищевого поведения молоди заводской и дикой семги в реках Кольского полуострова .....	397
Орлов А.М., Винников А.В. Методические аспекты исследования пищевого поведения трехзубой миноги <i>Lamprologus tridentatus</i> в морской период жизни .....	404
Павлицкая В.П. Стратегия пищевого поведения личинок байкальского омуля в условиях прибрежно-соровой системы Байкала ...	410
Павлов Д.Д. Внутривидовые особенности поведения и распределения окуня <i>Perca fluviatilis</i> Рыбинского водохранилища .....	415
Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Механизмы поклатной миграции рыб .....	420
Павлов Д.С., Михеев В.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. Поведенческие аспекты инвазий чужеродных видов рыб .....	426
Пастернак А.Ф., Михеев В.Н., Ванценбок Й. Избегание рыб планктонными копеподами: от индивидуальных реакций до вариаций жизненного цикла .....	432
Педченко А.П., Карсаков А.Л., Гузенко В.В. Влияние океанографических условий на миграцию, распределение и промысел трески в Медвежинско-Шпицбергенском районе Баренцева моря .....	437
Пестрикова Л.И. Влияние различных рационов кормления на рост радужной форели в морских садках .....	442
Пономарева Е.Н., Пузанков И.В. Эффективность использования вкусовых добавок при кормлении различных видов осетровых рыб .....	447
Русяев С.М., Зуев Ю.А. О типах поведения и оборонительных реакциях пинагора в период заботы о потомстве .....	450
Салиенко С.Н. Новые разработки рыбозащитных устройств .....	454
Свирицкий А.М. Суточный ритм двигательной активности окуня ...	461

Скоробогатов М.А., Лупандин А.И., Филиппов Г.Г. Результаты исследований лестничного рыбхода на Падунском пороге р. Печа .....	466
Смирнов А.К., Голованов В.К. Сезонная и возрастная динамика верхних летальных температур у рыб .....	471
Солдатова О.А., Барон В.Д., Моршнев К.С. О видоспецифичности электрических разрядов у слабоэлектрических сомов <i>Synodontis</i> (семейство Mochokidae), Siluriformes .....	478
Столбунев И.А. Пространственная сегрегация плотвы <i>Rutilus rutilus</i> Рыбинского водохранилища .....	483
Столбунев И.А., Герасимов Ю.В. Формирование пищевого поведения молоди леща <i>Abramis brama</i> : роль обогащенности среды на ранних стадиях онтогенеза .....	489
Стрельникова А.П., Стрельников А.С. Образование скоплений молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища ...	495
Студенов И.И. Расчетная скорость миграции семги в прибрежной части Белого моря и устьевых частях рек .....	500
Субботкин М.Ф. Некоторые аспекты поведения молоди осетровых в естественных условиях .....	502
Фаттолахи М., Касумян А.О. Роль зрения в пищевом поведении африканского сома <i>Clarias gariepinus</i> .....	511
Фролов С.Б., Рудоманов С.П. Изменение осенних миграций беломорской сельди в 1978–2004 гг. ....	515
Ханайченко А.Н. Влияние состава пищевой цепи на особенности поведения личинок камбалообразных .....	519
Харакоз Д.П., Асланиди К.Б. Температурная зависимость этанольной анестезии у рыб .....	524
Хливной В.Н. Онтогенетические и сезонные миграции основных промысловых рыб банки Роколл .....	530
Ходоревская Р.П. Динамика распределения осетровых в Каспийском море .....	537
Ходоревская Р.П. Вертикальное распределение осетровых в северной части Каспийского моря .....	542
Циекалс М.К., Клочков Д.Н. Опыт исследования нагульных миграций атлантической скумбрии в Норвежском море .....	547
Червова Л.С. Пороги чувствительности кожных хеморецепторов карпа .....	551
Червова Л.С. Рецепция болевых стимулов и поведение рыб .....	556
Чертыковцев П.И. К вопросу о распределении молоди сиговых рыб в бассейне р. Таз .....	561

