

Межведомственная Ихтиологическая Комиссия  
Научный Совет по проблемам гидробиологии и ихтиологии ООБ  
РАН

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН  
Биологический факультет Московского государственного  
университета

Институт биологии внутренних вод им. И.Д.Папанина РАН

# ПОВЕДЕНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ

*Доклады 2-го Всероссийского совещания*

**"ПОВЕДЕНИЕ РЫБ"**

5-3 9 8 2 1 1 2 1 1

Борок 1996.

**Поведение и распределение рыб. Борок. 1996. 182 с.**

Сборник содержит доклады, представленные на 2-ом Всероссийском совещании "Поведение рыб" и посвященные изучению поведения, распределения и сенсорных систем рыб. Дан анализ истории, современного состояния и перспектив развития этих исследований в России. Рассмотрены особенности поведения и распределения рыб в природных и искусственных полях физических раздражителей (температура, электрический ток, соленость), а также при интенсивном выращивании. Описаны миграции рыб в естественных водоемах и зонах гидротехнических сооружений. Обсуждены поведение рыб в зоне орудий лова и критерии оценки экологической безопасности рыболовных тралов.

Для специалистов в области гидробиологии, ихтиологии, экологии, этологии, физиологии, рыбного хозяйства, гидротехнического строительства и энергетики, охраны природы, а также для преподавателей и студентов высших учебных заведений.

**Behavior and distribution of fishes. Borok. 1996. 182 p.**

Reports from the 2-nd All-Russian conference 'Behavior of fishes' are devoted to researches in fish behavior, distribution and sensory systems. History, modern status and prospects in development of these investigations in Russia are demonstrated. Peculiarities of fish behavior and distribution in natural and artificial fields of physical irritants (temperature, electric current, salinity), and under intensive rearing also are considered. Fish migrations in natural waterbodies and hydraulic structures sections are described. Fish behavior in zones of fishing gears and criteria of ecological safety trawls estimation are discussed.

For scientists and specialists in hydrobiology, ichthyology, ecology, ethology, physiology, fishery, hydraulic and power engineering, wildlife conservation, also for the teachers and students of universities and high schools.

**Ответственные редакторы**  
**академик Д.С.Павлов, д.б.н. А.О.Касумян**

**Редакторы**  
**к.б.н. В.К.Голованов, к.б.н. Е.И.Извеков, н.с. А.М.Свирский**

*Доклады совещания изданы при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту 96-04-58 001.*

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

Предметом поведенческих исследований является сложная динамичная система внешней деятельности рыб, которая играет важнейшую роль во взаимодействии организмов с окружающей средой. Анализ и понимание поведения рыб как пластичной полифункциональной системы адаптаций, включающей сложные сочетания врожденных и приобретенных реакций, базируются на классических постулатах эволюционной теории и общей экологии.

Исследования поведения и рецепции рыб в нашей стране имеют многолетнюю историю, большое внимание этим направлениям уделяется и во многих зарубежных странах. Детальный обзор истории исследований поведения и рецепции рыб в СССР, прежде всего в России, был опубликован нами на страницах журнала "Вопросы ихтиологии" в 1994 году в 3-х крупных статьях (выпуски 4, 5 и 6). В них перечислены основные направления работ отечественных авторов, ведущие научные организации и коллективы, приведен список важнейших публикаций, насчитывающий около 800 ссылок на крупные монографии и важнейшие статьи. Цель настоящего сообщения - еще раз напомнить об основных этапах развития этих исследований и дать оценку их современного состояния в нашей стране.

## ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Первые работы, имеющие отношение к поведению рыб были напечатаны в России еще в 1920-1930-х годах (И.И. Месяцев, П.Ю. Шмидт, Ю.П. Фролов, Н.В. Лебедев, Ю.В. Мартинсен, А.Н. Державин). Однако широкомасштабные исследования развернулись с начала 50-х годов в связи с бурно развивавшимся морским рыболовством и освоением новых объектов промысла. Результаты этих работ были обсуждены на Всесоюзном совещании по вопросам поведения и разведки рыб (1953 г.), которое может рассматриваться как первое в ряду последующих специ-

альных совещаний, конференций и симпозиумов. На этом совещании особое внимание было уделено стайному поведению, особенностям реакции рыб на свет и использованию искусственного света в рыболовстве, поведению рыб вблизи орудий лова, суточным миграциям. С докладами выступали такие ведущие отечественные исследователи как Б.П. Мантейфель, Г.В. Никольский, Д.В. Радаков, П.Г. Борисов, С.Г. Зуссер, Е.Н. Павловский, Н.Н. Дислер, Е.А. Бабурина, А.И. Трещев и другие.

В последующие годы интерес и внимание к проблемам поведения и рецепции рыб в России быстро возрастали. Результаты исследований, проводимых с начала 60-х годов, охватывали уже значительно более широкий круг вопросов. Рассматривались проблемы стайного, оборонительного, пищевого, территориального, социального, подражательного, нерестового, родительского и других типов поведения. Большое внимание уделялось таким вопросам как миграции, ориентация и распределение рыб, поведение в потоке воды, ритмы поведения и двигательной активности, термопреферендум, генетика поведения, сигнализация, поведенческие реакции рыб на воздействие физических раздражителей, химических стимулов и токсикантов, а также поведение в связи с орудиями лова и в зоне гидротехнических сооружений. Кроме того, изучались функциональные параметры центральной нервной системы рыб и отдельных сенсорных систем - органов хеморецепции, зрения, сейсмо-сенсорной системы, электрорецепции и др. Решение фундаментальных вопросов поведения и рецепции рыб сопровождалось постоянными усилиями по использованию выявленных закономерностей для разработки биологических основ управления поведением рыб, создания методов предотвращения попадания рыб в водозаборные устройства, способов направления их в рыбопропускные сооружения, совершенствования орудий лова и т.п.

Сложность и многогранность самого явления поведения обусловило то, что работы по его изучению велись и ведутся представителями различных специальностей (ихтиологами, зоологами, физиологами, биохимиками, психологами, математиками, инженерами) и в разных аспектах (экологическом, эволюционном, физиологическом, психологическом, эволюционном и прикладном). В нашей стране представлены все эти направления исследований, однако наибольшее развитие получило экологическое направление, что является несомненным достоинством и отличительной чертой российской школы исследователей поведения рыб.

## КОНФЕРЕНЦИИ, СИМПОЗИУМЫ И СОВЕЩАНИЯ

Увеличение объема работ в области поведения рыб требовало постоянного обмена информацией о результатах новых исследований и

общения специалистов, которые в 60-х, 70-х и 80-х годах собирались значительно чаще. Широту спектра исследований наглядно демонстрируют материалы многочисленных совещаний, конференций и симпозиумов, проходивших в эти годы:

1953 - Всесоюзное совещание по поведению и разведке рыб

1965 - Симпозиум "Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений"

1968 - Всесоюзная конференция по поведению рыб в связи с техникой и тактикой промысла

1971 - Симпозиум "Биологические основы управления поведением рыб в связи с применением рыбозащитных и рыбопропускных сооружений"

1972, 1976 и 1984 - 1, 2 и 3-я Всесоюзные конференции по поведению животных

1974 - Симпозиум по изучению поведения рыб в связи с совершенствованием техники их лова

1980 - Всесоюзная конференция по поведению рыб в связи с техникой рыболовства и организацией маркультур

1984 - Всесоюзная конференция по сенсорной физиологии морских рыб

1989 - 1-е Всесоюзное совещание по поведению рыб

1991 - Совещание по искусственным рифам.

Конференции, на которых рассматривались отдельные аспекты поведения и рецепции рыб:

1954, 1973 и 1976 - 1, 2 и 3-е Всесоюзные совещания по экологической физиологии рыб

1956 - Всесоюзное совещание по физиологии рыб

1979, 1982, 1985, 1989 - 4, 5, 6 и 7-е Всесоюзные совещания по экологической физиологии и биохимии рыб

1992 - 8-е Научное совещание по экологической физиологии и биохимии рыб

1979, 1983 и 1988 - 1, 2 и 3-е Всесоюзные совещания по химической коммуникации животных

1986, 1990 - IX и X Всесоюзные совещания по эволюционной физиологии

1987 - Совещание "Экологическая энергетика рыб"

1988 - Всесоюзное совещание "Экологическая энергетика животных"

1988 - Всесоюзная конференция по морской физиологии

1989 - Всесоюзная конференция по физиологии морских животных

1992 - Всесоюзный симпозиум по механизмам сенсорной рецепции

1992, 1994 - 1 и 2-я Всероссийские междисциплинарные конференции "Поведение животных и принципы самоорганизации"

### Научно-практические конференции:

1982 - Научно-техническое совещание "Использование физических раздражителей в целях развития морского рыбного промысла"

1989 - Всесоюзная отраслевая научно-техническая конференция по проектированию и эксплуатации техники промышленного рыболовства

1987 - Всесоюзный научно-технический семинар по гидродинамике и проектированию орудий лова

### НАУЧНЫЕ ЦЕНТРЫ

Большую роль в становлении и развитии работ по поведению рыб в России сыграло появление научных центров, и прежде всего создание профессором Б.П. Мантейфелем в 50-е годы первой специализированной группы, а впоследствии - лаборатории поведения низших позвоночных Института эволюционной морфологии и экологии животных и эволюции РАН). В этой лаборатории работали такие известные специалисты как Д.В. Радаков, В.Р. Протасов, Ю.Н. Сбкин, В.В. Герасимов, И.И. Гирса, Т.С. Лещева и многие другие. Сейчас в этой лаборатории работают Д.С. Павлов, А.Д. Мочек, В.Д. Барон, А.Ю. Жуйков, В.Н. Михеев, А.И. Лупандин, есть и молодые сотрудники, которые только начинают свой путь в науку о поведении рыб - Д. Зворыкин, И.Седлецкий и др. В качестве аспирантов и соискателей здесь выполняли кандидатские диссертации сотрудники многих других научных организаций.

Исследования по различным аспектам поведения и рецепции рыб начиная с 60-х годов активно ведутся в Институте биологии внутренних вод РАН. Руководителем этих исследований был профессор А.Г.Поддубный. В разные годы в изучении поведения и сенсорных систем рыб принимали участие В.А. Шентяков, Н.В. Бодрова, Л.К. Малинин, В.В. Лапкин, Б.А. Флеров, Г.И. Флерова, В.К. Голованов, В.Д.Линник, Ю.В. Герасимов, А.М. Свирский, Е.И. Извеков, В.А. Непомнящих и многие другие сотрудники института. Необходимо подчеркнуть, что на базе ИБВВ в разные годы выполняли свои летние полевые работы также специалисты из целого ряда учреждений страны - ИЭМЭЖ, МГУ, ВНИРО и т.д. Экспедиционные поездки в Борок всегда были очень результативными, в первую очередь благодаря гостеприимству и большой поддержке со стороны коллег из ИБВВ.

В 60-е годы на кафедре ихтиологии Биологического факультета Московского государственного университета была образована лаборатория по комплексному изучению хеморецепции рыб, которую долгое время возглавляла Г.А. Малоюкина. В настоящее время здесь продолжа-

ются активные исследования роли обоняния и вкуса в поведении рыб, структурной и функциональной организации хемосенсорных систем.

Интересные исследования и подводные наблюдения за поведением рыб проводились в 60-70-х годах в специализированной лаборатории Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии - ВНИРО (М.П. Аронов, Б.В. Выхребенцев, В.А. Пунышев).

Исследования поведения и сенсорных систем рыб проводились также в Мурманском морском биологическом институте РАН, в Институте эволюционной физиологии и биохимии РАН (Санкт-Петербург), КаспНИРХ, ПИНРО, АтлантНИРО, ГосНИОРХ, на кафедре ВНД МГУ, в Иркутском государственном университете и др. Однако во многих из этих учреждений работы по поведению рыб в настоящее время либо резко сокращены, либо прекращены полностью.

## ИССЛЕДОВАНИЕ ОСНОВНЫХ ФОРМ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ

### *Социальное поведение*

*Стайное поведение.* В работах российских исследователей большое внимание всегда уделялось социальному поведению рыб, прежде всего стайному, что в значительной мере инициировалось потребностями практики. Характерная особенность исследований, проводившихся отечественными учеными, заключалась в широком биологическом подходе к изучению стайности рыб, стремлении вскрыть приспособительное значение этого явления, его сложность и многогранность. Безусловным лидером этого направления, признанным не только в нашей стране, но и за ее пределами, был Д.В. Радаков, широко применявший как экспериментальные методы, так и наблюдения за поведением рыб в естественной среде. Замечательная монография Д.В. Радакова "Стайность рыб как экологическое явление" (1972) практически сразу же была переведена и издана за рубежом. Биологическое значение стай у рыб рассматривал Г.В. Никольский (1955), который подчеркивал важную адаптивную природу этой формы социального поведения. Детальные наблюдения за поведением и питанием рыб в естественных водоемах, проводившиеся под руководством Б.П. Мантейфеля на примере рыб Рыбинского водохранилища, сопоставление этих наблюдений с данными о возможностях зрительной рецепции рыб и значении этого сенсорного канала в обеспечении стайных контактов позволило достаточно полно и наглядно раскрыть адаптивный смысл стайного образа жизни рыб.

Роль оптомоторной реакции в стайном поведении рыб рассматривалась в работах В.Р. Прохасова, Ю.П. Алтухова, Д.С. Павлова. Исследованию имитационных рефлексов и их значения в стайном поведении рыб, роли отдельных рецепторов в поддержании стайного поведения

были посвящены работы В.В. Герасимова, выполненные на морских видах. Автор подчеркивал высокую лабильность и пластичность стай рыб, полисенсорную основу поддержания согласованности поведения особей.

В настоящее время это весьма интересное как с научной, так и с прикладной точки зрения, направление этологических исследований практически не разрабатывается.

Такие аспекты пространственной структуры стай как зависимость дистанции между партнерами в стае от скорости плавания рыб, возможности восприятия особью маневрирования партнера и уверенной имитации его действий, а также уровни группового взаимодействия рыб в стаях различного типа были исследованы Л.И. Серебровым, М.Л. Заферманом.

*Групповое поведение, взаимоотношение в семейных группах, поведение во многовидовых сообществах.* К числу важных аспектов социального поведения рыб, привлекавших внимание таких отечественных исследователей как В.Р. Протасов и А.А. Дарков, относятся также групповое поведение рыб, их взаимоотношения в семейных группах и поведение во многовидовых сообществах. А.Д. Мочком были выделены у рыб по крайней мере три формы взаимоотношений между родителями и потомством. Впервые для рыб как представителей низших позвоночных отмечено существование сигнальной преемственности. Проведено сравнительное изучение этологической организации морских прибрежных сообществ рыб, выявлена этологическая конвергенция географически разобщенных и отличных по систематическому составу прибрежных сообществ. Разработан новый методологический подход - "этологометрия" рыб. Эти работы, в особенности связанные с изучением различных форм родительского поведения, продолжаются как у нас в институте, так и в других организациях.

#### *Поведение в системе хищник-жертва и пищевое поведение.*

Уже в ранних работах отечественных специалистов большое развитие получили исследования взаимоотношений типа хищник-жертва. Особое внимание было уделено изучению суточного ритма питания хищных видов рыб, доступности рыб-жертв, роли освещенности и приливно-отливной ритмики. Эти работы, выполненные под руководством профессора Б.П. Мантейфеля, позволили сформулировать понятие триотрофа, установить основные закономерности пищевого и оборонительного поведения.

Большое значение для понимания пищевого поведения имеют также экспериментальные работы В.С. Иалева по элективности питания рыб в зависимости от концентрации пищи, ее распределения и ряда других факторов. Детальное исследование тактики охоты ряда пресноводных



хищных рыб, определение направления и скорости бросков хищника на жертву позволили впервые получить убедительные доказательства способности рыб к экстраполяции. Работы в данном направлении продолжаются. Особенно заметный вклад в их развитие делается В.Н. Михеевым, выполнившим серию работ по оценке избирательности питания и пищедобывательному поведению рыб в экспериментальных и полевых условиях.

## МИГРАЦИИ РЫБ

Пристальное внимание в работах отечественных ученых уделялось изучению миграций рыб, представляющих собой одну из наиболее сложных форм поведения. Исследование путей миграций рыб в значительной мере было обусловлено потребностями промысла. Поэтому особый интерес советских ученых, особенно в 30-60-х годах, вызывали важные промысловые виды. Здесь следует упомянуть таких исследователей как П.Ю. Шмидт, И.И. Месяцев, Ю.Ю. Марти, Н.В. Лебедев, В.В. Васнецов, Б.П. Мантейфель, Н.Л. Гербицкий и др. Были проведены широкомасштабные исследования вертикальных миграций рыб и их адаптивного значения (Б.П. Мантейфель, С.Г. Зуссер, М.М. Кожов). На внутренних водоемах - водохранилищах, озерах и реках - значительный объем исследований был выполнен под руководством А.Г. Поддубного и Д.С. Павлова. При этом следует подчеркнуть, что А.Г. Поддубным и Л.К. Малиновым были успешно внедрены телеметрическое прослеживание рыб во время нерестовых миграций и гидроакустическая оценка пространственного распределения рыб, а Д.С. Павловым - методы ихтиопланктонных работ в связи с исследованиями покатных миграций молоди рыб. Эти направления работ достаточно успешно продолжают и в настоящее время.

### *Поведенческие реакции на абиотические факторы.*

В этом направлении был выполнен обширный цикл исследований. Изучение реакции рыб на течение началось с работ Ю.В. Мартинсена и Н.Е. Аслановой в 30-50-х годах. Крупные работы ведутся в ИПЭЭ РАН с 60-х годов (Д.С. Павлов). Исследованы локомоторные и ориентационные компоненты поведения рыб в потоке воды и реоградиентных условиях, взаимосвязь реореакции с распределением и миграциями гидробионтов. В настоящее время большое внимание уделяется влиянию турбулентности потока на поведение рыб.

*Фотореакция.* Фотореакции рыб посвящено большое количество исследований. Работы П.Г. Борисова, И.В. Никонорова и В.Р. Протасова сформировали основу для дальнейшего развития этого направления. Была разработана теория привлечения рыб на свет. В последующие го-

ды эти исследования развивались И.И. Гирсой, А.Г. Гусаром и другими специалистами.

*Термопреферендум.* Существенная экологическая значимость температурного фактора стимулировала активное изучение терморегуляционного поведения рыб в экспериментальных условиях и в естественной среде. Этими исследованиями в разные годы занимались В.С.Ивлев, И.И. Мантейльман, Г.Л. Шкорбатов. В последние годы наибольшее развитие эти работы получили в ИБВВ и в МГУ (А.Г. Поддубный, В.В.Лапкин, В.К. Голованов, А.М. Свирский, А.С. Константинов, В.В.Зданович и др.).

*Гидростатические реакции.* Давление также является одним из ведущих экологических факторов в жизнедеятельности рыб. Специальные исследования в этом направлении, начатые в лаборатории Б.П.Мантейфеля работами В.И. Цветкова, Д.С. Павлова и В.К. Нездолыя, в последние годы продолжены М.А. Скоробогатовым с соавторами.

Чрезвычайно важны, но крайне немногочисленны исследования по комплексному влиянию на поведение рыб нескольких факторов - света и давления (И.И. Гирса); света и температуры (Л.Ю. Бугров); света, давления, температуры и течения - работа группы авторов из лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН (Д.С. Павлов, Р.В.Садковский).

## СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ РЫБ

Анализ поведенческих реакций, управление поведением рыб невозможны без всесторонних знаний физиологических механизмов и параметров функционирования сенсорных систем.

*Зрение.* До недавнего времени изучение зрения и реакций рыб на зрительные стимулы было одним из основных направлений исследований. Фундаментальный вклад здесь был сделан В.Р. Протасовым, автором монографии "Зрение и ближняя ориентация рыб", Е.А. Бабуриной, изучавшей морфо-функциональную организацию зрения на ранних этапах развития рыб, Д.С. Павловым - в области оптомоторной реакции и функциональных особенностей зрения, Ю.Н. Сбикиным, выявившим онтогенетические изменения зрительной способности рыб. К сожалению, это направление исследований практически утратило в последние годы.

*Сейсмочувствительная система.* Классические работы Н.Н. Дислера, Г.А.Малюкиной по развитию и функции органов боковой линии не получили интенсивного развития в последние десятилетия, и публикации по данному вопросу практически отсутствуют в нашей стране.

*Слуховая система.* Мощный толчок в этом направлении дали работы В.Р. Протасова и его коллег по исследованию биоакустики рыб. Однако, начиная с 80-х годов, эти работы также были прекращены.

*Хеморецепция.* Первые исследования в области хеморецепции рыб в нашей стране проводились А.П. Андрияшевым, М.П. Ароновым, Д.С. Павловым в 40-50 годы, затем - Б.А. Флеровым, О.И. Шмальгаузен, Е.К. Бахтиным, Н.В. Бодровой и др. В конце 70-х годов изучение хеморецепции рыб было продолжено в лаборатории Г.А. Малюкиной - МГУ (Г.В. Девичина, А.О. Касумян, Е.А. Марусов, Н.Е. Лебедева, Л.С. Червова, Н.И. Пашенко, С.С. Сидоров), а также в ИПЭЭ (Ю.Б. Мантейфель, Д.С. Павлов, Б.В. Солуха и др.), ММБИ (И.А. Шнаровский, А.Д. Чинарина и др.), ИБВВ (Г.И. Флерова, Н.Н. Ружинская, П.А. Гдовский), Иркутском университете (Т.М. Дмитриева, В.А. Остроумов). В настоящее время работы в области хеморецепции интенсивно развиваются, главным образом в МГУ и ИПЭЭ. Основное внимание уделяется изучению обоняния рыб - структурной организации органа обоняния, функциональных характеристик обонятельной системы и ее роли в поведении, и особенно пищевом. В последние годы активно развивается новое направление исследований в области хеморецепции рыб, связанное с изучением вкусовой рецепции (А.О. Касумян, Г.В. Девичина).

У рыб существует и третий вид хеморецепции - общая химическая чувствительность, которая изучена чрезвычайно слабо. Ее исследование в 60-х годах проводилось в ЛГУ (Э.Ш. Айрапетянц, Н.Е. Василевская), затем - в МГУ, на примере тройничного нерва (Г.А. Малюкина, Л.С. Червова, Г.В. Девичина).

*Электрорецепция.* Работы по изучению электрорецепции рыб в нашей стране были начаты в 60-е годы В.Р. Протасовым, который внес большой вклад в этом направлении, опубликовав несколько монографий и сборников. В последующие годы это направление получило интенсивное развитие в ИПЭЭ (работы В.Д. Барона, Б.М. Басова, В.М. Ольшанского и др.). Аналогичные исследования проводились также в ММБИ (В.М. Муравейко), Санкт-Петербурге (Г.И. Аков, О.Б. Ильинский и др.), ИБВВ (В.В. Лапкин, Е.И. Извеков). В результате образовалась специфическая область исследований, получившая название электроэкологии рыб.

В обеспечении поведенческих реакций рыб принимают участие несколько отдельных сенсорных систем. Комплексный характер сенсорного обеспечения поведения рыб всегда привлекал внимание исследователей. Однако детальный анализ роли отдельных органов чувств в той или иной форме поведения рыб представляет определенные сложности и выполнен к настоящему времени только на примере пищевого поведения рыб (Д.С. Павлов, А.О. Касумян).

## ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РЫБ

Важную роль в поведении рыб наряду с инстинктивными реакциями играет обучение. Первые работы в данной области были проведены в России еще в 20-30-х годах (Ю.П. Фролов). Однако широкие исследования этой проблемы были начаты несколько позже - в 50-е годы. Изучение высшей нервной деятельности рыб велось по нескольким направлениям - физиологическому, экологическому, а также в аспекте нейрогормональной регуляции поведения. Исследование условно-рефлекторной деятельности рыб с физиологических позиций осуществлялось Л.Г. Ворониным, Н.В. Праздниковой, Г.А. Малюкиной, Р.Ю. Касимовым, Н.Е. Василевской и некоторыми другими специалистами, в настоящее время оно продолжается на кафедре ВНД МГУ (К.А. Никольская).

Экологическое направление исследований условно-рефлекторной деятельности рыб была начато Г.В. Поповым, а затем продолжено В.В. Герасимовым, Т.С. Лещевой, А.Ю. Жуйковым и др. Эти работы продемонстрировали большое биологическое значение процессов обучения в пищевом и оборонительном поведении рыб, межвидовые различия и онтогенетические изменения в процессах обучения, наличие имитационного поведения и опосредованного обучения, возможность быстрого обучения и существование нескольких типов обучения у рыб.

Исследование нейро-гормональной регуляции поведения рыб, а именно влияние гормонального статуса рыб на их миграционную активность, осуществлялось в 50-70-х годах (Н.Л. Гербицкий, И.А. Баранникова). В последние годы в ИПЭЭ начаты исследования по выяснению характера связи между уровнем содержания у рыб гормонов симпатико-адреналовой системы - катехоламинов и особенностями социального поведения особи, в частности ее иерархическим статусом. В ИПЭЭ и МГУ ведутся исследования влияния различных физиологически активных веществ (регуляторных пептидов, нейролептиков, антидепрессантов и т.п.) на высшую нервную деятельность рыб, их двигательную активность, пищевое и терморегуляционное поведение. Однако, это весьма интересное направление работ пока еще не получило должного развития.

## ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

*Рыболовство.* Как указывалось выше, одной из причин, обусловивших развитие работ по поведению рыб, была необходимость совершенствования промысловой разведки (Б.П. Мантейфель, Ю.Ю. Мартин, К.И. Юданов), техники и тактики рыболовства (И.И. Мясцев, М.П. Сомов, И.В. Никоноров, П.Г. Борисов, В.Р. Протасов, Д.В. Радаков, В.К. Коротков, А.И. Трещев, В.И. Мельников, Э.А. Карпенко и

др.) подводные исследования, выполнявшиеся во ВНИРО и других институтах Минрыбхоза, позволили уточнить уловистость ряда орудий лова, понять механизмы их работы и внести целый ряд полезных конструктивных изменений. Разрабатывались новые орудия лова, использующие реакцию рыб на свет и электрический ток.

*Воспроизводство и аквакультура.* Результаты исследований пищевого поведения, особенностей обучения рыб, врожденных поведенческих реакций находят все большее применение в рыбоводстве: при кормлении, определении плотности посадки, сортировке посадочного материала, выпуске рыб с рыбоводных заводов в естественные условия. В этой связи можно упомянуть о работах В.В. Лавровского, А.Ю. Жуйкова, Т.С. Лещевой, Р.П. Ходоровской и др. В связи с поиском высокоэффективных пищевых стимуляторов весьма перспективными являются результаты исследования вкусовой и обонятельной чувствительности рыб к пищевым стимулам (А.О. Касумян, С.С. Сидоров). В ряде работ рассмотрены возможности применения в рыбоводстве биотелеметрии, анестезиоров, электростимуляции и электронаркоза.

*Охрана.* Детальные знания о закономерностях поведения рыб в полове воды послужили основой для разработки экологических, поведенческих и физических способов защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения. Как показывает практика, применение экологических способов защиты в ряде случаев позволяет эксплуатировать водозаборы без применения специальных рыбозащитных устройств, поэтому экологические способы обладают чрезвычайно большими потенциальными возможностями. Сотрудниками ИПЭЭ в содружестве со специалистами других институтов и ведомств созданы принципиально новые и эффективные рыбопропускные сооружения, а также рыбозащитные устройства, позволяющие поддерживать естественное воспроизводство рыб в условиях широкомасштабного гидротехнического строительства. Многие из этих сооружений и устройств реально используются на практике уже в течение ряда лет.

*Поведенческие тест-реакции.* Поведение рыб зачастую является весьма тонким и четким тестом на воздействие различного рода неблагоприятных факторов. В связи с этим все чаще предпринимаются попытки использования отдельных реакций или сенсорных систем для тестирования подобных воздействий (МГУ, ММБИ, ИБВВ, ИПЭЭ).

*Общие принципы управления рыб.* Обобщение исследований различных форм поведения рыб, детальный анализ поведенческих реакций на различные стимулы позволили разработать ряд общих принципов и предложить конкретные способы управления поведением рыб (Д.С. Павлов).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В небольшой статье невозможно достаточно полно представить весь спектр направлений, работ и результатов, полученных отечественными исследователями в такой интенсивно разрабатываемой области как поведение и сенсорные системы рыб. Одна из целей настоящей публикации - показать, что внимание к этим исследованиям в нашей стране постоянно поддерживалось на высоком уровне. Это определялось как динамикой развития биологии в целом и зоологии в частности, так и потребностями практики, необходимостью решения конкретных прикладных задач.

Периоды проведения интенсивных исследований по тем или иным направлениям поведения и рецепции рыб были тесно связаны с именами крупных талантливых ученых, сформировавших научные коллективы. В 50-60-е годы в нашей стране активно разрабатывались проблемы стойкого поведения рыб и поведенческих адаптаций, регулирующих взаимоотношения в системе хищник-жертва у рыб. Большое внимание уделялось изучению гидродинамических характеристик рыб, структуры и функционирования органов зрения, боковой линии и слуха. В последующие годы существенное развитие получили исследования поведения рыб в потоке воды, социальных взаимоотношений, ориентации рыб и их реакций на свет. В последнее десятилетие наиболее интенсивно разрабатываются вопросы, связанные с миграционным поведением рыб, выяснением эволютической структуры рыбных сообществ, пространственным распределением в водоемах, изучением химической и электрической сигнализации, а также структурно-функциональной организации сенсорных систем. Наблюдается смещение интересов исследователей от описания феноменологии поведенческих актов или реакций к изучению механизмов поведения, эволютической структуры сообществ рыб, внутри- и межвидовых коммуникационных отношений. Следует подчеркнуть, что в большинстве случаев исследование общих закономерностей поведения и рецепции рыб тесно связано с изучением видовой, популяционной и экологической специфики поведенческих реакций, морфологии и функции сенсорных систем, что является несомненным и важным достоинством исследований отечественных специалистов.

Оценивая динамику развития исследований поведения и рецепции рыб в нашей стране в целом и за последние 5-8 лет, обнаруживается следующее: имеется ряд направлений, в которых, несмотря на сложное время, интенсивность работ не только не снизилась, но в ряде случаев существенно возросла. Это касается исследований миграций и распределения, прежде всего молодых пресноводных рыб. Достаточно плодотворно развиваются работы в области изучения пищевого поведения рыб. Весьма активно и успешно ведется изучение роли в поведении таких

сенсорных систем, как электрорецепция и, особенно, хеморецепция рыб. Здесь в последние годы удалось начать и широко развернуть такое новое направление, как изучение вкусовой чувствительности и ее роли в пищевом поведении рыб. В связи с общим вниманием к проблемам загрязнения окружающей среды набирают силу работы по выяснению влияния различных антропогенных факторов, прежде всего химического загрязнения воды, на поведение и рецепцию рыб. Продолжаются прикладные исследования поведения рыб в связи с актуальными проблемами рыболовства и аквакультуры.

Вместе с тем, становится совершенно очевидным, что многие направления наших исследований либо полностью прекратились, либо резко сокращены. Это касается прежде всего исследований стайного поведения рыб, которое некоторое время назад привлекало большое внимание отечественных специалистов из академических институтов и прикладных организаций. Эпизодическими стали работы в области репродуктивного и оборонительного поведения рыб. Фактически прекратилось изучение зрения и слуха, акустической и зрительной сигнализации, функции боковой линии и особенностей оптомоторной реакции рыб.

Во многих научных учреждениях, особенно относящихся к системе Комитета по рыболовству Российской Федерации, происходит свертывание или ликвидация специализированных научных подразделений и исследовательских групп. Это привело к вынужденной переориентации ряда специалистов, занимавшихся проблемами поведения рыб.

Тем не менее, положительным является тот факт, что за время, прошедшее после I-го Совещания по поведению рыб (1989), появилось достаточное число молодых специалистов. Необходимо также подчеркнуть, что многие из наших коллег активно участвуют в конкурсах и программах различных научных фондов, причем не только отечественных (РФФИ, "Экологическая безопасность России", "Биоразнообразие"), но и международных. Дополнительное финансирование по грантам позволило не только сохранить некоторые сложившиеся коллективы, но и развернуть новые интересные исследования.

## ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

Голованов В.К.  
ИБВВ РАН, Борок

Терморегуляционное поведение рыб представляет специфический вид адаптации к температурному фактору среды, особый тип поведения, в основе которого лежит самопроизвольный выбор оптимальных зон температур в градиентных условиях.

В пространственно-временном гетеротермальном поле отдельные особи или группы рыб, как правило, не остаются в диапазоне температур, к которому они были первоначально акклиматизированы. В зависимости от многих причин - температур акклиматизации, происхождения (тепло- или холодолюбивые виды), сезона года, возраста животных и стадии их половой зрелости, времени суток и других факторов - рыбы начинают движение в другие, более теплые или холодные участки экспериментальной установки или естественного водоема. Скорость и направление подобных перемещений у разных видов существенно отличаются. По исходному определению Фрая (Fry, 1947), температура или интервалы температур, в которых данная группа рыб сосредотачивается после предоставления им возможности свободного выбора, носят название *избираемых* (или *предпочитаемых*).

Короткая (минуты-часы) продолжительность опытов позволяет фиксировать сам факт реакции термонирования, ее первый начальный этап. Однако только при длительной регистрации (порядка 2-12 суток в зависимости от ряда условий) в эксперименте и, что более сложно, в естественных водоемах удастся определить *конечные избираемые* (или *окончательно предпочитаемые*) температуры, в которых все особи в конце концов сосредотачиваются, независимо от их термального прошлого (Fry, 1947).

Температура, как известно, является важным фактором внешней среды, определяющим практически все стороны жизнедеятельности гидробионтов. Суммарное влияние среды на каждый конкретный организм (а также вид, популяцию) было условно подразделено Фраем (Fry, 1947) на так называемые факторы: летальные, маскирующие, направляющие, контролирующие, лимитирующие и добавочные (вспомогательные). Терморегуляционное поведение, как адаптация, отражает направляющее ("directive") воздействие динамичной водной массы, которая окружает и поддерживает пойкилотермных животных в ходе чередования их сезонных жизненных циклов.

В пользу классификации терморегуляционного поведения как биологической адаптации, в первую очередь, онтогенетической, то есть



являющейся на организменном уровне (Шкорбатов, 1982, 1986), свидетельствует прежде всего тот факт, что в процессе сезонно-возрастной суточной изменчивости конечных избираемых температур (КИТ) можно наблюдать проявление самых разных форм онтогенетических адаптаций - латентаций, конформаций и регуляций.

Кроме того, сам процесс выбора КИТ сопровождается акклимационно-протекающей в аналогичные акклимационные сроки - от 5-8 до 10-15 сут. (Лапкин и др., 1981; Хлебович, 1981; Свирский, Голованов, 1991). Это позволяет водным животным своевременно компенсировать те физиологические и биохимические изменения, которые возникают при изменении температур окружающей среды в процессе постоянного выбора и доведения оптимальных термозон - конечного термопреферендума.

Вместе с тем между акклимацией и поведенческой терморегуляцией существует принципиальная разница. Если в первом случае организм действует за изменением условий среды пассивно, то во втором - происходит спонтанный, самопроизвольный поиск и выбор, вероятно, более оптимальных в соответствующий сезон года термозон с учетом онтогенетических особенностей и стадии половой зрелости рыб (Reynolds, Casterlin, 1980; Голованов, 1984; Лапкин и др., 1990).

К настоящему времени реакции термопреферендума продемонстрированы более чем у 250 видов рыб (около 60 различных семейств). Виды, обитающие как в умеренных широтах, так и в тропических, арктических антарктических областях, представители разных таксономических групп - миноги, хрящевые и костные рыбы (хрящевые и костные ганоиды, костистые), проявляющие самую разнообразную экологическую специфику и обладающие разным уровнем организации, - в градиентных условиях температуры неизменно проявляют, хотя и в неодинаковой степени, реакцию температурного выбора.

Обобщенные данные о конечных избираемых температурах рыб различных семейств, полученные на основе собственных экспериментов Голованов (1984), анализа обзоров (Cherry, Cairns, 1982; Coutant, 1974; Ferguson, 1958; Jobling, 1981; Spotila et al., 1979) и отдельных работ Ваганова, Лапкина, 1982; Свирский, Голованов, 1991; Свирский, Балтоян, 1994; Свирский, Лапкин, 1987; Barans, Tubb, 1973; Barila, Stauffer, 1980; Hokanson, 1977; Medvick, Miller, 1979; Reutter, Herdendorf, 1974; Reynolds, Casterlin, 1978, 1981), представлены в табл. 1.

К настоящему времени наиболее изученное семейство - *Cyprinidae*, в котором тщательно исследовано более 20 видов, в основном, европейских и североамериканских.

Как видно из табл. 1, наряду с видами, имеющими сравнительно узкие диапазоны, существуют и такие, которые, отражая сезонно-возрастные особенности терморегуляции, показывают сравнительно широкие интервалы КИТ (карповые, окуневые, косячные сомки и др.) вместе с тем в толще воды существуют и такие температуры, которые

ниченном верхними и нижними летальными температурами, отдельные представители семейств придерживаются строго определенных участков, "располагаясь" между крайними значениями конечного термопреферендума от 1-3 °C у нототенневых до 39 °C у гамбузии.

**Таблица 1.** Обобщенные данные о конечных избираемых температурах рыб различных семейств в толерантном диапазоне жизнедеятельности.

Семейства	Суммарные диапазоны конечных избираемых температур, °C
<i>Nototheniidae</i> (нототенневые)	1 - 3
✓ <i>Gadidae</i> (тресковые)	1 - 21
<i>Salmonidae</i> (лососевые)	6 - 21
<i>Coregonidae</i> (сиговые)	9 - 17
<i>Cottidae</i> (керчаковые)	10 - 16
<i>Osmeridae</i> (корюшковые)	12 - 13
<i>Petromysionidae</i> (миноговые)	13 - 14
<i>Pleuronectidae</i> (камбаловые)	16 - 17
<i>Anguillidae</i> (утревые)	16 - 18
<i>Gasterosteidae</i> (колюшковые)	16 - 18
<i>Clupeidae</i> (сельдевые)	16 - 25
<i>Acipenseridae</i> (осетровые)	17 - 26
<i>Pomacentridae</i> (помацентровые)	20 - 30
<i>Acanthuridae</i> (хирурговые)	21 - 30
<i>Gobiidae</i> (бычковые)	22
<i>Serranidae</i> (каменные окуни)	22 - 25
✓ <i>Esocidae</i> (щуковые)	24 - 26
<i>Engraulidae</i> (анчоусовые)	20 - 32
<i>Lepisosteidae</i> (панцирниковые)	25 - 33
<i>Cichlidae</i> (цихлиды)	28 - 32
<i>Amiidae</i> (амиевые)	29 - 31
<i>Cyprinidae</i> (карповые)	1 - 32
<i>Percidae</i> (окуневые)	3 - 28
<i>Ictaluridae</i> (кошачьи сомики)	6 - 34
<i>Centrarchidae</i> (ушастые окуни)	10 - 33
<i>Catostomidae</i> (чукучановые)	12 - 30
<i>Cyprinodontidae</i> (карпоzubые)	21 - 40
<i>Poeciliidae</i> (гамбузиновые)	27 - 35

Обобщенные данные дают лишь общее представление, не раскрывая с разнообразие термопреферентных реакций у отдельных видов каждого конкретного семейства. Как в пределах одного вида, так и при жвидовом сравнении выявлены яркие примеры сезонных, суточных, погенетических, а также популяционных особенностей КИТ.

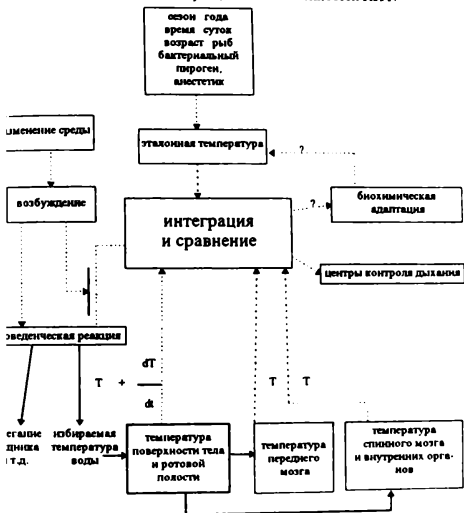


Рис.1 Схема-описание роли ЦНС в поведенческой терморегуляции рыб при изменении температур окружающей среды. Прерывистые линии - потоки информации, сплошные линии - включение энергетических потоков. Блоки - эталонная температура, интеграция и сравнение, возбуждение - относятся к процессам, происходящим непосредственно в ЦНС (по Crawshaw, 1977).

Этолого-физиологический механизм выбора температурных зон в градиенте действия фактора сложен и малоизучен (Neill, 1979; Sullivan, 1954). Как было показано Салливан, проявление терморегуляционного поведения у рыб возможно только при нормальном функционировании анализаторов и нервного аппарата в целом (терморесепторы, головной мозг, двигательные мышцы). Гетерогенная акклимация карпа *Cyprinus carpio* (L.) и американской палли *Salvelinus fontinalis* (Mitch.) в экспериментах Мюллера (Muller, 1977), опыты по нагреву и охлаждению переднего мозга рыб с помощью термодов (Crawshaw, Hammel, 1971 и др.), а также другие данные позволили Кроушоу (Crawshaw, 1977) построить гипотетическую схему, демонстрирующую роль ЦНС в процессе температурного предпочтения у различных видов рыб (рис. 1).

Предполагается, что именно в отделах переднего мозга холодно-кровных животных происходит анализ постоянно получаемой термальной информации, ее оценка и сравнение с так называемыми "эталонными температурами". Последние могут различаться в зависимости от времени года и суток, возраста животных и их физиологического статуса. В результате происходит активация поведенческих, дыхательных и других реакций, а также, вероятно, включение акклимационных (компенсаторных) механизмов. В силу сравнительно малой изученности терморесепторных систем и этологических особенностей термопреферендума морских и пресноводных рыб как отдельные элементы этолого-физиологического механизма температурного выбора, так и вся схема в целом требует дополнительных исследований и уточнений.