<b>Чипиниов В.Г., Пономарев С.В.</b> Использование осетровых рыб естественной генерации для формирования маточных стад на рыбоводных заводах .....	<b>565</b>
<b>Шерстков А.С., Сковородько А.А.</b> Влияние абиотических факторов среды на ход зимовальной миграции беломорской речной камбалы <i>Platichthys flesus</i> в р. Онега в 2002-2004 гг. ....	<b>570</b>
<b>Шерстков В.С.</b> Нерестовые миграции азиатской корюшки <i>Osmeterus mordax</i> на примере р. Нюхча Онежского залива Белого моря ...	<b>573</b>
<b>Шерстков В.С., Шерстков А.С.</b> Особенности поведения ершоватки <i>Limanda limanda</i> в Кандалакшском заливе Белого моря .....	<b>577</b>
<b>Шишин М.М., Кузьмина В.В.</b> Раздельное и сочетанное влияние внешних (цинк, медь) и внутренних (адреналин) факторов на латентное время питания карпа <i>Cyprinus carpio</i> .....	<b>579</b>

## CONTENTS

<b>Alymov S.I., Ivanov V.S., Filchagov L.P., Berdinskih V.A., Cossacks S.V.</b> On the problem of fish protection at the Tashlykskaya storage plant .....	5
<b>Alymov S.I., Ivanov V.S., Filchagov L.P., Berdinskih V.A., Cossacks S.V.</b> Development of methods for fish preservation in the Southern Bug river with reference to construction of South Ukrainian energetic system .....	10
<b>Antonov A.I.</b> The use of artificial physical fields for control of fish behaviour in the lakes prone to fish kills .....	15
<b>Aslanidi K.B., Kharakoz D.P.</b> Effect of temperature adaptation on the lost righting-reflex in fish .....	19
<b>Bazarov M.I.</b> Daily vertical migrations of Caspian kilka in some reservoirs ...	25
<b>Barabanshchikov E.I.</b> Distribution and migrations of <i>Pelteobagrus mica</i> in reservoirs of Primorye .....	30
<b>Baron V.D.</b> The current problems of electroichthyology .....	34
<b>Basov B.M., Orlov A.A., Baron V.D.</b> Study of the echo-response peculiarities of the three African mormyrids representatives .....	39
<b>Bakhmet I.N.</b> Ventilation rate in young Atlantic salmon as an indicator of some behavioral aspects .....	44
<b>Bogdanov V.D., Koporikov A.R., Gavrilov A.L.</b> Spatial and biotopical distribution of coregonid larvae in the flood plain of the Lower Ob .....	53
<b>Verbitsky V.B., Gibenko I.V., Svirsky A.M.</b> Temperatures selected by caspian fish-invaders (goby and tube-nosed goby) in comparison with two aboriginal species (gudgeon and groundling) .....	58
<b>Veselov A. Je., Kaliuzhin S.M.</b> Seasonal dynamics and distribution of young Atlantic salmon, <i>Salmo salar</i> .....	63
<b>Voskoboinikov V.A., Tryfonova O.V.</b> Dynamics of spawning migrations and reproductive areas of native fishes in lake Tchany (Western Siberia) .....	71
<b>Garina D.V., Kuz'mina V.V., Gerasimov Yu.V.</b> The role of glucose in the regulation of food-searching and motor activities of gold fish ...	76
<b>Garina D.V., Kuz'mina V.V., Gerasimov Yu.V.</b> The role of insulin in regulation of food-searching and locomotor activities of crucian carp .....	82
<b>Gerasimov Yu.V., Lapshin O.M.</b> Research of fish behaviour patterns in the operation zone of survey set-nets .....	88
<b>Gerasimov Yu.V., Lapshin O.M.</b> Behaviour of homozygous bream <i>Abramis brama</i> with different peroxidase alleles in the operation zone of active fishing gear .....	97

<b>Gerasimov Yu.V., Stolbunov I.A., Pavlov D.D.</b> The role of behavioural polymorphism in the intrapopulation segregation of ecological niches in fish .....	104
<b>Giragosov V.E.</b> Peculiarities of diurnal, lunar and ontogenetic cycles of behaviour and their imprint in otolith microstructure of abundant lanternfish species (Myctophidae) of the tropical zone of Atlantic ocean .....	110
<b>Golovanov V.K.</b> Thermoregulatory behavior of fish: ecological and evolutionary aspects .....	115
<b>Goskova O.A., Gavrilov A.L.</b> The dynamics of whitefish larvae downstream migration in the Synja river (the Lower Ob) .....	121
<b>Devitsina G.V.</b> The effect of chronic anosmia on morphofunctional state of fish taste system .....	126
<b>Devitsina G.V.</b> Intraoral taste apparatus structures in fish differing in type of feeding behaviour .....	131
<b>Dzyumenko N.F.</b> Behavior of the omul spawners under artificial conditions .....	138
<b>Dolgikh P.M., Gadinov A.N.</b> Peculiarities of fish downstream migration from the Krasnoyarsk reservoir .....	143
<b>Zhuravleva O.L., Ivanova L.A.</b> On the long-term dynamics of migration and biological characteristics of juvenile Russian sturgeon in the Volga river .....	148
<b>Zhuravleva O.L., Ivanova L.A.</b> Studies of Russian and Persian sturgeons spawning migration in the Volga River during the present period .....	153
<b>Zaprudnova R.A.</b> Behaviour and ionic regulation in freshwater fishes at low sublethal temperatures .....	158
<b>Zdanovich V.V.</b> Some characteristics of thermal preference behaviour in sturgeon fishes depending on a degree of their satiation .....	163
<b>Zdanovich V.V., Pushkar V.Ya.</b> Locomotor activity and energy budget of young sterlet <i>Acipenser ruthenus</i> in a thermal gradient field .....	167
<b>Zimin A.V.</b> Effect of natural electromagnetic fields on the behaviour of fish and crustaceans .....	171
<b>Ivanov A.V., Filippov G.G.</b> Prospect for using water jets for protecting juvenile fish at the different-purpose intakes .....	174
<b>Ivanov V.S., Nozhenko A.I., Filchagov L.P., Berdinskiy V.A., Cos-sacks S.V.</b> The use of umbrella fish protection structures for water intakes with drowned hatchways .....	180
<b>Ivanova M.N., Svirskaya A.N.</b> Effect of temperature conditions on the distribution and growth of pike, <i>Esox lucius</i> L., in the Rybinsk reservoir .....	185