Разнообразие траекторий движения рыб в пространственно-временном гетеротермальном поле, приводящее к достижению стабильных участков выбора - конечных избираемых температур, тщательно и всесторонне проанализировано в работах В.В.Лапкина с соавторами (1979) и А.М.Свицкого (1996). Опыты короткой продолжительности, в особенности при использовании набора акклимационных температур и методов графической интерполяции, также позволяют рассчитывать предполагаемые зоны КИТ с ошибкой, не превышающей 1 °C (Reynolds, Casterlin, 1979), а в ряде случаев фиксировать и сам факт сезонных изменений КИТ (Поддубный и др., 1976, 1978).

Парадигма "конечного преферендума" Фрая, сформулированная канадским исследователем намного раньше многочисленных экспериментов по поведенческой терморегуляции рыб в 1960-1980 годы, заключается в двойном ( биартитном) определении термина "конечный термопреферендум" (Fry, 1947). По одному из них КИТ - температуры, при которых температуры акклимации и избираемые равны, по другому КИТ - температуры, к которым гидробионты "притягиваются" (реакции "gravitation") или которых они достигают в градиенте действия фактора независимо от их температур акклимации (термального прошлого)

парадигма была сформулирована без учета возможного влияния нетерильных факторов как экзо-, так и эндогенного характера (сезона года, фотопериода, времени суток, возраста животных, освещенности, соли, инфекций, пищи, токсикантов, особенностей социального поведения и др.), отражающих в целом своеобразный акклиматизационный статус водных животных. Анализируя влияние разных факторов на терморегуляционное поведение гидробионтов, необходимо дополнительно уточнить, на каком из двух этапов - начальном или стабильного выбора происходит оценка.

В процессе чередования сезонных жизненных циклов каждой особи популяции конкретный вид существует в диапазоне температур, верхние и нижние летальные значения которых выражают собой температурный пессимум воздействия водных масс. С другой стороны, в различные сезоны года присутствуют отрезки времени с такими температурами в водоемах, в течение которых рыбы наиболее эффективно питаются, растут, размножаются и мигрируют. Эти отрезки представляют температурный оптимум воздействия окружающей среды.

Как правило, оптимум жизнедеятельности гидробионтов (один или несколько) совпадает с зоной КИТ (Ивлев, 1958), которые, являясь, таким образом, важным качественным и количественным критерием холодо-физиологического оптимума (Голованов, 1995). Вышеприведенное доказано при тщательном анализе различных физиологических реакций молоди нерки *Oncorhynchus nerca* Walb., представляющих в основном реакцию целостного организма (Brett, 1971). Большинство приведенных показателей обмена, работы, роста, аппетита и кровообращения имеют оптимум в зоне около 15 °C, практически совпадающая с интервалами КИТ нерки (табл.2). Аналогичные результаты получены и в других видах - синезаберном солнечнике *Lepomis macrochirus afinesque* и большеротом окуне *Micropterus salmoides* Lacépède (Reitinger, Fitzpatrick, 1979). Высокий коэффициент корреляции (0.937) между оптимумом роста и КИТ, полученный на основании данных по 3 видам рыб (Jobling, 1981), указывает к тому же на потенциальную возможность использования термотермальных сред для выращивания многих промысловых видов рыб и беспозвоночных. В отличие от экспериментальных, в естественных условиях достижение оптимума роста посредством термопреферентных реакций значительно усложняется (Brett, 1971). В обоих случаях, тем не менее, терморегуляционное поведение эктотермов обеспечивает высокую биоэнергетическую эффективность, своевременно "подгоняя" оптимумы под изменяющиеся условия среды (Лекявичус, 1986).

**Таблица 2.** Эколого-физиологические реакции молоди нерки *Oncorhynchus nerka Walb.* в диапазоне температур, близких к оптимальным ( по Brett, 1971)

Функции	Отдельные показатели	постоянное увеличение	Реакции увеличения изгиб	верхнее плато	Температурный оптимум, °C (± 10% реакции)
Толерантность	Верхние летальные температуры			X	—
	Нижние летальные температуры	X			—
Преферендум	Конечные избираемые температуры		X	?	15±5
Обмен	Скорость стандартного обмена	X			—
	Скорость активного обмена		X		+10 15.2
	Метаболический резерв		X		+5 15.2
	Расходы на движение	X			—
	Нагрузка кислородного долга		X		+3 15.2
Работа	Максимальная поддерживаемая скорость		X		+10 15.7
	Максимальная произвольная скорость		X		+2 15.3
	Смерть от переутомления				—
Рост	Скорость роста (избыточный рацион)		X		15±2

	Скорость роста (ограниченный рацион)	X		15 → 5±2
	Эффективность превращения пищи (все рационы)	X		11.5±4
аппетит	Произвольное потребление пищи	X		17.4 <sup>45</sup>
пищеварение	Скорость опорожнения желудка	X	?	—
сердце-сосудистое кровообращение	Сердечный ритм в покое	X		—
	Сердечный ритм при нагрузке	X		—
	Кровяное давление в покое	X		15.4 <sup>43</sup>
	Кровяное давление при нагрузке	X		15.4 <sup>43</sup>
	Сердечный выброс в покое	X		—
	Сердечный выброс при нагрузке	X		—
	Работа сердца в покое	X	?	—
	Работа сердца при нагрузке	X		15.2 <sup>44</sup>
	Сердечный резерв	X		15.3 <sup>45</sup>
СЕГО:	% типа реакции	40%	56%	4%
ТОГО:	увеличение, изгиб, падение			выше 15°C = 7% при 15°C = 79% ниже 15°C = 14%

Конечный термопреферендум, сформулированный Фрасм (Fry, 1947) обоснованный В.С. Ивлевым (1958) как общевидовой эколого-физиологический показатель, в то же время весомо характеризует оптимальные сезонные, суточные и онтогенетические особенности жизненных циклов гидробионтов на уровне организма, вида, популяции (Голованов, 1995).

**Таблица 2.** Эколого-физиологические реакции молоди нерки *Oncorhynchus nerca* Walb. в диапазоне температур, близких к оптимальным (по Brett, 1971)

Функции	Отдельные показатели	постоянное увеличение	Реакции увеличения изгиб	верхнее плато	Температурный оптимум, °C (± 10% реакции)
Толерантность	Верхние летальные температуры			X	—
	Нижние летальные температуры	X			—
Преферендум	Конечные избираемые температуры		X	?	15±5
Обмен	Скорость стандартного обмена	X			—
	Скорость активного обмена		X		+10 15.2
	Метаболический резерв		X		+5 15.2
	Расходы на движение	X			—
	Нагрузка кислородного долга		X		+3 15.2
Работа	Максимальная поддерживаемая скорость		X		+10 15.7
	Максимальная произвольная скорость		X		+2 15.3
	Смерть от переутомления				—
Рост	Скорость роста (избыточный рацион)		X		15±2



	Скорость роста (ограниченный рацион)	X		15 → 5±2
	Эффективность превращения пищи (все рационы)	X		11.5±4
апетит	Произвольное потребление пищи	X		17.4 <sup>3</sup>
пищеварение	Скорость X опорожнения желудка		?	—
сердце- ращение	Сердечный X ритм в покое			—
	Сердечный X ритм при нагрузке			—
	Кровяное давление в покое	X		15.4 <sup>3</sup>
	Кровяное давление при нагрузке	X		15.4 <sup>3</sup>
	Сердечный X выброс в покое			—
	Сердечный X выброс при нагрузке			—
	Работа X сердца в покое		?	—
	Работа сердца при нагрузке	X		15.2 <sup>4</sup>
	Сердечный X резерв			15.3 <sup>5</sup>
ТЕГО:	% типа реакции	40%	56%	4%
ТОГО:	увеличение, изгиб, падение			выше 15°C = 7% при 15°C = 79% ниже 15°C = 14%

Конечный термопреферендум, сформулированный Фрасм (Fry, 1947) обоснованный В.С. Ивлевым (1958) как общевидовой эколого-физиологический показатель, в то же время весомо характеризует оптимальные сезонные, суточные и онтогенетические особенности жизненных циклов гидробионтов на уровне организма, вида, популяции (Лаванов, 1995).

Таблица 3. Конечные избираемые температуры рыб в разные сезоны года

Семейство	Вид	Возрастная группа	Конечные избираемые температуры				Сезонная зависимость	Источники
			Зима	Весна	Лето	Осень		
<i>Acanthuridae</i>	<i>Acanthurus triostegus sandwicensis</i>	молодь		27.5	31.4-28.2		нет	(1)
		взрослые	29.4	27.2			нет	(1)
<i>Atherinidae</i>	<i>Atherinops affinis</i> Ayres 1860	молодь	26.0		27.0		нет	(2)
<i>Catostomidae</i>	<i>Catostomus commersoni</i> Lacepede	взрослые			21.5-24.2	22.4	нет	(3)
<i>Centrarchidae</i>	<i>Ambloplites rupestris</i> Rafinesque	взрослые	21.6	20.5	18.7	22.8	есть	(3)
	<i>Lepomis ibbosus</i> Linnaeus	взрослые		24.2	27.7		нет	(3)
	<i>Lepomis macrochirus</i> Rafinesque	взрослые	27.4		31.5	25.0	есть	(3)(4)
	<i>Micropterus dolomieu</i> Lacepede	молодь	18.0	19-24.0	31.0	24-27.0	есть	(5)
		взрослые	12-13.0	15-16.0	30.0	21-23.0	есть	(5)
	<i>Pomoxis nigromaculatus</i> Lesueur	взрослые	20.5	21.0	21.7	22.2	нет	(3)
	<i>Pomoxis annularis</i> Rafinesque	взрослые	19.8	18.3	19.4	10.4	есть	(3)
	<i>Chaetodon multicinctus</i>	молодь	27.2	27.2		27.2	нет	(1)
		взрослые	24.0	24.0	24.0	24.0	нет	(1)
<i>Clupeidae</i>	<i>Dorosoma cepedianum</i> Lesueur	взрослые			19.0	20.5	нет	(3)
	<i>Alosa pseudoharengus</i> Wilson	молодь	20.0		24.8	24.8	есть	(6)
		взрослые	11.5	21.0	16.0	16.0	есть	(6)
	<i>Cottus cognatus</i> Richardson	молодь			13.3	13.3	нет	(7)
<i>Cyprinidae</i>	<i>Abramis brama</i> L.	молодь	1;6;14	14;27	14;27	1;6;14	есть	(8)(9)
		взрослые	3-8.0	9; 19-20	8-10.0	7-8.0	есть	(8)
	<i>Abramis ballerus</i> L.	молодь	4;12;25		26-27.0		есть	(8)
	<i>Blicca bjoerkna</i> L.	взрослые	6-12.0	9-12;23	24.0	17.0	есть	(8)
		молодь			26.5	21;10	есть	(10)
	<i>Rutilus rutilus</i> L.	молодь	2-6;24	6;25	23-26.0	15;21	есть	(8)
		взрослые	2-7.0	19-24.0	8;21	6-7.0	есть	(8)
	<i>Cyprinus carpio</i> L.	молодь		29-30.0	29-31.0	29-31.0	нет	(8)
		взрослые		27.4	29.7		нет	(3)
	<i>Carassius auratus</i> L.	молодь	27.0	27.0	28-29.0	28-29.0	нет	(8)
		взрослые	25-26.0	26-27.0	24-25.0	25.0	нет	(8)
		взрослые	24.2	25.3	27.0	24.0	нет	(3)

	<i>Notemigonus crysoleucas</i> Mitchill	взрослые	16.8	23.7	22.3	21.0	есть	(3)
	<i>Notropis</i>	молодь	10-12.0	13-15.0	22.0	14.0	есть	(5)
	<i>atherino-</i>	взрослые	5-9.3	16.0	22-24.0	15-17.0	есть	(5)
	<i>Ides Rafinesque</i>							
	<i>Notropis</i>	взрослые	10.2	14.3			есть	(3)
	<i>hudsonius Clinton</i>							
	<i>Rhodeus</i>	взрослые	19-23.5	21.5	27.0	15-17.0	есть	(11)
	<i>sericeus Pallas</i>							
astero- eidae	<i>Gastero-</i>	взрослые		5.0	5-7.0	5-7.0	нет	(12)
	<i>steus aculeatus L.</i>							
obiidae	<i>Gillich-</i>	взрослые	17.1-20.6		16.9-20.3		нет	(13)
	<i>thus mirabilis Cooper</i>							
taluri- ze	<i>Ictalurus</i>	взрослые	11.9	23.5	24.9	23.6	есть	(3)
	<i>nebulosus Lesueur</i>							
	<i>Ictalurus</i>	взрослые			25.2	25.3	нет	(3)
	<i>punctatus Rafinesque</i>							
	<i>Noturus</i>	взрослые	5.2-5.8		25.1		есть	(3)
	<i>flavus Rafinesque</i>							
smere- ze	<i>Osmerus</i>	молодь	2;13	2;14			нет	(14)
	<i>eperla-</i>	взрослые	11-13.0	10-14.0	12-13.0	11-14.0	нет	(14)
	<i>nus L.</i>							
ercidae	<i>Perca flu-</i>	молодь	3.5;25.6	26.3	25.5	3.5;26.7	нет	(15)
	<i>viatilis L.</i>	взрослые	7.0	9.1	10;23		есть	(15)
	<i>Perca la-</i>	молодь	10-13.0	18.0	25-27.0	28.0	есть	(5)
	<i>wescens</i>	взрослые	7-12.0	13-16.0	27.0	22-25.0	есть	(5)
	<i>Mitchill</i>	взрослые	14.0		21.0	20.0	есть	(3)
leuro- ctidae	<i>Pleuro-</i>	взрослые	16-17.0	16-17.0	16-17.0		нет	(11)
	<i>nectes platea L.</i>							
omace- ridae	<i>Abudef-</i>	молодь	30.1	30.1	30.1		нет	(1)
	<i>dus abdo-</i>	взрослые	25.3	25.9			нет	(1)
	<i>minalis Forscale 1775</i>							
iani- ze	<i>Aplodin-</i>	взрослые			26.5	19.6	есть	(3)
	<i>ius grunniens Rafinesque</i>							
тапи- ze	<i>Morone</i>	молодь	10-13.0	16-18.0	27.8-31	28.5	есть	(5)
	<i>chrysops</i>	взрослые	12-17.0	12-17.0	28-30.0	16-17.0	есть	(5)
	<i>Rafinesque</i>							

Примечание. Данные взяты из следующих источников - Medvick, J. L., 1979 (1); Ehrlich et al. 1979 (2); Reutter, Herdendorf, 1974 (3); Bestinger, J. P., 1979 (4); Barans, Tubb, 1973 (5); Otto et al., 1976 (6); Symons et al., 1976 (7); Голованов, 1984, (8); Свирский, Голованов, 1991 (9); Поддубный др., 1976 (10); Zahn, 1963 (11); Roed, 1979 (12); DeVlaming, 1971 (13); Иванов, Лапкин, 1982 (14); Свирский, Лапкин, 1987 (15). 1. Молодь - рыбы размерами менее 100 мм. 2. Наличие сезонной зависимости - при разнице между ИТ в 2 сезона года более 4°C, размерность "термальной ниши" (Magnuson et al., 1979)

Несмотря на то, что сезонные изменения избираемых температур у рыб были показаны уже в первых непродолжительных опытах (Sullivan, Fisher, 1953), только последние исследования (Голованов, 1984; Лапкин и др., 1979, 1981; Поддубный и др. 1978; Свирский, Голованов, 1987; Свирский, Лапкин, 1987; McCauley, Huggins, 1979; Reutter, Herdendorf, 1974) внесли определенную ясность в решение вопроса. Экспериментальные данные, характеризующие сезонную динамику КИТ ряда видов рыб (17 семейств, 36 видов), приведены в таблице 3. Наиболее подробно и тщательно исследованы лещ *Abramis brama* L., плотва *Rutilus rutilus* L., золотой карась *Carassius carassius* L., обыкновенный окунь *Perca fluviatilis* L. и радужная форель *Salmo gairdneri* Rich. (Голованов, 1984; Голованов и др., 1995; Лапкин и др., 1979, 1981, 1990; Поддубный и др., 1978; Свирский, Голованов, 1991; Свирский, Лапкин, 1987).

Сезонные особенности терморегуляционного поведения позволили вначале разделить рыб на определенные группы (одно- и двухуровневые), избирающие своеобразные "зимние" и "летние" зоны температур в толерантном диапазоне жизнедеятельности. Данные группы характеризуются различными типами адаптации к температурному фактору среды (Лапкин и др., 1990). В дальнейшем на основании анализа опытов с сеголетками, годовиками и двухлетками леща с акклимацией в широком диапазоне температур (от 2 до 30 °C) было обнаружено, что число подобных устойчивых уровней несколько больше (соответственно 1, 6, 14 и 27 °C), а выбор каждого из них определяется сложным взаимодействием 3 факторов: температур акклимации, наличия корма и степени упитанности рыб (Голованов и др., 1988; Свирский, Голованов, 1991). Аналогичное поведение, очевидно, будет характерно и для других эвритермных видов умеренных широт (молоди и взрослых рыб).

В градиенте температур половозрелые особи леща и плотвы в весенний период "мигрируют" из низких температур в более высокие, что можно охарактеризовать как стремление выйти на нерестовые участки. В то же время, выбор в осеннее время половозрелыми рыбами (окунем старше 4 лет) низких температур связывается с наступлением половой зрелости и необходимостью для определенных видов, в частности, окуневых, воздействия низких температур на протяжении определенных отрезков времени (Свирский, Лапкин, 1987). Таким образом, различный характер гаметогенеза и сезонного прохождения половых циклов может определять выбор того или иного стабильного уровня у созревающих и зрелых особей.

Не менее значимы для рыб разных видов и суточные вариации конечного термопреферендума (табл.4). Широко известны явление суточных вертикальных миграций (Малинин и др., 1996, наст. сборник) и способность некоторых видов преодолевать в считанные минуты интервалы температур, превышающие 10-15 °C (Brett, 1971).

**Таблица 4.** Суточная динамика конечных избираемых температур рыб

	Возраст, размер	Конечные температуры Днем	избираемые Ночью	Разница КИТ	Источники
Разница КИТ незначительна					
<i>hithurus triostegus</i>	взрослые	29.3	28.6	0.7	(1)
<i>defduf abdominalis</i>	молодь	30.4	29.2	1.2	(1)
	взрослые	24.8	25.7	0.9	(1)
<i>stes fuscus</i>	молодь	23.1	23.5	0.4	(2)
<i>thigaster jactator</i>	—	26.9	26.5	0.4	(3)
<i>itripterus americanus</i>	—	15.4	15.0	0.4	(4)
<i>chithus mirabilis</i>	—	17.1	17.1	0.0	(5)
<i>eacanthus gloriosus</i>	—	28.5	28.5	0.0	(6)
<i>luris natalis</i>	молодь	28.6	29.1	0.5	(7)
	взрослые	27.9	27.6	0.3	(7)
<i>astomus commersoni</i>	—	24.2	24.0	0.2	(8)
<i>etodon multicinctus</i>	молодь	26.8	26.2	0.4	(1)
	взрослые	24.7	23.5	1.2	(1)
КИТ выше в дневное время					
<i>rasoma flavescens</i>	—	23.0	19.0	4.0	(9)
<i>a calva</i>	—	32.0	28.8	3.2	(10)
<i>c masquinongy</i>	—	27.3	21.9	5.4	(11)
<i>a flavescens</i>	—	23.8	16.7	7.1	(12)
<i>axius auratus</i>	—	29.8	26.0	3.8	(13)
<i>ropterus dolomieu</i>	—	30.1	26.6	3.5	(14)
<i>gonus mukusun</i>	годовики	15.0	9.0	6.0	(15)
КИТ выше в ночное время					
<i>idopleuronectes platessa</i>	—	17.6	19.7	2.1	(16)
<i>ipiger longirostris</i>	—	25.3	27.1	1.8	(17)
<i>astomus commersoni</i>	10-20 см	21.5	23.8	2.3	(18)
<i>io trutta</i> (кумжа)	взрослые	10.3	13.7	3.4	(19)
<i>ropterus salmoides</i>	—	27.1	29.5	2.4	(14)
<i>io gairdneri</i>	молодь	13.8	16.3	2.5	(20)
	3-4 мес.				

**Примечание.** Данные взяты из следующих источников - Medvick, ler, 1979 (1); Reynolds, Casterlin, 1981 (2); Casterlin, Reynolds, 1980 Reynolds, Casterlin, 1982 (4); DeVlaming, 1971 (5); Casterlin, Reynolds, ) (6); Reynolds, Casterlin, 1978a (7); Reynolds, Casterlin, 1978b (8), nolds, Casterlin, 1980a (9); Reynolds, Casterlin, 1978c (10); Reynolds, terlin, 1979a (11); Reynolds, Casterlin, 1979b (12); Reynolds, Casterlin, 7 (13); Reynolds, Casterlin, 1978d (14); Свирский, Валтонен, 1994 (15), terlin, Reynolds, 1982 (16); Reynolds, Casterlin, 1980b (17); Kavaliers, ph, 1980 (18); Reynolds, Casterlin, 1979c (19); Голованов и др., 1992 . 1. За незначительную разницу температур принимали значения ее 1.2°C. 2. Последовательность приведенных видов - произвольная.

В то же время, в экспериментальных условиях, достигнув стабильного уровня в гетеротермальной среде, рыбы, как правило, продолжают периодически выбирать то более высокие, то более низкие температурные зоны с разницей температур в 4-6 °C (Лапкин и др., 1979). Наиболее эффективным примером суточной периодичности терморегуляционного поведения рыб являются результаты опытов Рейнольдса и Кастерлина в ихтиотроне (Reynolds, Casterlin, 1978d), в которых два вида - большеротый и малоротый окуни - обитающие в одних и тех же водоемах, поочередно избирают днем и ночью разные и противоположные уровни температур. Данный случай можно рассматривать как пример расхождения термальных ниш (КИТ) у симпатрических видов.

Имеющиеся к настоящему времени данные получены преимущественно в электронных шаттл-боксах и позволяют условно разделить рыб на 3 группы: не имеющих разницы КИТ днем и ночью, имеющих более высокие температуры днем и, аналогично, ночью. Очевидно, только дополнительные исследования и анализ одновременно данных по двигательной активности и физиологическим показателям в течение суток позволят сделать выводы о возможных механизмах включения и выключения суточного ритма термопреферендума рыб.

Выбор КИТ во многом определяется также тем, на каком из этапов или периодов развития в процессе онтогенеза находится исследуемая группа животных. Еще в первой сводке данных об избираемых температурах молодых и взрослых рыб было показано, что сеголетки и годовики избирают более высокие температуры в сравнении с взрослыми особями (Ferguson, 1958). Ранее уже упоминалось о возможном влиянии на КИТ различий в протекании гаметогенеза. Большинство проведенных экспериментов, однако, охватывали всего несколько смежных онтогенетических этапов или периодов. Исследовались особи (обычно молодь), не отличающиеся значительно по возрасту. Только опыты по определению КИТ у рыб на протяжении всего онтогенетического цикла позволили окончательно выяснить общую картину возрастной динамики данного показателя (Голованов, 1984; Голованов и др., 1992; Лапкин и др., 1981, 1990; Сви́рский, Лапкин, 1987; Kwain, 1978; McCauley, Huggins, 1979; Reutter, Herdendorf 1974).

У большинства видов молодь действительно избирает более высокие температуры. Только длиннорылый панцирник *Lepisosteus osseus* L. - представитель надотряда костных ганоидов - размерами 49 мм выбирал зоны с температурами 25.3 °C, в то время как рыбы длиной 239 мм предпочитали участки с температурами 33.1 °C (Reutter, Herdendorf, 1974). Сравнительно редко встречаются виды, у которых не наблюдается разницы между температурами, избираемыми сеголетками, годовиками и половозрелыми особями (Голованов, 1984; Alabaster, Downing, 1966). Представленные на рис. 2 кривые эколого-физиологического оптимума жизнедеятельности как эвритермных, так и стенотермных видов рыб, убедительно доказывают первую версию - КИТ молодки существенно выше нерестовых температур, в дальнейшем наблюдается постепенное (значительное или слабое) падение избираемых

чений с последующей стабилизацией на том или ином уровне (Голованов р., 1992, 1995; Валтонен и др.).

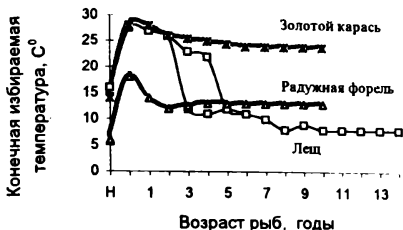


Рис.2 Креды экофизиологического температурного оптимума жизне-  
тельности (конечных избираемых температур) эври- и стенотермных  
ов рыб в процессе онтогенеза. Н - нерестовая температура.

Для оценки КИТ в качестве эколого-физиологического критерия опти-  
пных условий существования рыб существенно важен вопрос, насколько  
ичаются конечные предпочтения у представителей разных популяций,  
итающих в непосредственной близости, а также в центре и на границах  
ала. В отдельных работах, анализирующих данный аспект, единых пред-  
влений не сформулировано, хотя, возможно, более вероятен единый ко-  
ный термопреферендум для всех популяций одного вида. Взятая из мес-  
битаний, отличающихся по широте на 1-3 °C (Калифорния, США) гирел-  
*Girella nigricans* Ayres, акклиматизированная к температуре 23 °C, избирала  
наковые 24-26 °C зоны теплых вод (Nottis, 1963). В то же время особи,  
лимированные к более низким температурам (11 °C), имели различия пре-  
ентных интервалов (14 °C у северных и 19 °C у южных популяций). Не  
наружено отличий температурного выбора (18.4 и 17.3 °C, Техас, США) у  
нохвостого шайнера *Notropis venustus* (Calhoun et al., 1981). КИТ белого  
риканского лаврака *Morone americana* Gmelin у атлантического побере-  
США, полученные в коротких опытах у популяций, отстоящих на 3°C по  
рте (Hall et al., 1978), отличались на 3°C (соответственно 32.5 и 29.6 °C)  
актерны более высокие предпочтения у южных популяций в сравнении  
еверными. Еще более значительными различия оказалась у поперечно-  
юсатого фундулуса *Fundulus diaphanus* Lesueur, у которого "южные" осо-  
и Пенсильвании (США) предпочитали зоны с температурами 28.6 °C, а  
черные" - 21 °C (Melisky et al., 1980; Garside, Morrison, 1977).

Общий недостаток всех перечисленных исследований заключается в том, что анализируются результаты только кратковременных опытов, а КИТ получают расчетным графическим способом (по Фраю). Размах колебаний конечного преферендума (за исключением фундулоса) сравним с возможными ошибками опытов (Сви́рский, Терещенко, 1992).

В наших опытах продолжительностью свыше 10-15 суток на сеголетках леща в летний и осенний сезоны года анализировались особи, полученные искусственно от отдельных пар производителей популяции Волжского и Центрального плесов Рыбинского водохранилища. Разницы КИТ в обоих случаях не обнаружено. Вместе с тем, в зонах сбросных подогретых вод и смежных с ними участках происходит разделение популяций эвритермных видов, леща и плотвы, на тепло- и холодолюбивые (Голованов, Вирбицкас, 1991; Вирбицкас, 1983; Поддубный и др., 1995). Кроме того для отдельных возрастных групп этих же видов продемонстрирована внутривидовая изменчивость КИТ (Голованов, 1982, 1984). Важен и тот экспериментальный факт, что терморегуляционное поведение генотипированной по локусу пероксидазы (P<sub>6</sub>) сердечной мышцы молодого леща, акклиматизированной к температурам 20, 14-16 и 2 °С, указывает на возможность существования в популяциях одного вида особей с несколькими жестко определенными температурными оптимумами (Слынько, Голованов, 1992). Если у акклиматизированных к высокой температуре рыб разницы в реакциях не обнаружено, то у особей из низких температур разница достигала 12.5 °С (4.5 °С у генотипа P<sub>6</sub><sup>100/100</sup> и 17 °С у генотипа P<sub>6</sub><sup>99/99</sup>). К настоящему времени сделать окончательный вывод о наличии одного или нескольких температурных оптимумов в популяциях одного и того же вида не представляется возможным. Необходимы дальнейшие исследования популяций разных видов рыб в пределах ареала.

Терморегуляционное поведение, безусловно, является частью пластичной полифункциональной системы адаптаций, включающей в себя разнообразное сочетание врожденных и приобретенных реакций (Павлов, Касумян, наст. сборник). Как в процессе достижения зои стабильного "конечного термопреферендума", так и при длительном существовании непосредственно в области эколого-физиологического оптимума или КИТ обитатели водной среды - эктотермы - находятся под влиянием абиотических, и биотических факторов экзо- и эндогенного происхождения. Различия в величине освещенности, солености, содержания кислорода, наличие или отсутствие корма, инфекции и токсианты, а также некоторые химические вещества, например, анестетики и нейропептиды, вызывают существенные отклонения величин КИТ от оптимальных уровней (Голованов, 1984, 1987, 1992, 1995; Голованов, Вирбицкас, 1991; Reynolds, Casterlin, 1979). В таблице 5 представлены некоторые примеры влияния отдельных факторов на терморегуляционное поведение различных видов рыб в кратковременных и длительных экспериментах.



**Таблица 5.** Влияние некоторых факторов на поведение рыб в гетеромальных условиях

Фактор	Вид	Термо-преферендум	Разница в реакциях	Примечание	Источник
СПОРОДИЦИДЫ					
3 мг/л	<i>Menidia audens</i> Hay	27.0		Короткие опыты	(1)
9 мг/л		29.5	+2.5		
ОСМОТИЧНОСТЬ					
свежая вода	<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.	16.0		КИТ, короткие опыты	(2)
1‰		18.0	+2.0		
свежая вода	<i>Fundulus heteroclitus</i> L.	22.0		КИТ, короткие опыты	(3)
1‰		24.0	+2.0		
свежая вода	<i>Fundulus diaphanus</i> Lesueur	14.0		КИТ, короткие опыты	(3)
1‰		21.0	+7.0		
ПЛАВАТЕЛЬНЫЕ ПОДПЛАВКИ					
плывущие	<i>Abramis brama</i> L.	26.6			
подплавки		21.8	-4.8	КИТ	(4)
		мин. 15.0	мин. -12.0		
плывущие	<i>Rutilus rutilus</i> L.	25.3			
подплавки		20.6	-4.7	КИТ	(4)
плывущие	<i>Perca flavescens</i> L.	25.0			
подплавки		23.8	-1.2	КИТ	(4)
плывущие	<i>Lepomis macrochirus</i>	32.0			
подплавки	<i>Rafinesque</i>	25.0	-7.0	КИТ	(5)
ВЕЩНОСТЬ					
100 лк	<i>Salmo gairdneri</i> Rich.	15.4			
в темноте		17.6	+2.2	КИТ	(6)
ПРОПЕПТИДЫ					
амбазин	<i>Carassius auratus</i> L.	Время обездвиживания	1 час	Короткие опыты	(7)
кл. 14-16 °С			1-9 час		(7)
кл. 5 °С					
ИНФЕКЦИИ					
бро-здор.	<i>Cyprinus carpio</i> L.	29-30.0			
пас-больн.		32-34.0	+2-4.0	КИТ	(8)
истата					
"-"	<i>Carassius auratus</i> L.	27.9			
больн.		32.7	+4.8	КИТ	(9)
phi-здор.	<i>Lepomis macrochirus</i>	30.5			
ос-больн.	<i>Rafinesque</i>	33.1	+2.6	КИТ	(9)
laureus					

# ТОКСИКАНТЫ

ДДТ	<i>Salmo</i>	от -2.0	Короткие	(10)
Метоксиклор	<i>salar L.</i>	до +4.0	опыты	
Гептахлор	<i>Salmo</i>	от -4.0	Короткие	(11)
Линдан	<i>salar L.</i>	до +2.0	опыты	
NaPCP, Малатнон				
Фенигтроион, Дибром				
$\text{CuSO}_4$ , $\text{ZnSO}_4$ , $\text{CdSO}_4$				
ДДТ				
контроль	<i>Salmo</i>	19.1	Короткие	(12)
опыт	<i>salar L.</i>	23.4 +4.3	опыты	

# СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

1 особь	<i>Salmo</i>	17-18.0	расши-	КИТ	
3 особи	<i>gairdneri</i>	13.7-17.2	рение		(13)
	<i>Richardson</i>		зоны	КИТ	
1 особь	<i>Lepomis</i>	31.0		КИТ	(14)
4 особи	<i>macrochirus</i>	31 и 26.0	+5.0	КИТ	(14)
	<i>Rafinesque</i>	Доминантная особь занимает в ихтиотроне камеру с температурой, равной КИТ 31.°C; остальные - камеру с температурой, более низкой, чем КИТ - 26 °C.			

**Примечание.** Данные взяты из следующих источников - Schene, Hill, 1981 (1); Garside, Morrison, 1977 (2); Garside et al., 1977 (3); Голованов, Базаров, 1982; Reynolds, Casterlin, 1978 (5); Kwain, McCauley, 1978 (6); Голованов, Свирский, 1989 (7); Голованов, Микряков, 1985 (8); Reynolds et al., 1978f (9); Peterson, 1973 (10); Peterson, 1976 (11); Ogilvie, Miller, 1971 (12); Валтонен и др. (13); Medvick et al., 1981 (14). 1. Приведенные факторы приведены в произвольном порядке. 2. Особенности действия каждого из них описаны в сокращенном варианте.

Несмотря на достаточно большую амплитуду возникающих колебаний КИТ (максимальные и минимальные значения соответственно от -14 °C до +7 °C), отклонения от оптимума, в основном, не превышают величин 2-4 °C, соответствуя параметрам определенной Магнусоном и Кроудером "термальной ниши" (Magnuson, Crowder, 1979) и размаху колебаний (4-6 °C) на стабильном участке температурного выбора (Лапкин и др., 1979; Свирский, Голованов, 1991). При воздействии тех или иных факторов, в частности, инфекций и отсутствия корма, вначале достигаются исходные уровни КИТ, и только затем происходит повышение или понижение зон конечного предпочтения (Голованов, Базаров, 1981; Голованов, Микряков, 1985; Reynolds, Casterlin, 1979). Таким образом, на наш взгляд, достаточно обоснованы представления о 3-ем этапе в процессе терморегуляционного

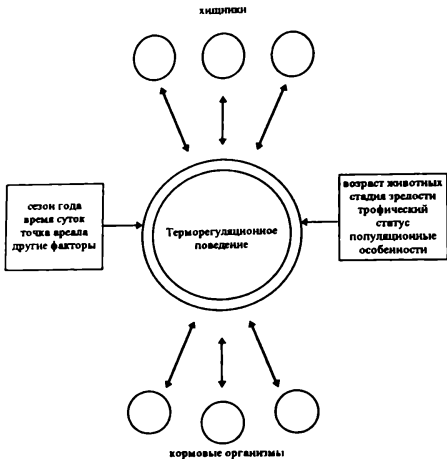
ведения (кроме переходного участка и стабильного выбора), в ходе которого возникают существенные отклонения от одного из оптимальных уровней с переходом в другие "энергетические" состояния. При этом, вероятно, исходят изменения "set-point" - установочной точки, играющей в данном случае роль "эталонной температуры" (Kluger, 1978).

Приведенные в таблице 5 данные не исчерпывают всей имеющейся в настоящее время информации. По каждому из указанных факторов существует целый круг проведенных исследований и публикаций. В основном, это касалось вопросов, связанных с изучением влияния пищи и функционального состояния рыб (Reynolds, Casterlin, 1979; DeVlaming, 1971 и др.), инфекций, стрессантов, а также социального поведения (Beitinger, Magnuson, 1975). Кроме того, исследовалось влияние на КИТ нейромедиаторов (Green, 1978), анестетиков (Goddard et al., 1974; Ogilvie, Fryer, 1971), гипоталамической (Frank, Meyer, 1974; Kavaliers, Ralf, 1980; Roy, Johansen, 1970). Дельные опыты проводились по определению различий терморегуляционного поведения у гибридов рыб (Goddard, Tait, 1976) и особей различного пола (Johansen, Cross), у рыб в лотках с ограниченным интервалом предопределенных температур (Beitinger, 1977), а также в различных типах экспериментальных установок. Особую ценность представляют исследования комплексного воздействия различных факторов (Бутров, 1985; Павлов и др., 1986; Свицкий, Голованов, 1991).

Приведенные выше результаты исключительно важны для выяснения эколого-физиологических и этологических механизмов терморегуляционного поведения, при оценке степени реального "участия" термопреферендума в реальных жизненных циклах рыб, а также в случае интенсивного выращивания гидробионтов в искусственных условиях. Не менее значима их роль и при сравнении экспериментальных данных с результатами, полученными в естественной среде.

Анализ существующей обширной информации о поведенческой терморегуляции рыб позволяет в настоящий момент не только сравнивать КИТ разных видов в лабораторных и полевых условиях (Ferguson, 1958; Neill, Magnuson, 1974; Spotila et al.). Терморегуляционное поведение реально изучается в распределении рыб, в особенности, в зонах "термального затенения" - сбросных подогретых водах (Голованов, Вирбицкас 1992; Вирбицкас, 1983; Поддубный и др., 1995; Spigarelli, Thommes, 1979); определяет характер нерестовых, зимовальных и нагульных миграций, в том числе вертикальных; вносит определенный вклад в процессы формирования продуктивности рыбных сообществ; может существенно повысить жизнеспособность выращивания гидробионтов в условиях аквакультуры (Бутров, 1985; Валтонен и др.; Константинов и др., 1987, 1991; Лалкин и др., 1987).

Освоение разнообразного термального пространства, как это показывает сравнение экспериментальных данных и результатов, полученных в естественных водоемах, происходит в системе триотрофа (рис.3), предложенного Б.П. Мантейфелем (1987).



**Рис.3** Модель терморегуляционного поведения гидробионтов в системе триотрофа.

Важную роль в определении того или иного устойчивого уровня конечного термопреферендума играют экзо- и эндогенные компоненты поведения. Реализация термальных требований рыб в естественной среде представлена несколькими вариантами. Рыбы могут "оккупировать" зоны, соответствующие значениям КИТ. Наиболее ярко это проявляется у молоди эвритермных видов, например, леща и плотвы, на участках оброслых подогретых вод (Голованов, 1984; Вирбинкас, 1983; Поддубный и др., 1995). Возможен уход в более высокие или низкие температуры в пределах своей или

ежедневной термальной ниши. Наконец, в ряде случаев возникают сезонные, суточные и онтогенетические колебания значений конечного термопреферендума (Голованов, Вирбицкас, 1991; Brett, 1971; Golovanov, 1992).

В общем виде температура среды выступает в качестве своеобразного экологического - термического ресурса, реализуемого гидробионтами, рыбами и беспозвоночными, с использованием механизма и особенностей терморегуляционного поведения (Brandt et al., 1980; Golovanov, 1992; Magnuson et al., 1979). Конечные избираемые температуры - только один из значимых качественных и количественных критериев, характеризующих оптимальные условия существования гидробионтов, в том числе степень эврибионтности видов (Giattina, Garton, 1982). В целом конечный термопреферендум является важным эколого-физиологическим показателем - температурным критерием жизнедеятельности, отражающим экологические, этологические и эволюционные особенности пресноводных и морских рыб.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бутров Л.Ю. Особенности терморегуляционного поведения молоди лососевых рыб в лабораторных и природных условиях применительно к задачам аквакультуры. Автореф. канд. дисс. Л., 1985. 22 с.
- Валтонен Т., Лалкин В.В., Голованов В.К. Термальные нормы жизнедеятельности радужной форели *Salmo gairdneri* Richardson (В печати).
- Вирбицкас Ю.Б. Структура и динамика популяций и рыбного населения пресноводных водоемов под влиянием теплового воздействия. Автореф. докт. дисс. М. 1983. 47 с.
- Голованов В.К. Внутривидовая изменчивость реакций термизбирания у леща в плотвы // Тез. докл. V Всесоюз. конф. по экологии, физиологии и биохимии рыб. Киев. Наук. думка. 1982. Ч.4. С. 10.
- Голованов В.К. Распределение леща, плотвы и карася в термоградиентных условиях. Канд. дисс. Борок, 1984. 222 с.
- Голованов В.К. Термопреферендум гидробионтов как оптимальная зона жизнедеятельности // Современные проблемы гидроэкологии. Тез. Международн. совещ. Санкт-Петербург. 1995. С.14-15.
- Голованов В.К. Терморегуляционное поведение гидробионтов // Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. Л., 1987, N 73. С. 56-60.
- Голованов В.К., Базаров М.И. Влияние голодания на избираемые температуры у молоди леща, плотвы и окуня // Биология внутренних вод: Инф. бюлл. Л., 1981. N 50. С.42-45.
- Голованов В.К., Вирбицкас Ю.Б. Распределение молоди пресноводных рыб в естественных и экспериментальных условиях // Тр. Всесоюз. совещ. по вопросам поведения рыб. М., ИЭМЭЖ АН СССР. 1991. С. 75-83.
- Голованов В.К., Лалкин В.В., Валтонен Т. Реакции молоди форели в градиенте температур при различных режимах освещенности // VIII Научн. конф. по экол. физиол. и биохим. рыб. Тез. докл. Т.1. Петрозаводск. 1992. С. 70-71.
- Голованов В.К., Лалкин В.В., Валтонен Т. Оптимальные температурные режимы в жизненном цикле радужной форели // Тезисы докл. международной конференции "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера", Петрозаводск, 1995г. - С.234-235.

- Голованов В.К., Лапкин В.В., Сви́рский А.М. Смена энергетических уровней и молодки леща при температурной акклимации // Экологическая энергетика животных. Тез. докл. Суздаль. 1988. С. 47-48.
- Голованов В.К., Миняев В.Р. Реакция карпа в градиенте температур после инокуляции возбудителей бактериальной инфекции // Экологическая физиология и биохимия рыб. Вильнюс. 1985. С. 50-51.
- Голованов В.К., Сви́рский А.М. Влияние нейропептидов на терморегуляционное поведение серебряного карася // Экологическая физиология и биохимия рыб. Тез. докл. 7-ой Всесоюз. конф. Ярославль, 1989. Т.1. С.91.
- Иванова М.Н., Лапкин В.В. Влияние температуры на жизнедеятельность и распределение пресноводной корюшки в водоемах // Биол. внутр. вод.: Информ. бюлл. Л., 1982. N 55. С. 37-41.
- Иванов В.С. Эколого-физиологический анализ распределения рыб в градиентных условиях среды // Тр. совещ. по физиол. рыб. М., 1958. С. 288-296.
- Константинов А.С., Зданович В.В., Калашников Ю.Н. Влияние переменной температуры на рост эвритермных и stenотермных рыб // Вопр. ихтиол. 1987. Т.27. вып.6. С.971-977.
- Константинов А.С., Зданович В.В., Шолохов А.М. Астатичность температурных условий как фактор оптимизации роста, энергетики и физиологического состояния молодки рыб // Вест. Моск. ун-та. 1991. Сер.16. Биол. N2. С.38-44.
- Лапкин В.В., Поддубный А.Г., Пятницкий И.И. Способы выращивания рыб в искусственных условиях // Биол. внутр. вод.: Информ. бюлл. Л., 1986. N71. С.62-66.
- Лапкин В.В., Сви́рский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избирательных и летальных температур рыб // Зоол. ж. 1981. Т.40, N 12. С. 1792-1801.
- Лапкин В.В., Голованов В.К., Сви́рский А.М. Избирательная температура и температура акклимации рыб // Зоол. журн. 1979. Т.58, вып.11. С.1659-1670.
- Лапкин В.В., Голованов В.К., Сви́рский А.М., Соколов В.А. Термоадаптационные характеристики леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. С.37-85.
- Леквинтус Э. Элементы общей теории адаптации. Вильн., Мокслас, 1986. 276 с.
- Мантейфель Б.П. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М., Наука. 1987. 180 с.
- Павлов Д.С., Садковский Р.В., Костин В.В., Лупандин А.И. Влияние фото-, термо- и барогradientов на поведение и вертикальное распределение молодки окуневых и карповых рыб // Повед. рыб. Тез. докл. 2-го Всеросс. совещ. Борок, 1996. С. 78.
- Поддубный А.Г., Голованов В.К., Лапкин В.В. Поведение рыб в термоградиентных условиях в зависимости от сезона года // Биол. внутр. вод.: Информ. бюлл. 1976. N 30. С.41-43.
- Поддубный А.Г., Голованов В.К., Лапкин В.В. Сезонная динамика избирательных температур рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ: Тр. ИБВВ АН СССР. Л., 1978. Вып.32(35). С. 151-167.
- Поддубный С.А., Голованов В.К., Батаров М.И., Кудряков С.В. Влияние термогидродинамических условий в зоне сбросных расходов Костромской ГРЭС на распределение рыб // Энергетическое строительство. 1995. N 6. С.38-41.
- Сви́рский А.М. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всеросс. совещ. 1996. С.140-152.
- Сви́рский А.М., Вальтонен Т. Влияние освещенности на распределение годовиков муксуна в температурном градиенте // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Материалы Пятого Всерос. Совещ. С-Пб, 1994. С.124-125.

Свиридов А.М., Голованов В.К. Влияние температуры акклимации на термодинамическое поведение молоди леща *Abramis brama* (L.) в различные сезоны // Вopr. ихтиол. 1991. Т.31, вып.6. С.974-980.

Свиридов А.М., Голованов В.К., Соколов В.А. Экзогенные и эндогенные компоненты реакций молоди леща на изменение температуры среды // Экол. физиол. и химия рыб. Тез. докл. VII Всесоюз. конф. Ярославль. 1989. Т.II. С. 124-125.

Свиридов А.М., Лапкин В.В. Сезонная и возрастная изменчивость избирательных температур у рыб Рыбинского водохранилища: 1. Окунь (*Perca fluviatilis* L.) // Мнения внутренних вод: Инф. бюлл. 1987. N 76. С.45-49.

Свиридов А.М., Терещенко В.Г. Точность определения температур, избирательных рыбами в установках с горизонтальным термоградисмом // Биол. внутр. информ. бюлл. 1992. N92. С.85-88.

Слынько Ю.В., Голованов В.К., Герасимов Ю.В. Распределение генотипированной по locus пероксидазы молоди леща в гетеротермальной среде // Распределение и поведение рыб. М., ИЭМЭЖ АН СССР. 1992. С. 108-117.

Хлебников В.В. Акклимация животных организмов. Л., Наука, 1981. 136 с.

Шкорбатов Г.Л. Этюды общей теории адаптации // Эколого-физиол. и экологические аспекты адаптации водных животных. Иваново, 1986. С.3-24.

Шкорбатов Г.Л. К построению общей теории адаптации // Ж. общ. биол. 1982. N 6. С.775-787.

Alabaster J.S., Downing A.L. A field and laboratory investigation of the effect of field effluents on fish // Fish. Invest. Ser.1. Vol.11, N 4. P.1-42.

Barans C.A., Tubb R.A. Temperature selected seasonally by four fishes from western Lake Erie // J.Fish.Res.Bd.Can.1973.Vol.30, N11. P. 1697-1703.

Barila T.Y., Stauffer J.R. Temperature behavioral responses of the american eel *Anguilla rostrata* (Leveur) from Maryland // Hydrobiol. 1980. Vol.74, N 1. P. 49-51.

Beitinger T.L. Thermopreference behavior of bluegill (*Lepomis macrochirus*) selected to restrictions in available temperature range // Copeia. 1977. N 3. P. 5360541.

Beitinger T.L., Fitzpatrick L.C. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish // Amer. Zool. 1979. Vol.19, N 1. P.319-329.

Beitinger T.L., Magnuson J.J. Influence of social rank and size on the microselection behavior of bluegill (*Lepomis macrochirus*) // J.Fish. Res. Bd. Can. 1975. N 32, N 11. P.2133-2136.

Brandt S.B., Magnuson J.J., Crowder L.B. Thermal habitat partitioning by fishes in Michigan // Can. J.Fish. Aquat. Sci. 1980. Vol.37, N 10. P. 1557-1564.

Brett J.R. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal limits in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Amer. Zool. 1971. Vol.11, N 1. P.99-113.

Calhoun S.W., Beitinger T.L., Zimmerman E.G. Similarity in selected temperatures of two allopatric populations of blacktail shiner *Notropis venustus* (Cyprinidae) // Northwest. Natur. 1981. Vol.26, N 4. P.441-442.

Casterlin M.E., Reynolds W.W. Thermoregulatory behavior of the bluespot-ted fish *Enneacanthus gloriosus* // Hydrobiol. 1979. Vol.64, N 1. P.3-4.

Casterlin M.E., Reynolds W.W. Thermoregulatory behavior of a tropical marine fish *Canthlagaster jactator* (Jenkins) // Hydrobiol. 1980. Vol.70, N 3. P.269-270.

Casterlin M.E., Reynolds W.W. Thermoregulatory behavior and diel activity of fling winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum) // Env. Biol. Fish. 1987. Vol.7, N 2. P. 177-180.

Cherry D.S., Cairns J. Biological monitoring. Part V - Preference and avoidance tests // Water Res. 1982. Vol.16, N P.263-301.

- Coutant C.C. Compilation of temperature preference data // J. Fish. Res. Bd. Can. 1974. Vol.34, N 5. P.739-745.
- Crawshaw L.I., Hammel H.T. Behavioral thermoregulation in two species of antarctic fish // Life Res. 1971. Vol.30, N11. P.1009-1020.
- DeVlaming V.L. Thermal selection behavior in the estuarine goby *Gillichthys mirabilis* Cooper // J. Fish. Biol. 1971. Vol.3, N 3. P.277-286.
- Ehrlich L.F., Hood J.M., Muszynski G., McGowen G.E. Thermal behavioral responses of selected California littoral fishes // Fish. Bull. 1979. Vol.76, N 4. P.837-849.
- Ferguson R.O. The preferred temperature of fish and their midsummer distribution in temperature lakes and streams // J. Fish. Res. Board Can. 1958. Vol.15, N4. P.607-624.
- Frank L.H., Meyer M.E. Behavioral thermoregulation in hypophysectomized and sham-operated rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Behav. Biol. 1974. Vol.11, N1. P.101-108.
- Fry F.E.J. Effect of the environment on animal activity // Univ. Toronto Studies. Biol. Ser., N 54. Publ. Ont. Fish. Res. Lab., 1947. N 68. 62 p.
- Garside E.T., Morrison G.C. Thermal preference of manumichig *Fundulus heteroclitus* L. and banded killifish *F. Diaphanus* (Lesueur) (Cyprinodontidae) in relation to thermal acclimation and salinity // Can. J. Zool. 1977. Vol.55, N7. P.1190-1194.
- Garside E.T., Heinze D.G., Barbour J. E. Thermal preference in relation to salinity in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., with an interpretation of its significance // Can. J. Zool. 1977. Vol. 55, N 3. P. 590-594.
- Giattina J.D., Garton R.R. Graphical model of thermoregulatory behavior by fishes with a new measure of eurythermality // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. Vol.39, N3. P.524-528.
- Goddard C.I., Lilley J.W., Tait J.S. Effects of M.S.222 anesthetization on temperature selection in lake trout, *Salvelinus namaycush* // J. Fish. Res. Bd. Can. 1974. Vol.31, N 1. P.100-103.
- Goddard C.I., Tait J.S. Preferred temperatures of F<sub>2</sub> to F<sub>3</sub> hybrids of *Salvelinus fontinalis* x *S. namaycush* // J. Fish. Res. Bd. Can. 1976. Vol. 33, N2. P.197-202.
- Golovanov V.K. Thermal niches of freshwater hydrobionts in nature and in experiments // Conf. on the ecophysiol. of the life cycles of fish and their parasites. Jyväskylä. 1992. P.14-15.
- Green M.D., Lomax P. Behavioral thermoregulation and neuroamines in fish (*Chromis chromus*) // J. Therm. Biol. 1976. Vol. 1. P. 2237- 240.
- Hokanson K.E.F. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle // J. Fish. Res. Bd. Can. 1977. Vol.34, N 10. P.1524-1550.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum - rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. Vol.19, N 4. P.439-455.
- Johansen P.H., Cross J.A. Effects of sexual maturation and sex steroid hormone treatment on the temperature preference of the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters) // Can. J. Zool. 1980. Vol. 58. N 4. P.586-588.
- Kavaliers M., Ralph C.L. Pineal involvement in the control of behavioral thermoregulation of the white sucker, *Catostomus commersoni* // J. Exp. Zool. 1980. Vol.212, N 2. P.301-303.
- Kluger M.J. The evolution and adaptive value of fever // Amer. Sci. 1978. Vol.66. P.38-43.
- Kwain W.H., McCauley R.W. Effects of age and overhead illumination on temperature preferred by underyearlings rainbow trout, *Salmo gairdneri*, in a vertical temperature gradient // J. Fish. Res. Bd. Can. 1978. Vol. 35, N 11. P.1430-1433.
- Magnuson J.J., Crowder L.B., Medvick P.A. Temperature as an ecological resource // Amer. Zool. 1979. Vol.19, N 1. P.331-343.



- Melisky E.L., Stauffer J.R., Cincotta D.A., Hocutt C.H. Modifications of temperature avoidance troughs for testing small fishes // *Progr. Fish. Cult.* 1979. Vol.41, N1. P.44-45.
- Muller R. Temperature selection of goldfish (*Carassius auratus* L.) and brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitch.) after heterogeneous temperature acclimation // *J. Therm. Biol.* 1977. Vol.2, P.5-7.
- Neill W.H. Mechanisms of fish distribution in heterothermal environments // *Amer. Zool.* 1979. Vol.103, N 1. P.305-317.
- Neill W.H., Magnuson J.J. Distributional ecology and behavioral thermoregulation of fishes in relation to heated effluent from a Power plant at Lake Monona, Wisconsin // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1974. Vol.103, N4. P.663-710.
- Norris K.S. The functions of temperature in the ecology of the percoid fish *Girella nigricans* (Ayres) // *Ecol. Monogr.* 1963. Vol.33, N 1. P.23-62.
- McCauley R.W., Huggins N.W. Ontogenetic and non-thermal seasonal effects on thermal preferences of fish // *Amer. Zool.* 1979. Vol.19, N1. P.267-271.
- Medvick P.A., Magnuson J.J., Sharr S. Behavioral thermoregulation and social interactions of bluegill, *Lepomis macrochirus* // *Copeia*. 1981. Vol.1, N. P.1252-1255.
- Medvick P.A., Miller J.M. Behavioral thermoregulation in three Hawaiian reef fishes // *Environ. Biol. Fish.* 1979. Vol.4, N1. P.23-28.
- Ogilvie D.M., Fryer J.N. Effect of sodium pentobarbital on the temperature selection responses of guppies (*Poecilia reticulata*) // *Can. J. Zool.* 1971., Vol.49, N. P.949-951.
- Ogilvie D.M., Miller D.L. Duration of a DDT-induced shift in the selected temperature of atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Bull. Environ. Contam. and toxicol.* 1976., Vol.16, N 1. P. 86-89.
- Otto R.G., Kitchell M.A., Rice J.H. Lethal and preferred temperatures of the newwife (*Alosa pseudoharengus*) in Lake Michigan // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1976. Vol.105, N 1. P.96-106.
- Peterson R.H. Temperature selection of atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) as influenced by various chlorinated hydrocarbons // *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1973. Vol.30, N6. P.1091-1097.
- Peterson R.H. Temperature selection of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) as influenced by various toxic substances // *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1976. Vol.33, N8. P.1722-1730.
- Reutter J.M., Herdendorf C.E. Laboratory estimates of the seasonal final preferences of some Lake Erie fish // *Proc. 17th. Conf. Gr. Lak. Res.* 1974. Part 1. 1974. P. 59-67.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Circadian rhythm in the goldfish *Carassius auratus* // preliminary observations and possible implications // *Rev. Can. Biol.* 1977. Vol.36, N 4. P. 355-356.
- Reynolds J.M., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation by ammocoete larvae of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in an electronic shuttbox // *Hydrobiologia*. 1978. Vol.61, N 2. P.145-147.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Ontogenetic change in preferred temperature and diel activity of the yellow bullhead, *Ictalurus natalis* // *Comp. Biochem. Physiol.* 1978a. Vol.59a, N 4. P.409-411.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation and diel activity in white sucker (*Catostomus commersoni*) // *Comp. Biochem. Physiol.* 1978b. Vol.59a, P.261-262.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Circadian rhythm of preferred temperature in the mummichog *Ambloplites caeruleus*, a primitive holocentrid fish // *Comp. Biochem. Physiol.* 1978c. Vol.60, N 1. P.107-109.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Complementarity of thermoregulatory rhythms in *Micropterus salmoides* and *M. dolomieu* // *Hydrobiologia*. 1978d. Vol.60, N 1. P.89-91.

- Reynolds W.W., Casterlin M.E., Covert J.B. Febrile responses of bluegill (*Lepomis macrochirus*) to bacterial pyrogens // J. Therm. Biol. 1978f. Vol.3 N.1. P.129-130.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation and the "final preferendum" paradigm // Amer. Zool. 1979. Vol.19, N1. P.211-224.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Thermoregulatory rhythm in juvenile muskellunge (*Esox masquinongy*): evidence of a diel shift in the lower set-point // Comp. Biochem. Physiol. 1979a. Vol.60A, N4. P.523-525.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation and diel activity of *Perca flavescens* // Can. J. Zool. 1979b. Vol.57, N 11. P.2239-2242.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Thermoregulatory behavior of brown trout, *Salmo trutta* // Hydrobiol. 1979c. Vol.62, N1. P.79-80.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. The role of temperature in the environmental physiology of fishes // Environ. Physiol. Fishes. Lect. NATO Adv. Study Inst. New York, London, 1980. P. 497-578.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Thermoregulatory behavior of a tropical reef fish, *Zebrafish flavescens* // Oikos. 1980a. Vol.34, N 3. P.356-358.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Thermoregulatory behavior of a tropical marine fish: *Forcipiger longirostris* (Broussonet) // Contrib. Mar. Sci. 1980b. Vol.23, P.11-113.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulatory abilities of tropical coral reef fishes: a comparison with freshwater and marine fishes // Environ. Biol. Fishes. 1981. Vol.6, N 3-4. P.347-349.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Thermoregulatory behavior, diel activity and the relationship of spontaneous locomotor activity to temperature in sea raven, *Hemirhamphus americanus* (Gmelin) // J. Fish. Biol. 1982. Vol.20, N1. P.1-4.
- Roed K.H. The temperature preference of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces) collected at different seasons // Sarsia. 1979. Vol.64, N 3. P.137-141.
- Roy A.W., Johansen P.H. The temperature selection of small hypophysectomized goldfish (*Carassius auratus* L.) // Can. J. Zool. 1970. Vol. 70, N . P.123-126.
- Schene A.M., Hill L. J. Effect of dissolved oxygen concentration on temperature selection in the Mississippi silversides *Menidia audens* (Atherinidae) // South. Natur. 1980. Vol.25, N 1. P.120-122.
- Spotila J.R., Terpin K.M., Koons R.R., Bonati R.L. Temperature requirements of fishes from eastern Lake Erie and the upper Niagara river: a review of the literature // Env. Biol. Fish. 1979. Vol.4, N 3. P.281-307.
- Spigarelli S.A., Thommes S. Temperature selection and estimated thermal acclimation by rainbow trout, (*Salmo gairdneri*) in a thermal plume // J. Fish. Res. Bd. Can. 1979. Vol. 36, N 4. P.366-376.
- Sullivan C.M. Temperature reception and responses in fish // J. Fish. Res. Bd. Can. 1954. Vol.11, N 2. P.153-170.
- Sullivan C.M., Fisher K.C. Seasonal fluctuation in the selected temperatures of speckled trout, *Salvelinus fontinalis* // J. Fish. Res. Bd. Can. 1953. Vol. 10, N 4. P. 187-195.
- Symons P.E.K., Metcalfee J.L., Harding O.D. Upper lethal and preferred temperatures of the slimy sculpin, *Cottus cognatus* // J. Fish. Res. Bd. Can. 1976. Vol.33 N 1. P.180-183.
- Zahn M. Jahreszeitliche Veränderungen der Vorzugstemperaturen von Scholle (*Pleuronectes platessa* Linne) and Butterling (*Rhodeus sericeus* Pallas) // Verhandl. Dt. Zool. Ges. 1963. S.562-580.

# МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОЦЕНКИ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ РЫБ К ЭЛЕКТРИЧЕСКИМ ПОЛЯМ

Извеков Е.И.  
ИБВВ РАН, Борок

Знания о чувствительности рыб к электрическим полям представляют несомненный интерес для понимания эволюции сенсорных систем, управления поведением животных и экологического нормирования электромагнитных нагрузок на водоемы (Александров, 1991; Воронин и др., 1989; Протасов и др., 1982). В настоящее время на вооружении исследователей состоит множество методов определения электрочувствительности, которые, однако, дают весьма различные результаты. Ситуация еще более осложняется из-за наличия разнообразных теоретических подходов к оценке сенсорных возможностей биологических объектов. В связи с этим целью настоящей работы стал сравнительный анализ существующих теоретических концепций и экспериментальных данных, полученных в ходе исследований электрочувствительности рыб при помощи различных методов.

## ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕНСОМЕТРИИ

Обычно наибольший интерес вызывает оценка предельной чувствительности водных животных к слабым электрическим полям. В последние годы теория данного вопроса претерпела значительные изменения в связи с проникновением в нее некоторых подходов, сложившихся в современной психофизике (Солуха, 1982, 1985). В соответствии с этими представлениями, получаемая в эксперименте величина чувствительности находится под влиянием множества независимых факторов и может быть определена лишь статистическим путем. Поэтому одной из важнейших характеристик сенсорного процесса служит вероятность ложных ответов о наличии раздражителя в фоновых условиях. С повышением разрешающей способности аппаратуры, фиксирующей ответную реакцию организма, возрастает вероятность регистрации как правильного, так и ошибочного обнаружения сигнала животным. При этом между вероятностью правильного обнаружения и ложной тревоги существует функциональная зависимость, которая называется кривой изощувствительности (рис. 1 а). При малой величине стимула значения вероятностей правильного и ошибочного обнаружения совпадают и располагаются по диагонали графика. С увеличением амплитуды сигнала кривая изощувствительности смещается выше диагональной линии, что и служит показателем способности животного к восприятию стимула. В ходе оценки чувствительности определяется также психо-

рическая функция (рис. 1 б), т.е. зависимость доли правильных ответов о наличии раздражителя от его уровня (Солуха, 1985).

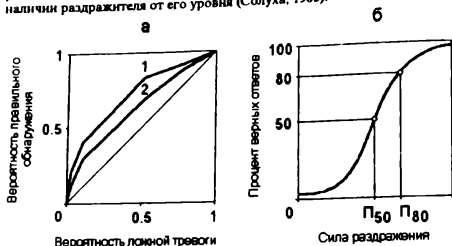


Рис.1. Кривые изочувствительности - а (по: Солуха, 1985) и психометрической функции - б (по: Макаров, 1968). 1 - высокая интенсивность стимула, 2 - низкая.  $P_{50}$  и  $P_{80}$  - пороги реакций, соответствующие 50 и 80% правильных ответов.

Необходимо заметить, что существуют две альтернативные точки зрения на проблему оценки чувствительности живых систем, известные как концепции дискретного и непрерывного сенсорного ряда (Астащенко, 1972; Бардин, 1976). Согласно первой из них, раздражитель не может вызвать ощущение до тех пор, пока его величина не превысит абсолютного порога чувствительности. После превышения порога вероятность правильного обнаружения сигнала и психометрическая функция скачкообразно возрастают. Согласно концепции непрерывного сенсорного ряда ощущение может вызываться раздражителем любой интенсивности с некоторой вероятностью, которая повышается при увеличении амплитуды воздействия. Соответственно, психометрическая функция изображается гладкой кривой. В этом смысле термин "порог", по мнению ряда авторов, не отвечает статистической природе сенсорных процессов и может использоваться лишь как операциональное понятие. За величину порога ощущения в такой трактовке условно принимают интенсивность стимула, при которой доля правильных ответов о его наличии составляет 50 или 80%. Считается, что более адекватно экспериментальным данным понятие пороговой зоны, в пределах которой вероятность обнаружения изменяется от вероятности ложной тревоги до единицы (Бардин, 1976; Михалевская, 1972; Солуха, 1985).

Однако подобное противопоставление дискретности и непрерывности сенсорного процесса, по нашему мнению, связано с абсолютизацией двух полюсов этого сложного, диалектически противоречивого явления и представляется несколько искусственным. Прежде всего, понятия порога и пороговой зоны, хотя и по-разному, отражают процесс смены двух качественно различных состояний организма в процессе усиления воздействия. Область малых значений стимула отвечает состоянию, характеризующемуся низкой вероятностью ответной реакции, а зона сильных воздействий - состоянию с высокой вероятностью ответа. Особенно наглядно наличие этих двух уровней и переходной зоны между ними проявляется, когда психометрическая функция имеет S-образную форму и может быть аппроксимирована уравнением логистической функции (рис.2). Подобные кривые имеют точку перегиба, до которой вероятность правильного обнаружения стимула при увеличении его амплитуды повышается с ускорением, а после ее достижения - с замедлением. Ордината точки перегиба составляет половину максимального асимптотического значения, что соответствует равной вероятности правильного и ошибочного обнаружения сигнала. Хотя среди реальных психометрических функций встречаются примеры и скачкообразного, и монотонного поведения (Солуха, 1985), нам представляется целесообразным рассматривать их в качестве частных случаев единой функциональной зависимости S-образного типа.

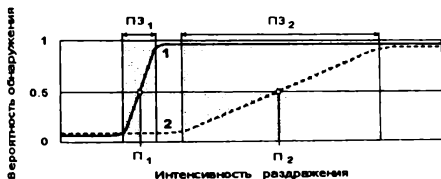


Рис.2. Схематическое изображение изменений психометрической функции при переходе от неспецифической чувствительности (1) к специальной (2).  $\Pi_1$ ,  $\Pi_2$  - пороги реакций;  $\Pi\bar{3}_1$ ,  $\Pi\bar{3}_2$  - пороговые зоны.

Тогда эволюционное повышение чувствительности к какому-либо раздражителю может рассматриваться как увеличение крутизны психо-

метрической функции, сопровождающееся смещением точки перегиба, и следовательно и порога чувствительности, в область низких значений стимула (рис.2, сплошная линия). Неспецифическая чувствительность (изображенная пунктиром) подчиняется той же функциональной зависимости, но с другими параметрами. При этом малая крутизна сенсорной характеристики и обширная переходная зона отражают нечеткую картину возникновения ощущения. Наличие асимптотических ветвей S-образной кривой может быть обнаружено только при исследованиях чувствительности в широком диапазоне интенсивности раздражения. Это условие редко выполняется на практике, вследствие чего иногда создается впечатление непрерывного нарастания вероятности ответа. Таким образом, с нашей точки зрения, реальна не только граница начала пороговой зоны, но и порог чувствительности целостного организма, представляющий собой переломный момент в ходе сенсорного процесса. Под этим углом зрения мы и будем анализировать результаты изучения электрочувствительности рыб различными методами.

### МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРИЕМЫ РЕГИСТРАЦИИ ОТВЕТНЫХ РЕАКЦИЙ РЫБ

В зависимости от выбора ответной реакции животного, используемой в качестве индикатора электровосприятия, можно выделить поведенческие и физиологические, условно- и безусловно-рефлекторные, детерминистские и стохастические методы оценки чувствительности (табл.1). Изменения в поведении рыб при воздействии электрического поля могут быть зарегистрированы в виде специфических движений всего тела или отдельных его частей. К числу таких реакций принадлежат, в частности, брызгальцевый и мигательный рефлексы пластиножаберных. Поведенческий ответ может проявляться и в форме статистической неоднородности распределения рыб в электроградиентной среде (Малинин и др., 1976; Муравейко, Степанюк, 1985), а также регистрироваться в виде изменений двигательной активности. В частности, одним из наиболее тонких приемов оценки предельных возможностей электровосприятия рыб стал метод формирования ориентировочных инструментальных двигательных актов (Солуха, 1985). В соответствии с этим способом, ориентировочно-поисковые движения животных в ответ на малую величину раздражителя усиливаются, а привыкание к нему ослабляется за счет введения обратной связи между уровнем двигательной активности организма и величиной стимула.

В ряде работ использовался метод "генераторы-перцептивы" (Гальберг и др., 1983; Bullock, 1970), когда две группы особей помещают в разные аквариумы, соединенные между собой только электрически, а затем наблюдают поведенческие реакции рыб-перцептивов на электрические сигналы рыб-генераторов. К числу поведенческих относятся

также способ исследования чувствительности с помощью электрических моделей рыб, которые излучают поля, соизмеримые с биопотенциалами организма (Саблин-Яворский, 1986).

**Таблица 1. Методы исследования электрочувствительности рыб**

<b>МЕТОДЫ:</b>		
<b>Поведенческие</b>	<b>Условно-рефлекторные</b>	<b>Детерминистские</b>
<b>Физиологические</b>	<b>Безусловно-рефлекторные</b>	<b>Стохастические</b>

**ИНДИКАТОРЫ:**

<b>Поведенческие</b>	<b>Физиологические</b>
а) <u><b>безусловно-рефлекторные:</b></u>	
движения тела и его частей (реакция возбуждения, мигательный, брызгальцевый рефлексы и т.п.)	частота дыхания
распределение в поле тока (привлечение, отпугивание)	сердечный ритм
уровень двигательной актив- ности	кровенаполнение сосудов
ориентировочная реакция	разряды электрического органа
ответ на сигналы электрических моделей рыб	импульсация рецепторов
ответ рыб-перцепиентов на сигналы рыб-генераторов	активность нейронов мозга
	$\alpha$ -ритм энцефалограммы
	биоэлектрическая активность желудка
б) <u><b>условно-рефлекторные:</b></u>	электропроводность кожных покровов
пищевой рефлекс	
оборонительный рефлекс	
сердечный рефлекс	

В физиологических опытах показателями электровосприятия слу-  
жат различные сдвиги функционального состояния организма, напри-  
мер изменения частоты дыхания, амплитуды и ритма сердечных сокра-

щений, частоты разрядов электрического органа. Способность к восприятию тока может быть зарегистрирована также посредством изучения биоэлектрической активности электрорецепторов или нейронов высших отделов мозга. Убедительным подтверждением способности рыб к анализу внешних электрических полей служит образование стойких условных рефлексов - пищевых или оборонительных (Малинин и др., 1976; Enger et al., 1976; Rommel, McCleave, 1973).

В зависимости от выбора реакции-индикатора экспериментальные оценки чувствительности рыб, как неэлектрических, так и электрочувствительных, могут существенно варьировать. Для сравнения имеющихся в мировой литературе данных расположим пороговые значения, полученные разными способами, в убывающем порядке (табл. 2).

**Таблица 2.** Пороги электрочувствительности рыб при различных методах регистрации

Ответная реакция	Порог электрочувствительности	
	Неэлектрические рыбы,	Электрочувствительные рыбы,
	мВ/см	мкВ/см
Реакция возбуждения	10-100	5000-100000
Избегание участков среды	76	10-100
Массовый ответ рецепторов	10-20	1-6
Реакция нейронов мозга	8-25	0.1-0.6
Пищевой условный рефлекс	3-5	0.4
Непроизвольные движения частей тела	0.3-6.8	0.1
Ответ наиболее чувствительных нейронов	-	0.03
Сердечный условный рефлекс	0.7-4.1	-
Безусловно-рефлекторные изменения ЭКГ	0.3	0.01-0.02
Начало пороговой зоны	0.05	0.006
<b>Исключения:</b>		
Ответ на сигналы рыб-генераторов	0.0015	-
Сердечный условный рефлекс	0.000067- 0.00067	-

**Примечание.** Источники информации приведены в тексте.



## НЕЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ РЫБЫ

В основной массе проведенных работ чувствительность незлектрических рыб определялась по первичным двигательным реакциям. Наиболее простым и однозначным из подобных индикаторов восприятия тока является реакция возбуждения, т.е. вздрагивание плавников или тела рыбы. В большинстве случаев эта реакция возникает при напряженности электрического поля порядка 10-100 мВ/см (Александров, 1991; Извеков, 1995; Лапкин и др., 1987; McVary, 1956 и др.). Пороги избегания электрического поля как правило, соизмеримы с порогами возбуждения. Так, для леща пороговые напряженности этих двух реакций равны соответственно 76 и 105 мВ/см (Малинин и др., 1976).

При сходных величинах сигнала регистрируются электрофизиологические ответы ординарных рецепторов боковой линии и связанных с ними структур головного мозга. Например, у японского угря *Anguilla japonica Temminck et Schlegel* пороги раздражения отдельных нейроматов постоянным током составили 10-20 мВ/см (Katsuky Yoshio, 1952). Изменения импульсации нейронов продолговатого мозга щуки *Esox lucius L.* в ответ на одиночные электрические импульсы также наблюдались при градиенте потенциала 8.5-25 мВ/см (Бараускас, 1978).

Поэтому у многих незлектрических видов рыб - ельца *Leuciscus leuciscus (L.)*, голяка *Phoxinus phoxinus (L.)*, серебряного карася *Carassius auratus (L.)* и семги *Salmo salar L.* - устойчивые условные рефлексы удавалось выработать только на достаточно сильные сигналы, приближающиеся к порогу визуально заметного вздрагивания (Данюлите и др., 1983; Муравейко, 1980).

Однако постепенное снижение амплитуды воздействия позволяет выявить у незлектрических рыб способность к ответу на более низкие градиенты потенциала. Например, в условнорефлекторных опытах В.Д.Барона (1977) с пищевым подкреплением стайка цихлид *Aequidens latifrons* различала направление электрического поля при градиенте потенциала 25 мВ/см и обнаруживала присутствие стимула напряженностью до 3-5 мВ/см. Характерно, что при этих сравнительно низких уровнях сигнала у незлектрических рыб иногда становятся заметными локomotorные ответы, проявляющиеся в виде легкого подрагивания плавников, движений глаз и т.п. Так, в наших экспериментах с использованием синусоидального тока частотой 100 Гц, проведенных на 49 особях щуки, пороги реакции возбуждения составили  $6.8 \pm 0.1$  мВ/см. Согласно неподтвержденным данным Х.Регнарта, у трески *Gadus morhua L.* первичная реакция может наступать даже при напряженности 0.3 мВ/см (Regnart, 1931).

Условнорефлекторные изменения частоты сердечных сокращений, как правило, регистрируются при несколько меньшей амплитуде воз-

действия по сравнению с порогом пищевого рефлекса. Пороговые значения этой реакции, составляющие 0.7-4.1 мВ/см, весьма близки у большинства исследованных видов незлектрических рыб, таких как европейский угорь *Anguilla anguilla* (L.), лещ *Abramis brama* (L.), радужная форель *Salmo gairdneri* Richardson (Данюлите и др., 1983; Малинин и др., 1976; Enger et al., 1976). На несколько порядков ниже оказались пороги условно-рефлекторного замедления сердцебиений у американского речного угря *Anguilla rostrata* Lesueur, достигавшие 0.067 мкВ/см в морской воде и 0.67 мкВ/см в пресной, а также у атлантического лосося *Salmo salar* L., составившие 0.06 мкВ/см в морской воде (Rommel, McCleave, 1972, 1973). Однако эти данные, выпадающие из целого ряда имеющихся в литературе значений (0.33-19 мВ/см), до сих пор не получили подтверждения и рассматриваются как артефакт (Муравейко, 1980; Berge, 1978; Vriens, Bretschneider, 1979).

Безусловно-рефлекторное влияние тока на электрокардиограмму обычно проявляется после многократного предъявления стимула сравнительно низкой напряженности - 0.3 мВ/см, что в 50-60 раз ниже порога вздрагивания тела (Данюлите и др., 1983).

Результаты изучения ориентировочно-поискового инструментального поведения также показывают, что рыбы, не имеющие специализированных рецепторов, способны ощущать весьма слабые электрические поля. Например, у черных барбусов *Barbus nigrofasciatus* Gunther ориентировочная реакция на изменения квазипостоянного электрического поля возникала при напряженности менее 1 мВ/см (Гроня и др., 1988). У трески искажение распределения значений показателя реагирования (т.е. соотношения двигательной активности в присутствии сигнала и в фоновых условиях), становится заметным при еще более низкой величине сигнала 0.05 мВ/см, расцениваемой как начало пороговой зоны (Солуха, 1985).

Ближние цифры были получены при изучении реакций трески на синусоидальный электрический стимул частотой 7 Гц, моделирующий электрический сигнал приближающегося циклона. При появлении в одной из зон экспериментального аквариума электрического поля с градиентом потенциала свыше 0.1 мВ/см частота ее посещения рыбами резко уменьшалась (Муравейко, Степанюк, 1985). В свете этих фактов могут оказаться реальностью и результаты опытов А.Т. Миронова (1948), наблюдавшего энергичные ориентированные относительно силовых линий поля перемещения мурманской сельди *Clupea harengus harengus* L. в Баренцевом море при потенциале 0.005-0.01 мВ/см. То же касается данных, полученных на мозамбикской тилапии *Sarotherodon mossambicus* Peters по методу "генераторы-перцепивенты", когда две группы особей помещались в разные аквариумы, между которыми существовала только электрическая связь (Тальберг и др., 1983). Из экспериментов следует,

что тилапии в актах размножения, по-видимому, способны воспринимать слабые электрические поля амплитудой ниже 1.5 мкВ/см, отвечая на них характерными позами, возникающими в норме только во время брачных игр.

Таким образом, проведенные исследования показали, что у рыб, обладающих специализированными электрорецепторами, способность к восприятию электрических полей оказалась значительно выше, чем это предполагалось несколько десятилетий назад. Тем не менее, установленные значения пока не могут считаться достаточными для восприятия большинства природных электрических явлений, рецепция которых требует наличия микровольтовой чувствительности (Муравейко, 1988).

### ВЫСОКОЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ ВИДЫ РЫБ

Электрочувствительные рыбы представлены в табл. 2 преимущественно морскими пластинкожаберными, а также пресноводными рыбами - сомовыми и осетровыми. Как видно из таблицы, несмотря на существенную разницу между обладателями электрорецепторов и незлектрическими рыбами в абсолютных величинах порогов ответных реакций, последовательность смены различных форм ответа при изменении амплитуды воздействия носит у них достаточно сходный характер.

Как правило, рыбы, имеющие морфологически выраженные электрорецепторы, не отличаются от обычных незлектрических рыб по величине порога оборонительного компонента реакции возбуждения (вздрагивание тела, нередко переходящее в стремительный бросок). Об этом, в частности, свидетельствуют данные, полученные Н.В.Бодровой и Б.В.Краюхиным (1948) на двух видах скатов *Raja clavata* L. и *Trygon* sp. Следует лишь отметить, что у обыкновенного сома *Silurus glanis* L., обладающего высокочувствительной электрорецептивной системой, порог "первичной" реакции (небольшой поворот спинного плавника в вертикальной плоскости), оказались несколько ниже по сравнению с десятью исследованными в тех же условиях видами незлектрических рыб, составив 5.4 мВ/см при воздействии нисходящего и 6.0 мВ/см - восходящего постоянного тока (Извеков, 1995).

Значительная разница в электрочувствительности между рыбами, обладающими специальными рецепторами и не имеющими их, проявляется только начиная с реакции избегания. Для многих высокочувствительных видов - хрящевых рыб, *вселонца* *Polyodon spathula* (Walb.), карликового сомика *Ictalurus nebulosus* (Lesueur) - отпугивающие градиенты потенциала не превышают 10-100 мкВ/см (Dijkgraaf, 1968; Kalmijn, 1974).

Изменения частоты импульсации одиночных волокон, иннервирующих электрорецепторы, обычно регистрируются при напряженности от десятых долей до единиц мкВ/см (Броун, Муравейко, 1980; Muggau,

1962; Peters, Buwalda, 1972). Например, у карликового сомика чувствительность электрорецепторов оценивается величиной 6 мкВ/см (Peters, Buwalda, 1972), у мелкопятнистой кошачьей акулы *Scyliorhinus canicula* (L.) и колючего ската *Raja clavata* L. - около 1 мкВ/см (Murray, 1962), а у звездчатого ската *R. radiata* Donovan - 0.1-3 мкВ/см (Броун, Муравейко, 1980).

Сходную величину имеют и пороги ответа большинства нейронов мозжечка, продолговатого и среднего мозга электрочувствительных рыб (Бойко, Григорьян, 1989; Муравейко, 1987, 1988; Roth, 1975), что соответствует синхронному поступлению в центральную нервную систему информации о наличии стимула от основной массы рецепторов.

У хрящевых рыб эти градиенты потенциала вызывают ряд непроизвольных двигательных актов. В частности, мелкопятнистая кошачья акула отвечает безусловно-рефлекторным смыканием век, а колючий скат - изменением частоты дыхательных движений на стимулы напряженностью 0.1 мкВ/см (Kalmijn, 1966). Такие величины внешнего электрического поля находятся в зоне уверенного различения сенсорными системами пластиножаберных, осетровых и сомовых рыб, вызывают четкие ощущения и являются достаточными для образования стойких пищевых условных рефлексов. У колючего ската подобные рефлексы вырабатываются в ответ на биопотенциалы морской камбалы *Pleuronectes platessa* L. напряженностью 0.4 мкВ/см (Dijkgraaf, Kalmijn, 1966), а у осетровых - на импульсы тока величиной около 2 мкВ/см (Григорьян, Бойко, 1985).

Однако указанные значения электрочувствительности еще не являются предельными для рыб, обладающих специализированными рецепторами. Например, безусловно-рефлекторные изменения электрокардиограммы у акул и скатов наблюдались при напряженности поля 0.01-0.02 мкВ/см (Kalmijn, 1966), что на один-два порядка ниже порога стимуляции отдельного рецептора и в 20-40 раз меньше порога выработки пищевого условного рефлекса. Изучение же ориентировочно-поискового поведения электрочувствительных рыб, выполненное на примере карликового сомика, показало, что искажение распределения значений показателя реагирования становится заметным уже при градиенте потенциала  $6 \cdot 10^3$  мкВ/см (Солуха, 1985). Таким образом, значения нижней границы пороговой зоны электрочувствительных рыб соответствуют предельным возможностям любых сенсорных систем, поскольку колебания напряженности с амплитудой менее  $10^3$ - $10^4$  мкВ/см, обусловлены тепловым движением молекул.

Одной из основных причин наблюдаемого снижения порогов некоторых физиологических и поведенческих реакций целостного организма по сравнению с чувствительностью отдельного рецептора, очевидно, является пространственно-временная суммация подпороговых импульсов

от множества рецепторных единиц (Roth, 1975). Например, в мозге звездчатого ската были обнаружены отдельные нейроны, реагирующие на градиент потенциала величиной всего лишь в 0.03 мкВ/см (Муравейко, 1983). Рассматриваемые механизмы, по-видимому, обеспечивают своеобразный резерв повышения электрочувствительности, который особенно наглядно проявляется при многократном воздействии слабых сигналов убывающей амплитуды (Григорьян, Бойко, 1985).

Высокая электрочувствительность рыб, обладающих специализированными рецепторами, дает им возможность получать биологически важную информацию о естественных электрических полях, сопровождающих различные явления природы. В ряде работ показано, что акулы, скаты и другие рыбы реагируют на биоэлектрические поля кормовых организмов (Муравейко, 1975; Kalmijn, 1971; Peters, Meek, 1973; Roth, 1972), электромагнитные поля циклонов (Муравейко, 1988; Муравейко, Степанюк, 1985), течений и морских волн (Броун, Муравейко, 1980; Броун и др., 1979), теллурических токов (Броун и др., 1978). Восприятие природных электрических полей позволяет электрочувствительным животным ориентироваться в пространстве, находить добычу, общаться друг с другом, заблаговременно уходить из опасной зоны при событиях катастрофического характера. В то же время, данная группа гидробионтов, включающая ряд ценных промысловых видов рыб (осетровые, сомовые), становится одним из наиболее уязвимых звеньев водной экосистемы в условиях электромагнитного загрязнения среды, при котором невозможна их нормальная жизнедеятельность (Воронин и др., 1989).

## ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ ИЗМЕНЕНИЯ СЕНСОРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК

Сравнение очередности проявления различных форм ответа на электрическое раздражение и количественный анализ наблюдаемых соотношений между порогами различных ответных реакций у неэлектрических и электрочувствительных рыб позволяют выделить некоторые общие закономерности изменения сенсорных характеристик, сопровождающие появление специальной чувствительности (рис.3). В частности, приведенные количественные данные свидетельствуют о чрезвычайно узком динамическом диапазоне анализа электрической информации посредством обычных органов чувств. При этом пороги ответных реакций, свидетельствующих о начале уверенного обнаружения сигнала (массовый ответ рецепторных единиц и соответствующих нейронов мозга, непроизвольные сокращения отдельных групп мышц, выработка устойчивых условных рефлексов), тесно примыкают к порогу оборонительной реакции. Стремительная смена форм поведенческого ответа при увеличении амплитуды сигнала приводит к тому, что под на-

званием реакции возбуждения зачастую понимают совершенно различные изменения в поведении особи. В их число входят ориентировочные рефлекторные акты (непроизвольное подергивание плавников и т.п.), которые по своей сущности, вероятно, близки к мигательному и брызгальцевому рефлексам пластиножаберных. Сюда же относят и оборонительные реакции, выражающиеся во вздрагивании и последующем броске животного. Высокому порогу срабатывания рецепторов при воздействии неадекватного раздражителя сопутствует и слабая способность к различению вариаций интенсивности стимула (Бараускас, 1978).



Рис.3. Последовательность проявления различных типов ответа на электрический раздражитель и динамический диапазон реагирования у рыб (схема).

При появлении у рыб специализированных сенсорных систем пороги тонких поведенческих и физиологических ответных реакций все больше отдаляются от порога реакции возбуждения. Так, у леща пороговые величины отпугивания и возбуждения различаются между собой всего в 1.38 раза (Маллини и др., 1976), а у хрящевых рыб - в 200 раз (Kalmijn, 1974). Кроме того, у рыб, обладающих специализированными электросенсорными системами, расширяется "коридор" между реакцией избегания и наиболее ранними признаками восприятия тока. Например, карликовый сомик отвечает увеличением частоты ориентировочно-поисковых двигательных актов на воздействие электрических полей, напряженность которых в 2500 раз меньше отпугивающих его градиентов потенциала (Солуха, 1985; Dijkgraaf, 1968). У трески же начало пороговой зоны всего лишь в 200 раз ниже уровня сигнала, вызывающего инструментальные акты избегания раздражителя (Муравейко, Степанийко, 1985; Солуха, 1985).

Таким образом, эволюционная тенденция преобразования сенсорной характеристики 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. Интересно, однако, что безусловно-рефлекторные изменения ЖКГ как у электрочувствительных, так и у незлектрических рыб наблюдаются при величине сигнала в 40-60 раз меньшей по сравнению с порогом образования устойчивого пищевого рефлекса. Очевидно, соотношение порогов этих двух реакций, главным образом, отражает способность мозга к анализу изменений афферентной импульсации и поэтому измеряется величинами одного порядка у различных представителей класса рыб.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог, следует подчеркнуть, что понятие чувствительности должно включать в себя не только локальную изменчивость функциональных параметров отдельных подсистем организма при воздействии внешних факторов, но и наличие информационно-сигнального значения этих изменений для системы в целом. При этом важный экологический смысл может иметь не только существование у организма высокоразвитых специализированных анализаторов, но и неспецифических форм чувствительности, которые позволяют расширить спектр раздражителей, несущих информацию о среде обитания.

Процесс восприятия стимула предстает как противоречивое единство непрерывных и дискретных начал, детерминированных и стохастических компонентов, которые являются не взаимоисключающими, а взаимодополняющими. Соответственно, порог ответной реакции может рассматриваться не только как операциональное понятие, но и как математическое выражение перехода количества в качество при появлении ощущений у биологического объекта, представляя собой точку перегиба психометрической функции. Вместе с тем, в силу статистической природы сенсорного процесса характеристика чувствительности не может быть достаточно полной без указания границ пороговой зоны, в которой вероятность правильного обнаружения сигнала меняется от вероятности ложной тревоги до единицы.

Эволюционные тенденции приобретения организмом специальной чувствительности проявляются в увеличении крутизны сенсорной характеристики, что приводит не только к снижению порога чувствительности, но и к сужению пороговой зоны в линейном масшта-

бе измерения. Одновременно происходит расширение динамического диапазона реакций системы на внешнее воздействие за счет существенного смещения начальных проявлений чувствительности в область низких величин стимула при незначительных изменениях порогов ответа на сильное раздражение.

При выборе метода оценки предельной электрочувствительности следует учитывать, что ввиду низкой обучаемости рыб использование условнорефлекторных методов может приводить к завышению порогов электровосприимчивости относительно истинных значений. В то же время, тонкие физиологические изменения, выбираемые в качестве индикаторов чувствительности, должны носить не только локальный характер, но и иррадиировать из места возникновения, приобретая черты опосредованного ответа и проявляясь в безусловно-рефлекторных изменениях двигательной активности. В наибольшей степени этим требованиям отвечают методы изучения компонентов ориентировочной реакции, в частности способ инструментализации ориентировочно-поискового поведения рыб в электрических полях. И наконец, в связи с большим разбросом экспериментальных данных вопрос об экологической значимости естественных электрических полей в жизни рыб, не обладающих электрорецепторами, пока остается открытым и требует дальнейших, тщательно продуманных исследований.

#### ЛИТЕРАТУРА

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.

Астащенко А.А. Моделирование обнаружения сигнала в современных психофизических теориях // Сенсорные и сенсомоторные процессы. М., Педагогика, 1972. С. 10-53.

Бараускас Р. Действие одиночных электрических стимулов на активность нейронов продолговатого мозга щуки *Esox lucius L.* // Ж. эволюц. биохимии и физиологии. 1978. Т. 14, № 6. С. 601-603.

Бардин К.В. Проблема порогов чувствительности и психофизические методы М., Наука, 1976. 396 с.

Барон В.Д. О чувствительности стайки цихлид к электрическому полю // Докл. II Всесоюз. конф. по поведению животных. М., Наука, 1977. С. 39-40.

Бодрова Н.В., Краюхин Б.В. О влиянии электрического тока на некоторых морских рыб // Сборник памяти А.В.Леонтовича. Киев, Изд-во АН УРСР, 1948. С. 43-49.



Бойко Н.Е., Григорьян Р.А. Реакции нейронов "торуса" среднего мозга молодых осетровых на слабые электрические поля // Морфология, экология и поведение осетров. М., 1989. С.165-170.

Броун Г.Р., Муравейко В.М. Восприятие магнитного поля ампулами Лоренцини скатов // Сигнализация и поведение морских рыб. Л., Наука, 1980. С.39-64.

Броун Г.Р., Ильинский О.Б., Муравейко В.М. Восприятие электрорецепторами ампул Лоренцини акулых рыб теллурических токов, обусловленных геомагнитными вариациями // ДАН СССР. 1978. Т. 241, N 5. С.1228-1231.

Броун Г.Р., Ильинский О.Б., Муравейко В.М. Восприятие электрорецепторами ампул Лоренцини электрических полей морских волн // ДАН СССР. 1979. Т. 248, N 1. С.252-254.

Воронин В.М., Лукашкина В.А., Муравейко В.М. Влияние электрических полей на гидробионтов. Апатиты, 1989. 37 с.

Григорьян Р.А., Бойко Н.Е. Условнорефлекторное двигательное поведение осетровых рыб в слабых электрических полях // Сигнализация и поведение рыб. Апатиты, 1985. С.41-46.

Гроня Л.И., Коляденко В.Н., Солуха Б.В., Степанова Н.А. К вопросу об обучаемости барбусов *Barbus (Puntius) nigrofasciatus* в квазипостоянном электрическом поле // Вопр. ихтиол. 1988. Т. 28, N 3. С.516-518.

Данилюте Г.П., Нактинис И.М., Симонавичене Б.И., Швейстите А.И. Пороги чувствительности рыб к электрическому току, определенным разными методами // Возможности использования физико-химических раздражителей для управления поведением рыб. М., ИЭМЭЖ АН СССР, 1983. С.7-11.

Извеков Е.И. Возрастная изменчивость электровосприятия пресноводных неэлектрических рыб. Автореферат канд. дисс. Борок, ИБВВ РАН, 1995. 21 с.

Лапкин В.В., Извеков Е.И., Соколов В.А. Возрастная динамика чувствительности и устойчивости рыб к полю электрического тока // Фауна и биология пресноводных организмов. Л., Наука, 1987. С.232-249.

Макаров П.О. Органы чувств. Общие закономерности // Лекции по биофизике. Л., ЛГУ, 1968. С.266-298.

Малинин Л.К., Лапкин В.В., Рукавицын Г.И. Чувствительность неэлектрических рыб к постоянным электрическим полям // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1976, N 30. С.19-21.

Михалевская М.Б. Порог и пороговая зона // Сенсорные и сенсомоторные процессы. М., Педагогика, 1972. С.54-60.

Миронов А.Т. Электрические токи в море и действие тока на рыбу // Тр. Морского гидрофизического Ин-та АН СССР. 1948. Т.1. С.56-74.

Муравейко В.М. Биологическое назначение электрорецепторной системы карликового сомика // Сигнализация морских животных. Апатиты, 1975. С.122-143.

Муравейко В.М. Электрическая чувствительность лососевых рыб // Сигнализация и поведение морских рыб. Л., Наука, 1980. С.11-23.

Муравейко В.М. Электрочувствительные рыбы (сравнительный и эволюционный аспекты) // Эколого-физиологические исследования промысловых рыб Северного бассейна. Л., Наука, 1987. С.4-17

Муравейко В.М. Электросенсорные системы животных. Апатиты, 1988. 108 с.

Муравейко В.М., Степанюк И.А. Электромагнитные поля циклона и их действие на рыб // Сигнализация и поведение рыб. Апатиты, 1985. С.19-23.

Протасов В.Р., Бондарчук А.И., Олшанский В.М. Введение в электроэкологю. М., Наука, 1982. 336 с.

Саблин-Яворский А.Д. Изучение реакций некоторых рыб на устройства, имитирующие их электрические поля // Электрические свойства гидробионтов. М., ИЭМЭЖ АН СССР, 1986. С.140-148.

Солуха Б.В. Ориентировочное инструментальное поведение // ДАН СССР. 1982. Т. 265, N 2. С.497-500.

Солуха Б.В. Поведенческие оценки чувствительности рыб к слабым физическим воздействиям // Сигнализация и поведение рыб. Апатиты, 1985. С.10-18.

Тальберг И.Д., Протасов В.Р., Кузнецов В.А. Об информационном значении низкочастотных электрических разрядов в нерестовом поведении тиллятин // Возможности использования физико-химических раздражителей для управления поведением рыб. М., ИЭМЭЖ АН СССР, 1983. С.46-51.

Berge J.A. The perception of weak electric a.c. currents by the European eel, *Anguilla anguilla* // Comp. Biochem. Physiol. A. 1978. Vol.62, N 4. P.915-919.

Bullock T.H. Species differences in effect of electroreceptor input on electric organ pacemakers and other aspects of behaviour in electric fish // Brain, Behav. and Evolut. 1970. Vol.2, N 2. P.85-118.

Dijkgraaf S. Electroreception in the catfish *Ameiurus nebulosus* // Experientia. 1968. Vol.24 (2). P.187-188.

Dijkgraaf S., Kalmijn A.J. Versuche zur biologischen Bedeutung der Lorenzinischen Ampullen bei den Elasmobranchien // Ztschr. vergl. Physiol. 1966. Bd.53. S.187-194.

Enger P., Kristensen L., Sand O. The perception of weak electric D.C. current by the European eel (*Anguilla anguilla*) // Comp. Biochem. and Physiol. A. 1976. Vol.54, N 1. P.101-103.

Kalmijn A.J. Electro-perception in sharks and rays // Nature. 1966. Vol.212, N 5067. P.1232-1233.

Kalmijn A.J. The electric sense of sharks and rays // J. Exp. Biol. 1971. Vol.55, N 4. P.371-383.

Kalmijn A.J. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs // Handbook of sensory physiology in fish. New York, 1974. Vol III/3. P.147-200.

Katsuki Y., Yoshio S. Response of the single lateral line nerve fiber to the linearly rising current stimulating the endorgan // Japan. J. Physiol. 1952. Vol.2. P.219-231.

McBary B. The effect of the electric fields on marine fishes // Marine Research. 1956. N 1. 32 p.

Murray R.V. The response of the ampullae of Lorenzini of elasmobranchs to electric stimulation // J. Exp. Biol. 1962. Vol.39. P.119-128.

Peters R.C., Buwalda R.J.A. Frequency response of the electroreceptors (small Pitt organs) of the catfish *Ictalurus nebulosus* // J. Comp. Physiol. 1972. Vol.79, N 1. P.29-38.

Peters R.C., Meek J. Catfish and electric fields // Experientia. 1973. Vol.29, N 3. P.293-300.

Regnart H.C. The lower limits of perception of electrical currents by fish // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1931. Vol.17. P.415-420.

Rommel S.A., McCleave J.D. Oceanic electric fields: peception by American eels? // Science. 1972. Vol.176. N 4040. P.1233-1235.

Rommel S.A., McCleave J.D. Sensitivity of American eels (*Anguilla rostrata*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) to weak electric and magnetic fields // J. Fish. Res. Bd. Can. 1973. Vol.30, N 5. P.657-663.

Roth A. Wozu dienen die Elektrorezeptoren von Welse? // J. Comp. Physiol. 1972. Vol.79, N 2. P.113-135.

Roth A. Central neurons involved in the electroreception of the catfish *Kryptopterus* // J. Comp. Physiol. 1975. Vol.100. N 2. P 135-146.

Vriens A.M., Bretschneider F. The electrosensitivity of the lateral line of the European eel, *Anguilla anguilla* L. // J. Physiol. (Gr.Brit.). 1979. Vol 75, N 4. P.341-342.

## О КРИТЕРИЯХ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЧИСТОТЫ РЫБОЛОВНЫХ ТРАЛОВ

Кадильников Ю.В.  
АтлантНИРО, Калининград

Критерии экологической чистоты рыболовных тралов и тралового промысла вообще, о которых речь пойдет ниже, являются результатом разработанной в последнее время в АтлантНИРО вероятностно-статистической теории рыболовных тралов. Эту теорию можно рассматривать как наиболее разработанную часть общей теории рыболовных систем и технической доступности биологических ресурсов гидросферы (Зонов, 1971; Кадильников, 1973; 1986). Она исходит из неопределенности поведения биологических объектов, состояния технических устройств и факторов внешней среды, вероятность здесь носит фундаментальный характер. Соответственно, данная теория описывает только вероятностные закономерности процессов облова рыбы, не затрагивая вопроса о механизмах воздействия технического средства добычи на биологический объект.

В вероятностно-статистической теории поведение биологических объектов понимается в широком смысле, включающем их способность образовывать пространственно-временные агрегации, числовые характеристики которых отражают взаимоотношения различных биологических видов в той или иной экосистеме на разных стадиях их жизненных циклов и могут меняться под действием биотических и абиотических факторов (Кадильников, Мысков, 1985). Параметры поведения (скорость движения, дальность реакция рыбы на движущиеся элементы трала, координаты в пространстве и т.д.) рассматриваются как случайные величины, распределение которых определяется либо эмпирически, либо постулируется теоретическими законами, при известных оценках, по крайней мере первых двух, начальных моментов соответствующих случайных величин. Таким образом, поведение промысловых объектов описывается количественными мерами без вскрытия мотивации и физиологических основ поведения.

Техническая доступность, понимаемая как возможность добычи биологических объектов, количественно выражается степенью соответствия технических параметров рыболовной системы различным характеристикам поведения объектов лова. Это соответствие достаточно полно выражается уловистостью. Последняя понимается как "отношение количества пойманных рыб ко всему количеству рыб, находящихся на обловленной площади" (Баранов, 1960). Мерой уловистости является математическое ожидание этой случайной величины (частоты успеха). Полная уловистость трала  $j$ -ой размерной группы  $k$ -го вида определяется как вероятность сложного события:

$$P_{jk} = P_{1jk} \cdot P_2 \cdot P_3 \cdot P_{4k} \cdot P_5 \cdot P_{6k} \cdot P_{7k} \cdot P_{8k} \cdot P_{9k}, \quad (1)$$

где	$P_{jk}$	полная уловистость j-ой размерной группы k-го вида;
	$P_{1jk}$	вероятность попадания рыбы j-ой размерной группы k-го вида между подборами трала;
	$P_2$	вероятность попадания рыбы между досками трала;
	$P_3$	вероятность захвата рыбы по трассе траления;
	$P_{4k}$	условная вероятность попадания рыбы j-ой размерной группы k-го вида в горизонтальный размер трала;
	$P_5$	условная вероятность попадания рыбы в устье трала с формой, отличной от прямоугольной;
	$P_{6k}$	условная вероятность попадания рыбы j-ой размерной группы k-го вида в гарантированную зону облова;
	$P_{7k}$	условная вероятность удерживания рыбы j-ой размерной группы k-го вида в трале во время траления;
	$P_{8k}$	условная вероятность удерживания рыбы j-ой размерной группы k-го вида сетной оболочкой мешка трала - селективность тралового мешка;
	$P_{9k}$	условная вероятность удерживания рыбы j-ой размерной группы k-го вида в трале при его подъеме

Каждый элемент уловистости в формуле (1) вычисляется по весьма сложным алгоритмам, в которых в различной степени задействованы параметры трала, характеристики распределения в физическом пространстве и параметры поведения биологического объекта, индивидуальные для видов и их размерных групп. Если параметры поведения вводятся в расчет из различных публикаций, то характеристики распределения определяются по эхометрической информации (Оценка характеристик распределения промысловых объектов по линейным сечениям стай, 1991), и это определение может быть сделано автоматически. Рассматривая характеристики распределения в физическом пространстве как важнейший фактор поведения промысловых объектов, в 1986-1991 гг. сотрудники СЭКБ промыслов и АтлантНИРО разработали и успешно испытали судовой макет автоматизированной системы сбора и обработки информации о распределении промысловых объектов в Мировом океане (АСОДРП). Однако дальнейшие разработки этой, без сомнения, перспективной системы из-за финансовых затруднений у обеих организаций были прекращены.

При облове смешанного скопления общая полная уловистость всех биологических видов и их размерных групп вычисляется как:

$$P_{(j)k} = \sum_{k=1}^M \cdot \left[ \sum_{j=1}^N P_{jk} \cdot P(l_{jk}) \right] \cdot P(S)_{jk} \quad (2)$$

где  $P(l_{jk})$  - доля j-ой размерной группы k-го вида по численности в смешанном скоплении;

$P(S)_{jk}$  - доля k-го вида по численности в смешанном скоплении;

M - количество облавливаемых видов;

N - количество размерных групп в каждом из k-тых видов.

Дальнейшее развитие вероятностно-статистической теории было связано с концепцией рационального рыболовства, при котором биологические ресурсы моря изымаются при нанесении им минимального вреда. При траловом рыболовстве, естественно, кроме выловленной рыбы, часть особей, столкнувшихся с элементами траловой системы, может погибнуть и остаться в море.

Вероятность столкновения выходящей через траловую оболочку рыбы с одной из нитей ячеи, например ромбической, может быть подсчитана по формуле:

$$1 - \left[ 1 - \frac{S}{a_i \cdot \sin \varphi} \cdot \left( 1 - \cos \varphi \left( 1 - \frac{S}{a_i \cdot \sin \varphi} \right) \right) \right]^2 \quad (3)$$

$$P_{(i)jk} = \begin{cases} 1 & \text{если } 0 < S < a_i \cdot \sin \varphi \\ & \text{если } S \geq a_i \cdot \sin \varphi \end{cases}$$

$$S = \frac{V_i \cdot \cos \varphi \cdot \sin(\varphi / 2) \cdot l_{ijk}}{V_{ijk}} + \frac{r_{jk}}{2} \quad (4)$$

где  $P_{(i)jk}$  - вероятность столкновения в i-ом канатном или сетном поясе с нитями ячеи выходящей через нее рыбы j-ой размерной группы k-го вида;

$a_i$  - внутренний размер ячеи в i-ом поясе;

$\varphi$  - меридиональный угол раскрытия ячеи в i-ом поясе;

$V_i$  - скорость траления;

$l_{ijk}$  - общая длина тела рыбы j-ой размерной группы k-го вида;

$V_{ijk}$  - максимальная скорость движения рыбы j-ой размерной группы k-го вида;

$r_{jk}$  - наибольший габаритный размер поперечного сечения тела рыбы j-ой размерной группы k-го вида.

Построение математической модели столкновения выходящей через траловую оболочку рыбы с нитями ячеи позволило в дальнейшем сформулировать понятие гарантированной зоны облова. Гарантированной зоной облова нами была названа часть пространства, облавливаемая сетной оболочкой трала с таким шагом ячеи, при котором вероятность столкновения выходящей через ячею рыбы с нитями (выше центра приложения гидродинамических сил к телу рыбы) сколь угодно близка к единице. При этом на рыбу будет действовать механический момент, опрокидывающий ее внутрь трала. Шаг ячеи гарантированной зоны облова для ромбической ячеи, например, может быть рассчитан по формуле:

$$a_q \leq 2 \cdot \frac{V_1 \cdot \cos \varphi \cdot \sin (\varphi / 2) \cdot J_{pyk} \cdot k_{dk} \cdot \mu_{jk} + r_k \cdot V_{mk}}{V_{mk} \cdot \sin \varphi} \cdot \eta, \quad (5)$$

- где  $a_q$  - конструктивный шаг ячеи;  
 $k_{dk}$  - коэффициент точки приложения гидродинамических сил к телу рыбы j-ой размерной группы k-го вида;  
 $\mu_{jk}$  - коэффициент перемещения центра приложения гидродинамических сил к телу рыбы (рылу) в начальный момент столкновения с нитью у особи j-ой размерной группы k-го вида;  
 $\eta$  - коэффициент перевода размера ячеи в конструктивный шаг.

При столкновении с нитями ячеи рыба может получить травму различной тяжести. Вероятность получения смертельной травмы, видимо, следует определять эмпирически, в ходе специально поставленных опытов. Очевидно, вероятность гибели рыбы после выхода ее через ячею какого-либо i-го сетного пояса будет равна:

$$P_{(ix)jk} = P_{(ix)k} \cdot P_{mk}, \quad (6)$$

- где  $P_{(ix)k}$  - вероятность гибели рыбы j-ой размерной группы k-го вида при выходе через i-ый пояс;  
 $P_{mk}$  - вероятность получения смертельной травмы рыбой j-ой размерной группы k-го вида от столкновения с нитями ячеи при выходе через i-ый пояс.

Вероятность гибели рыбы j-ой размерной группы k-го вида, вышедшей и столкнувшейся с нитями ячеи (по всему тралу), вычисляется по формуле:

$$P_{(q)k} = [(1 - P_{s,1k}) \cdot P_{(x1)jk} + P_{s,1k} \cdot (1 - P_{s,2k}) \cdot P_{(x2)jk} + \dots + \dots + P_{s,1k} \cdot P_{s,2k} \cdot \dots \cdot P_{s,(n-1)k} \cdot (1 - P_{s,nk}) \cdot P_{(xn)jk} + P_{s,k} \cdot P_{7k}(1 - P_{8k}) \cdot P_{(x7)jk}] \cdot P_{1k} \cdot P_2 \cdot P_3 \cdot P_4 \cdot P_5 \quad (7)$$

- где  $P_{(q)k}$  - вероятность гибели рыбы j-ой размерной группы k-го вида, вышедшей через все пояса трала и мешок;
- $P_{s,1k}, P_{s,2k} \dots P_{s,nk}$  - вероятность попадания рыбы j-ой размерной группы k-го вида из пояса 1 в пояс 2, из пояса 2 в пояс 3 и вообще из пояса n в пояс n + 1;
- $P_{(x1)jk}, P_{(x2)jk} \dots P_{(xn)jk}$  - вероятность гибели рыбы j-ой размерной группы k-го вида вследствие выхода и столкновения с нитями ячеи в первом поясе, во втором поясе и вообще в n-ом поясе;
- $P_{(x7)jk}$  - вероятность получения смертельной травмы рыбой j-ой размерной группы k-го вида при выходе через оболочку мешка трала;
- остальные обозначения даны выше.

Вероятность общей гибели всех облавливаемых размерных групп всех видов за траление равна:

$$P_{(\Phi)} = \sum_{k=1}^M \{ \sum_{j=1}^N P_{(q)jk} \cdot P_{(f)jk} \} \cdot P(S)_k \quad (8)$$

- где  $P_{(\Phi)}$  - вероятность общей гибели;
- остальные обозначения даны выше.

Вероятность элиминации рыбы j-ой размерной группы k-го вида от двух причин - вылова и гибели при выходе через оболочку трала - может быть определена как вероятность суммы этих двух совместных событий:

$$\Delta P_{jk} = P_{jk} + P_{(q)jk} - P_{jk} \cdot P_{(q)jk} \quad (9)$$

- где  $\Delta P_{jk}$  - вероятность элиминации рыбы j-ой размерной группы k-го вида.

Вероятность общей элиминации  $P_{(p)}$  равна:



$$\Delta \quad M \quad N \quad \Delta$$

$$P_{(p)} = \sum_{k=1} \left[ \sum_j P_{jk} \cdot P(p)_{jk} \right] \cdot P(S)_{jk} \quad (10)$$

Экологическую чистоту используемых конструкций тралов, видимо, можно охарактеризовать той пользой, которую человек получает при эксплуатации биологических ресурсов, относительно общего ущерба, причиняемого облавливаемым видам рыб в процессе промысла. Поэтому мы рискнули ввести такое понятие как полный теоретический коэффициент экологической чистоты - отношение вылова разрешенных к промыслу биологических видов и их размерных групп к сумме элиминированных видов и их размерных групп. Этот коэффициент может быть определен по численности и по массе. При облове смешанного поля стай, например, полный теоретический коэффициент экологической чистоты (по численности) за траление вычисляется по формуле:

$$K_{(n)} = \frac{\sum_{k=1} \left[ \sum_j P_{jk} \cdot B_{jk} \cdot \lambda_{jk} \cdot m_{njk} \cdot m_{pj k} \right] \cdot \sum_{k=1} \left[ \sum_j P_{jk} \cdot B_{jk} \cdot m_{jk} \cdot m_{pj k} \cdot c_{jk} \right]}{\sum_{k=1} \sum_j P_{jk} \cdot B_{jk} \cdot \lambda_{jk} \cdot m_{njk} \cdot m_{pj k}} \quad (11)$$

$$e_{jk} = 1 - e(M)_{jk} \quad (12)$$

- где  $B_{jk}$  - зона действия трала при облове j-ой размерной группы k-го вида;
- $\lambda_{jk}$  - плотность поля стай рыб j-ой размерной группы k-го вида в трехмерном пространстве;
- $m_{njk}$  - средний объем стай рыб j-ой размерной группы k-го вида;
- $m_{pj k}$  - плотность особей в стае рыбы j-ой размерной группы k-го вида;
- $M_m$  - виды, вылов которых запрещен или ограничен;
- $N_n$  - размерные группы, вылов которых запрещен или ограничен;
- $e(M)_{jk}$  - доля разрешенного прилова j-ой размерной группы k-го вида от численности этого вида в вылове за траление.

Значения теоретического коэффициента экологической чистоты заключены в интервале  $0 < K_{(n)} \leq 1$ , и чем ближе он к единице, тем трал лучше и экологичнее.

Возможности анализа уловистости и экологичности различных конструкций тралов рассматриваются на примере промысла салаки и шпрота в Южной Балтике, в экономический зоне Российской Федерации. Характеристики распределения салаки и шпрота были определены по дневным эхозаписям (СРТМ "Монокристалл") в мае 1992 г. В расчетах по формулам (11) и (12) доля разрешенного прилова салаки длиной менее 16 см и шпрота длиной менее 9 см была взята равной 15% согласно правилам рыболовства. Вероятность получения смертельной травмы для рыбы, выходящей через всю оболочку трала, была принята равной единице. Поэтому рассчитанная при данных условиях вероятность гибели рыбы была максимальной, а полный теоретический коэффициент - минимальным. Результаты расчетов возможного использования различных тралов и судов на промысле салаки и шпрота в Южной Балтике показаны в табл. 1.

Таблица 1. Показатели теоретической оценки работы различных тралов на промысле сельди и шпрота

тип трала	38/200	45/240	69/318	70/370
скорость траления	3.0	4.0	4.0	4.3
тип судна и ГСУ, л.с.	МРТР 578 л.с.	СРТМ 1000 л.с.	СТР 1320 л.с.	ТСМ 2400 л.с.
вылов за двухчасовое траление, кг	483	1327	7253	11174
общая полная уловистость	0.0262	0.0322	0.1299	0.1129
полный теоретический коэффициент экологической чистоты по численности	0.2743	0.3079	0.4478	0.4501
вероятность общей гибели	0.0365	0.0366	0.0575	0.0527
общая элиминация	0.0617	0.0622	0.1828	0.1570
сравнительная уловистость	1.000	2.747	15.017	23.135
сравнительная экологичность	1.000	1.1222	1.633	1.641
вылов на одну л.с. ГСУ за двухчасовое траление, кг	0.836	1.327	5.495	4.650
вылов на одну БРТ за двухчасовое траление, кг	1.713	2.110	9.749	7.489

В настоящее время для промысла на Балтике суда типа ТСМ не допускаются, а суда типа СРТМ участвуют в промысле салаки и шпрота

некоторыми ограничениями, хотя, как видно из таблицы, их вылов за траление выше, чем у малотоннажных судов, выше и полный теоретический коэффициент экологической чистоты. Иначе говоря, следует ожидать, что напрасно нанесенный рыбным запасам ущерб от эксплуатации этих судов должен быть меньше. Однако результаты расчетов, приведенные в табл. 1, касаются только работы одного судна при одном тралении. Для анализа возможности работы судов группы флота нужно рассмотреть еще несколько критериев и определить количество судов одного типа, эквивалентное по воздействию на рыбные запасы количеству судов другого типа.

Известно, что интенсивность вылова определяется как отношение количества рыб промысловых видов, выловленных флотом за сезон работы, к общему количеству промысловых объектов, обитавших на обловленной акватории до начала промысла (Баранов, 1971). Обловленная акватория может превышать район работы за счет миграции объектов на промысловые участки (Кадильников, 1984). Если  $N_t$  рыболовных единиц и тралений образуют пуассоновское поле точек, а зоны их действия пересекаются, то интенсивность вылова равна:

$$P_{\Sigma(1)} = 1 - \exp - \left\{ \frac{B \cdot N_t}{B_0} \cdot [1 - (1 - P_\phi)] \right\}. \quad (13)$$

- где  $P_{\Sigma(1)}$  - интенсивность вылова при гипотезе пересечения рыболовных единиц;  
 $B$  - зоны действия рыболовной единицы, принятой за стандарт;  
 $B_0$  - ареал промысловой части облавливаемых видов;  
 $N_t$  - количество рыболовных единиц, количество тралений стандартной продолжительности (стандартным тралом);  
 $P_\phi$  - общая полная уловистость.

Если зоны действия тралов не пересекаются, то

$$P_{\Sigma(2)} = 1 - \exp - \left[ \frac{B \cdot N_t}{B_0} \cdot P_\phi \right]. \quad (14)$$

- где  $P_{\Sigma(2)}$  - интенсивность вылова при гипотезе об отсутствии пересечения зон действия орудий лова.

Если предположить, что объект, погибший от столкновения с нитями ячеи и выхода через оболочку мешка, не может попасть в следующий трал, то интенсивность его гибели при  $N_t$  промысловых операций определяется аналогично оценке интенсивности вылова при гипотезе не пересекающихся зон действия тралов:

$$\Delta_{\Sigma(q)} = 1 - \exp \cdot \left\{ - \frac{B \cdot N_t}{B_0} \cdot P_{(q)} \right\}, \quad (15)$$

где  $\Delta_{\Sigma(q)}$  - интенсивность гибели промысловых объектов, проходящих через траловую оболочку, при  $N_t$  промысловых операций флота.

Формулы (13), (14) и (15) позволяют далее определить интенсивность брутто-изъятия. Интенсивность брутто-изъятия - отношение количества промысловых объектов, выловленных, погибших и оставшихся в море в ходе промысловых операций, реализованных за сезон промысла, к общему количеству промысловых объектов, находившихся перед началом промысла на обловленной площади. Интенсивность брутто-изъятия вычисляется как вероятность суммы двух совместных событий - вылова и гибели, по формуле:

$$\Delta_{\Sigma(1)} = \Delta_{\Sigma(1)} + \Delta_{\Sigma(q)} - \Delta_{\Sigma(1)} \cdot \Delta_{\Sigma(q)}, \quad (16)$$

$$\Delta_{\Sigma(2)} = \Delta_{\Sigma(2)} + \Delta_{\Sigma(q)} - \Delta_{\Sigma(2)} \cdot \Delta_{\Sigma(q)}, \quad (17)$$

где  $\Delta_{\Sigma(1)}$  - интенсивность брутто-изъятия группой флота за сезон промысла при пересечении зон действия орудий лова;  
 $\Delta_{\Sigma(2)}$  - интенсивность брутто-изъятия группой флота за сезон промысла при не пересекающихся зонах действия орудий лова.

Значения интенсивности брутто-изъятия всегда больше или равны интенсивности вылова.

Чтобы продемонстрировать возможности применения показателей интенсивности вылова и интенсивности брутто-изъятия для анализа воздействия работы флота на рыбные ресурсы, произведен теоретический расчет применительно к промыслу салаки и шпрота в зоне Российской Федерации в Южной Балтике. Задача заключалась в определении количества трех типов судов, эквивалентного по интенсивности вылова. Российская зона в Южной Балтике занимает всего 7568 км<sup>2</sup>. За сезон промысла принят второй квартал, причем в расчет взято, что по условиям погоды море доступно для промысла в течение 77 суток. Согласно данным гидроакустического обследования, салака и шпрот распределены в 29-метровом слое. Результаты расчета приведены в табл. 2. Расчеты сделаны при гипотезе пересечения зон действия орудий лова.

**Таблица 2.** Допустимое среднее количество судов на лову и интенсивность брутто-изъятия при заданной интенсивности вылова

показатели	тип трала и судна			
	38/200	45/240	69/318	70/370
	МРТР 578 л.с.	СРТМК 1000 л.с.	СТР 1320 л.с.	ТСМ 2400 л.с.
Заданная интенсивность вылова $P_{\Sigma(1)} \leq 0.1$				
общее количество двухчасовых тралений за сезон	3212	1521	1016	588
среднесуточное количество судов на лову	13.9	6.6	4.6	2.5
интенсивность брутто-изъятия	0.1036	0.1036	0.1054	0.1050
Заданная интенсивность вылова $P_{\Sigma(1)} \leq 0.2$				
общее количество двухчасовых тралений за сезон	6803	3222	2151	1246
среднесуточное количество судов на лову	29.4	13.9	9.3	5.4
интенсивность брутто-изъятия	0.2064	0.2064	0.2104	0.2096
Заданная интенсивность вылова $P_{\Sigma(1)} \leq 0.3$				
общее количество двухчасовых тралений за сезон	10874	5151	3438	1992
среднесуточное количество судов на лову	47.1	22.3	14.9	8.6
интенсивность брутто-изъятия	0.3091	0.3091	0.3140	0.3130

В таблице 2 обращает на себя внимание, что оценки интенсивности брутто-изъятия превышают оценки интенсивности вылова всего на 3-5%. Это значительно меньше возможных погрешностей оценок запасов всеми известными методами. Но это всего лишь один пример. При других характеристиках распределения и параметрах поведения рыбы и уловистости, и экологические коэффициенты, и соотношение между интенсивностью вылова и интенсивностью брутто-изъятия могут быть совершенно иными

В заключение следует отметить, что в настоящее время проходит опытную эксплуатацию компьютерная программа "Вылов", разработанная по заказу ВНИРО, которая позволяет рассчитывать основные улавливающие и экологические качества тралов при широком моделировании параметров поведения промысловых объектов. Для анализа работы разнотоннажного флота, использующего различные орудия лова, необходима разработка соответствующего программного обеспечения расчета интенсивности вылова и брутто-улова.

## ЛИТЕРАТУРА

Баранов Ф.И. Техника промышленного рыболовства. М., Пищепромиздат, 1960. 696 с.

Баранов Ф.И. Изучение интенсивности рыболовства. Избранные труды, т. III. М., Пищевая пром-сть, 1971. 304 с.

Зонов А.И. Вероятностное понятие зоны облова орудия лова и количественная оценка результатов лова на основе полученной информации. Реф. инф. ЦНИИТЭРХ. Спец. вып. 1.9. М., 1971. 3 с.

Кадильников Ю.В. Основные направления к оценке эффективности орудий рыболовства и определение зоны их действия с использованием теории поиска. Обзорная информация ЦНИИТЭРХ. М., 1973. 68 с.

Кадильников Ю.В. Статистический метод определения интенсивности вылова и зачем нужно знать обловленный объем // Рыбн. хоз-во, 1984, N 86. С. 62-65.

Кадильников Ю.В. Техническая доступность биоресурсов гидросферы // Биологические ресурсы Атлантического океана. Сб. научн. трудов М., Наука. 1986. С. 346-370.

Кадильников Ю.В. Об оценке запасов промысловых объектов методом траловых съемок // Доступность морских промысловых объектов для орудий лова и технических средств наблюдений. Сб. научн. трудов АтлантНИРО, Калининград, 1988. С. 30-42.

Кадильников Ю.В., Мысков А.С. Об особенностях распределения в физическом пространстве биологических объектов различных трофических уровней // Экология и запасы некоторых промысловых объектов Атлантического океана. Сб. научн. трудов. АтлантНИРО, Калининград, 1985. С. 23-30.

Оценка характеристик распределения промысловых объектов по линейным сечениям стай. Методические указания. 1482-МУ. АтлантНИРО, Калининград, 1991. 91 с.

Расчетная оценка улавливающих качеств трала. Методические указания. АтлантНИРО, Калининград, 1985. 202 с.

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА МОРЯ ИРМИНГЕРА И ЕГО ОБОРОНИТЕЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ ОТНОСИТЕЛЬНО ТРАЛА

Коротков В.К.  
АО МариНПО, Калининград

В последнее десятилетие в море Ирмингера стал активно развиваться отечественный промысел окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin), обитающего в пелагиали. Характер его распределения изучен сравнительно слабо. Недостаточные знания о биологии окуня, путях и сроках его миграции не позволяют точно прогнозировать время и места образования промысловых концентраций, что отрицательно сказывается на организации промысла.

В начальный период развития промысла окуня в море Ирмингера считалось, что его присутствие в этом районе объясняется миграцией продуктивных самок от банок Восточной Гренландии и Исландии. После вымета личинок в весенний период самки вновь возвращаются на банки и континентальный склон.

Существует гипотеза, согласно которой в море Ирмингера обитает обособленная океаническая популяция окуня. Она основана на том, что плотные скопления окуня за пределами экономических зон наблюдаются не только в период нереста, но и во время нагула и спаривания. До начала 90-х годов считалось, что окунь обитает на глубинах от 100 до 400-450 м, и поэтому промысловые суда проводили лов на данных глубинах. Однако, по мере совершенствования техники промысла появились сведения о наличии скоплений окуня на глубинах 500-900 м. В результате, в последние два года отечественный флот почти полностью перешел на лов окуня, обитающего на больших глубинах.

Окунь-клювач относится к поздно созревающим рыбам с длительным жизненным циклом. Половой зрелости достигает в 8-10 лет при длине 26-30 см. Основу улова окуня составляют особи размером от 25 до 48 см в возрасте от 6 до 22 лет. Годовой цикл окуня можно условно представить в виде следующих этапов: зимовка (октябрь-февраль), вымет личинок (март-май), нагул (июнь-июль) и спаривание (август-сентябрь). В настоящее время считается, что после зимовки преднерестовые самки окуня появляются над западными склонами хребта Рейкьянис, между 59-62° с.ш. Самцы в это время остаются на нагульных акваториях и продолжают откармливаться. Происходит разобшение половозрелых самок от самцов и неполовозрелой части стада окуней. Вымет личинок происходит в открытой части моря Ирмингера в апреле-мае.

С целью более детальных исследований пелагических скоплений окуня в море Ирмингера в 1994 и 1995 годах в рейсах на РТМ-А "Зуид" и

"Астеронд", принадлежащих АО МариНПО промысловства, проводился сбор гидроакустической и биологической информации.

## МЕТОДИКА

С помощью судовых гидроакустических приборов оценивалось характерное пространственное распределение скоплений окуня до глубин 800-900 м, а также габариты локальных скоплений (вертикальное развитие, протяженность). При количественной оценке выхода окуня-клевача сквозь ячеи в разных частях трала использовался метод мелкоячеистых покрытий (рыбоуловителей), устанавливаемых на сетной части орудия лова. В процессе промысла из улова постоянно брались пробы для оценки размерного состава окуня, измерялись его биометрические показатели (максимальные величины длины, высоты, толщины и периметра тела). В предыдущих рейсах при выявлении видоспецифических оборонительных реакций рыб на канатную и сетную часть трала использовался подводный аппарат "Тетис".

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученной информации показал следующее. В мае достаточно плотные нерестовые скопления окуня-клевача с наличием до 75-80% самок наблюдаются на глубинах 350-450 м при температуре 5-6°C. После вымета личинок самки окуня начинают образовывать разрозненные скопления, при этом изменяется глубина их обитания. Так, если в первой декаде мая нерестовые скопления располагались на глубине 350-450 м, то во второй декаде они занимали горизонт 450-600 м, а в третьей декаде - регистрировались на глубинах 600-700 м. В июне скопления окуня наблюдались в основном на глубине 600-800 м. В третьей декаде июня около зоны Гренландии стали встречаться концентрации окуня в верхних слоях воды (150-250 м). Таким образом, к июлю образовались две группировки окуня. Глубоководная, занимавшая акваторию в районе 58-59° с.ш. и 33-36° з.д., состояла из 50-60% самцов, отнерестившихся самок и неполовозрелых особей. Другая группировка, располагавшаяся в верхних горизонтах, занимала акваторию в районе 57-59° с.ш. и 36-39° з.д. и состояла в основном из самок. При облове окуня в верхних горизонтах он был более мелким и в большей степени заражен сфериозом (возбудитель - паразитический рачок *Sphirion*), чем на больших глубинах. Если при лове окуня на глубинах 600-800 м доля зараженных рыб не превышала 8-9% улова, то на глубинах 150-250 м она возрастала до 12-13%.