<b>Izvekov E.I.</b> Theoretical and applied aspects of studying behavioural fish reactions in the electric fields .....	<b>190</b>
<b>Izvekov E.I.</b> Asymmetry of threshold sensitivity in fish of different age groups depending on polarity of direct electric current .....	<b>196</b>
<b>Izmyatinsky D.V.</b> Orientation of fishes of Peter the Great Bay in water environment .....	<b>203</b>
<b>Izyumov Yu.G., Gerasimov Yu.V., Lapshin O.M., Kotenev B.N.</b> The role of behavioural polymorphism in the changes of population structure of walleye pollack <i>Theragra chalcogramma</i> under the pressure of commercial fishery .....	<b>208</b>
<b>Inozemtsev A.N., Nepomnyashchikh V.A., Gremyatchikh V.A.</b> Effects of piracetam on goldfish behavior in an "open field" .....	<b>215</b>
<b>Isaeva O.M., Kasumyan A.O.</b> Behavioral taste response in bream, tench and bitterling .....	<b>220</b>
<b>Kasumyan A.O.</b> Taste preferences and taste behaviour in fish .....	<b>225</b>
<b>Kasumyan A.O., Marusov E.A.</b> Stereotypes of food searching behaviour in fish under normal condition and after acute and chronic anoxemia .....	<b>227</b>
<b>Kasumyan A.O., Pazeva A.S.</b> Taste behaviour of sack-gill catfish <i>Heteropneustes fossilis</i> individuals with different hierarchical status ...	<b>232</b>
<b>Kasumyan A.O., Sidorov S.S.</b> Effect of starvation on behavioural taste response in common carp .....	<b>237</b>
<b>Kleush V.O., Kim L.V., Korneev E.A., Mikhalev C.V.</b> Distribution of young fish in a water-intaking ladle .....	<b>241</b>
<b>Koz'min A.K.</b> Limnological characteristics of Lacha and Vozhe lakes and observations on fish migration from one lake to another .....	<b>246</b>
<b>Kondrashev S.L.</b> Colour vision among the nearshore fishes of the Sea of Japan .....	<b>250</b>
<b>Konoplev E.N., Skorobogatov M.A., Karapetyan A.A.</b> Fishpasses combined with siphon spillways .....	<b>255</b>
<b>Kuznetsov V.A.</b> Seasonal dynamics of distribution of mass species fry fish along the transects of Volga and Sviyaga rivers and in their interfluvium .....	<b>258</b>
<b>Kuz'mina V.V.</b> Regulation of fish feeding behavior .....	<b>262</b>
<b>Kuz'mina V.V., Smirnova E.S.</b> Influence of M-, M-N- and N-cholinolytics on feeding behavior of carp <i>Cyprinus carpio</i> .....	<b>270</b>
<b>Lapshin O.M.</b> Whether the fishery object behaviour influence the procedure of finding catchability index for the fishing gear? .....	<b>275</b>
<b>Lupandin A.I.</b> The role of hydraulic heterogeneity of environment in the behaviour and distribution of freshwater fishes .....	<b>291</b>

<b>Lupandin A.I., Kirillov P.I.</b> Feeding of fish in a stream at different current velocities .....	298
<b>L'vov J.B.</b> Influence of some factors on reproduction of <i>Coregonus pelled</i> under hatchery conditions .....	302
<b>L'vov J.B.</b> Feeding activity of fishes in the waterbodies used for commercial fishery .....	307
<b>Markevich A.I.</b> Territorial behaviour in the blackspot ronquil, <i>Bathymaster derjugini</i> : reproduction priority .....	313
<b>Marusov E.A.</b> Modifying influence of the water temperature and starvation on the intensity of behavioral reactions of fish to food chemical signals .....	318
<b>Matkovsky A.K.</b> Homing of coregonid fishes in the Ob-Irtish and Pur-Taz river basins .....	322
<b>Melnichenko I.P., Bogdanov V.D.</b> Migrations of fish in the Ljapin river during the winter period .....	327
<b>Mihajlov N.N.</b> On the technique of a choice of fish protection measures ..	331
<b>Mikhailova E.S., Kasumyan A.O.</b> The comparison of behavioural taste response in threespined stickleback from several geographically isolated populations .....	336
<b>Mikheev V.N., Pasternak A.F., Valtonen E.T.</b> Behavioural aspects of interactions between fish and parasites .....	340
<b>Mishelovich G.M.</b> Behavioural characteristics of young fish in the registration chamber of the installation for their counting and measuring .....	345
<b>Nezdolij V.K., Ngo Chi Thien, Nguyen Zuy Toan.</b> Behaviour of young fish during their downstream migration in a system «river-catchuary-sea» (Vietnam, Khanh Hoa province) .....	353
<b>Nezdolij V.K., Nguyen Zuy Toan.</b> Downstream migration of young fish from the Da-Bahn reservoir (Vietnam, Khanh Hoa province) ...	360
<b>Nekrasova S.O.</b> Behavior of paddlefish and stellate sturgeon prolarvae during their ontogeny from hatching to the onset of exogenous feeding .....	364
<b>Nepomnyashchikh V.A.</b> The model of goldfish swimming asymmetry ...	370
<b>Nikolaeva E.V., Pavlov D.S., Kasumyan A.O.</b> A comparison of flavouring response parameters of guppy <i>Poecilia reticulata</i> in a stream and in stagnant water .....	375
<b>Novoselov A.P., Studyonov I.I.</b> The distribution of food fish in the Northern Dvina river-bed during the years differing in hydrological conditions .....	382
<b>Olshansky V.M., Morshnev K.S., Nguen Thi Nga.</b> On the function of Asian catfish EODs – problem remains open .....	387