Следует отметить, что окунь-клевач ежегодно придерживается определенных локальных акваторий, которые в зависимости от гидрометеословий могут несколько смещаться. На рис. 1 и 2 показаны райо-



ны образования нерестовых и нагульных скоплений в 1994-1995 годах. Из приведенных данных видно, что основные зоны обитания рыб как в мае, так и в июне 1994 г. были несколько смещены к западу по сравнению с участками их концентрации в 1995 г.

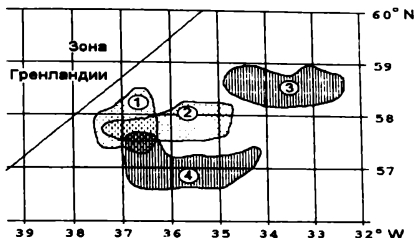


Рис.1. Районы облова окуня в мае. 1 - с 1 по 15.05. 1994 г.; 2 - с 16 по 31.05. 1994 г.; 3 и 4 - с 1 по 31.05. 1995 г.

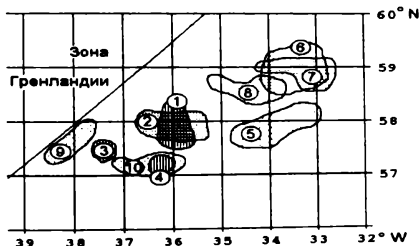


Рис.2. Районы облова окуня в июне. 1 - с 1 по 15.06. 1994 г.; 2 - с 16 по 30.06. 1994 г.; 3 и 4 - с 23 по 30.06. 1994 г.; 5 и 6 - с 1 по 15.06. 1995 г.; 7 и 8 - с 16 по 30.06. 1995 г.; 9 и 10 - с 20 по 30.06. 1995 г.

Вероятность присутствия окуня в том или ином районе оценивается по наличию кормового макропланктона, который образует звукокорр-

сенсующие слои (ЗРС). Характер ЗРС бывает довольно сложным и не всегда дает ясное представление об истинном местоположении скопления окуня. Это объясняется тем, что структура эхозаписи данного вида в ЗРС трудно отличима от записи малоразмерных рыб (анчоуса) и других обитателей этих слоев (мелких ракообразных, медуз, головоногих и др.). Наибольшую вероятность определения окуня в ЗРС удастся получить на экране цветной приставки "Фуруно". Рыбы, обитающие на глубинах 500-800 м, фиксируются на экране в виде отдельных точек голубого или зеленого цвета. Окунь, обитающий в верхних горизонтах, фиксируется в виде сгустков, хлопьев или мелких облакоподобных образований (хлопушек), которые начинают образовываться утром и распадаются вечером.

Частота встречаемости горизонтов расположения центров звуко-сенсующих слоев обитания окуня в мае-июне, а также толщина этих слоев, фиксируемых в виде отдельных точек голубого цвета, показаны на рис. 3, а на рис. 4 приведены частоты встречаемости скоплений, регистрируемых в виде "хлопушек". Из приведенных данных видно, что центры ЗРС в виде точек встречаются на горизонтах от 500 до 900 м, обычно - 650-800 м (66%), а их вертикальное развитие - в интервале от 50 до 300 м. чаще - 50-150 м. ЗРС в виде "хлопушек" располагаются на горизонте от 100 до 300 м с преобладанием глубин 100-200 м, а вертикальное развитие этих ЗРС составляет 50-250 м, с преобладанием значений 50-200 м (84%).

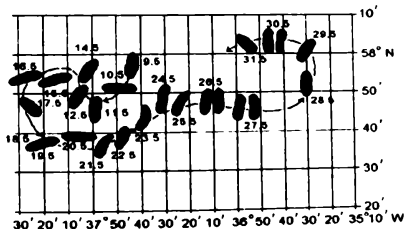


Рис.3. Частоты встречаемости вертикального развития ЗРС и горизонта расположения его центра, фиксируемого в виде точек голубого цвета. период май-июль 1995г.



**Рис.4.** Частоты встречаемости вертикального развития ЗРС и горизонта расположения его центра, фиксируемого в виде "хлопушек". период июнь-июль 1995 г.

На сравнительно большой площади моря Ирмингера окунь-кловач находится в разреженном состоянии и только в локальных пятнах наблюдается повышенная плотность скоплений, когда он фиксируется в виде отдельных мелких стай. Протяженность локальных "пятен" обычно составляет 4-6, иногда до 15 миль, при ширине от 2 до 5 миль. В большинстве случаев эти "пятна" имеют форму, вытянутую в направлении с юга на север. При этом многие пятна от начала своего образования до распада существуют на протяжении 7-10 суток. В течение этого периода они постепенно смещаются, часто по эллиптической траектории, трансформируются, исчезают и появляются вновь. На рис.5 показана схема



**Рис.5.** Схема перемещения локальных "пятен" окуня во II и III декадах мая (глубины обитания 350-450 м).

перемещения локальных пятен окуня на глубине обитания 350-450 м в период II-III декады мая. В пелагических локальных скоплениях в весенне-летний период окунь-клювач обычно не образует косяков, характеризующихся согласованностью действий, высокой концентрацией и синхронностью движения.

В море Ирмингера окунь обитает в условиях практически полного отсутствия хищников. В силу этого у данного вида, вероятно, не вырабатывается ярко выраженной оборонительной реакции на траловую систему в отличие от стайных пелагических рыб (ставриды, скумбрии, сельди и др.). Активность проявления оборонительной реакции на орудие лова у окуня-клювача зависит от его состояния. Например, нерестовые скопления окуня слабо реагируют на приближение трала, почти не изменяя горизонта своего обитания. У нагульных скоплений активность оборонительных реакций на трал заметно повышается. Окунь, оказавшийся в устье трала, уходит вниз. Очевидно, в данном случае, как и у всех донно-придонных групп рыб, проявляется врожденная оборонительная реакция, заключающаяся в уходе от опасности в более глубокие горизонты. В результате, наибольшее количество окуня наблюдается у нижней части трала, где рыбы стремятся выйти из орудия лова сквозь ячеи нижних и боковых сетных пластин. Проведенная нами количественная оценка показала, что из всех рыб, захваченных устьевой частью, не менее 80% уходит из трала сквозь ячеи канатного и крупнейшей сетной полотна. На рис.6 приведена гистограмма выхода окуня из трала в разных его частях.



Рис.6. Усредненные данные выхода окуня сквозь ячеи сетных пластин с разным шагом ячеи, в процентах от захвата рыбы устьевой частью трала.

Большой процент выхода особей из трала сквозь ячеи, очевидно, объясняется особенностями оборонительной реакции вида на сетную оболочку. При подводных наблюдениях за поведением окуня-клювача в трале на горизонте 80-100 м было обнаружено, что в передней части трала окунь, оказавшись на расстоянии около метра от канатных элементов ячеи, выходит из трала. Рыбы как бы "просеивались" сквозь ячеи. В передней части трала иногда наблюдались кратковременные движения отдельных особей по ходу траления. Однако перемещались рыбы сравнительно медленно и зачастую внезапно изменяли направление движения, иногда на обратное, скатываясь к траловому мешку.

При приближении к окуню сетной оболочки рыбы часто натываются на нити ячеи. После контакта с делью дальнейшие перемещения особей носят случайный характер - окунь может отойти от сетного полотна или же выйти из трала сквозь ячею. По мере сужения сетного конуса трала количество тактильных контактов рыб с сетным полотном увеличивается. Часто при контакте с нитями ячеи рыбы переворачиваются и скатываются вдоль сетной оболочки в сторону тралового мешка. Создается впечатление, что окунь не боится приближения сетного полотна и не считает его серьезной преградой для выхода из трала. Таким образом, крупноячейное сетное полотно слабо отпугивает окуня и не предотвращает его уход сквозь ячеи. Расчеты показывают, что средняя величина вертикальной составляющей скорости ухода окуня вниз при приближении трала довольно высока и составляет 0.3-0.4 м/с.

Проявление окунем оборонительной реакции на приближающийся трал, вероятно, обеспечивается рецепторами акустико-латеральной системы, воспринимающей низкочастотные акустические и гидродинамические поля, которые образуются канатными элементами передней части трала. В сетной части нити ячеи, очевидно, создают акустическое поле с другими частотными характеристиками, которые окуня-клювача не отпугивают.

# РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛОДИ МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ НА ОТДЕЛЬНЫХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ В УСЛОВИЯХ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Кузнецов В.А.  
Казанский госуниверситет

Знание закономерностей распределения молоди рыб необходимо для повышения точности учета численности и прогнозирования величин пополнения стада. В основе целого ряда биостатистических методов обоснования промысловых прогнозов лежит оценка эффективности размножения и урожайности молоди (Никольский, 1974; Дементьева, 1976).

Значение раннего онтогенеза в воспроизводстве популяций рыб бесспорно. Тем не менее, изучению распределения и численности молоди рыб в Куйбышевском водохранилище посвящено сравнительно мало работ (Булгакова, 1963; Зайцева, 1970; Махотин, 1972; Кузнецов, 1975, 1978).

Цель данной работы заключалась в выяснении особенностей распределения молоди рыб в течение первого года жизни на разных биотопах Куйбышевского водохранилища, т.е. в условиях искусственного водоема.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные по распределению молоди рыб на разных этапах развития были собраны на постоянных станциях в низовьях Свияжского залива Куйбышевского водохранилища в 1963-1995 гг. Методика сбора материала изложена нами ранее (Кузнецов, 1985). Основным ее принципом служил эколого-биотопический подход, т.е. количественный учет рыб в зависимости от уровня биотопического разнообразия водоема. В целях общей оценки приуроченности личинок и сеголеток рыб к конкретным местам обитания выделены следующие биотопы: прибрежные - с глубинами до 2 м и от 2 м и более; открытые - расположенные вдали от берегов с глубинами 1-3 м и от 3 м и более, включая бывшие русловые участки. Для выяснения приуроченности отдельных видов к конкретным биотопам из общего числа обследуемых станций (25-35 в зависимости от водности года) выбрано 5 станций (рис.1):

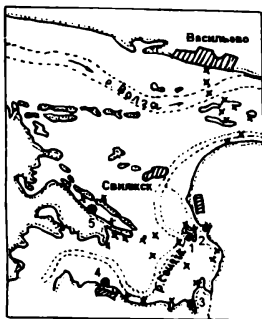
1) с юга острова; грунт - глина; кусты ивняка и пни; водная и прибрежная растительность отсутствует.

2) небольшой залив; грунт - заиленная глина; имеется водная (рдесты, сусак зонтичный) и прибрежная растительность.

3) небольшой залив на западе роши; грунт - ил; водная и прибрежная растительность обильна.

4) побережье у с. Гаврилково; грунт - известняк и заиленный песок; растительности нет.

5) Куземкин затон; грунт - заиленный песок; обильная прибрежная (рогозы) и водная растительность.



**Рис.1.** Карта-схема низовий Свияжского залива Куйбышевского водохранилища. Штриховыми линиями обозначены затопленные русла рек. 0 - станции, выбранные для анализа распределения молоди. X - остальные обследованные станции.

Лов молоди проводили сачком (диаметр 30 см), конической сетью (диаметр 80 см, газ N 15), газовой (длина 2 м) и мальковой (длина 12 м, ячея в кугке 2,5 мм) волокушами. Учеты проводили в мае-июне, июле и сентябре. Численности личинок и сеголеток пересчитывали на пропуск (экз. на сачок, на один заброд волокуши, на 5 мин лова конической сетью). Индекс видового разнообразия ( $H'$ ) вычисляли по Шеннону-Уиверу (Жиликас, Познанскене, 1985).

Этапы развития молоди приведены по В.В. Васнецову (1953) с учетом последующих разработок.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ распределения перестигиц в верхней части Куйбышевского водохранилища позволил установить, что большинство видов фито-

фильной и литофильной экологических групп рыб размножается в прибрежье. Личинки их на ранних этапах развития как до начала экзогенного питания (этапы А-В), так и после перехода на внешний корм (этапы С<sub>1</sub> и D<sub>1</sub>) придерживаются мест икрометания (табл. 1). Среди этих видов выделяется группа рыб, которые в течение первого года жизни, т.е. на этапах А-Д<sub>1</sub>, преимущественно обитают в прибрежье на глубине до 2 м. К ним относятся: щука *Esox lucius* L., жерех *Aspius aspius* (L.), язь *Leuciscus idus* (L.), елец *L. leuciscus* (L.), плотва *Rutilus rutilus* (L.), густера *Blicca bjoerkna* (L.), линь *Tinca tinca* (L.), карась *Carassius carassius* (L.), сазан *Cyprinus carpio* (L.) и некоторые другие виды. Некоторые из этих видов рыб могут в осенне-зимний период мигрировать и на большие глубины, особенно в связи с зимним понижением уровня воды в водохранилище.

**Таблица 1.** Распределение личинок, мальков и годовиков массовых видов рыб на отдельных этапах развития в Куйбышевском водохранилище

Места нереста	Виды	Периоды и этапы				
		Личинки		Мальки		Годовики
		A-C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub> -D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub> -E	F-H	J <sub>1</sub>
Виды, преимущественно размножающиеся в прибрежье	щука	+	+	+	+	+
	жерех	+	+	+	+	+
	язь	+	+	+	+	+
	елец	+	+	+	+	+
	плотва	+	+	+	+	+
	густера	+	+	+	+	+
	линь	+	+	+	+	+
	карась	+	+	+	+	+
	сазан	+	+	+	+	+
	лещ	+	+	+0	+0	+
Виды, преимущественно размножающиеся на открытых биотопах	синец	+	+	+0	+0	+0
	белоглазка	+	+	+0	+0	0
	тюлька	0	0	0	0(+0)	0
	чехонь	0	+(+0)	0	0	0
	судак	0(0+)	0+	0+	+	0+
	берш	0(0+)	0+	0+	+	0
	окунь	0(0+)	0+	+	+	+
	ерш	0(0+)	0+	+	+	+
	стерлядь	0	0	0	0	0

**Примечание.** + прибрежные биотопы с глубинами до 2м; +0 прибрежные биотопы с глубинами от 2м и более; 0 открытые биотопы с глубинами от 3 м и более, включая русловые участки; 0+ открытые биотопы с глубинами 1-3м.



Виды, относящиеся ко второй группе, - лещ *Abramis brama* (L.), синец *A. ballerus* (L.) и белоглазка *A. sapa* (Pall.) - уже с этапа D<sub>2</sub>, т.е. после освоения крупных форм зоопланктона (веслоногих и ветвистоусых рачков) мигрируют на места с глубинами свыше 2 м, в том числе и на русловые участки, что характерно для молоди белоглазки. Подобная миграция способствует снижению пресса хищников и повышению выживаемости этих видов (Кузнецов, 1975), так как в прибрежье в это время переходит к хищному образу жизни молодь щуки и судака.

Третью группу составляют виды, освоившие в водохранилище открытые биотопы - прирусловые участки и бывшие полои, места с затопленными кустарниками, пиями и корягами. К ним относятся прежде всего окуневые - судак *Stizostedion lucioperca* (L.), берш *S. volgensis* (Gmel.), окунь *Perca fluviatilis* L. и ерш *Gymnocephalus cernuus* (L.), придерживающиеся этих районов до этапа E (табл. I), а затем мигрирующих в прибрежье для нагула. В дальнейшем судак и берш снова отходят в русловые участки на зимовку, а окунь и ерш обычно остаются в прибрежье.

В четвертую группу входит типичный пелагофил - тюлька *Clupeonella delicatula caspia* (Nordmann), придерживающаяся открытых участков. Однако, с середины лета (этап E) ее молодь распространяется и на прибрежные биотопы, причем в районах с развитой водной растительностью она не встречается, предпочитая открытые места. Сходный характер распределения присущ и молоди чехони *Pelecus cultratus* (L.), хотя ее личинки на этапах освоения внешнего корма (C<sub>2</sub>-D<sub>1</sub>) встречаются и в прибрежье. Типичным литофилом, нерестищем в русловых зонах, является стерлядь *Acipenser ruthenus* (L.). В течение первого года жизни молодь стерляди постепенно скатывается с мест икрометания, но тем не менее остается для нагула в районах бывшего русла реки.

Таким образом, на основании проведенного анализа по характеру распределения молодь рыб можно разделить на несколько экологических групп: 1) виды, на всем протяжении раннего онтогенеза придерживающиеся прибрежных биотопов с глубинами до 2 м (щука, плотва и другие); 2) виды, предпочитающие прибрежные биотопы, однако на отдельных этапах личиночного развития совершающие миграции в более глубокие участки (лещ, синец, белоглазка); 3) виды, предпочитающие открытые биотопы, но на отдельных этапах развития мигрирующие в прибрежье (окуневые); 4) виды, преимущественно обитающие на открытых биотопах (стерлядь, тюлька, чехонь).

В ходе формирования водохранилища, как уже отмечалось ранее (Кузнецов, 1975 а и др.), у многих видов рыб в той или иной степени происходил процесс внутривидовой дифференциации по срокам и местам размножения. В результате, многие виды стали использовать более широкий спектр нерестилищ. Так, окуневые, помимо основных мест нереста в открытой зоне, размножаются и в прибрежье. Их личинки, вы-

кклюнувшиеся на прибрежных биотопах, продолжают здесь нагуливаться и на этапах А-Е. Лишь мальки судака и берша во второй половине лета начинают скатываться на глубоководные участки водохранилища, где впоследствии и зимуют (табл. 2). Многие карповые рыбы, предпочитающие размножаться в прибрежье, тем не менее частично освоили и открытые нерестилища (укля *Alburnus alburnus* (L.), жерех, язь, плотва, лещ). Однако, молодь этих видов с момента полного освоения внешнего корма (этап С<sub>2</sub>) мигрирует в прибрежье, проявляя в дальнейшем такое же поведение, как и особи, выклюнувшиеся у берега.

**Таблица 2.** Распределение личинок, мальков и годовиков массовых видов рыб, частично использующих данный биотоп для размножения

Места нереста	Виды	Периоды и этапы				
		Личинки			Мальки	Годовики
		A-C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub> -D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub> -E	F-H	J <sub>1</sub>
Виды, частично размножающиеся в прибрежье	окунь	+	+	+	+	+
	судак	+	+	+	+0	0
	берш	+	+	+	+0	0
	срш	+	+	+	+	+
Виды, частично размножающиеся на открытых нерестилищах	жерех	0	+	+	+	+
	язь	0	+	+	+	+
	плотва	0	+	+	+	+
	укля	0	+	+	+	+
	лещ	0	+	+0	+0	+

**Примечание.** Обозначения те же, что и в табл. 1

В связи с тем, что основная масса личинок обитает в прибрежных биотопах, на 5 станциях была рассмотрена изменчивость видового разнообразия и средних величин численности рыб в расчете на промусилие в зависимости от места обитания и водности года. Для сопоставления взяты годы (1963, 1974, 1983 и 1993) с высоким уровнем воды в период размножения (средняя абсолютная отметка - 53.7 м) и соответственно высокой эффективностью нереста, а также маловодные годы (1967, 1973, 1984 и 1989) со средней абсолютной отметкой уровня 51.0 м и низкой эффективностью ихрометания. Сравнимые данные приведены на рис. 2

В полноводные годы (при высокой урожайности молоди) на станциях 2, 3 и 5, которые хорошо защищены от ветров господствующих направлений, численность рыб была выше, чем на станциях 1 и 4, характеризующихся менее благоприятными условиями обитания. Кроме того, в отдельные годы изменения индекса видового разнообразия (H') и колебания величин средней численности имели различный характер. На ст. 2

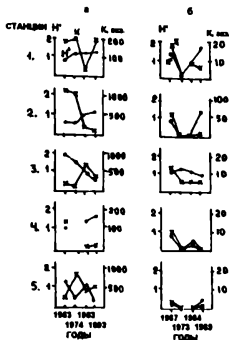


Рис.2. Изменчивость индекса видового разнообразия по Шеннону-Уинеру ( $H'$ ) и показателя средней численности личинок рыб на промысле ( $K$ , экз.) на отдельных станциях в многоводные (а) и маловодные (б) годы в прибрежье Свижского залива Кулбышевского водохранилища.

При низком уровне воды в период размножения рыб и низкой средней численности личинок (рис 2 б) количество видов на рассматриваемых станциях не превышало 4, а на ст.5 - 2. Вместе с тем, индекс видового разнообразия Шеннона-Уинера в ряде случаев был относительно высок, хотя в среднем его значение составило 0.69 (в многоводные годы - 1.11). При этом в годы с низким уровнем коэффициент вариации  $H'$  был выше (96.6%), чем в многоводные (39.4%). Вместе с тем весьма

примечательно, что высокие значения индексов видового разнообразия при разных режимах уровня наблюдаются и в случае низкой численности личинок рыб (табл.3).

**Таблица 3.** Средние значения индекса видового разнообразия по Шеннону-Уиверу ( $H'$ ) и величин численности личинок рыб на промыслах (К, экз.) при разных уровнях воды

Станции	Высокий уровень воды		Низкий уровень воды	
	$H'$	К, экз.	$H'$	К, экз.
1	1.197	166.7	1.055	8.7
2	0.896	637.5	0.597	17.8
3	1.284	295.5	1.319	4.7
4	1.383	52.5	0.359	3.6
5	0.790	574.7	0.135	0.8

Более наглядно сходство или различие показателей видового разнообразия и средней численности личинок на рассматриваемых станциях можно видеть из дендрограммы, приведенной на рис.3. При высоком уровне воды наибольшее сходство по индексу  $H'$  отмечено между ст.1 и 2, которые как бы притивостоят ст.4 и 5, тогда как ст.3 обнаруживает определенное сходство со ст. 5. Станции 3 и 5 расположены на закрытых от действия ветра участках с развитой водной растительностью. Однако сходство  $H'$  на ст.4 и 5 объясняется другими причинами. Для первой из этих станций, открытой действию северного ветра, характерна низкая численность личинок, а для второй, расположенной в затоне, - высокая численность, с резким доминированием плотвы. В целом указанная картина характерна и для лет с низким уровнем воды (рис.3 б), но в этом случае эвклидово расстояние, отнесенное к максимальному значению, превышает 60%, что свидетельствует об увеличении различий. Таким образом, индекс видового разнообразия подчеркивает разноточественность в соотношении видов на отдельных биотопах при разных экологических условиях.

Показатели средней численности личинок на промыслах при благоприятных условиях размножения и высокой их численности свидетельствует о более низком размахе колебаний (52.5-637.5 экз. на отдельных станциях), который составил всего 12 раз между минимальным и максимальным значением. В то же время, при низком уровне воды в период размножения и невысокой численности личинок эта разница достигала 22 раз (0.8-17.8 экз. на промыслах). В многоводные годы (рис.3в) наибольшее сходство по численности личинок (при относительно низких ее величинах - соответственно 44.7 и 52.5 экз.) наблюдалось на ст. 1 и 4, эти станции наиболее подвержены ветровому воздействию. На ст. 2 и 5, которые противостоят им на дендрограмме, отмечена наибольшая

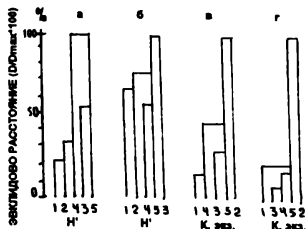


Рис.3. Дендрограмма сходства индекса видового разнообразия по Шеннону-Уиверу ( $H'$ ) и показателя средней численности личинок рыб ( $K$ , экз.) на отдельных станциях в годы с высоким (а, в) и низким (б, г) уровнем воды. Цифры - номера станций.

высокая численность (637.5 и 524.7 экз. на промусилье). В маловодные годы (рис.3 г) рассмотренная картина в целом сохраняется. Сходство по численности личинок обнаруживают ст. 3, 4 и 1, а наиболее отличаются от них ст.5 и 2.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распределение молоди рыб определяется особенностями экологии размножения, условиями откорма, воздействием хищников, абиотическими факторами среды и носит видоспецифический характер. Изучение биотопического распределения личинок свидетельствует о неравномерности их концентрации в прибрежье и на открытых участках водоема. Молодь большинства видов преимущественно обитает на участках, защищенных от действия ветров господствующих направлений, где обильно развивается зоопланктон.

В условиях водохранилища важными факторами, оказывающими влияние на распределение молоди, являются сукцессионные процессы, внутривидовая дифференцировка рыб по местам и срокам икрометания, а также антропогенные воздействия, в том числе различные виды загрязнений, которые могут нарушать сложившиеся в естественных условиях закономерности распределения.

Уровень воды, оказывающий существенное влияние на эффективность размножения рыб в водохранилище, во многом определяет ежегодную картину видового разнообразия и распределения молоди рыб на

тех или иных биотопах, а также возможность использования их для нагула.

## ЛИТЕРАТУРА

Булгакова Э.И. Распределение нерестилищ и молоди некоторых рыб в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища // Сборн. аспирантских работ. Казань, Изд-во Казан. ун-та, 1963. С.46-53.

Васнецов В.В. Эталпы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Изд-во АН СССР, 1953. С.207-217.

Дементьева Т.Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М., Пищ. пром-сть, 1976. 238 с.

Жилокас В.Ю., Познанскене Д.А. Таблица для подсчета индекса видового разнообразия по Шеннону-Уиверу // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч.5. Вильнюс, 1985. С.130-136.

Зайцева Е.М. Динамика численности и рост молоди рыб в Куйбышевском водохранилище // Материалы итоговой научн. конф. зоологов Волжско-Камского края. Казань, 1970. С.363-368.

Кузнецов В.А. Динамика численности и выживаемости молоди пресноводных рыб. Казань, Изд-во Казан. ун-та, 1975. 72 с.

Кузнецов В.А. Внутрипопуляционная дифференцировка рыб в условиях зарегулированного стока рек // Экология. 1975а. №4. С.61-69.

Кузнецов В.А. Особенности воспроизводства рыб в условиях зарегулированного стока рек. Казань, Изд-во Казан. ун-та, 1978. 160 с.

Кузнецов В.А. Количественный учет молоди рыб в водохранилищах и озерах (методические подходы и возможности) // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч.5. Вильнюс, 1985. С.26-35.

Махотин Ю.М. Условия нереста и распределения молоди рыб в Куйбышевском водохранилище // Труды Татарск. отд. ГосНИОРХ. 1972. Вып.12. С.46-67.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М., Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.

## О ПОВЕДЕНИИ КАРПА И РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ В УСЛОВИЯХ ИНТЕНСИВНОГО ВЫРАЩИВАНИЯ

Лавровский В.В.

Московская с.х. академия им.К.А.Тимирязева

Изучение поведения основных объектов разведения - карпа (*Cyprinus carpio* L. и радужной форели *Salmo gairdneri* Rich. - имеет не только теоретическое, но и важное практическое значение, поскольку позволяет усовершенствовать многие технологические процессы. Если физиологические реакции одиночных особей на внешние и внутренние раздражители (свет, звук, электроток, голодание и др.) изучены в достаточной степени, то поведение рыб - объектов культивирования - исследовано значительно слабее. В практических целях особенно актуально изучение поведенческих реакций и условных рефлексов, позволяющих рыбам приспосабливаться к необычным условиям содержания в садках и бассейнах при высокой плотности посадки. К сожалению, поведение рыб в условиях садковых, бассейновых и прудовых хозяйств практически не изучается. Разработанные нами системы автокормушек "Рефлекс" (авт. свидетельства 604546, 860736, 1237138 и др.) позволили изучать поведение разводимых рыб непосредственно в условиях индустриального выращивания.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В тепловодном рыбхозе "Черепетский" (Туларыбпром) было установлено, что при выдаче гранулированного корма вручную с частотой 8 раз в сутки его потери составляли до 30-50%, поскольку стая рыб, набрасываясь на порцию корма, не столько подала, сколько разбрасывала его за пределы кормушки-поддона и садка. Ввиду малой водостойкости гранулы сухого прессования быстро размываются. Вода и дно вокруг садковой линии загрязняются отходами кормов, что ухудшает гидротехнический режим, приводит к снижению темпов роста рыб и усвоения ими кормов.

Переход на кормление рыб из маятниковых автокормушек "Рефлекс-Г-1-50" позволил установить, что выработка условного рефлекса на маятник автокормушки и место кормления происходит очень быстро - за 0.5-2 ч. Карпы и форели ведут себя не беспорядочно, как при кормлении вручную или из механического кормораздатчика, а образуют подвижную кольцевидную стаю, перемещаясь крутами по часовой стрелке. Рыбы, захватившие гранулу корма, возвращаются к автокормушке по кругу большего диаметра, а особи, которым корма не досталось, по меньшему кругу, т.е. быстрее. После нескольких подкормок у них закрепляется условный рефлекс: касание маятника - получение корма. Несомненно,

кратно приходилось наблюдать, как крупные двухлетние карпы нажимали на маятник автокормушки рылом, затем высывали голову из воды и успевали поймать падающие гранулы еще в воздухе (рис.1). Сходным образом ведет себя под автокормушкой и форель. Очень голодные двухлетки карпа при выдаче корма образуют настолько плотную стаю, что выгаликивают часть рыб над поверхностью воды. Однако последние не прекращают пытаться, захватывая гранулы корма лежа на боку. Рыбы, получающие корм регулярно, по потребности, ведут себя у автокормушек спокойно. Поскольку гранулы под автокормушками поедаются мгновенно, практически ликвидируется размывание кормов, появляется возможность скармливать гранулы сухого прессования почти без потерь.

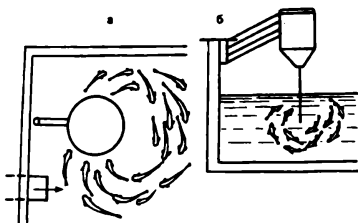


Рис.1. Поведение рыб у маятниковой автокормушки: а - вид сверху, б - вид сбоку.

Поедание гранул происходит в толще воды непосредственно под автокормушками, поэтому их производительность очень высока. Так, одномоментная маятниковая автокормушка "Рефлекс-Т-1-50" обеспечивает кормление 1500-1600 годовиков карпа или 6000 двухлеток форели, а двухмаятниковая автокормушка "Рефлекс-Т-2-25" - 10000 двухлетних форелей. Сходные данные получены при использовании автокормушек "Рефлекс" в прудах (Мустаев, 1989).

Если в животноводстве доступ к корму определяется понятием "фронт кормления", то в рыбоводстве, очевидно, необходимо ввести термин "объем кормового места" или "площадь кормления под автокормушкой". В технологическом плане удобнее пользоваться термином "нагрузка на одну автокормушку" (или один маятник), которая выра-



жается в количестве рыб в штуках или единицах массы на одну автокормушку. Например, в форелевом хозяйстве "Сходня" (Московская обл.) снижение нагрузки для годовиков форели на один кормораздатчик со 110 до 55 кг ихтиомассы позволило увеличить рыбопродукцию на 18%.

Специальными опытами в аквариумах нами было показано, что получение корма из автокормушек по сложности задачи должно быть адекватно биологическим особенностям рыб, учитывать не только их видовую, но и возрастную специфику. Так, сеголетки карпа и форели обучались получению гранул корма после захвата операнта (бусинки) в течение 1-8 дней. В то же время, при выдаче жидкого корма из соски процесс обучения голодных карпов занимал всего 20-30 мин. При этом путем индивидуального мечения м-процониновыми красителями было отмечено взаимообучение рыб.

Если в производственных условиях годовики карпа обучаются получать корм из автокормушек очень быстро (до 2-х часов), то молодь карпа средней массой 1-2 г начинает безбоязненно подходить к одиночному маятнику лишь на 3-й день. Устойчивый пищевой рефлекс при постоянной подкормке вручную вырабатывается у нее на 7-8-й день. При этом стая молоди буквально наваливается на маятник, чтобы получить корм. Для производственных хозяйств, где работают сотни автокормушек, такие сроки выработки и закрепления условных рефлексов совершенно неприемлемы. Поэтому нами была конструирована многомаятниковая универсальная автокормушка "Рефлекс МТ-У", обеспечивающая надежный контакт рыбы с маятниками выдающего механизма. Молодь карпа не пугается маятников, свободно плавает между ними и начинает уверенно получать корм уже через 1-2 часа после установки автокормушки.

В садках тепловодных хозяйств двухлетние карпы образуют не только горизонтальные, но и вертикальные кольцевидные стаи. При индивидуальном мечении и вскрытии двухлеток выяснено, что к автокормушке подходят проголодавшиеся рыбы с индексом наполнения кишечника 150-200‰. Насытившиеся рыбы уходят в глубинную часть садка с наполненным кишечником (300-400‰) и пребывают там в течение нескольких часов, переваривая пищу. Благодаря этому перенасыщения безжелудочного карпа при питании в режиме "по потребности" не происходит, напротив, имеет место улучшение переваривания и усвоения корма. Таким образом, нами установлено, что в крупных промышленных садках (6 x 3 x 3 м) при кормлении двухлетних карпов из автокормушек в верхней части садков образуются зоны питания (нервных нагрузок), а в придонной части - зоны комфорта, где рыбы переваривают корм.

Определяя объемным способом количество потребленного рыбами корма, можно с высокой степенью точности изучать величину рациона

и суточный ритм питания рыб, выращиваемых с использованием автокормушек "Рефлекс". В условиях тепловодного рыбхоза "Черепетский" (плотность посадки 300-500 шт/м<sup>2</sup>, температура воды около 30°C, продолжительность опытов 10-11 суток, взвешивание корма в автокормушках через каждые 2 ч) было показано, что сеголеткам карпа средней массой 20 г для формирования нормального суточного ритма питания требуется 3-4 дня. В течение суток наблюдается два максимума (14-18 ч и 20-24 ч) и два минимума (18-20 и 4-10 ч) пищевой активности. Четкой зависимости ритмов питания от температуры воды и концентрации кислорода не отмечено. В то же время, суточные ритмы питания молоди карпа различаются в соседних садках, а кроме того, значительно изменяются в одном и том же садке с течением времени. Если получение корма из автокормушки затруднено, то ритм питания сеголеток из автокормушек становится более равномерным в течение суток с одним минимумом в 22-24 ч. Неустойчивость и вариабельность ритмов питания молоди карпа указывает на существование в каждом из садков специфического "микроклимата", определяемого особенностями гидрологического режима, степенью загрязнения и обрастания садков водорослями. Следовательно, оптимальный режим кормления при помощи автоматических кормораздатчиков (не путать с автокормушками), регулируемых человеком, не может быть единым для всех садков и бассейнов производственных линий.

Изучение роста сеголеток карпа при кормлении из автокормушек "Рефлекс МТ-У" по потребности проводилось в сравнении с нормированным кормлением из автокормушек и кормлением вручную по тем же нормам. При 9-кратном кормлении в день вручную средняя масса сеголеток составила 80 г, а кормовой коэффициент (КК) = 2.0, в случае нормированного кормления - 125 г и КК = 1.6, при кормлении по потребности - соответственно 160 г и КК = 1.8.

Применение автокормушек снизило пищевую конкуренцию рыб. Если при раздаче кормов вручную коэффициент вариации весовых показателей у рыб увеличился к концу опыта с 38.6 до 64.0 %, то в садках с автокормлением он практически не изменился (45.8 и 43.9 %). Обращает на себя внимание факт отказа рыб от корма при автокормлении в дни контрольных обловов. В последующие дни, однако, сеголетки могли потреблять в 2-3 раза больше корма, чем при нормированном кормлении. Очевидно, контрольные обловы в садках являются для рыб сильным стрессорным фактором (рис. 2).

Опыты по изучению суточных ритмов питания двухлеток карпа проведенные в том же рыбхозе при плотности посадки 150 шт/м<sup>2</sup>, подтвердили наличие "микроклимата" в каждом садке. Отмечены 2 максимума потребления корма (20-21 ч и 1-3 ч), а также два минимума (22-24 ч

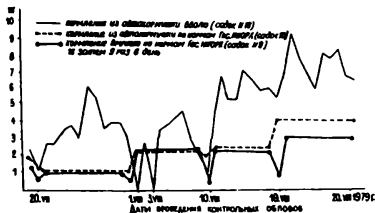
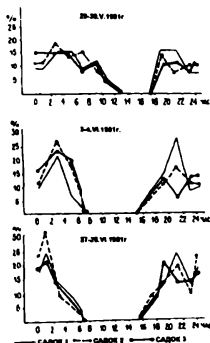


Рис.2. Суточные рационы сеголеток карпа в зависимости от способа, режима кормления и стрессовых воздействий во время контрольных обловов, в кг корма на садок.

и 7-15 ч), причем во время второго минимума рыбы полностью переставали питаться, что, по-видимому, связано с уровнем освещенности бассейна (рис.3). Весьма примечательно полное несоответствие ритма питания карпа при режиме "волю" и при режиме ручного кормления, когда корм подавался с 8 до 19 ч. Рыба была вынуждена питаться только в дневное время, что могло нарушить ее биоритмы, сказаться на усвоении кормов и приросте.

Рис.3. Суточные ритмы питания двухлеток карпа из автокормушек "Рефлекс Т-1-50", в % от суточного рациона.



По нашему мнению, в рыбхозах индустриального типа, где естественная пища не играет существенной роли, следует устанавливать ве-

личину суточного рациона (для карпа, форели и других видов) на длительный период с учетом количества корма, выдаваемого из автокормушек. При этом появляется уникальная возможность ежедневного определения суточного рациона на протяженном отрезке времени. В 1995 г. в рыбхозе "Черепетский" действовало около 400 автокормушек "Рефлекс Т-1-50". Ручное кормление карпа, как и в других тепловодных садковых хозяйствах России, здесь полностью заменено автокормлением.

В нагульных прудах, площадь которых достигает 50-100 га, 2-3-летние карпы проявляют стайное поведение. У специальных плавучих маятниковых автокормушек "Рефлекс - Т-1000, Т-1500, Т-2000" скапливаются десятки тысяч особей, образующих крупные кольцевидные стаи. Выдача корма обеспечивается 14-28 маятниками. Рыб к автокормушкам привлекают не только тактильные раздражители, но и звуки, сопровождающие поглощение гранул, стук металлических маятников, запах пищи. Раздача корма по потребности происходит периодически с перерывами на несколько десятков минут или несколько часов. Отмечены случаи отказа карпов от корма в течение 1-2-х суток, возможно, под воздействием атмосферных фронтов, магнитных бурь и т.п. К сожалению, суточные ритмы питания в прудах изучены недостаточно и требуют постановки специальных длительных опытов.

При проплывании лодки с наблюдателем карпы путаются и уходят на дно, на глубину 2-2.5 м, выделяя множество пузырьков газа из плавательных пузырей. Площадь воды, покрытой пузырьками, пропорциональна величине кормящейся стаи и может достигать 50 м<sup>2</sup>. В больших прудах автокормушки устанавливают из расчета 1 шт на 7-10 га. Не все они используются одновременно: можно наблюдать не работающие автокормушки, а также видеть большие стаи рыб, перемещающиеся из одной части пруда в другую или от одной автокормушки к другой. В ряде случаев отмечались подходы карпа к наветренному берегу пруда, куда сильный ветер сгонял водоросли и запутавшихся в них планктонных рачков - объектов дополнительного питания рыб.

На рыбокомбинате "Егорьевский" (Мосрыбхоз) с использованием ультразвуковых передатчиков АМ-50С и акустического пеленгатора МАП-7 нами установлено, что средняя скорость плавания трехлетних карпов составляет 0.31 м в минуту, а максимальная - 3.33 м/мин. За сутки карпы способны совершать горизонтальные перемещения на 4.8 км, сравнимые с периметром пруда площадью в 100 га (Лавровский и др., 1991). Это позволяет размещать автокормушки группами вблизи от мест загрузки. Выяснено также, что зоны комфорта в нагульных прудах располагаются на мелководьях, преимущественно в заливах, где температура воды и концентрация кислорода выше, чем в открытой части пруда. Следовательно, в нагульных прудах I-II зон рыбоводства наличие мел-

ководий играет важную роль. В южных регионах страны зоны комфорта могут располагаться в открытой части прудов.

Проведенные исследования позволили сотрудникам ВНИИПРХ спроектировать и построить на рыбокомбинате "Клинский" Мосрыбхоза "столовую" для рыб, расположив в одну линию 14 автокормушек "Рефлекс-1000", и организовать подачу гранулированных кормов со склада до автокормушек по эстакаде с пневмоприводом длиной 200 м (Золотарев и др., 1991).

Используя высокую чувствительность карпа к загрязнению воды, сотрудники Московской сельскохозяйственной академии (Апостол и др., 1989) разработали способ совместного выращивания растений и рыб в гидропонной саморегулируемой системе. Данная методика позволяет карпам регулировать уровень загрязнения и очистки воды. При этом продукты метаболизма рыб служат полноценным удобрением для выращиваемых растений, которые, в свою очередь, усваивают аммиак, аммоний и нитраты из водной среды. Карпы, получая корм из автокормушки, прекращают питаться при загрязнении воды и вновь начинают брать корм по потребности, когда растения очистят воду до определенного уровня.

Пищевое поведение радужной форели в условиях автокормления имеет ряд особенностей. У хищной форели отмечается снижение каннибализма при содержании в садках с высокой плотностью посадки. Этому способствует не только регулярная сортировка рыб по размерам, но, вероятно, и избыток феромонов, а также загрязнение воды выделениями рыб. Зона кормления у одномаятниковой автокормушки для двухлеток форели составляет 2-3 м в диаметре при нагрузке иктиомассы 1.0-1.5 т. Зона комфорта является средняя часть бассейна. Глубина погружения кормушки - около 1 м, что связано с прозрачностью воды. В бассейнах, где прозрачность по диску Секки не превышает 1 м, рыбы располагаются равномерно по всей площади. В южных районах страны с высокой инсоляцией в прозрачной воде форели образуют шарообразные скопления - "клубки" для защиты от солнечных лучей. В таких скоплениях происходит постоянное перемещение рыб - из верхних освещенных слоев они уходят в нижние, скрываясь от солнечного света. Во время кормления клубки распадаются. Насколько такое поведение сказывается на росте форели, не выяснено. В любом случае, в форелевых прудах и бассейнах, снабжаемых водой с высокой прозрачностью, следует делать укрытия для рыб. В условиях форелеводческого совхоза "Адлер" Краснодарского края установлено, что прозрачность воды 20-65 см благоприятно сказывается на росте форели, а при прозрачности более 100 см ее рост замедляется.

Суточные ритмы питания данного вида в условиях промышленных хозяйств еще не изучены, но они, безусловно, связаны с уровнем освещенности. Наличие у форели большого желудка позволяет организовывать

вать как одно-двухразовое кормление длительностью до 45 мин, так и многоразовое - из автокормушек или автоматических кормораздатчиков (до 20-30 раз в сутки). В целях совершенствования технологии выращивания рыб необходимо приступить и к изучению поведения новых объектов аквакультуры: буффало, канального сома, веслоноса и др.

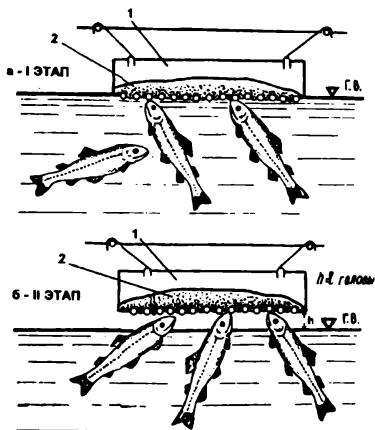
В процессе транспортировки и 2-3-кратной перегрузки значительная часть гранулированных кормов истирается и превращается в пыль, которая теряется в процессе скармливания. Поскольку эти потери составляют от 5 до 30 %, возникает проблема эффективного использования пылевидных фракций корма. Она может решаться двумя путями: повторной грануляцией на комбикормовых заводах, что экономически невыгодно, или скармливанием на месте в пастообразном виде. При выращивании форели часто используются пастообразные корма, изготовленные на основе малоценной рыбы, отходов боен и пищевых производств (крови, субпродуктов и т.п.). При скармливании с кормовых столиков-поддонов, установленных на глубине 0.5-1.0 м, а также с сетчатых и керамических кормушек значительная часть пастообразных кормов разбрасывается кормящейся форелью и теряется.

В целях оптимизации кормления рыб нами было разработано устройство для раздачи пастообразных кормов из воздушной среды, названное аэрокормушкой (Лавровский, 1981). Аэрокормушка представляет собой раму прямоугольной формы (соотношение сторон 1:4, высота более 10 м), на которую снизу натянута металлическая сетка или капроновая латексированная дель с ячеей 30-35 мм. Устройство подвешивается над садком или бассейном на кронштейне или устанавливается на поплавах.

Пастообразный корм должен иметь такую консистенцию, чтобы он провисал между нитями (проволами) решетчатого дна аэрокормушки, но не отрывался от нее и не падал в воду без воздействия на него рыбы. Указанная консистенция достигается при влажности около 50% путем добавления вяжущих ингредиентов, например мучных сметок, альбумина и др. Предлагаемый способ кормления рекомендуется после достижения рыбами средней массы более 2-х г. Форели легко переходят с гранулированного корма на пастообразный, в то время как приучение к гранулированному корму длится несколько дней.

Выработка пищевого рефлекса на получение корма из аэрокормушек занимает несколько часов, а иногда и меньше. Для обучения рыб аэрокормушку сначала помещают на поверхность воды. После того как рыбы начинают активно захватывать корм через сетчатое дно, аэрокормушку поднимают над поверхностью воды (рис. 4). Высота подъема зависит от размера и активности рыбы. Расстояние от поверхности воды до сетчатого дна аэрокормушки должно быть равно длине головы кормящейся рыбы. Для молоди средней массой 2 г корм располагают на

высоте 1 см над поверхностью воды, для двухлеток - на высоте 2-3 см, для ремонтного и маточного стада форели - 4-5 см.



**Рис.4.** Приучение рыб к кормлению из аэрокармашек: а - начало обучения, корм находится на поверхности воды; б - завершение обучения, рыбы захватывают корм, свисающий через решетку кармашки, из воздушной среды. 1 - аэрокармашка, 2 - пастообразный корм

В течение первого дня пользоваться аэрокармашкой в бассейне или садке может только часть рыб. Однако на второй день вслед за лидерами все особи форели и карпа начинают активно питаться из аэрокармашек в результате взаимообучения и подражания. Форели откусывают, отрывают корм, а карпы - всасывают. Травмирования рыб не отмечено. Поскольку корм находится вне воды, он в меньшей степени подвергается размыванию. Постепенно вокруг аэрокармашки образуется упор-

доченная кольцевидная стая рыб, так же как и при использовании маятниковых автокормушек. Опытами, проведенными в нагульных прудах форелевого хозяйства "Сходня", было установлено уменьшение кормовых затрат на единицу прироста на 40% при использовании аэрокормушек в сравнении с традиционным способом кормления.

Приведенные выше результаты наглядно демонстрируют перспективность изучения поведения рыб в целях совершенствования технологий их выращивания в условиях интенсивной аквакультуры.

## ЛИТЕРАТУРА

Алостол П.А., Есавкин Ю.И., Лавровский Вл.В., Алостол В.Н., Панов В.П., Лавровский Вас.В. Способ совместного выращивания растений и рыб. Авт. свид. N 1528393 // Бюлл. изобретений и открытий. 1989. N 46.

Золотарев В.А., Трямкин Ф.К., Ананьев В.И., Средний В.П., Скуратов И.Г. Перспективы механизации кормления рыбы в рыбоводных прудах // Аквакультура. М., ВНИЭРХ, 1989. Вып.4. С. 23-28.

Лавровский В.В. Пути интенсификации форелеводства. М., Легкая и пищевая пром-сть, 1981. 166 с.

Лавровский В.В., Панов В.П., Есавкин Ю.И., Саранчов С.И., Полумордвинов В.А. Особенности горизонтальных миграций карпа в пруду // Известия ТСХА. 1989. Вып. 3. С. 156-161.

Мельников В.Н., Протасов В.Р. Биологические и биотехнические основы управления объектами лова // Использование биологических ресурсов мирового океана. М., Наука, 1980. С. 35-49.

Мустаев С.Б. Определение максимальной нагрузки двухлетков карпа на одну автокормушку // Сб. научн. тр. ВНИИПРХ. М., 1989. Вып. 56. С. 18-21.



**ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ КУМЖИ  
В УСЛОВИЯХ ЗАДЕРЖКИ АНАДРОМНОЙ МИГРАЦИИ  
ПОД ПЛОТИНОЙ ГЭС г.ВЛОЦЛАВЕКА, р.ВИСЛА.**

Линник В.Д., Возниевский М., Сых Р., Бартель Р., Саранчов С.И.,  
Базаров М.И., Халько Н.А.

ИБВВ РАН, Борок; Институт пресноводного рыбного хозяйства,  
Польша; ВНИРО, Москва

Известно существенное влияние объема стока и гидрологических особенностей приплотинной зоны нижнего бьефа на эффективность привлечения мигрирующих производителей лососевых в рыбопропускные сооружения (Павлов, 1979; Leman, Paulik, 1966 и др.). Для выяснения оптимальных условий подхода мигрирующих производителей кумжи к входным окнам рыбохода исследовали перемещения кумжи в приплотинной зоне ГЭС г.Влоцлавека в период нерестовой миграции.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

ГЭС г.Влоцлавека расположена в 250 км выше эстуария р.Вислы. Сработка воды в течение суток распределена неравномерно. В среднем в течение работ сброс составил: в 1993 г.  $458 \pm 8$ , в 1994 г.  $511 \pm 6$  м<sup>3</sup>/с при температуре воды 8-10°C. В период исследований в дневные часы и в начале ночи наиболее стабильно были представлены следующие режимы работы агрегатов ГЭС. В 1993 г. - режим N1: работали крайние агрегаты, расположенные в право- и левобережной частях плотины. Сброс воды через работающие агрегаты был значительным, что приводило к образованию двух сильных потоков воды от действующих агрегатов (поверхностная скорость течения до 150 см/с); между этими потоками формировалась зона обратных циркуляционных течений. Режим N2: функционировали почти все агрегаты с малой нагрузкой; скорости течения у поверхности вблизи агрегатной части ГЭС составляли 70-85 см/с; поток воды от ГЭС в поперечном сечении был более равномерным, чем при первом режиме работы станции. В 1994 г. уровень воды в нижнем бьефе при значительном расходе воды через агрегатную часть плотины был на 30-40 см выше, чем в 1993 г. В дневное время и в вечерние сумерки были представлены режим N3 (выключен агрегат, смежный с входом в рыбоход; зона пониженных скоростей течения - вблизи входных окон; достаточно хорошо заметна привлекающая струя), а также режим, сходный с режимом N2, но при большем расходе воды (режим N4).

Ультразвуковыми передатчиками были помечены 15 особей кумжи длиной 60-90 см (по Смитту) и массой тела 2,6-7,0 кг. Передатчики (Саранчов, 1983) крепили наружно, сбоку основания спинного плавника

(Линник, Герасимов, 1993) без использования анестезии. Меченых особей выпускали в приплотинной зоне нижнего бьефа. Их перемещения регистрировали при различных режимах работы агрегатов ГЭС, определяющих гидрологическую структуру приплотинной зоны нижнего бьефа. Работа проводилась в октябре 1993 и 1994 гг.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Судя по сетным обловам и регистрации выпрыгиваний из воды, численность кумжи в приплотинной зоне нижнего бьефа ГЭС была небольшой. Заход рыб в рыбоход в среднем не превышал 1 особи в сутки. Особи с передатчиками в основном перемещались с небольшими скоростями в краевых участках потока, идущего от работающих агрегатов ГЭС, где скорости течения были заметно меньше, чем в центральной зоне потока. Нередко меченые кумжи переходили для отдыха на участки, где течение отсутствовало. Рыбы с передатчиками преимущественно находились на участке в 150-500 м ниже по течению от агрегатной части плотины и водослива, предпочитая правую часть краевой зоны потока от ГЭС и смежные с ним участки с незначительными скоростями течения. Непосредственно в затихшую зону ниже водосливной части плотины меченые рыбы не заходили. Зона наиболее частых регистраций меченых особей существенно зависела от скоростей течения ниже агрегатной части плотины.

При первом режиме работы станции сигналы от передатчиков были зарегистрированы в дневные часы, когда рыбы преимущественно находились в 150-300 м ниже агрегатной части ГЭС, как на стрелке, так и в краевых зонах основного потока воды (рис. 1), где скорости течения не превышали 70 см/с. Периодически рыбы под-

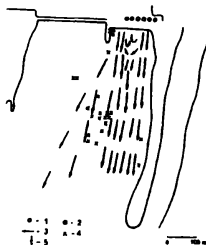


Рис.1. Структура течений в приплотинной зоне нижнего бьефа ГЭС и места регистрации меченых кумж при первом режиме работы ГЭС. 1 - неработающие агрегаты ГЭС; 2 - работающие агрегаты ГЭС; 3 - направление поверхностных течений (толщина стрелок соответствует скорости течения); 4 - места нахождения меченых рыб; 5 - вход в рыбоход.

нимались к работающим агрегатам и пытались пройти вверх против течения. В вечерние часы и в первую половину ночи кумжи концентрировались в зоне циркуляционного течения ниже выключенных агрегатов ГЭС.

Судя по промысловым обловам, режим N1 был наилучшим для поимки кумжи в сети, установленные в зоне циркуляционного течения возле агрегатной части плотины. Случаев попадания рыб в сеть, выставленную вблизи входа в рыбоход, не зарегистрировано. Таким образом, при этом режиме работы агрегатов ГЭС кумжи, находившиеся в приплотинной зоне нижнего бьефа и подходившие в нее снизу по течению, преимущественно были зарегистрированы у правобережного края основного потока от ГЭС. Эти рыбы периодически совершали проходы вверх по течению в поисках пути преодоления плотины, но, судя по попаданию кумжи в сети, эти проходы приходились, главным образом, на зону циркуляционного течения. Затем поднявшиеся под плотину кумжи скатывались вниз по течению в зоны отстоя, которые характеризовались небольшими скоростями течения, а также выходили на обширные мелководья.

При режиме N2 меченые особи чаще всего находились на правом краю основного потока воды, но ближе к плотине - в 150-300 м от нее (рис.2). Судя по сетным уловам, при этом режиме работы ГЭС кумжи значительно реже подходили непосредственно под агрегатную часть плотины, чем при режиме N1. Вероятно, это было связано и с небольшим объемом сброса воды через агрегаты ГЭС, не стимулирующим активного поискового поведения мигрантов.

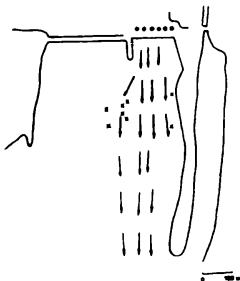


Рис.2. Структура течений в приплотинной зоне нижнего бьефа ГЭС и места регистрации меченых кумж при втором режиме работы ГЭС. Обозначения те же, что и на рис.1.

При режимах 3 и 4, по данным телеметрии и результатам контрольных обловов, кумжи предпочитали находиться справа от стрежня, на

участке с замедленными скоростями течения, и в вечерние часы при снижении расхода воды через агрегатную часть плотины пытались пройти вверх против течения в районе нижнего края эстакады рыбохода. В ночные часы меченые особи скатывались вниз по течению. Таким образом, меченые рыбы в дневные и вечерние часы, как правило, совершали подъем против течения, а в ночное время скатывались вниз по течению и перемещались в районы отдыха - обширные мелководья с каменистым дном и слабым течением. Непараметрический корреляционный анализ не выявил различий в перемещениях рыб, связанных с полем.

Зоны регистраций особей с передатчиками в светлое время суток зависели от скоростей течения ниже агрегатной части плотины. Увеличение скоростей течения вызывало смещение зоны преимущественного нахождения меченых рыб (рис. 1, 2). Известна сильная зависимость захода мигрирующих производителей лососевых от гидрологических особенностей в зоне входа в рыбопропускное сооружение (Павлов, 1979), от объема стока реки и температуры воды (Jensen et al., 1989). В 1993 г. не было отмечено приближения меченых рыб к зоне входных окон рыбохода даже при наиболее благоприятных условиях подхода (выключенном агрегате, смежном с входом в рыбоход), скорее всего ввиду малого расстояния, на котором рыбы могли реагировать на привлекающую струю от рыбохода. При больших расходах воды по всему фронту агрегатной части плотины был отмечен единичный подход кумжи с ультразвуковым передатчиком непосредственно к входному окну рыбохода. На этом же участке было зарегистрировано также выпрыгивание кумжи из воды.

Малая эффективность рыбохода ГЭС г. Влоцлавека, очевидно, связана с неудачным расположением входных окон в непосредственной близости от агрегатной части плотины и размещением привлекающей струи рыбохода перпендикулярно основному потоку от агрегатов. Расходы воды через рыбоход намного меньше, чем через агрегаты плотины, поэтому мигрирующие производители кумжи заходили в рыбоход скорее случайно, обнаружив привлекающую струю от рыбохода на расстоянии нескольких метров от входного окна. Судя по регистрациям меченых рыб, значительно более удачное место для входа в рыбоход - нижняя часть его эстакады. Привлекающая струя входных окон рыбохода оказывала бы большее привлекающее действие при расположении под острым углом к основному потоку воды от агрегатов.

Расчетные скорости плавания меченых кумж относительно берега (табл. 1) были значительно ниже, чем у благородного лосося в условиях водохранилища и реки (Маллини и др., 1974 и др.). Следует отметить, что расчетные скорости плавания рыб относительно берега могут быть сильно занижены, особенно в тех случаях, когда рыба преодолевает встречный поток. Статистические характеристики расчетных скоростей

перемещения рыб в течение суток варьировали - днем отмечена статистически достоверная асимметричность и эксцессивность скоростей (табл.1). Возможное биологическое значение асимметрии распределения скоростей плавания рассмотрено ранее (Линник, Герасимов, 1993).

**Таблица 1.** Статистические характеристики расчетных скоростей плавания меченых рыб относительно берега в разное время суток в 1994г.

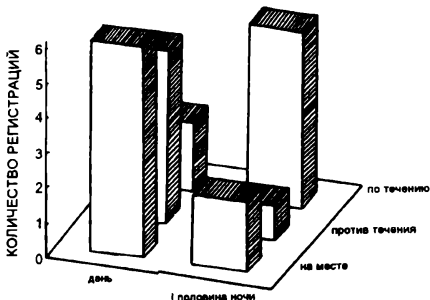
Скорость плавания	Время суток	Средняя арифметическая и ее ошибка	Значение критерия t Стьюдента	Стандартизованные показатели асимметрии	эксцесса
Абсолютная, см/с	день 1-я половина ночи	1.98±0.79 8.33±3.04	2.60*	2.72* 0.63	2.72* -0.48

**Примечания.** Количество отсчетов в светлое время суток 13, в первой половине ночи 7. Значения критерия tSt для различий скоростей плавания достоверны на уровне  $P < 0.05$ . Стандартизированные показатели асимметрии и эксцесса свидетельствуют об асимметричности и эксцессивности распределения, если их значение больше 2.

**Таблица 2.** Коэффициенты корреляции рангов скоростей плавания рыб, их длины и времени, прошедшего после выпуска

Год	Параметр	Коэффициент корреляции рангов по Спирмену	Уровень значимости
1993	длина рыб	0.39	<0.05
	время после выпуска рыб	-0.35	<0.1
1994	длина рыб	0.45	<0.05
	время после выпуска рыб	0.27	<0.3

Расчетные скорости плавания меченых особей положительно коррелировали с длиной рыб, и отрицательно - с промежутком времени после мечения рыб (табл.2). Расчетные скорости плавания подопытных кумж статистически достоверно были ниже в дневные часы, чем в начале ночи (табл.1). Перемещения рыб с метками в светлое время суток были направлены против течения, а в первую половину ночи преобладали перемещения вниз по течению (рис.3).



**Рис.3.** Частота перемещения меченых кумж вверх, вниз по течению и сохранения постоянного местоположения днем и в первую половину ночи.

Полученные данные о разных скоростях плавания меченых кумж в течение суток соответствуют имеющейся для близкородственного вида - благородного лосося - информации по ритмике попадания в сети и интенсивности захода в рыболод (Jackson, Howie, 1967), по биотелеметрическим наблюдениям в Нижне-Тулском водохранилище (Малинин и др. 1974) и заходу мигрирующих производителей в рыболод Нижне-Тулской ГЭС (Павлов, 1979). Как полагают указанные авторы, производители благородного лосося совершают нерестовую миграцию в сумерки и дневное время. С другой стороны, отмечено, что в Исландии производители лосося преимущественно заходят в рыболод в ночное время (Kristinsson, Alexandersdottir, 1978). Судя по уловам кумжи ловушкой в нерестовой реке, суточная динамика захода зависела от среднего

объема стока. Так, в средние по водности годы (1961-63) в дневное время в ловушку заходило 40.5-46.5 %, а в ночное время 53.5-59.5 % от общего числа рыб. В маловодный 1964 г. наметилась тенденция к более высокой ночной активности кумжи - ночью было отловлено 62.1, днем - 37.9 % (Allan, 1966). По данным радиопрослеживания благородного лосося в одной из рек Шотландии, с середины лета по осень лососи мигрировали в темное время суток, обычно начиная движение против течения в вечерние и прекращая его в утренние сумерки. Преимущественное движение в светлые часы было связано со значительным увеличением объема стока реки (Laughton, 1989).

Сравнение полученного материала с литературными данными для кумжи и родственного благородного лосося (Малинин и др., 1974; Павлов, 1979; Allan, 1966; Jackson, Howie, 1967; Kristinsson, Alexandersdottir, 1978; Laughton, 1989) позволяет сделать заключение о пластичности миграционного поведения производителей анадромных лососевых в зависимости от факторов внешней среды. Для более определенной характеристики пластичности миграционного поведения необходимы дополнительные исследования.

## ВЫВОДЫ

1. После выпуска уже на вторые сутки некоторые рыбы пытались пройти вверх против течения, подходя непосредственно в струи от работающих агрегатов ГЭС.

2. При большом объеме сброса воды через агрегаты ГЭС и равномерном распределении сработки по всем агрегатам меченые рыбы были зарегистрированы на участках с высокими скоростями течения только в светлое время суток. В ночные часы кумжи находились справа от стрежия на участке с малыми скоростями течения.

3. При уменьшении стока воды через плотину ГЭС и выключенном агрегате, ближнем к входным окнам рыбохода, меченые рыбы находились в зоне высоких скоростей течения и в светлое, и в темное время суток, не подходя в район привлекающей струи рыбохода. В дневные часы меченые особи чаще перемещались в 50-250 м ниже агрегатной плотины ГЭС на течении. В темное время суток зона основного нахождения рыб на течении располагалась в 300-500 м ниже плотины, а также справа от основного потока, где скорости течения были значительно меньше.

4. Средние расчетные скорости плавания меченых рыб относительно берега составили 1.98 см/с днем и 8.33 см/с ночью (или 0.03 и 0.1 длин тела/сек соответственно). В светлое время суток рыбы преимущественно перемещались против течения, в первой половине ночи меченые особи в основном двигались по течению. Установлена достоверная асимметричность и эксцессивность распределения скоростей плавания рыб в дневные часы.

5. Установлена корреляция расчетных относительных скоростей плавания рыб со временем суток и положительная корреляция скоростей плавания с размерами рыб.

## ЛИТЕРАТУРА

Линник В.Д., Герасимов Ю.В. Условия освоения рыбами индивидуальных участков // Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб, Гидрометеонадат. 1993. С 211-259.

Малинин Л.К., Поддубный А.Г., Свирский А.М. Поведение семги (*Salmo salar* L.) при нерестовой миграции через водохранилище // Журн. общ. биол., 1974. Т. 35, N 4. С. 645-650.

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

Саранчов С.И. Применение биотелеметрии в рыбохозяйственных исследованиях // Обзорн. информ. по рыbn. хоз-ву ЦНИИТЭИРХ. N 7 М., ЦНИИГЭИРХ, 1984. 76 с.

Allan I.R. Counting fences for salmon and sea trout, and what can be learned from them // Salm. Trout Mag. 1965 London Conf. Suppl. 1966.

Jackson P.A., Howie D.I.D. The movement of salmon (*Salmo salar*) through an estuary and a fish-pass // Irish Fish. investigations. Ser. A. 1967. N 2. P. 1-28.

Jensen A.J., Johnsen B.O., Hansen I.P. Effect of river flow on water temperature on the upstream migration of adult Atlantic salmon *Salmo Salar* L. in the river Vefsna, northern Norway // Salmonid migration and distribution symposium. Univ. Washington, Seattle, 1989. P. 140-146.

Kristinsson B., Alexandersdottir M. Design and calibration of a salmon counter // J. Agricult. Res. in Iceland. 1978. N 10. P. 57-66.

Laughton R. The movements of adult salmon within the River Spey // Scottish Fisher. Rept. 1989. N 41. 19 p.

Leman B., Paulik G.J. Spill pattern manipulation to guide migrant salmon upstream // Trans. Am. Fish. Soc. 1966. Vol. 95. P. 397-407.



## **ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ НА ДИАПАЗОН СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ РЫБ**

**Малинин Л.К., Базаров М.И., Голованов В.К., Линник В.Д.  
ИБВВ РАН**

Суточные вертикальные миграции (СВМ) гидробионтов - явление, широко распространенное как в морях, так и во внутренних водоемах. Типичная схема этих миграций выражается в вечерне-ночном подъеме рыб в верхние слои воды и последующем опускании вниз в утренние часы. Хотя все аспекты адаптивного значения этих миграций до конца не выяснены, установлено, что во многих случаях СВМ определяются оборонительными (снижение пресса хищников) и пищевыми (улучшение условий питания) мотивациями (Мантейфель, 1961, 1987; Зуссер, 1971).

Основным сигнальным фактором, синхронизирующим и запускающим вертикальные миграции гидробионтов, является изменение освещенности во время восхода и захода солнца (Зуссер, 1971). Другие абиотические факторы - прозрачность воды, скорость течений, содержание кислорода и т.п. - влияют не на проявление СВМ, а только на их параметры: скорость, диапазон, массовость проявления (Малинин, Базаров, 1987; Поддубный, Малинин, 1989).

Температура воды также оказывает существенное влияние на СВМ. В континентальных водоемах, особенно на глубоководных участках и при слабом водообмене, за счет летнего прогрета толщи воды образуется термостратификация. Значительные температурные различия отмечаются по вертикали: летом в гипolimнии таких водоемов температура воды меньше, чем в эпилимнии. Расслоение приводит к образованию металимниона с термоградиентом, достигающим величин 3-4 °С/м.

Естественно, возникает вопрос - в какой мере вертикальные изменения температуры определяют размах СВМ пелагических и придонных рыб. В данной работе этот вопрос анализируется на основе материалов гидроакустических съемок, проводившихся авторами на водоемах разных географических зон России и сопредельных стран в течение 12 лет, а также результатов полевых и экспериментальных исследований термопреферендума пресноводных рыб.

### **МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Основой наших исследований СВМ является гидроакустическая оценка вертикального распределения рыб в разное время суток и последующая идентификация видового состава рыб в эхозаписях по контрольным обловам на разных горизонтах воды.

Методика гидроакустических съемок и оценки плотности рыб по показаниям эхолотов и эхointеграторов детально изложена в методических руководствах (Юданов и др., 1984, 1988). Мы использовали эхолоты "Лещ" и "Shipper-607" в сочетании с эхointеграторами АЦЭИ и СИОРС. Контрольные обловы в волжских водохранилищах, озерах Плещеево и Севан осуществляли с помощью разноглубинного трала. В других водоемах для облова рыб использовали разноячейные сети, выставляемые на различных горизонтах.

Поскольку наиболее наглядно СВМ регистрируются на плотных скоплениях рыб, здесь мы рассматриваем результаты исследований только наиболее массовых видов рыб, населяющих конкретный водоем (табл.1). Одновременно с гидроакустическими съемками проводилась регистрация прозрачности воды по диску Секки, pH, электропроводности, содержания кислорода в воде. Температуру фиксировали по всей толще воды с интервалами 1-2 м. Измерения параметров производили с помощью индикатора состояния среды "Натива U-7".

Таблица 1. Виды рыб, исследованные в различных водоемах

Координаты (по широте)	Водоем	Виды
75° с.ш.	озеро Таймыр	Чир <i>Coregonus nasus Pallas</i> Сиг-пыжьян <i>Coregonus lavaretus pidschian</i> Муксун <i>Coregonus muksun Pallas</i>
58° с.ш.	Рыбинское водохранилище	Лещ <i>Abramis brama Linnaeus</i> Синец <i>Abramis ballerus Linnaeus</i> Европейская ряпушка <i>Coregonus albula Linnaeus</i> Снеток <i>Osmerus eperlanus Linnaeus</i>
58° с.ш.	озеро Плещеево	Европейская ряпушка
57° с.ш.	Иваньковское водохранилище	Лещ
57° с.ш.	Горьковское водохранилище	Европейская ряпушка
50° с.ш.	Волгоградское водохранилище	Лещ
48° с.ш.	Цимлянское водохранилище	Лещ
41° с.ш.	Мингечаурское водохранилище	Синец
41° с.ш.	озеро Севан	Лещ
		Сиг <i>Coregonus lavaretus lavaretus Linnaeus</i>

Конечные избираемые температуры (термопреферендум) пресноводных рыб в экспериментальных условиях определяли в продольных пространственно-временных термоградиентных установках различного размера по стандартной методике (Лапкин и др., 1981, Сvirский, Голованов, 1991).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**ЛЕЩ.** Во всех исследованных нами водохранилищах наиболее массовым видом является лещ, на долю которого приходится 60-95% годового вылова рыб в этих водоемах. В летнее время лещ совершает типичные СВМ, четко различимые по записям эхолота (рис.1) и по уловам на разных горизонтах (табл.2).

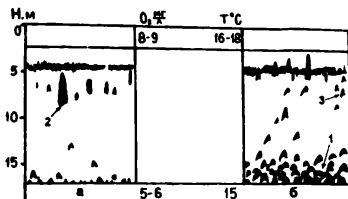


Рис.1 Суточные вертикальные миграции леща Рыбинского водохранилища (эхограммы). а - день, б - ночь. 1 - скопление леща, 2 - скопление синца, 3 - отдельные рыбы.

Таблица 2. Вертикальное распределение леща по разным горизонтам воды в Рыбинском водохранилище (%)

Время облова, час	Горизонт облова (расстояние от грунта, м)				
	0-2	0-4	4-6	6-10	10-14
02-04	54	34	5	5	2
06-08	93	6	1	0	0
10-12	89	8	2	1	0
14-16	91	6	1	1	1
18-20	85	11	2	2	0
22-24	49	35	13	2	1

Как видно из таблицы, на русловых участках Рыбинского водохранилища основная масса леща ночью поднимается на расстояние 2-4 м от грунта. Анализ эхолограмм, полученных на плотных скоплениях леща, показывает, что в светлое время суток рыба держится в непосредственной близости от грунта или на грунте. Поэтому днем значительная часть рыб эхолотом не регистрируется даже при включении "белой линии". Вечером основная масса леща регистрируется эхолотом в диапазоне 1-3 м от грунта. На большее расстояние ото дна поднимается менее 20% регистрируемых особей.

Диапазон СВМ леща в разных водоемах различается значительно. Наименьший размах вертикальных перемещений отмечается в Рыбинском водохранилище, в то время как на других водохранилищах он достигает 7-10 м (табл. 3). Судя по уловам на этих водоемах, включая и Рыбинское в-ще, отдельные особи леща мигрируют вечером непосредственно к самой поверхности воды. Обычно это происходит в теплые штилевые ночи.

Таблица 3. Диапазон суточных вертикальных миграций леща и температура воды в местах его обитания

Водо- хранилище	Общая глубина в районе исследо- ваний, м	Диапазон СВМ, м		Температура воды, °С	
		скопле- ний рыб	отдельных особей	поверх- ность	дно
Рыбинское (р. Волга)	8	1-2	7	19	17
	17	1-3	15	20	11
	22	1-3	18	18	15
Иваньковское (р. Волга)	15	1-6	14	21	18
	18	1-7	17	20	18
Волгоградское (р. Волга)	7	1-4	6	22	20
	16	1-8	14	21	18
	24	1-10	-	22	17
Цимлянское (р. Дон)	15	1-10	14	21	18
	17	1-10	16	21	17
Минге- чаурское (р. Кура)	13	2-8	12	23	20
	16	2-9	-	22	18

Из таблицы видно, что в большинстве случаев разница в температуре воды у дна и у поверхности относительно невелика, 2-4°C. Наибольшие различия отмечаются на стратифицированных участках водо-

хранилищ. В верхневолжских водохранилищах локальная и непродолжительная стратификация отмечается, например, на затопленном русле Шексны в Главном плесе Рыбинского водохранилища в отдельные периоды июня. Температура воды у дна здесь на 7-8°C ниже, чем у поверхности. В этот период плотные скопления леща регистрировались как в придонных слоях стратифицированных участков, так и на смежных мелководьях, где температура воды превышала 20°C. В обоих случаях лещ совершал типичные СВМ с диапазоном 2-3 м. Как показывают траловые уловы, отдельные особи мигрируют и к самой поверхности воды, преодолевая таким образом перепад температур величиной до 8-9°C.

В глубоководных (более 20-22 м) плесах Волгоградского и Мингечаурского водохранилищ летом проявляется устойчивая термостратификация. Температура воды у поверхности достигает 22-23°C. Судя по эхосъемкам и уловам, ниже термоклина лещ в этих водоемах не встречается. Основные его скопления летом нагуливаются в верхних плесах и прибрежных мелководьях, где стратификации нет, а температура воды у дна лишь на 1-4°C ниже, чем у поверхности.

**СИГОВЫЕ.** В озере Таймыр основу ихтиоценоза составляют сиговые рыбы: чир, сиг-пыжьян, муксун (бентофаги), а также сибирская ряпушка (планктофаг). Наиболее плотные скопления рыб приходятся на места с резкими перепадами глубин, от 8 до 13 м и от 15 до 18 м, где отмечается наибольшая биомасса бентоса (рис.2 а). В июле и начале августа в условиях полярного дня СВМ сиговых рыб выражены слабо. В августе, когда температура воды максимальна (до 7-8°C у поверхности), взрослые особи бентосоядных сиговых рыб обитают преимущественно в придонных слоях воды, с температурой воды 4-5°C. После

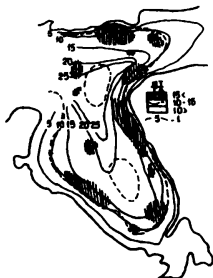


Рис.2 а Плотность рыб (шт/га) на различных участках залива Юка-Яму озера Таймыр.

наступления темных ночей отчетливо проявляются типичные СВМ: ночью взрослые особи сига, чира и муксуна мигрируют от грунта вверх на 5-6 м. Разница в температуре зон дневного и ночного обитания незначительна - всего лишь 1-2°C (рис.2 б).

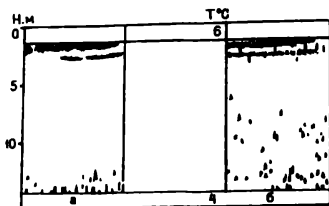
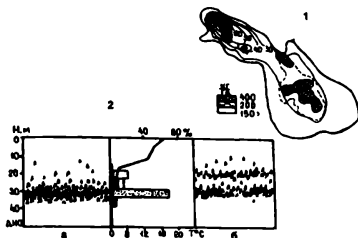


Рис.2 б. Суточная вертикальная миграция бентофагов оз.Таймыр в заливе Юка-Яму 29-30 августа 1988 г. (эхограмы). а - день, б - ночь.

В высокогорном озере Севан в 30-е годы был успешно акклиматизирован сиг, который в настоящее время составляет основу промысла. Летом на значительной части озера происходит расслоение водной толщи, металимнион образуется на горизонте 12-15 м с градиентом 2-3°C/м. Наблюдения в июле показали, что днем основная масса сига нагуливается в гипolimнии. В Малом Севане, где встречаются глубины до 75 м, сики концентрируются в широком слое воды от 15 до 40 м. В Большом Севане, где максимальная глубина доходит до 32 м, рыба занимает более узкий слой воды, 5-10 м от грунта (рис.3). Вечером, с понижением освещенности, часть (20-40%) нагульных скоплений совершает СВМ, но вертикальные миграции сига ограничиваются металимнионом, где основная часть рыб на ночь остается в той же зоне, что и днем. Дневные и ночные местообитания нагульных скоплений ограничиваются диапазоном температур воды 4-9°C. Лишь отдельные особи сига мигрируют в эпилимнион, проходя таким образом слои с температурами воды от 4-7°C днем до 16-18°C ночью.

Озеро Плесеево также характеризуется обширной и устойчивой термической стратификацией в летнее время. Зона скачка с градиентом до 2°C/м пролегает здесь на глубинах от 6-7 до 10-12 м. Во второй половине лета в гипolimнии резко снижается содержание кислорода (до 3-4, а иногда и до 0 мг/л в разные годы).

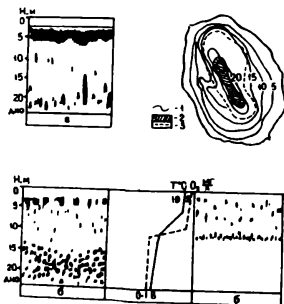


**Рис.3.** Летнее распределение (кг/га) сига оз. Севан (1) и его суточное вертикальное распределение (%) в Малом Севане (2). а - день, б - ночь. Столбцы без точек - ночь, столбцы с точками - день.

Основу пелагического комплекса рыб здесь составляют уклея *Alburnus alburnus* L. (30-40%), мелкие тугорослые особи плотвы *Rutilus rutilus* L. и окуня *Perca fluviatilis* L. (20-40%), ряпушка (5-7%) и разновозрастная молодь. Область местообитания трех первых видов ограничивается эпилимнионом (табл. 4). Днем рыбы образуют стая, которые дисперсно распадаются по всей толще эпилимниона. Зона обитания и диапазон СВМ ряпушки зависит от содержания кислорода в гипolimнионе (рис. 4, верхняя часть). При концентрации 3-4 мг/л ряпушка занимает днем средние и нижние слои гипolimниона, а вечером мигрирует в металимнион. Лишь небольшая часть рыб проникает и в верхние слои воды, преодолевая перепад температур в 7-9°C. При остром дефиците кислорода вся популяция ряпушки нагуливается в нижнем горизонте эпилимниона и в металимнионе. Происходит инверсия СВМ: днем рыба нагуливается выше металимниона, ночью - рассредотачивается ровным слоем в металимнионе, т.е. опускается на 1-4 м (рис. 4, нижняя часть). В жаркое лето зона нагула ряпушки резко уменьшается: снизу ее лимитирует дефицит кислорода, сверху - высокие (более 20°C) температуры воды.

**Таблица 4.** Распределение рыб по горизонтам в центральной глубоководной части озера Плесеево (% по данным траловых уловов)

Вид	Горизонт облова (расстояние от грунта, м)					
	0-3	3-6	6-14	14-16	16-22	22-25
Июль						
Уклея	0	0	0	0	30	70
Плотва	0	0	0	10	60	30
Окунь	0	0	0	10	70	20
Ряпушка	0	0	0	80	20	0
Сентябрь						
Уклея	0	0	0	0	40	60
Плотва	5	30	40	20	5	0
Окунь	10	60	20	5	5	0
Ряпушка	80	10	5	5	0	0



**Рис.4.** Верхняя часть. Дневное распределение ряпушки оз. Плесеево (эхোগрамма и общая схема) в летнее время. а - день. 1 - изобаты, 2 - распределение летом 1980 г., 3 - распределение летом 1978-1979 гг.

Нижняя часть. Ночное вертикальное распределение ряпушки оз. Плесеево в зависимости от температуры воды и содержания кислорода б - ночь.



В Рыбинском водохранилище в июне-июле скопления ряпушки нагуливаются только в открытых глубоководных участках водохранилища. Днем рыба занимает горизонт от 6-7 до 11-12 м, где температура воды на 2-4°C меньше, чем у поверхности. Вечером скопления распадаются. Если температура воды составляет более 20°C, то ночью рыба остается в зоне дневного обитания. При умеренно теплой погоде, когда температура у поверхности не превышает 16-17°C, значительная часть ряпушки поднимается и в верхние слои воды. В отдельных случаях (штилевые условия) рыба успешно отлавливается тралом и непосредственно у поверхности. Утром она вновь погружается в толщу воды.

Несколько иной характер носит вертикальное распределение ряпушки в Горьковском водохранилище, расположенном ниже Рыбинского. Наблюдения в июле-августе показали, что в глубоководном плесе Горьковского водохранилища ряпушка не совершает СВМ: и днем, и ночью основная часть популяции обитает в нижних слоях воды, на глубине 10-15 м. Днем рыба образует плотные скопления, которые ночью распадаются на мелкие группы, остающиеся непосредственно в зоне дневного обитания. Судя по траловым уловам, СВМ совершают лишь единичные особи, которые отлавливались ночью на глубине 5-7 м.

В Рыбинском водохранилище обитает еще один многочисленный планктофаг - снеток. Летом снеток обычно занимает горизонты воды несколько выше скоплений ряпушки, чаще в горизонте 5-9 м. Если температура воды менее 16-18°C, то ночью рыба совершает типичные СВМ, поднимаясь в тихую погоду к самой поверхности воды. При прогреве воды до 20-21°C снеток, как и ряпушка, днем погружается на большую глубину, а ночью рассредотачивается, в основном, в зоне дневного обитания.

Другой массовый планктофаг в Рыбинском водохранилище - синец. Он широко заселяет все биотопы водохранилища, встречаясь как в прибрежных, так и в открытых глубоководных участках. По данным траловых уловов, в нижних слоях воды обычно нагуливаются крупные половозрелые особи, в то время как разновозрастная молодь предпочитает средние или верхние горизонты. Диапазон СВМ крупных особей достигает 10-14 м, а разница температур между зонами их дневного и ночного обитания - до 4-5°C. На стратифицированных участках водоема синец обитает только выше слоя температурного скачка.

## ОБСУЖДЕНИЕ

У всех исследованных рыб проявляются СВМ, но масштаб и форма этих миграций сильно различаются даже в пределах одного вида, при этом можно выделить несколько основных типов поведения (с минимальными, типичными и промежуточными СВМ).

Первый тип поведения отмечался у снетка и ряпушки Рыбинского водохранилища в жаркое лето, когда температура воды в водоеме превышала 20-21°C.

Минимальный диапазон СВМ обнаружен также у ряпушки Горьковского водохранилища. Этот водоем - южная граница распределения данного холодолюбивого вида. Температура воды летом в верхних слоях часто превышает 19-20°C, нередко достигая величины 22°C. Поэтому ряпушка предпочитает нижние горизонты, где вода на 3-4°C холоднее. Здесь, при отсутствии стратификации и нормальном кислородном режиме, биомасса зоопланктона незначительно меньше, чем в верхнем горизонте. Таким образом, основным фактором, лимитирующим СВМ, в данном случае является температура. Аналогично, высокая температура воды в значительной степени ограничивает диапазон вертикальных миграций ряпушки и в оз. Плещеево. При сильном прогреве воды здесь, в гипolimнионе образуется дефицит кислорода, который вынуждает ряпушку мигрировать в мета- и эпилимнион. Диапазон СВМ рыбы в данном случае ограничивается сверху высокими температурами, снизу - дефицитом кислорода.

Отсутствие СВМ наблюдается у многих рыб во время и после затяжных штормов. Причиной является сильное поверхностное волнение и, возможно, гиперсатурация верхних слоев воды. Следует отметить, что при сильном волнении многие зоопланктонные организмы опускаются в нижние горизонты. Оставаясь в зоне дневного обитания, снеток и ряпушка в периоды наибольшей интенсивности питания (утром и вечером) находятся в горизонте высокой плотности кормовых организмов.

Таким образом, первый тип поведения (минимальные СВМ или их отсутствие) в наших примерах определяется сильными стрессующими факторами, в том числе и высокой температурой воды.