<b>Olshansky V.M., Morshnev K.S., Soldatova O.A., Nguen Thi Nga.</b> Design features of devices for experimental investigation of electric communication in catfish .....	<b>392</b>
<b>Orlov A.V.</b> The feeding behaviour features of hatchery and wild salmon in Kola Peninsula rivers .....	<b>397</b>
<b>Orlov A.M., Vinnikov A.V.</b> Methodic aspects of studies on feeding behaviour of pacific lamprey <i>Lampetra tridentata</i> during sea life period .....	<b>404</b>
<b>Pavlitiskaya V.P.</b> The strategy of feeding behaviour of the omul larvae in the coastal-bay system of lake Baikal .....	<b>410</b>
<b>Pavlov D.D.</b> Intraspecific features of behaviour and distribution of perch <i>Perca fluviatilis</i> in the Rybinsk reservoir .....	<b>415</b>
<b>Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V.</b> Mechanisms of downstream migration of young fishes .....	<b>420</b>
<b>Pavlov D.S., Mikheev V.N., Dgebuadze Y.Yu.</b> Behavioural aspects of biological invasion of alien fish species .....	<b>426</b>
<b>Pasternak A.F., Mikheev V.N., Wanzenböck J.</b> Avoidance of fish by plankton copepods: from individual responses to variations of the life cycle .....	<b>432</b>
<b>Pedchenko A.P., Karsakov A.L., Guzenko V.V.</b> The influence of oceanographic conditions on migration, distribution and fishery for cod in the Bear Island-Spitsbergen area of the Barents Sea .....	<b>437</b>
<b>Pestrikova L.I.</b> Effect of various feeding rations on growth of rainbow trout in sea cages .....	<b>442</b>
<b>Ponomareva E.N., Pusankov I.V.</b> Efficiency of flavouring additives for feeding of various sturgeon species .....	<b>447</b>
<b>Rusyaev S.M., Zuyev Yu.A.</b> Behavioural patterns and defensive reactions of the lumpfish during parental care period .....	<b>450</b>
<b>Salienko S.N.</b> New developments of devices for fish protection .....	<b>454</b>
<b>Svirsky A.M.</b> Daily rhythm of swimming activity in perch, <i>Perca fluviatilis</i> .....	<b>461</b>
<b>Skorobogatov M.A., Lupandin A.I., Philippov G.G.</b> Results of studying ladder fishpass on the Padunsky threshold of the Pecha river .....	<b>466</b>
<b>Sinirnov A.K., Golovanov V.K.</b> Seasonal and age dynamics of the upper lethal temperatures in fish.....	<b>471</b>
<b>Soldatova O.A., Baron V.D., Morshnev K.S.</b> On the species-specificity of electric discharges of the weakly electric catfish <i>Synodontis</i> (family Mochokidae), Siluriformes .....	<b>478</b>
<b>Stolbunov I.A.</b> Spatial segregation of roach <i>Rutilus rutilus</i> in the Rybinsk reservoir .....	<b>483</b>