Второй тип поведения отмечался в Рыбинском водохранилище в тихие умеренно-теплые дни, когда многие пелагические рыбы - снеток, ряпушка и синец - в массе поднимаются в поверхностные слои воды. Разница в температуре зон дневного и ночного обитания была относительно небольшой, 1-4°C. Массовый подъем рыб в тихие ночи отмечался и у пеляди в северных озерах (Новоселов, 1989). В глубоководных стратифицированных озерах Польши происходил массовый подъем снетка из гипolimниона в эпилимнион. Рыба при этом преодолевала перепад температур до 10-12°C (Dembinski, 1971). В этих же озерах отмечался массовый подъем ряпушки из гипolimниона до слоя термоскачка. Суточные вертикальные миграции ряпушка и снеток проявляют также и в озерах Финляндии (Jurvelius et al., 1987). Такую же картину мы отмечали и в оз. Друштэй (Литва). Анализ вертикального распределения планктонных организмов и специфики питания планктофагов в Рыбинском водохранилище показывает, что СВМ планктофагов в основном обусловлены пищевыми мотивациями: следуя за мигрирующими формами

зоопланктона (*Bosmina*, *Leptodora*, *Daphnia*), рыбы увеличивают длительность периода питания (Половкова, 1970).

В отличие от первого варианта поведения, типичные СВМ проявляются в своего рода "идеальных" условиях: при массовой миграции кормовых объектов и отсутствие резких стрессующих факторов. Значительно чаще в природных условиях складывается промежуточная ситуация - стрессующие факторы возникают временно или локально. Кроме того, разнообразие в плотностях распределения и поведении как самих рыб, так и их кормовых объектов, в значительной степени усложняют условия проявления СВМ. На наш взгляд, именно поэтому в природе гораздо чаще отмечается третий - промежуточный тип поведения, при котором одни особи мигрируют вверх, хотя и на различные расстояния, а другие вообще остаются ночью в зоне дневного обитания.

Такое поведение было отмечено нами у леща в волжских водохранилищах, у сиговых рыб в оз. Севан, Таймыр и Плещеево, а также у других исследованных видов, в частности, у ряпушки и снетка в Рыбинском водохранилище. К этому же типу следует отнести равномерное распределение плотвы и окуня в толще эпилимниона оз. Плещеево, где одна часть рыб ночью мигрирует к поверхности, а другая - остается в нижнем горизонте эпилимниона. Такое же распределение по всей толще воды в ночное время отмечено и у омуля в р. Селенга (Соболев, 1989).

В принципе, к этому же типу следует отнести и поведение молоди нерки в оз. Бэбин. Д. Нарвер (Narver, 1970) отметил, что не все особи совершают переход из гиполимниона в эпилимнион, часть молоди остается в гипо- или металимнионе. Считается, что выход молоди в эпилимнион обеспечивает успешное питание, а длительное нахождение в холодных водах гиполимниона экономит затраты энергии на обмен (Крогиус, 1974; Brett, 1971, 1973). Если допустить, что все особи нерки все же мигрируют в эпилимнион, то временной интервал между этими вертикальными миграциями будет составлять более 2 суток. Выход в эпилимнион небольшого количества рыб также отмечался нами у сига в оз. Севан и леща в Рыбинском водохранилище.

При удовлетворительной кормовой обеспеченности такие СВМ совершают лишь незначительное количество рыб. На примере скоплений планктоноядных видов (плотвы и окуня) в Горьковском водохранилище мы показали, что СВМ совершают только те особи, которые не успели насытиться в светлое время суток. Задержка накормленных рыб в нижних слоях воды способствует снижению пресса пелагических хищников, в частности, судака (Базаров и др., 1988). Соотношение голодных и накормленных особей в разных условиях будет различным, а определяется оно прежде всего кормовой базой и плотностью рыб в скоплениях. В условиях ограничения пищевых ресурсов будет возрастать доля голодных, т.е. мигрирующих рыб. Наглядным примером этого положения является поведение леща при массовом вылете хирономид. Рыба в это

время широко распределяется почти по всей толще воды и находится в сравнительно широком интервале температур.

Экспериментальные исследования показывают, что температурный оптимум (табл.5) изученных нами рыб, как правило, заметно отличается от температуры в зонах их обитания. В одних случаях - в сторону заметного увеличения (лещ, снеток), в других - наоборот, уменьшения (сиговые в оз. Севан и Таймыр). Наиболее близкие показатели избираемых температур в эксперименте и природе отмечаются у плотвы и окуня.

**Таблица 5.** Значение конечных избираемых и верхних летальных температур некоторых видов рыб в летний сезон года

Вид	Возраст, лет	Размер рыб, мм	Температура акклимации, °С	Конечный термо-преферендум	Верхняя летальная температура	Источник
Лещ	0+ - 2+	40-120	16-20	27	37	Голованов, 1984
	7+ - 15+	280-450	16-20	8-10	31	- " -
Плотва	0+ - 1+	40-80	16-20	25	37	- " -
	5+ - 8+	150-300	16-20	22-24	32	- " -
Синец	0+ - 1+	30-80	16-20	26-28	-	- " -
	5+ - 8+	240-330	16-20	22-24	-	- " -
Окунь	0+ - 3+	8-181	14-23	25-26	35	Свирский, Лапкин, 1987
	4+ - 5+	189-260	13-21	23	31	Лапкин и др., 1981
Снеток	1+ - 2+	97-103	12-21	12-13	26-27	Иванова, Лапкин, 1982
Муксун	1+		2	15(день) 9(ночь)		Свирский, Валтонен, 1994
Сиговые и лососевые	0+ - 1+	30-90	7-18	15-18	25-29	Валтонен и др. (в печати)
	3+ - 6+	>200	-	8-12	-	-

Следует добавить, что как и в экспериментальных условиях, при СВМ в водоемах рыбы имеют большой выбор температурных зон при

наличии примерно одинаковых кормовых условий. Например, сиг в оз.Севан, мигрирующий в более богатый зоопланктоном эпилимнион, оказывается в температурных условиях, более близких к термопреферендуму, полученному в эксперименте. Однако количество таких рыб гораздо меньше, чем остающихся в гипolimниионе. То же самое можно сказать и о леще Мингечаурского водохранилища. Здесь, при одинаковых кормовых условиях основная масса леща все же обитает в более теплых водах, где температура на 8-10°C превышает термопреферендум, полученный в лабораторных условиях на популяции леща Рыбинского водохранилища - более северного водоема. Согласно ряду представлений (Лапкин и др., 1981; Голованов, 1984), у южных популяций леща, аналогично американскому виду *Notemigonus crysoleucas Mitchell*, конечный термопреферендум у половозрелых особей из южных популяций летом должен быть на 8-10°C выше в сравнении с северными. Таким образом, в Мингечаурском водохранилище наблюдается достаточно точное соответствие оптимальных (теоретически предсказанных) температур и температур обитания взрослого леща.

Известно, что сиги для акклиматизации в оз.Севан были взяты из Ладожского и Псковско-Чудского озер. В Ладожском озере сиги летом в основном нагуливаются в эпилимнионе, т.е. в наиболее прогреваемых водах, где температура достигает величин порядка 15-17°C. Псковско-Чудский водоем характеризуется небольшими глубинами (до 12 м). Летом вода в местах обитания сигов прогревается до 17-18°C. Популяции сига успешно существуют в обоих озерах. В оз.Севан сиги летом предпочитают гипolimниион с низкой температурой воды, которая на 10-12°C ниже температурного оптимума. Но и в этом водоеме популяция данного вида также успешно существует

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, СВМ пресноводных рыб можно разделить на три основных типа. Первый тип: вечером со снижением освещенности скопления рыб рассредотачиваются в зоне дневного обитания. Диапазон СВМ в этом случае минимален или равен нулю. Второй - все нагульное скопление совершает типичные СВМ: подъем в верхние слои воды вечером и возвращение в нижние - утром. Реже наблюдается обратный характер вертикальных перемещений рыб. Диапазон миграций у всех особей скопления примерно одинаковый. Третий, промежуточный тип поведения - СВМ совершает не все скопление, определенное количество рыб ночью остается в зоне дневного обитания. Диапазон СВМ у разных особей скопления сильно варьирует. Особи одного и того же вида проявляют в данном случае разные реакции на абiotические и биотические факторы среды, в том числе и на температуру.

Масштаб и диапазон СВМ рыб, таким образом, нередко в большей степени зависят от биотических условий нагула, чем от температуры воды. Однако это справедливо только до тех пор, пока температура не превышает определенных величин, при которых она уже становится для рыб фактором стресса. Это общее положение вполне соответствует выводу Бретта (Brett, 1971) о том, что при ограничении кормовых ресурсов рыбы выходят в более кормные участки водоема, где температура воды может существенно отличаться от оптимального уровня.

Характерно, что три выделенных типа СВМ пресноводных рыб сходны со стратегиями реализации термальных ниш гидробионтов в естественных условиях и зонах "термального загрязнения" (Голованов, Вирбицкас, 1991; Golovanov, 1992; Базаров и др., 1996). Гидробионты либо используют зоны, соответствующие значениям конечного термопреферендума, либо занимают термальные ниши несколько выше и ниже оптимума. И наконец, в ряде случаев возникает ситуация циклически меняющихся температур обитания с амплитудой, зависящей от таксономических особенностей и экологии различных видов рыб.

## ЛИТЕРАТУРА

Базаров М.И., Мальнин Н.Л., Халько Н.А. О суточных вертикальных миграциях плотвы и окуня // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1988. N 77. С. 37-40.

Базаров М.И., Мальнин Л.К., Голованов В.К. Влияние температуры воды на суточные вертикальные миграции различных видов пресноводных рыб // Поведение рыб. Тез. докл. 2-го Всероссийского совещ. Борок, 1996. С. 3-4.

Валтонен Т., Лалкин В.В., Голованов В.К. Термальные нормы жизнедеятельности радужной форели *Salmo gairdneri* Richardson. (В печати).

Голованов В.К. Распределение леща, плотвы и карася в термоградиентных условиях. Канд. дисс. М., 1984. 222 с.

Голованов В.К., Вирбицкас Ю.Б. Распределение молоди пресноводных рыб в естественных и экспериментальных условиях // Тр. Всесоюз. совещ. по вопросам поведения рыб. М., ИЗМЭЖ АН СССР. 1991. С. 75-83.

Golovanov V.K. Thermal niches on freshwater hydrobionts in nature and in experiments // Conference of the ecophysiology of the life cycles of fish and their parasites. Konnevesi Research station 10.03.-11.03. 1992. Jyväskylä 1992. P. 14-15.

Денисов Л.И. Рыболовство на водохранилищах. М., Пищ. пром-сть 1978. 286 с.

Зуссер С.Г. Суточные вертикальные миграции рыб. М., Пищ. пром-сть, 1971. 224 с.

Иванова М.Н., Лапкин В.В. Влияние температуры на жизнедеятельность и распределение пресноводной корюшки в водоемах // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., Наука. 1982. N 55, С.37-41.

Константинов К.Г. Миграции рыб и ориентирующие факторы. Автореф. док. дис. М., 1981. 44 с.

Кругиус Ф.В. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной в оз. Дальнем // Изв. ТИНРО. 1974. Т.90. С. 39-48.

Лапкин В.В., Голованов В.К., Сви́рский А.М. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб // Зоол. журн. 1981. Т.40, N 12. С.1792-1801.

Малинин Л.К., Базаров М.И. Суточные вертикальные и горизонтальные миграции рыб пресноводных водоемов. (Рукопись деп. в ВИНИТИ 19 янв. 1987, N 372-B87 ДЕП.).

Мантейфель Б.П. Вертикальные миграции морских организмов // Тр. Ин-та морфологии животных. М., 1961. Вып. 39. С. 5-46.

Мантейфель Б.П. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М., Наука, 1987. 272 с.

Новоселов А.П. Некоторые аспекты поведения пеляди в озерах Архангельской области // Поведение рыб. Тез. докл. Всес. совещ. М., 1989. С.37-38.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М., Агропромиздат, 1988. 224 с.

Половкова С.Н. Состав пищи и суточные вертикальные миграции снетка // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1970. N 6. С. 55-59.

Рудяков Ю.А. Динамика вертикального распределения пелагических животных. М., Наука, 1986. 283 с.

Сви́рский А.М., Валтонен Т. Влияние освещенности на распределение годовиков муксуна в температурном градиенте // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Пятое Всерос. Совещ. С-Пб., 1994. С.124-125.

Сви́рский А.М., Голованов В.К. Влияние температуры акклиматизации на терморегуляционное поведение молоди леща *Abramis brama* L. в различные сезоны года // Вопр. ихтиол. 1991. Т.31, вып.6. С. 974-980.

Сви́рский В.В., Лапкин В.В. Сезонная и возрастная изменчивость избираемых температур у рыб Рыбинского водохранилища: 1. Окунь (*Perca fluviatilis* L.). // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1987., N 76. С. 45-49.

Соболев В.Ч. Характеристика суточных нерестовых миграций омуля в р. Селенга // Поведение рыб. Тез. докл. Всес. совещ. М., 1989. С.33-34.

Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М., ВНИРО. 1984. 124 с.

Юданов К.И., Калихман И.Л., Кочкиков В.Н., Теслер В.Д., Котенев Б.Н. Комплексные съемки промысловой обстановки (методические рекомендации). М., ВНИРО, 1988. 76 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. Vol. 11, N 1. P.99-113.

Brett J.R. Energy expenditure of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* during sustained performance // J. Fish. Res. Bd. Can. 1973. Vol. 30, N 12. P 1792-1809.

Dembinski W. Vertical distribution of vendace *Coregonus albula* L. and other pelagic fish species in some Polish lakes // J. Fish. Res. Bd. Can. 1971. Vol.3, N 3. P.341-357.

Jurvelius J., Lindem T., Louhimo J. The number of fish in the pelagic areas of Lake Pyhajarvi ( Karelia), monitored by hydroacoustic methods // Fin. Fish. Res. 1987. N 8. P.48-52.

Narver D.M. Diel vertical movements and feeding of underyearling sockeye salmon and limnetic zooplankton in Babine Lake // J. Fish. Res. Bd. Can. 1970. Vol. 27, N 2. P.281-316.



# ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПРОХОДНОГО СИГА, ПЕРЕСАЖЕННЫХ ВЫШЕ ПЛОТИНЫ ГИДРОУЗЛА (р.КЮММЙОКИ, южн.ФИНЛЯДИЯ)

Малинин Л.К., Линник В.Д., Ниemi А., Каукоранта М., Пайваринта П.,  
Коскенала Т., Вярянен П., Халько Н.А.

ИБВВ РАН, Борок; Рыбохозяйственный отдел провинции Кюми;  
Институт охотничьего и рыбного хозяйства, Финляндия

В настоящее время в результате антропогенного влияния многие популяции сиговых находятся в угрожаемом состоянии (Решетников, 1980; Edge, 1984). Большинство рек Финляндии, служащих местом размножения сиговых рыб, зарегулированы. Популяции анадромных рыб поддерживаются за счет выпуска в нижнем течении рек подрощенной молоди искусственного воспроизводства (Saura et al., 1992). Для выявления возможности использования проходным сигом сохранившихся нерестилищ проведены исследования перемещений производителей, пересаженных через плотину, расположенную в нижнем течении западной части дельты р. Кюмийоки. Работа выполнена в период нерестового хода сига, в октябре 1991-92 гг. Основное внимание уделяли оценке степени выраженности реореакции производителей и выявлению общих стереотипов поведения этих рыб.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

**РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ.** Западный рукав дельты р.Кюмийоки (рис.1) имеет средний объем стока 156 м<sup>3</sup>/с. Рукав зарегулирован 7 плотинами (ГЭС и регуляционные). Скорости течения в пределах района работ сильно варьировали как по участкам, так и по времени суток. Для примера приведем результаты измерений гидрологическим поплавком скоростей и направления течений в толще воды в дневное время в октябре 1991 г. на типичном участке в районе исследований. В озере с максимальной глубиной 15 м скорость стокового течения была менее 2 см/с, в мелководном озере, расположенном выше гидроэлектростанции, скорость течения составила от нескольких до 32 см/с. На перекагах скорость течения колебалась от 45 до 160 см/с, на речных участках диапазон скоростей составил от 0 до 20 см/с.

**РЫБЫ.** Отлов сигов для мечения производили в приплотинной зоне нижнего бьефа гидроузла (рис.1). После 3-5 суток выдерживания рыб в проточном бассейне их метили ультразвуковыми передатчиками. Данные о прослеженных особях приведены в табл.1.

Рыб метили передатчиками с частотами 28-60 кГц (Саранчов, 1983). Передатчики имели форму цилиндра (наружный диаметр 15-17 мм, масса в воде 2.4-4.0 г, срок работы 30 суток). Перед установкой пере-

датчиков рыб анестезировали в растворе MS-222. Передатчики крепили наружно у основания спинного плавника (Gray, Haynes, 1979). Выпуск меченых особей производили в прибрежье с глубиной не менее 0.7 м и скоростями течения не выше 10 см/с.

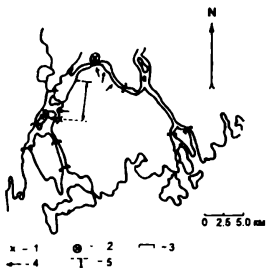


Рис. 1. Схема района исследований. 1 - точки выпуска меченых рыб в 1991 г.; 2 - то же, в 1992 г.; 3 - плотины; 4 - пороги; 5 - участок подробных замеров скоростей течения.

Таблица 1. Сводные данные о меченых сигах

Номер рыбы	Длина по Смыту, см	Пол	Дата выпуска	Длительность наблюдений, сутки
1	51.0	самка	4.10.91	16
2	49.0	самка	4.10.91	2
3	54.0	самка	7.10.91	13
4	48.5	самка	7.10.91	14
5	46.0	самец	5.10.92	18
6	55.0	самка	5.10.92	30
7	41.0	самец	5.10.92	18
8	44.0	самец	5.10.92	13
9	45.0	самец	5.10.92	20
10	52.0	самка	5.10.92	3

Местоположение меченых рыб определяли при помощи направленного гидрофона и приемника с мотолодки. Периодичность определения местоположения меченых рыб варьировала от 4 раз в сутки до 1 раза в 2 суток в зависимости от уровня двигательной активности рыб. По данным о последовательных точках местонахождения меченых рыб вычисляли скорости их плавания относительно берега (без учета скорости течения) в абсолютном виде (см/с) или в относительном (длины тела/с).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 1991 г. первых 2 сига выпустили в прибрежье юго-западной части озера с малыми скоростями течения и глубиной до 15 м (рис.1). Сразу после выпуска обе рыбы покинули прибрежное мелководье и переместились в участок озера с глубинами 10-14 м. Сиг N1 совершал активные перемещения в глубоководной части озера в течение 3 суток после выпуска, затем в сумеречно-ночное время вышел на речной участок и начал уходить вниз по течению. Дойдя до приплотинной зоны верхнего бьефа ГЭС, изменил направление движения на противоположное, поднялся против слабого течения до верхней части ближайшего к ГЭС озера и в дальнейшем находился в верхней и средней зонах этого озера, предпочитая места с незначительными скоростями потока. После 18 суток наблюдения сиг N1, вероятно, скатился вниз по течению. Обобщенные схемы перемещений рыб, помеченных в 1991г., приведены на рис.2. Сиг N1 продемонстрировал сравнительно большие перемещения против очень слабого стокового течения в озере. При подъеме этой же особи от приплотинной зоны верхнего бьефа ГЭС против течения рыба перемещалась в прибрежной полосе, где скорости встречного потока не превышали 10-15 см/с.

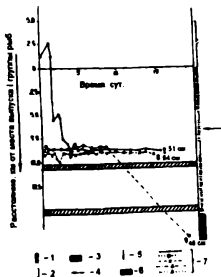


Рис. 2. Схема перемещений сига, выпущенных в 1991 г., относительно точек выпуска. 1 - речные участки, 2 - озера; 3 - эстуарий, 4 - перифиты; 5 - направление течения; 6 - плотины; 7 - схемы перемещений отдельных рыб.

Передатчик, установленный на рыбе N2, перешел в режим непрерывного излучения сигнала. До полного исчерпания энергоресурса передатчика сиг N2 перемещался со скоростями 0.7-7 см/с в юго-восточной глубоководной части озера.

Сиги NN 3 и 4 были выпущены в нижней части мелководного озера вблизи приплотинной зоны верхнего бьефа ГЭС. Вариации скорости течения в озере составляли 0-32 см/с. Сразу после выпуска рыбы начали перемещаться по акватории озера, преимущественно против течения, придерживаясь в дальнейшем участков с замедленным течением и не выходя на прибрежные мелководья.

Диапазон перемещений сигов NN 3 и 4 в первые 9 суток после выпуска был незначительным, охватывая акваторию небольшого озера. После 9 суток нахождения в этом озере сиг N3 переместился вниз по течению, прошел через две плотины и был отловлен в эстуарии р.Кюмийоки. Рыба N4 находилась в озере до конца периода наблюдений. В целом двигательная активность сигов NN 3 и 4 была невысокой (табл. 2).

**Таблица 2.** Статистические характеристики абсолютных расчетных скоростей плавания меченых сигов в 1991 и 1992 гг.

Год	Группа рыб по реореакции	Количество отсчетов	Средняя скорость плавания и ее ошибка, см/с	Стандартизированные показатели	
				асимметрии	экссесса
1991	неопр.	48	2.20±0.47	7.10	11.18
1992	отриц.	41	1.74±0.73	13.33	37.98
	неопр.	39	0.06±0.02	9.68	20.48

**Примечание.** Стандартизированные показатели асимметрии и экссесса превышающие 2, свидетельствуют о статистически достоверной асимметричности и эксцессивности распределения

Медианы скоростей плавания сигов в 1991 г. составили 0.81 см/с, а в 1992 г. - 0.16 см/с у рыб с отрицательной реореакцией (скатывающихся по течению) и 0 см/с у особей с неопределенной реореакцией (стремящихся сохранить местоположение вблизи мест выпуска). Скорости плавания сигов с неопределенной реореакцией (1991 г.) и рыб с отрицательной реореакцией в 1992 г. не отличались статистически достоверно по критерию Стьюдента (значение критерия 0.55), но достоверно различались по критерию Манна-Уитни ( $Z = 2.58$ , уровень значимости  $P < 0.01$ ). Аналогичные результаты были получены и при сопоставлении относительных скоростей плавания сигов, выраженных в

длинах тела в секунду (критерий Стьюдента 0.39, критерий Манна-Уитни  $Z = 2.36$ , уровень значимости последнего  $P < 0.02$ ).

При анализе полученных в 1991 г. данных было обнаружено, что по отношению к течению меченые рыбы вели себя различным образом. Часть особей стремилась сохранить позицию вблизи места выпуска. Остальные сгиги отрицательно реагировали на поток воды и преимущественно скатывались вниз по течению. В табл. 1 приведены данные о рыбах, индивидуальные трассы которых изучены наиболее детально. Такие же группы рыб были выявлены и в 1992 г., когда было помечено 8 сгигов. Подробные трассы перемещений, однако, получены не для всех особей (табл. 1). Схематическое изображение типичных траекторий движения меченых рыб приведено на рис. 3.

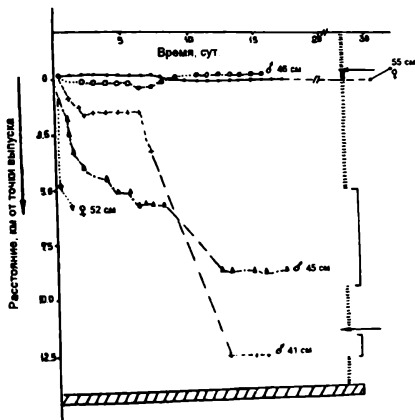


Рис. 3. Схема перемещений сгигов, выпущенных в 1992 г. Обозначения те же, что и на рис. 2.

За весь период исследований группа рыб с отрицательной реореакцией была представлена 1 самцом и 4 самками, а группа особей с неопределенной реореакцией - 3 самцами и 1 самкой. Статистические характеристики рыб обеих групп приведены в табл.2. При рассмотрении скоростей плавания меченых рыб следует иметь в виду, что расчетные абсолютные скорости не всегда отражают фактические скорости плавания. Для получения правильного представления о характере двигательной активности меченых особей следует учитывать также и направление их перемещений. Так, наивысшие скорости перемещений сегов с передатчиками отмечены при движении рыб по течению. В целом, для групп рыб, показывающих неодинаковый тип реореакции, направления перемещений были различны. Так, для особей с отрицательной реореакцией характерно преобладание перемещений вниз по течению, для рыб с неопределенной - отсутствие заметных перемещений или движение против течения (рис.3). Различия в рядах распределения перемещений рыб относительно направления течения статистически не достоверны для рыб (1991 г.) с неопределенной реореакцией и сегов (1992 г.) с отрицательной реореакцией (критерий Манна-Уитни  $Z = -0.29$ , уровень значимости  $P < 0.77$ ). Для групп особей с различной реореакцией в 1992 г. различия статистически достоверны (критерий Манна-Уитни  $Z = 3.38$ , уровень значимости  $P < 0.001$ ). Также достоверны различия для рыб с неопределенной реореакцией в 1991 г. и в 1992 г. (критерий Манна-Уитни  $Z = 3.012$ , уровень значимости  $P < 0.005$ ).

Приведенные в табл.2 расчетные скорости плавания рыб отличались статистически достоверно. Критерий Стьюдента для скоростей плавания рыб составил 2.77, уровень значимости  $P < 0.001$ , по критерию Манна-Уитни уровень значимости различий  $P < 0.000001$ . Для расчетных скоростей плавания рыб двух выделенных групп были характерны положительные асимметрия и эксцесс. Подобный характер статистических рядов расчетных скоростей плавания рыб отмечен для многих ситуаций и рыб различного систематического положения: лещей *Abramis brama* (L.) (Линник, Герасимов, 1986, 1993), пестрого толстолобика *Aristichthys nobilis* (Richardson) и белого амура *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes) в прудах (Konagaya, Cai, 1987), желтого окуня *Perca flavescens* (Mitchill) и щуки *Esox lucius* L. (McKay, Craig, 1983), желтого окуня (Hergenrader, Hasler, 1967), форели *Salmo trutta m. lacustris* L. (Holliday et al., 1972/73). Скорее всего, распределение скоростей плавания с сильной положительной скошенностью отражает стремление рыб к минимизации энергозатрат на перемещения.

Рыбы обеих групп не совершали значительных передвижений вверх против течения от места выпуска. Они чаще перемещались вниз по течению или оставались на одном и том же месте. Вероятно, сильное течение в зоне порога оказалось непреодолимым препятствием для всех сегов, меченых ультразвуковыми передатчиками. Поскольку местные

популяции сиговых, в основном, поддерживаются за счет искусственного воспроизводства (Saura et al., 1992), то еще одной причиной отсутствия стабильной положительной реореакции у подопытных рыб может быть неполнота комплекса адаптивных свойств и реакций в отличие от свойственного их "диким" сородичам. Сиги предпочитали для длительного нахождения краевые зоны реки с малыми скоростями течения и не предпринимали попыток преодолеть порог, расположенный выше по течению. В период наблюдений происходило заметное снижение расчетных скоростей плавания меченых рыб. Оно было статистически достоверно в 1991 г. (коэффициент корреляции рангов по Спирмену абсолютных скоростей и даты наблюдений -0.76, уровень значимости  $P < 0.0001$ ) и менее достоверно в 1992 г. (коэффициент корреляции рангов по Спирмену для тех же показателей -0.19, уровень значимости  $P < 0.1$ ). Таким образом, расчетные скорости плавания меченых рыб имели явную тенденцию к снижению в течение периода наблюдений. Сходное явление отмечено для леща в прудах (Линник, 1991) и озерной форели (Holliday et al., 1972/73), и связано с постманипуляционным стрессом, вызванным мечением. С другой стороны, повышенная двигательная активность рыб в первые несколько суток после мечения и выпуска на незнакомый участок водоема может быть проявлением ориентировочной реакции.

Сиги с отрицательной реореакцией, как правило, довольно быстро скатывались вниз по течению на 1-2-е сутки после выпуска, не задерживаясь подолгу на речных участках с выраженным течением. Исключение составил сиг N7, в течение 6 суток сохранявший позицию в рукаве реки ниже переката. Обычно скат рыб с таким типом реореакции существенно замедлялся в озере, где отсутствовал четкий ориентир - течение, которое могли использовать сиги.

Нами был проведен непараметрический корреляционный анализ различных показателей меченых сигов по обеим группам вместе (табл.3). Коэффициенты корреляции относительной скорости плавания рыб с другими параметрами в табл.3 не приведены, так как абсолютная и относительная скорости плавания рыб были связаны фактически функциональной зависимостью (коэффициент корреляции рангов по Спирмену равен 0.9996).

Таким образом, значения рангового коэффициента корреляции по Спирмену показывают, что тип поведения в потоке воды связан с полом рыб, и скат вниз по течению более характерен для самцов, чем для самок. Длина тела самцов была меньше, чем у самок. Особенности поведения связаны с длиной рыб в большей мере, чем с их полом. Скорость плавания отрицательно связана с направлением движения, т.е. скорости ската сигов были намного выше в сравнении с особями, перемещавшимися вблизи места выпуска. Между направлением движения и типом поведения рыб наблюдалась положительная связь, также как между

длиной тела и скоростью плавания. Направление движения положительно коррелировало с длиной тела особей. Корреляционный анализ абсолютных и относительных скоростей плавания показал, что у рыб, стремящихся к задержке вблизи места выпуска, скорости плавания были достоверно связаны с их полом и длиной (табл. 4).

**Таблица 3.** Значения рангового коэффициента корреляции по Спирмену параметров прослеженных сигов (по 80 отсчетам)

	Пол	Тип поведения	Длина тела	Дата	Скорость плавания абсолютная
Тип поведения	-0.48 P<0.0000	1.00			
Длина тела	-0.81 P<0.0000	-0.83 P<0.0000	1.00		
Дата	-0.04 P<0.71	0.20 P<0.08	0.15 P<0.18	1.00	
Скорость плавания абсолютная	0.26 P<0.02	-0.48 P<0.0000	-0.32 P<0.004	-0.19 P<0.09	1.00
Скорость плавания относительная	0.27 P<0.02	-0.49 P<0.0000	-0.33 P<0.005	-0.19 P<0.10	1.00
Направление движения	-0.17 P<0.12	0.38 P<0.0007	0.23 P<0.042	0.10 P<0.36	-0.50 P<0.000

**Таблица 4.** Значения коэффициентов корреляции рангов по Спирмену (n=51)

Параметр	Абсолютная скорость плавания	Относительная скорость плавания
Пол	0.33 (P<0.05)	0.34 (P<0.05)
Длина рыб	-0.33 (P<0.05)	-0.34 (P<0.05)

Частота задержек в ограниченных районах варьировала у сигов с неопределенной реореакцией от 4 до 14 суток (в среднем  $8.22 \pm 1.25$  суток по 9 отсчетам), у рыб с отрицательной реореакцией - от 4 до 6 суток (в среднем  $3.00 \pm 1.22$  суток по 4 отсчетам). Различия статистически достоверны, критерий Стьюдента равен 2.53, уровень значимости  $P < 0.05$ , т.е.



сиги последней группы меньше времени оставались на одних и тех же местах водоема.

Таким образом, сиги, помеченные ультразвуковыми передатчиками, не проявляли резко выраженной положительной реореакции в условиях естественного реоградиента с перепадом скоростей течения от 0 до 160 см/с. После нескольких суток высокой поисковой активности на участках с малыми скоростями течения они снижали масштаб перемещений, преимущественно отставаясь в местах с пониженной гидродинамической активностью и глубинами не менее 1.5-2.0 м, а затем скатывались вниз по течению.

Существенные отличия обнаружены в характере перемещений рыб, выпущенных в большом озере с замедленным течением (первая партия особей 1991 г.) и, с другой стороны, особей, выпущенных в малом проточном озере (вторая партия рыб в 1991 г.), а также вблизи стрежневой части реки (1992 г.). Диапазон поисковых перемещений и уровень двигательной активности сигов, выпущенных в большом озере, был больше, чем у остальных рыб. Это различие, возможно, связано с существенным влиянием гидрологических условий на перемещение рыб, полученных путем искусственного воспроизводства и пересаженных на незнакомый участок водной системы.

Полученные результаты несколько расходятся с данными о заходе производителей сига в рыбоход регуляционной плотины ГЭС, расположенной в восточной части системы р.Кюмийоки в 7 км от эстуария (Paivarinta et al., 1992). Мигрирующие сиги заходили в камеры рыбохода в сентябре и начале октября, т.е. в период, когда производители озерно-речных естественных популяций совершают миграцию в реки (Tuupainen, 1975). Заход сигов в рыбоход происходил главным образом при минимальных сбросах воды через рыбоход - 1.0-2.5 м<sup>3</sup>/с (Paivarinta et al., 1992).

Учитывая предпочтительный заход сигов в рыбоход при малых скоростях течения воды, а также отмеченное в наших наблюдениях стремление меченых особей к нахождению на участках с замедленным течением, можно предположить, что отсутствие перемещений меченых сигов против сильного течения на перекатах могло быть вызвано энергетическими ограничениями. Последние могли возникнуть из-за дополнительного лобового сопротивления наружно прикрепленных передатчиков. Другим возможным объяснением отсутствия выраженной положительной реореакции у подопытных сигов могло быть ослабление хоминга у рыб, полученных с помощью искусственного воспроизводства и выпущенных в возрасте сеголеток в эстуарии р.Кюмийоки. Для производителей атлантического лосося, также выросших из молоди заводского воспроизводства и выпущенных на стадии смолтов в нижнем и среднем течении реки Пенобскот (штат Мэн, США), показано, что рыбы, адаптированные к среднему течению реки, значительно лучше про-

являли хоминг, чем особи, знакомые только с эстуарием этой реки (Power, McCleave, 1980).

## ВЫВОДЫ

1. У производителей проходного сига, полученных путем искусственного воспроизводства, выросших и созревших в естественных условиях и меченых телеметрическими передатчиками, при наличии выраженного реоградиента отсутствовала стабильная положительная реореакция.

2. По общим стереотипам поведения среди меченых рыб выделены две группы - рыбы, склонные к скату по течению (отрицательная реореакция), и особи, стремящиеся сохранить местоположение вблизи места выпуска (неопределенная реореакция).

3. Характеристики меченых рыб коррелировали с их полом, размером, сроками наблюдений.

4. Скорости плавания рыб были незначительными. Обнаружена функциональная зависимость абсолютных и относительных скоростей плавания сегов. Вариационные ряды скоростей плавания меченых особей имели выраженную скошенность и возвышенность. Положительная скошенность распределения скоростей плавания рыб, скорее всего, отражала экономию энергии в период миграции.

5. При наличии значительного градиента скоростей течения воды меченые рыбы имели небольшой диапазон перемещений и предпочитали находиться на участках с пониженной гидродинамической активностью. Подъем против течения отмечен только при незначительных скоростях встречного потока воды. Средние и высокие скорости течения (выше 20-30 см/с) препятствовали движению меченых рыб вверх по реке.

## ЛИТЕРАТУРА

Линник В.Д. О неравномерности использования площади домашних участков бентофагами в нагульный период // Тр. Всесоюз. совещ. по вопросам поведения рыб. М., ИЭМЭЖ АН СССР, 1991. Т.1. С. 214-222.

Линник В.Д., Герасимов Ю.В. Поведение леща в водоемах прудового типа // Экологические основы рыбохозяйственного освоения внутренних водоемов. Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1986. Вып. 247. С. 93-97.

Линник В.Д., Герасимов Ю.В. Условия освоения рыбами индивидуальных нагульных участков // Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. Спб., Гидрометеоиздат, 1993. С. 211-258.

Решетников Ю.С. Экология и систематика сеговых рыб. М., Наука. 1980. 301 с.

Саранцов С.И. Разработка и результаты использования ультразвуковых передатчиков для мечения рыб // Вопросы промысловой гидроакустики. М., 1983. С. 110-127.

Edge T.A. Preliminary status of the Acadian whitefish, *Coregonus canadensis*, in southern Nova Scotia // Can. Field Naturalist. 1984. Vol. 98, N 1. P. 86-90.

Gray R.H., Haynes J.M. Spawning migration of adult chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) carrying external and internal radio transmitters // J. Fish. Res. Bd. Can. 1979. Vol. 36, N 9. P. 1060-1064.

Hergenrader G.L., Hasler A.D. Seasonal changes in swimming rates of yellow perch in Lake Mendota as measured by sonar // Trans. Amer. Fish. Soc. 1967. Vol. 96, N 4. P. 373-382.

Holliday F.G.T., Tytler P., Young A.H. Activity levels of trout (*Salmo trutta*) in Airthrey Loch, Stirling, and Loch Leven, Kinross // Proc. Roy. Soc. Edinb., B. 1972/73. Vol. 74, N 21. P. 315-331.

Konagaya T., Cai Q.H. Telemetry of the swimming movements of silver carp and bighead // Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. 1987. Vol. 53, N 5, P. 705-709.

MacKay W.C., Craig J.F. A comparison of four systems for studying the activity of pike and perch // Proc. 4th Int. Conf. Wildl. Biotelem., Univ. Halifax, Nova Scotia, August 22-24. 1983. P. 22-30.

Paivarinta P., Koskenala T., Vatto T., Makela T. Kymijoen Koivukosken kalaportaiden toimivuus ja lansihaaran ylisiirrettyjen vaelluskalojen kayttaytymisen seuranta vuonna 1992 // Kymen kalastuspiiri 8.12.1992. Kouvola. 1992. 10 p.

Power J.H., McCleave J.D. Riverine movements of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) upon return as adults // Env. Biol. of Fishes. 1980. Vol. 5, N 1. P. 3-13.

Saura A., Mikkola J., Ikonen E. Kymijoen vaelluskalatutkimukset 1989-1991 (Report on the studies of migratory fish species in River Kymijoki in 1989-1991) // Helsinki. 1992. P. 1-79.

Tuunainen P. On the seasonal migrations of the river-spawning whitefish, *Coregonus pidschian* (Gmelin), in an arctic watercourse // Verh. Int. Ver. Theor. und Angew. Limnol. 1975. Vol. 19, N 4. P. 2538-2545.

## СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ПОВЕДЕНИЯ ОБЪЕКТА ЛОВА

Мельников В.Н.  
АГТУ, Астрахань

Известны многочисленные способы качественной и количественной оценки поведения объекта лова (Мельников, 1973, 1979, 1983). Из них различным требованиям теории и практики промышленного рыболовства в наибольшей степени удовлетворяет метод статистического моделирования поведения (Мельников, 1975, 1983, 1991 и др.). В последние годы этот метод получает все большее распространение, прежде всего в связи с разработкой математических моделей процессов лова, когда статистические модели поведения входят в выражения для расчета коэффициента уловистости орудий лова (Мельников, 1983).

Основой разработки статистических моделей поведения объекта лова служит теория распознавания образов. Предпосылки применения этой теории для моделирования поведения рыб подробно описаны в нашей работе (Мельников, 1975), поэтому здесь рассматриваются лишь практические приемы и примеры разработки таких моделей, а также их использование при математическом описании процессов лова. Поведение рыбы характеризуется рядом признаков - направлением, скоростью и продолжительностью перемещения; положением рыбы относительно элементов орудий лова, поверхности воды, грунта и судна; временем проявления признака поведения от начала двигательной активности лова или другой точки отсчета. Признаками могут быть также некоторые общие показатели реакции, учитывающие одновременно направление и скорость перемещения, положение рыбы и время перемещения или определенное сочетание нескольких показателей.

Каждый из признаков (элементов) поведения может изменяться в определенном диапазоне, принимая множество значений. Диапазон изменения отдельных признаков можно разбить на ряд участков, каждому из которых соответствует свой класс признака. Например, если признак поведения - скорость перемещения рыбы - разбивают на 4 этапа, то этому признаку соответствует 4 класса скоростей перемещения.

Поведение рыбы характеризуют одновременно несколькими признаками, а внутри каждого признака - некоторым количеством классов. Например, перемещение рыбы вдоль сетной стенки можно описать расстоянием от нее, скоростью и длительностью направленного перемещения. Каждому из этих признаков обычно соответствует несколько классов расстояний, скоростей и продолжительности перемещения.

Важным и достаточно общим признаком поведения объекта лова является уход рыбы из зоны облова или из орудия лова. Уход может осуществляться различными путями - последовательно или параллельно (с той или иной вероятностью). При этом вероятность ухода зависит от

направления, скорости и длительности перемещения рыбы в том или ином направлении, т.е. одновременно от нескольких исходных признаков поведения. В соответствии с теорией распознавания статистическая модель поведения определяет для каждого признака вероятность реализации его отдельных классов. Если поведение характеризуют одновременно несколькими признаками, то составляют несколько статистических моделей по числу признаков.

При оценке поведения в зоне орудий лова различают частные и общие статистические модели. Частные статистические модели характеризуют поведение рыбы на отдельных этапах лова (этапах поведенческих реакций). Например, рассматривая поведение рыб при разноглубинном траловом лове, можно выделить этапы, характеризующие поведение рыбы в зоне действия судна, в районе траловых досок, в предутьевом пространстве, в передней части трала и траловом мешке. При оценке поведения рыбы в зоне действия ловушек разрабатываются частные статистические модели поведения рыбы у крыла; во входных устройствах ловушек; во дворе; во входных устройствах, ведущих из двора в садки; в садках ловушек.

К числу частных можно отнести также статистическую модель поведения и распределения рыб в естественных условиях в районе лова. Такая модель необходима для оценки целесообразности лова и его вероятной эффективности. Набор признаков поведения, которые при этом учитываются, зависит от способа лова и включает в общем случае глубину расположения объекта лова, размеры, форму и плотность скопления рыб, степень их подвижности, дальность реакции на шумы судна и ряд других показателей. Диапазон возможных значений признаков делит на интервалы, с учетом особенностей влияния признака поведения на оценку целесообразности лова и его предполагаемой эффективности.

Различают два вида частных статистических моделей. Модели первого вида учитывают вероятность ухода рыбы с определенного участка юны облова, который соответствует тому или иному этапу поведенческих реакций. Например, рыба, находящаяся в передней части трала может уйти через оболочку или устье, либо зайти в траловый мешок. Статистическая модель поведения на этом этапе имеет вид:

$$p_1 + p_2 + p_3 = 1, \quad (1)$$

где  $p_1$  - вероятность ухода рыбы через оболочку трала;  $p_2$  - вероятность ухода через устье;  $p_3$  - вероятность захода в траловый мешок.

Частные статистические модели второго типа описывают поведение промыслового объекта на том или ином этапе лова в общем виде, вне связи с уходом рыбы из соответствующей зоны поведенческих реакций.