<b>Stolbunov I.A., Gerasimov Yu.V.</b> Formation of feeding behavior in juvenile bream <i>Abramis brama</i> : the role of environmental enrichment at early ontogeny stages .....	489
<b>Strelnikova A.P., Strelnikov A.S.</b> Formation of larvae and juveniles' aggregations in littoral zone of the Rybinsk reservoir .....	495
<b>Studyonov I.I.</b> Estimated velocity of the Atlantic salmon migration in the coastal part of White Sea and in the river estuaries .....	500
<b>Subbotkin M.F.</b> Some aspects of the young sturgeons behaviour under natural conditions .....	502
<b>Fattollahi M., Kasumyan A.O.</b> The role of vision in feeding behaviour of North African catfish, <i>Clarias gariepinus</i> .....	511
<b>Frolov S.B., Rudomanov S.P.</b> Changes of White Sea herring autumnal migrations during 1978–2004 .....	515
<b>Khanaychenko A.N.</b> Impact of food web composition on behavior patterns of the flatfish larvae .....	519
<b>Kharakoz D.P., Aslanidi K.B.</b> Effect of alcohol narcosis on the lost righting reflex in fish .....	524
<b>Khlivnoy V.N.</b> Ontogenetic and seasonal migrations of main commercial fish species on the Rockall bank .....	530
<b>Khodorevskaya R.P.</b> The dynamics of abundance and distribution of sturgeons in the Caspian Sea .....	537
<b>Khodorevskaya R.P.</b> Vertical distribution of sturgeons in the northern part of the Caspian Sea .....	542
<b>Tsieksals M.K., Klochkov D.N.</b> An experience of fatten migration research of Atlantic mackerel in Norwegian Sea .....	547
<b>Chervova L.S.</b> Thresholds sensitivity of the skin chemoreceptors in carp .....	551
<b>Chervova L.S.</b> Reception of painful stimuli and behaviour of fish .....	556
<b>Chertykovtsev P.I.</b> On the young coregonids distribution in the Taz river basin .....	561
<b>Chipinov V.G., Ponomarev S.V.</b> Use of sturgeon fishes of wild origin for broodstock creation at the fish farms .....	565
<b>Sherstkov A.S., Skovorodko A.A.</b> An effect of abiotic environmental factors on the autumnal migration of White Sea flounder <i>Platichthys flesus</i> to the Onega river in 2002–2004 .....	570
<b>Sherstkov V.S.</b> Spawning migrations of smelt <i>Osmerus mordax</i> in the Njulcha river (Onega Bay, White Sea) .....	573
<b>Sherstkov V.S., Sherstkov A.S.</b> Behavioural features of dab <i>Limanda limanda</i> in the White Sea Kandalakshskiy Bay .....	577
<b>Shishin M.M., Kuz'mina V.V.</b> Separate and combined effects of external (zinc, copper) and internal (adrenalin) factors on latent time of feeding in carp <i>Cyprinus carpio</i> .....	579

Научное издание

**Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции.  
1–4 ноября 2005 г., Борок, Россия**

Редакторы *Е.И. Извеков, В.К. Голованов*  
(материалы публикуются с минимальными редакционными правками)  
Оригинал-макет: *Е.И. Извеков*  
Оформление обложки и титульного листа: *Ю.В. Корнева*

Общероссийский классификатор продукции  
ОК-005-93, том 2; 953000 – книги, брошюры

Подписано в печать 21.09.2005 г. Формат 60×90 1/16. Бумага офсетная.  
Усл. печ. л. 37,72. Печ. л. 22. Тираж 200 экз. Заказ 2400.

**Издательство «АКВАРОС»**

Лицензия Министерства по делам печати, телерадиовещания и средств массовых коммуникаций на издательскую деятельность серия ИД № 03846 от 25.01.2001 г.

Почтовый адрес: 107140, г. Москва, Б-140, а/я 111  
Адрес электронной почты: [info@aquaros.com](mailto:info@aquaros.com)

Отпечатано в ОАО «Рыбинский Дом печати»,  
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.

Заявки на приобретение книги направлять:  
по почтовому адресу: 107140, г. Москва, Б-140, а/я 111,  
адресу электронной почты: [info@aquaros.com](mailto:info@aquaros.com),  
те телефону: (916) 523-7185, факсу : (95) 188-9369.  
В заявке указывать почтовый адрес и ФИО получателя.

*Для заметок*