В качестве примера разработки таких частных статистических моделей рассмотрим особенности поведения рыбы у крыла ставного невода

Для анализа поведения рыб у крыла, оптимизации его параметров и оценки эффективности действия необходимо знать: вероятность перемещения рыбы у крыла в том или ином направлении, в том числе и вероятность ухода от крыла тем или иным путем; расстояние от крыла, на котором рыба перемещается; расстояние, которое она проходит вдоль крыла.

Первый из этих признаков характеризует эффективность работы крыла. При этом представляют интерес вероятность перемещения рыбы вправо  $p_1'$  и влево  $p_2'$  вдоль крыла, вероятность прохода рыбы через ячею крыла  $p_3'$  и вероятность ухода рыбы от крыла  $p_4'$ . Так как перечисленные классы охватывают практически все значимые варианты направлений перемещения рыбы у крыла, то сумма вероятностей равна 1:

$$p_1' + p_2' + p_3' + p_4' = 1 \quad (2)$$

Второй из рассмотренных признаков влияет на ширину входного отверстия в ловушку. Выделим по этому признаку три класса расстояний, отвечающих перемещению рыбы на расстоянии 0-2 м, 2-4 м и более от крыла. Соответственно, статистическая модель должна содержать три слагаемых, каждое из которых определяет вероятность  $p_i''$  перемещения рыбы в том или ином диапазоне расстояний от крыла, при этом сумма вероятностей равна 1:

$$p_1'' + p_2'' + p_3'' = 1 \quad (3)$$

Данные о длительности перемещения рыбы вдоль крыла необходимы для определения его оптимальной длины и расположения ловушек вдоль него. Разделим возможный диапазон передвижения рыбы вдоль крыла в неизменном направлении на 4 диапазона - 50-100 м, 100-150 м, 150-200 м и 200-250 м. Если у всех особей перемещение вдоль крыла укладывается в эти диапазоны, то можно записать статистическую модель поведения для рассматриваемого признака, которая по внешнему виду соответствует выражению (1).

Общие статистические модели поведения промыслового объекта описывают особенности поведения рыбы в процессе лова без деления на этапы. Наиболее часто такие модели одновременно учитывают вероятность ухода рыбы из зоны облова и из орудия лова различными путями на всех этапах лова.

Если процесс лова состоит из одного этапа, и рыба уходит из зоны облова одновременно различными путями, то общая статистическая модель поведения имеет вид:

$$\begin{aligned} i=n \\ q + \sum_{i=1} p_i = 1, \end{aligned} \quad (4)$$

где  $q$  - вероятность улавливания рыбы;  $p_i$  - вероятность ухода тем или иным образом.

Если рыба уходит из зоны облова на нескольких этапах лова, причем на каждом этапе одним и тем же способом, то

$$\begin{aligned} i=n \\ q + \prod_{i=1} p_i = 1 \end{aligned} \quad (5)$$

В общем же случае рыба уходит из зоны облова на нескольких этапах и на каждом из этапов - различными путями. С учетом выражений (4) и (5) несложно составить общую математическую модель для любого вида лова. Предположим, например, что процесс лова состоит из трех этапов. На первом этапе рыба уходит из зоны облова одним путем с вероятностью  $p$ , на втором этапе - двумя путями с вероятностью  $p_1'$  и  $p_2'$ , а на третьем этапе - снова одним путем с вероятностью  $p_3$ . Тогда общая вероятность ухода рыбы из зоны облова

$$p = 1 - (1 - p_1)(1 - (p_1' + p_2'))(1 - p_3) \quad (6)$$

При этом абсолютный коэффициент уловистости орудия лова

$$\phi = 1 - p \quad (7)$$

Из выражений, подобных (6) и (7), следует, что для оценки коэффициента уловистости необходимо знать вероятность ухода рыбы различными путями. Определение данного показателя другими, более простыми методами, практически невозможно. Исключение составляет случай, когда рыба уходит из зоны облова и из орудия лова преимущественно одним и тем же путем.

Установление коэффициента уловистости через вероятности ухода рыбы различными путями является составной частью разработки уравнений для оценки производительности практически любых приемов лова.

При разработке статистических моделей существует два способа определения рассматриваемых вероятностей.

В соответствии с первым из них, вероятности определяют непосредственно по результатам подводных наблюдений за поведением рыб. Длинные таких достаточно длительных наблюдений должны соответ-

ствовать определенному состоянию объекта лова и условий внешней среды. Так, вероятность различных путей ухода рыбы из зоны облова, в большой степени зависит от ее вида, пола, стадии годового жизненного цикла, а также условий зрительной ориентации. Поэтому для каждого промыслового объекта рекомендуется составлять несколько статистических моделей, учитывающих различное состояние объекта и условий лова.

В соответствии со вторым способом, вероятности, входящие в статистические модели, увязывают с влияющими на них факторами. Как показано в нашей работе (Мельников, 1973), обычно такая связь описывается экспоненциальными зависимостями вида:

$$p = 1 - \exp(-aX_1^b), \quad (8)$$

$$p = \exp(-cX_2^d), \quad (9)$$

где  $X_1$  и  $X_2$  - факторы, влияющие, например, на вероятность ухода рыбы из зоны облова;  $a$ ,  $b$ ,  $c$ , и  $d$  - эмпирические коэффициенты.

Во втором случае, в отличие от первого, экспериментальным путем устанавливают величину вероятностей для различных значений влияющих факторов, а затем эти данные используют для оценки эмпирических коэффициентов в выражениях (8) и (9). Такой путь наиболее перспективен, поскольку позволяет по мере накопления экспериментальных данных получать статистические модели без проведения специальных экспериментов или с минимальным их числом.

Рассмотрим конкретные примеры разработки статистических моделей поведения промысловых объектов при их добыче различными методами.

**ЛОВ ОБЪЯЧЕНАЮЩИМИ ОРУДИЯМИ.** Процесс лова разбивают на два этапа, каждому из которых соответствуют определенные этапы поведенческих реакций. На первом из них рыба попадает в зону сети, при этом часть особей может обнаружить ее и не подойти к сетному полотну. Вероятность обнаружения сети и вероятность ухода от нее зависят, прежде всего, от дальности зрительного восприятия сети  $L$ . С учетом экспоненциальной зависимости между вероятностью ухода рыбы из зоны облова и влияющими факторами, вероятность ухода от сети

$$p_1 = 1 - a \cdot e^{-bL}, \quad (10)$$

где  $a$  и  $b$  - эмпирические коэффициенты.

Значения коэффициентов  $a$  и  $b$  находят из условия, что при дальности визуального обнаружения, близкой к нулю, практически вся рыба



подходит к сетному полотну, а при дальности более 2-3 м большинство рыб не попадает в сеть. С учетом этих данных коэффициент  $a$  обычно приравнивают к 1, а коэффициент  $b$  считают равным 2-3.

На втором этапе лова часть из попавших в сеть рыб не будет поймана из-за несовершенства процесса обьячеивания. Вероятность ухода рыбы из сети на данном этапе  $p_2$  можно условно представить в виде двух составляющих. Первая составляющая  $p_2'$  не зависит от селективных свойств сети, а вторая  $p_2''$  определяется ее селективными свойствами.

Неселективный уход рыбы от сети зависит в основном от диаметра сетных нитей  $d$ , упругой деформации ячеи  $E_a$ , натяжения нитей  $R$  и рабочего посадочного коэффициента  $U_p$ .

Примем экспоненциальную зависимость вероятности ухода из сети от трех первых влияющих факторов:

$$p_d = 1 - a_2 e^{-b_2 d^4}, \quad (11)$$

$$p_E = a_3 e^{-b_3 E_a}, \quad (12)$$

$$p_R = 1 - a_4 e^{-b_4 R}, \quad (13)$$

где  $a_i$  и  $b_i$  - эмпирические коэффициенты.

Зависимость вероятности ухода рыбы из сети от величины посадочного коэффициента носит экстремальный характер и, в первом приближении, подчиняется закону нормального распределения:

$$p_u = 1 - a_5 \exp\left[-\frac{1}{2} \left(\frac{U_p - \bar{U}_0}{\sigma_u}\right)^2\right] \quad (14)$$

где  $a_5$  - эмпирический коэффициент,  $\bar{U}_0$  - посадочный коэффициент, при котором удерживающая способность сети максимальна.

Составляющие вероятности ухода рыбы из сети с учетом ее селективных свойств можно выразить через относительную уловистость сети, описываемую кривой нормального распределения, и плотность распределения размерного состава облавливаемых скоплений  $g(l)$ :

$$p_2'' = \int_0^{\infty} \left\{ 1 - \exp\left[-\frac{(l - 2A_0 K_0)^2}{0.365 D_0^2}\right] \right\} g(l) dl, \quad (15)$$

где  $A_\phi$  - фабричный размер ячеи сети,  $K_\phi$  - коэффициент селективности сети,  $D_\phi$  - диапазон селективности сети.

С учетом рассмотренных выражений для вероятности ухода рыбы из зоны облова на первом и втором этапе коэффициент уловистости сети

$$\begin{aligned} \phi &= 1 - p = (1 - p_1)(1 - p_2' \cdot p_2'') = \\ &= (1 - a_1 \cdot e^{-b_1 L_\phi}) \{ 1 - (1 - a_2 \cdot e^{-b_2 D}) a_3 \cdot e^{-b_3 E_\phi} \cdot (1 - a_4 \cdot e^{-b_4 R}) \times \\ &\times (1 - a_5 \cdot \exp[-\frac{(\dot{U}_p - \dot{U}_\phi)^2}{2\sigma_\phi^2}] \cdot \int (1 - \exp[-\frac{(l - 2A_\phi K_\phi)^2}{0.365 D_\phi^2}]) g(l) dl \} \end{aligned} \quad (16)$$

где  $p$  - общая вероятность ухода рыбы из зоны облова сети.

Зная коэффициент уловистости, несложно оценить производительность лова сетями:

$$Q = \rho \cdot \phi \cdot S \cdot v \cdot \sin \alpha, \quad (17)$$

где  $S$  - площадь сетей;  $V$  - скорость подхода рыбы к сети;  $\alpha$  - угол между направлением сети и направлением перемещения рыбы.

**ЛОВ РАЗНОГЛУБИНЫМИ ТРАЛАМИ.** Траловый лов состоит из нескольких этапов. При разработке статистических моделей уловистости целесообразно учитывать прежде всего уход рыбы из предустьевое пространства, из передней части трала, через его оболочку, а также обратный выход из трала и тралового мешка. С учетом этого коэффициент уловистости разноглубинного трала

$$\phi = 1 - p = (1 - p_1)(1 - p_2' \cdot p_2'')(1 - p_3), \quad (18)$$

где  $p_1$  - вероятность ухода рыбы из предустьевое пространство;  $p_2'$  - вероятность ухода через оболочку передней части трала;  $p_2''$  - вероятность ухода из передней части трала через устье;  $p_3$  - вероятность ухода из тралового мешка через ячею.

Выражения для определения вероятности ухода рыбы из зоны облова трала различными путями подробно рассмотрены в наших работах (Мельников, 1982, 1983, 1991). Там же приведена математическая модель производительности разноглубинного тралового лова с учетом выражения (18), которая позволяет анализировать процесс лова, оптимизировать горизонтальное и вертикальное раскрытие трала, а также скорость траления.

**ЛОВ РЕЧНЫМИ ЗАКИДНЫМИ НЕВОДАМИ.** В процессе неводного лова целесообразно выделять два этапа поведенческих реакций. Первый этап охватывает операции замета, сплывания и тяги невода, когда невод не замкнут, и рыба может выходить из него различными способами. Второй этап соответствует тяге за оба крыла, когда невод замкнут, и рыба уходит из него только одним путем - под нижнюю подбору.

Коэффициент уловистости закидного невода

$$\varphi = 1 - p - (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5)(1 - p_4), \quad (19)$$

где  $p_1, p_2, p_3, p_4, p_5, p_6$  - вероятности ухода рыбы соответственно под нижнюю подбору незамкнутого невода, под нижнюю подбору после замыкания невода, над верхней подборой, в обход пятного кляча, в обход бежного кляча и путем ската рыбы по течению.

Математические модели для определения перечисленных вероятностей приведены в нашей работе (Мельников, 1983). Там же рассмотрена математическая модель производительности лова речными закидными неводами с использованием выражения (19) и приведены некоторые данные об особенностях поведения осетровых дельты Волги, в том числе о вероятности ухода осетровых из зоны облова невода различными путями.

**ЛОВ КОШЕЛЬКОВЫМИ НЕВОДАМИ.** Статистическую модель поведения рыбы в данном случае составляют с учетом трех этапов лова. На первом этапе судно подходит к точке замета, и под влиянием шумов судна возможен уход рыб из предполагаемой зоны облова еще до начала замета. При замете невода рыба может уйти из обметываемого пространства в процессе горизонтального и вертикального перемещения. И наконец, на этапе кошелькования возможен уход рыбы через "ворота" кошелькового невода и под нижнюю подбору.

В отличие от других видов лова в данном случае через вероятности различных путей ухода рыбы из зоны облова фактически определяют не коэффициент уловистости невода, а вероятность успешного облова косяка

$$\varphi = 1 - p - (1 - p_1)(1 - p_2' - p_2'')(1 - p_3' - p_3''), \quad (20)$$

где  $p_1, p_2', p_2'', p_3', p_3''$  - соответственно вероятности ухода рыбы из зоны облова на первом этапе, на втором этапе при горизонтальном и вертикальном перемещении, на третьем этапе - в "ворота" кошелькового невода и под нижнюю подбору.

Все рассматриваемые вероятности ухода рыбы из зоны облова связаны с основными влияющими факторами экспоненциальными зависи-

ностями вида (8) или (9). Например, вероятность  $p_1$  выражают через отношение интенсивности шумов судна к шумам водосема (отношение сигнал/шум). Вероятность  $p_2$  обычно определяют с учетом длины невода и отношения скорости движения судна к скорости горизонтального перемещения рыбы. Вероятность  $p_2'$  в основном зависит от длины, высоты и скорости погружения рыбы. Вероятность  $p_3$  устанавливают с учетом степени подвижности рыбы, дальности обнаружения ею светного полотна и эффективности средств, предотвращающих уход рыбы через "ворота" невода. Наконец, вероятность  $p_3'$  главным образом зависит от высоты невода и степени подвижности рыбы.

**ЛОВ РЫБОНАСОСНЫМИ УСТАНОВКАМИ.** Этот вид лова отличается от ранее рассмотренных использованием искусственного света для образования зоны облова. Тем не менее, общий подход к разработке статистических моделей поведения рыбы при этом не изменяется. Процесс лова в данном случае целесообразно разбить на два этапа. На первом из них рыбу привлекают светом к залавливающему устройству. Вероятность ухода рыбы из светового поля (зоны облова) зависит в основном от четкости реакции рыбы на свет. В том числе необходимо учитывать периодическое опускание залавливающего устройства в нижние слои воды, продолжительность лова и скорость течения. На втором этапе принимают во внимание вероятность попадания рыбы в активное гидродинамическое поле рыбонасосной установки, имея в виду, что рыба, не обловленная в одном цикле опускания залавливающего устройства, может быть поймана в последующих.

Из-за отмеченных особенностей процесса лова статистическую модель поведения рыбы при определении коэффициента уловистости рыбонасосной установки рассматривают не для одного цикла, а по результатам лова за промысловую ночь. При разработке же частных статистических моделей поведения возможен подробный анализ каждого цикла лова или даже каждого цикла опускания залавливающего устройства на очередной горизонт. Коэффициент уловистости рыбонасосной установки с учетом принятых допущений

$$\varphi = 1 - p - (1 - p_1)(1 - p_2) \quad (21)$$

где  $p_1$  - вероятность ухода рыбы из светового поля у залавливающего устройства;  $1 - p_2$  - вероятность попадания рыбы в активную часть гидродинамического поля рыбонасосной установки.

Вероятность  $p_1$  увязывают экспоненциальной зависимостью с общей продолжительностью лова за ночь, с диапазоном глубин, на которых производится лов, а также со скоростью течения, если она достаточно велика в районе лова.

Вероятность  $p_2$  зависит прежде всего от производительности рыбонасосной установки по объему воды, характеристикам светового поля у залавливающего устройства и режима его опускания в нижние слои воды. Зная коэффициент уловистости рыбонасосной установки, можно записать выражение для оценки производительности лова. При этом за обловленный объем принимают объем зоны обнаружения светового поля.

Аналогичным образом составляют статистические модели поведения рыбы для других видов лова.

Очевидно, статистические модели могут быть составлены для оценки поведения рыбы не только в процессе лова, но и в любых других условиях, а кроме того - для оценки состояния рыбы, поскольку в этом случае также можно выделить некоторые признаки и классы признаков состояния рыбы.

## ЛИТЕРАТУРА

Мельников В.Н. Биофизические основы промышленного рыболовства. М., Пищ. пром-сть, 1973. 392 с.

Мельников В.Н. Основы управления объектом лова. М., Пищ. пром-сть, 1975. 358 с.

Мельников В.Н. Биотехническое обоснование показателей орудий и способов промышленного рыболовства. М., Пищ. пром-сть, 1979. 375 с.

Мельников В.Н. Биотехнические основы промышленного рыболовства. М., Легк. и пищ. пром-сть, 1983. 216 с.

Мельников В.Н. Устройство орудий лова и технология добычи рыбы. М., Агропромиздат, 1991. 384 с.

## ПОВЕДЕНИЕ РЫБ В ГЕТЕРОТЕРМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Свирский А.М.  
ИБВВ РАН, Борок

Рыбы, попадая в гетеротермальные условия, проявляют своеобразный стереотип поведения, который в последнее время все чаще стали называть *терморегуляционным* поведением (Brett, 1971; Beitinger, 1975; Fryer, Ogilvie, 1978; Reynolds, Casterlin, 1981; Голованов, Свирский, 1989; Свирский, Голованов, 1991). Суть его заключается в том, что независимо от предыдущей температуры обитания или акклимации рыбы постепенно переплывают в зону с определенной температурой, где остаются на продолжительное время. В качестве примера на рисунке 1 показано поведение сеголеток окуня *Perca fluviatilis*, изучавшееся нами в искусственном градиенте температур величиной 7-8°C/м в интервале от 1-5 до 32-37°C. Несмотря на различие в температурах акклимации, охватывающих почти весь толерантный диапазон, окуни на 6-8-й день пребывания в термоградиенте сосредоточились в зоне со средней температурой  $25 \pm 0.5^\circ\text{C}$ .

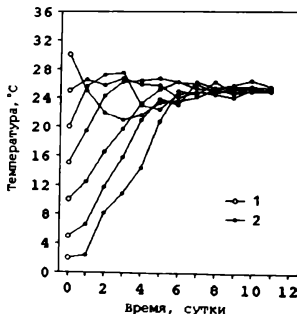


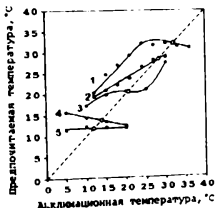
Рис.1. Зависимость температуры, предпочитаемой сеголетками окуня, от времени пребывания рыб в термоградиенте. 1 - средняя за 10 суток температура акклимации, 2 - среднесуточное значение предпочитаемой температуры.

Таким образом, терморегуляционное поведение можно охарактеризовать двумя основными параметрами: 1) временем перехода рыб с акклимационного на предпочитаемый уровень температуры и 2) величиной предпочитаемого уровня, который по предложению Фрая (Fry, 1947; p.24) был назван *окончательным температурным предпочтением* или *окончательно предпочитаемой температурой*. В настоящем сообщении на основе собственных и литературных данных будут рассмотрены закономерности поведения рыб в гетеротермальной среде, а именно, особенности выбора новой, отличающейся от акклимационной, температуры и ее зависимость от некоторых факторов.

## ВЫБОР ОКОНЧАТЕЛЬНО ПРЕДПОЧИТАЕМОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

Довольно громоздкий термин *окончательно предпочитаемая температура* был введен Фраем (Fry, 1947) для того, чтобы различать температуру, предпочитаемую во время переходного процесса, и температуру во время стабильного предпочтения (в выше приведенном примере это предпочитаемая температура после 6-8-го дня пребывания рыб в термоградиенте). Дело в том, что в большинстве работ первый параметр терморегуляционного поведения исследователями часто игнорировался, а наблюдение за поведением рыб ограничивалось минутами (Hesthagen, 1979; Hall et al., 1979) или в лучшем случае несколькими часами (Ferguson, 1958; Garside, Tait, 1958; McCauley et al., 1977; Cherry et al., 1977). Окончательно предпочитаемая температура (ОПТ) в таких работах определялась как точка пересечения кривой, описывающей зависимость предпочитаемой температуры от температуры акклимации, с диагональю, соответствующей равенству акклимационных и предпочитаемых температур (рис.2).

Рис.2. Зависимость предпочитаемой температуры от температуры акклимации, полученная в непродолжительных (менее суток) опытах. 1 - *Micropterus punctatus*, 2 - *Notropis spilopterus* (Cherry, 1977); 3 - *Perca flavescens* (Ferguson, 1958); 4 - *Salmo gairdneri* (Garside, Tait, 1958); 5 - *S. gairdneri* (McCauley et al., 1977). Темные кружки - предпочитаемая температура, светлые кружки - окончательно пред-



Между тем, как показывают опыты с большей продолжительностью наблюдения, для окончательного выбора температуры рыбам, очевидно, требуется несколько суток (Alabaster, Downing, 1966; Javard, 1972; Reutter, Herdendorf, 1974; Лапкин и др., 1979; Crawshaw et al., 1982). Данный срок согласуется с промежутком времени, необходимым для завершения акклимационных процессов и тестируемым с помощью физиологических критериев при обычном переносе рыб из одной температуры в другую. Кроме того, самопроизвольный переход рыб в зону ОПТ не только длителен, но и довольно сложен (Лапкин и др., 1979; Свирский, Голованов, 1991). Так, сеголетки окуня, акклиматизированные к температуре 20°C, достигают 25-градусной зоны уже в первые сутки, но затем их предпочитаемая температура сильно колеблется и может быть на 3-4°C выше или ниже выбранного впоследствии уровня (рис 3 а). Поэтому для количественного описания терморегуляционного поведения рыб можно использовать показатели, применяемые в теории управления для оценки качества переходных процессов (Зайцев, 1975).

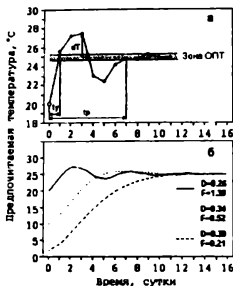


Рис.3. Показатели качества (а) и регрессионные кривые (б) переходного процесса у сеголеток окуня.

К ним относятся:

- 1) время установления ( $t_y$ ), в течение которого рыбы в первый раз достигают значения ОПТ и которое характеризует "быстродействие" или скорость управления системы;
- 2) время регулирования ( $t_p$ ), в течение которого колебания предпочитаемой температуры прекращаются совсем или становятся стационарными и которое характеризует быстроту затухания или, иными словами, продолжительность всего переходного процесса;
- 3) величина перерегулирования ( $dT$ ), т.е. максимальное отклонение предпочитаемой температуры от окончательно предпочитаемого впоследствии уровня.

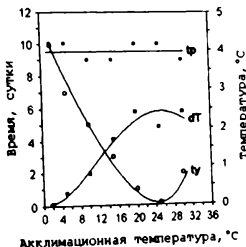


Регрессионную кривую перехода рыб из любой температуры акклимации в зону ОПТ можно рассчитать по формуле:

$$ПТ = АТ \pm |ОПТ - АТ| \cdot (1 - \exp(-D \cdot t)) \cdot \cos(F \cdot t) + (D/F) \cdot \sin(F \cdot t))$$

- где ПТ - предпочитаемая температура в момент времени  $t$ ;  
 АТ - акклимационная температура;  
 ОПТ - окончательно предпочитаемая температура;  
 D - коэффициент, характеризующий степень затухания колебаний;  
 F - коэффициент, характеризующий частоту колебаний.

Последние два коэффициента D и F определяют вид переходного процесса и зависят от акклимационной температуры. Чем больше разница между последней и окончательным термопреферendumом, тем больше степень затухания и период колебаний, но меньше величина перерегулирования (рис.3 б). В результате, у сеголеток окуня, акклимированных к 25°C, время установления ( $t_y$ ) равно 0, а у особей, содержащихся до опыта при 2 и 5°C, оно возрастает до 10 и 7 суток соответственно. Величина перерегулирования ( $dT$ ), напротив, увеличивается по мере уменьшения разницы между акклимационной и окончательно предпочитаемой температурами и достигает максимума у рыб, акклимированных к температурам, близким к ОПТ. В то же время, общая продолжительность переходного процесса, оцениваемая по времени регулирования ( $t_p$ ), практически не зависит от температуры акклимации, во всех опытах оставаясь на уровне 9-10 суток (рис.4).



**Рис.4.** Зависимость показателей качества переходного процесса: времени регулирования ( $t_p$ ), времени установления ( $t_y$ ) и величины перерегулирования ( $dT$ ) от температуры акклимации у сеголеток окуня.

Данное обстоятельство подтверждает предположение о том, что окончательный выбор новой температуры в гетеротермальных среде обусловлен у рыб завершением происходящих при этом акклимационных процессов, которые вследствие своей клеточной природы требуют определенного отрезка времени независимо от вида и силы внешнего воздействия (Хлебович, 1981).

Эти особенности терморегуляционного поведения, вероятно, характерны для многих видов рыб. Как показано на рис.5, в случае непродолжительных наблюдений (в пределах переходного процесса) вид кривой зависимости предпочитаемых температур от акклимационных будет различным, если варьировать длительностью регистрации. Такую же картину мы наблюдаем на реальных данных, полученных в кратковременных или "острых" опытах (рис.2). Поэтому графический способ определения ОПТ по результатам "острых" опытов удобен лишь как экспресс-метод, но для точного описания терморегуляционного поведения рыб и количественной оценки его параметров он мало пригоден. Даже в так называемых "длительных" экспериментах продолжительностью около 2-3 суток

срок наблюдения, по-видимому, не всегда достаточен. По крайней мере, молоди окуня, леща *Abramis brama* (Лапкин и др., 1979; Сви́рский, Голованов, 1991), плотвы *Rutilus rutilus* (Alabaster, Downing, 1966) и кумжи *Salmo trutta* (Reynolds, Casterlin, 1979) для достижения ОПТ требуется около 5-10 суток.

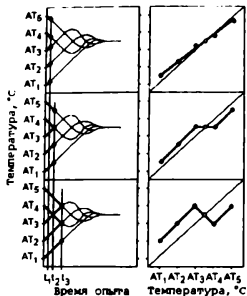


Рис.5. Влияние продолжительности наблюдения за поведением рыб в термоградиентной среде на вид кривой зависимости "предпочитаемая температура-температура акклимации". Темные кружки - предпочитаемая температура, светлые кружки - окончательно предпочитаемая температура,  $t_1, \dots, t_3$  - продолжительность наблюдения,  $AT_1, \dots, AT_5$  - температура акклимации.

## ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА ВЕЛИЧИНУ ОКОНЧАТЕЛЬНО ПРЕДПОЧИТАЕМОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

Независимость окончательного термопредference от акклимационных температур предполагает его независимость и от сезонных температурных изменений. Действительно, у многих видов рыб ОПТ остается неизменной на протяжении всего года (McCauley, Tait, 1970; De Vlaming, 1971), соответствуя по величине оптимальной температуре роста рыб (Jobling, 1981). Однако существуют виды, у которых зимняя ОПТ отличается от летней, причем разница между ними может достигать 20°C (Свирский, Лапкин, 1987; Свирский, Голованов, 1991; Reutter, Herdendorf, 1974). МакКоули и Хаггенсом (McCauley, Huggins, 1979) было высказано предположение, что у таких рыб сезонное изменение термопредference не связано с термальным фактором, а вызвано другими причинами, такими как фотопериод или внутреннее состояние рыб.

Опыты, проведенные с окунями, акклимированными зимой к температурам ниже 14°C, показали, что в термоградиентных условиях экспериментальная выборка часто разделялась на две группы (Свирский, Лапкин, 1987). Рыбы одной группы предпочитали высокую "летнюю" температуру, а другой - низкую "зимнюю". Хотя при проведении этих опытов у нас не было технической возможности точно установить, какие рыбы принадлежали к "летней" и "зимней" группам, наиболее вероятной причиной подобного разделения было одновременное присутствие в выборке как неполовозрелых, так и половозрелых особей. По-видимому, последние и составляли "зимнюю" группу, так как с увеличением возраста рыб в выборке возрастала и доля особей, предпочитавших "зимний" уровень, а окуни старше 4-х лет избирали только низкую температуру. Летом окуни любого возраста предпочитали высокую температуру (табл. 1).

**Таблица 1.** Относительное количество окуней (%), предпочитающих низкую (<15°C) и высокую (>15°C) температуру в зимний период

Возраст рыб, годы	Общее количество исследованных рыб	Относительное количество рыб, % предпочитаемая температура	
		<15°C	>15°C
1	67	7	93
2	74	12	88
3	16	75	25
4	14	78	22
5	21	100	0
6	5	100	0
7	5	100	0
8	15	100	0

Зимняя температура порядка 6-7°C является оптимальной для созревания половых продуктов окуня (Hokanson, 1977), а температуры выше 12°C ингибируют процессы вителлогенеза (Ефимова, 1977). Напротив, у порционно нерестующих рыб, таких как укля и краснопёрка, высокая температура не препятствует переходу гонад с III стадии зрелости на IV и завершению IV стадии (Ефимова, 1977). Поэтому существование рыб с зависимым и независимым от сезона года термопреферендумом, скорее всего, связано с температурными требованиями гаметогенеза.

Более подробные исследования сезонной зависимости термопреферендума, проведенные на молоди леща (Свирский, Голованов, 1991), показали, что рыбы, акклиматизированные к температурам выше 14°C, в любой сезон года предпочитают "летний" уровень, равный 27°C, если в термоградиентной установке находится корм. При отсутствии корма в летнее время лещ переходит из области ОПТ (27°C) в зону со средней температурой 15°C (Голованов, Базаров, 1981). Однако, когда температура акклиматизации была ниже 15°C, поведение леща в гетеротермальной среде значительно усложнилось (табл. 2).

Таблица 2. Влияние температуры акклиматизации, наличия корма и сезона года на уровень ОПТ у молоди леща

ОПТ    Относительное количество рыб, %    в температурах акклиматизации		
<div>&lt; 15°C<span style="float:right">&gt; 14°C</span></div>		
Весенне-летний период		
с кормом		
27	82	100
14	12	0
6	0	0
1	0	0
без корма		
27	0	0
14	41	100
6	42	0
1	17	0
Осенне-зимний период		
с кормом		
27	1	100
14	14	0
6	47	0
1	38	0
без корма		
27	0	
14	17	
6	52	
1	31	

В осенне-зимний период как в присутствии корма, так и в его отсутствии, наиболее предпочитаемыми температурами были  $6^{\circ}\text{C}$  и самая низкая температура, которая была в это время в экспериментальной установке -  $1-3^{\circ}\text{C}$ . Здесь находилось 47-52 и 31-38% всех исследованных рыб соответственно. Лишь незначительная часть рыб (14-17%) предпочитала промежуточную температуру около  $14^{\circ}\text{C}$ . В весенне-летний период значительное количество рыб - 82%, предпочитало  $27^{\circ}\text{C}$ , и ни одна особь не выбрала  $6^{\circ}\text{C}$ , когда в экспериментальной установке находился корм. При его отсутствии наиболее предпочитаемыми были температуры 14 и  $6^{\circ}\text{C}$  (41 и 42% рыб соответственно). Известно, что интенсивность потребления корма у рыб зависит от окружающей температуры, и при определенной ее величине питание полностью прекращается (Анисимова, Лавровский, 1983). В свою очередь, температурный порог прекращения питания зависит от упитанности рыб (Краюхин, 1955; Лягина, 1972). Так, осенью, когда упитанность леща максимальна (Волгин, Вершинин, 1964), он прекращает питаться при температуре  $14^{\circ}\text{C}$ , хотя весной активно питается и при  $2-3^{\circ}\text{C}$  (Дгебуадзе, 1979; наши наблюдения). Эти данные позволили предложить следующую модель терморегуляционного поведения молоди леща.

Рыбы, акклиматизированные осенью к температурам ниже порогового значения ( $14^{\circ}\text{C}$ ), в гетеротермальных условиях будут предпочитать 6-градусный уровень независимо от того, присутствует или отсутствует в окружающей среде корм. Очевидно, наиболее упитанные и акклиматизированные к температурам ниже  $6^{\circ}\text{C}$  особи выберут самую низкую температуру и впадут в состояние зимней спячки (рис. 6).

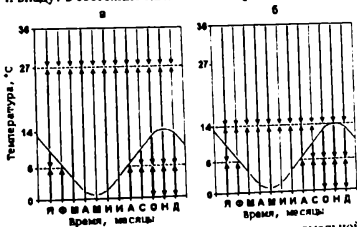


Рис. 6. Схема поведения молоди леща в гетеротермальной среде с кормом (а) и без корма (б). Пунктирной линией обозначены окончательно предпочитаемые уровни температуры, сплошной линией - пороговая температура прекращения питания. Стрелками показано направление движения рыб в гетеротермальной среде.

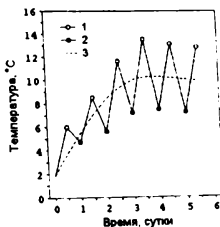
Рыбы, акклиматизированные в это время к температурам выше пороговой температуры прекращения питания, будут предпочитать 27°C, если в среде будет корм (рис.6 а), или 14-15°C при отсутствии корма (рис.6 б). По мере расходования во время зимовки запасенных летом веществ упитанность рыб и пороговая температура прекращения питания снижаются. Когда последняя станет меньше 6°C, молодь леща практически из любой температуры акклиматизации будет предпочитать либо 27, либо 14-15°C в зависимости от наличия в гетеротермальной среде пищи (рис.6). Таким образом, сезонная регуляция термопреферентного поведения рыб помимо температуры обитания (или акклиматизации) обусловлена, по крайней мере, еще двумя факторами: степенью упитанности и наличием в среде корма.

Продолжительность изменений ОПТ, вызванных голоданием рыб в термоградиентной среде (Голованов, Базаров, 1981) или сезонной сменой их физиологического состояния (Лапкин и др., 1990), так же как и окончательный переход рыб из акклимационных температур в предпочитаемую зону, составляет несколько суток. Однако у некоторых видов ОПТ может изменяться на величину 2-12°C за очень короткое время - 0.5-1.5 часа, образуя суточный ритм. Одни виды, такие как малоротый окунь *Micropterus dolomieu* Lacepede (Reynolds, Casterlin, 1978) или рыба-хирург *Zebrafish* *flavescens* (Reynolds, Casterlin, 1978), предпочитают более высокую температуру в светлые часы суток, другие, как, например, карась *Carassius auratus* (Reynolds et al., 1978), кумжа *Salmo trutta* (Reynolds, Casterlin, 1979) или нерка *Oncorhynchus nerka* (Brett, 1971; Clark, Levy, 1978), - в ночное время. Здесь наиболее вероятным регулирующим фактором, по-видимому, является суточное изменение освещенности. По крайней мере, у годовиков муксуна *Coregonus muksun*, выращенных в рыбоводном хозяйстве Лаукаа и исследованных зимой в лаборатории Ювяскюльского университета (Финляндия) при искусственном фотопериоде (Свирский, Валтонен, 1994), интенсивность освещения непосредственно влияла на уровень ОПТ в течение суток (табл.3). Выключение света на 3 часа в середине дня приводило к быстрому (менее получаса) снижению предпочитаемой температуры до уровня  $10.4 \pm 0.7^\circ\text{C}$ , равного ночному ( $10.4 \pm 1.1^\circ\text{C}$ ). Включение света приводило к столь же быстрому восстановлению ОПТ на прежнем, дневном уровне ( $15.2 \pm 0.1$  до выключения и  $15.4 \pm 0.2^\circ\text{C}$  после включения света). Следует отметить, что во время переходного процесса, который у муксуна продолжался около 2-3 суток, на уровень предпочитаемой температуры оказывала влияние не только освещенность, но и температура акклиматизации (рис.7).

**Таблица 3.** Суточный ритм окончательно предпочитаемой температуры у годовиков муксуна при искусственном фотопериоде

Час суток	Освещенность, лк	Средняя предпочитаемая температура, °C	Средне-квадратическое отклонение	Ошибка средней
18-7	0	10.4	4.48	0.14
7-8 и 17-18	30	12.7	3.12	0.21
8-17	120	14.5	2.50	0.07

В настоящем сообщении были проанализированы данные, получаемые в искусственных гетеротермальных условиях с довольно большими градиентами температур порядка 5-12°C/м. В естественных условиях, для которых обычно характерны менее жесткие градиенты, терморегуляционное поведение, очевидно, будет конкурировать с другим типом термоадаптации - компенсаторным изменением клеточной энергетики (акклимацией). Поэтому было бы весьма интересно установить, какой тип термоадаптации - терморегуляционное поведение или акклимация, преобладает у рыб с различной экологией и каковы условия, при которых тот или иной тип термоадаптации реализуется в природе конкретным видом.



**Рис. 7.** Температура, предпочитаемая годовиками муксуна днем (светлые кружки) и ночью (темные кружки), в зависимости от времени пребывания рыб в термоградиентной установке. Пунктирной линией показана кривая переходного процесса (температура акклимации 8°C).

## ЛИТЕРАТУРА

- Анисимова И.М., Лавровский В.В. Ихтиология. М., Высш. школа, 1983. 255 с.
- Волгин М.В., Вершинин Н.В. Питание убинского леща *Abramis brama* (L.) // Вopr. ихтиол. 1964. Т. 4, вып. 4. С. 708-715

Голованов В.К., Базаров М.И. Влияние голодания на избираемые температуры у молоди леща, плотвы и окуня // Биология внутренних вод: Инф. бюлл. 1981. N 50. С.42-45.

Голованов В.К., Свирский А.М. Влияние нейропептидов на терморегуляционное поведение серебряного караса // Экологическая физиология и биохимия рыб. Тез. докл. 7-ой Всесоюз. конф. Ярославль, 1989. Т.1. С.91.

Дгебуадзе Ю.Ю. Рост леща в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., Наука, 1979. С.74-92.

Зайцев Г.Ф. Теория автоматического управления и регулирования. Киев, Вища шк., 1975. 422 с.

Ефимова Т.А. Влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС на половые циклы рыб Ивановского водохранилища // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М., Наука, 1977. С.63-82.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Сопов Ю.Н. Избираемая температура и температура акклимации рыб // Зоол. журн. 1979. Т.58, вып.11. С.1659-1670.

Лапкин В.В., Голованов В.К., Свирский А.М., Соколов В.А. Термоадаптационные характеристики леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. С.37-85.

Краюхин Б.В. Влияние низких температур на пищевую реакцию сеголетков карпа // Вопр. ихтиол. 1955. Вып.5. С.28-33.

Лягина Т.Н. Сезонная динамика биологических показателей плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в условиях разной обеспеченности пищей // Вопр. ихтиол. 1972. Т.12, вып.2. С.240-257.

Свирский А.М., Голованов В.К. Влияние температуры акклимации на терморегуляционное поведение молоди леща *Abramis brama* (L.) в различные сезоны года // Вопр. ихтиол. 1991. Т.31, вып.6. С.974-980.

Свирский А.М., Лапкин В.В. Сезонная и возрастная изменчивость избираемых температур у рыб Рыбинского водохранилища: 1. Окунь (*Perca fluviatilis* L.) // Биология внутренних вод: Инф. бюлл. 1987. N 76. С.45-49.

Свирский А.М., Валтонен Т. Влияние освещенности на распределение годовиков муксуна в температурном градиенте // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Материалы Пятого Всерос. Совещ. СПб, 1994. С.124-125.

Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. Л., Наука, 1981. 136 с.

Alabaster J.S., Downing A.L. A field and laboratory investigation of the effect of heated effluents on fish // Fish. Investig. 1966. Vol.6. (S.1), N 4. P.3-42.



Beitinger T.L. Diel activity rhythms and thermoregulatory behavior of bluegill in response to unnatural photoperiods // Biol. Bull. 1975. Vol.159, N 1. P.96-108.

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. Vol.11. P.99-113.

Clark C.W., Levy D. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window// Amer. Naturalist. 1988. Vol.131, N2. P.271-290.

Cherry D.S., Dickson K.L., Cairns J Jr., Stauffer J.R. Preferred, avoided, and lethal temperatures of fish during rising temperature conditions // J. Fish. Res. Bd. Can. 1977. Vol.34. P.239-246.

Crawshaw L.I., Ackerman R.A., White F.N., Heath M.E. Metabolic and acid-base changes during selection of warmer water by cold-acclimated fish // Amer. J. Physiol. 1982. Vol.242, N 1. P.157-161.

De Vlaming V.L. Thermal selection behaviour in the estuarine goby *Gillichthys mirabilis* Cooper // J. Fish Biol. 1971. Vol.3. N 3. P.277-286.

Ferguson R.G. The preferred temperature of fish and their midsummer distribution in temperature lakes and streams // J. Fish. Res. Bd. Can. 1958. Vol.15, N 4. P.607-624.

Fry F.E.J. Effect of the environment on animal activity // Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. N 54. Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 1947. N 68. 62 p.

Fryer J.N., Ogilvie D.M. Alteration of thermoregulatory behavior in fish by 5-hydroxytryptamine // Pharmacol. Biochem. and Behav. 1978. Vol.8, N 2. P.129-132.

Garside E.T., Tait J.S. Preferred temperature of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) and its unusual relationship to acclimation temperature // Can. J. Zool. 1958. Vol.36, N 4. P.563-567.

Hall L.W., Hocutt C.H., Stauffer J.R. Temperature preference of the white perch, *Morone americana*, collected in the Wicomico River, Maryland // Estuaries. 1979. Vol.2, N 2. P.129-132.

Hesthagen I.H. Temperature selection and avoidance in the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallas), collected at different seasons // Environ. Biol. Fishes. 1979. Vol.4, N 4. P.369-377.

Hokanson K.E.F. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle // J. Fish. Res. Bd. Can. 1977. Vol.34, N 10. P.1524-1550.

Javai M.Y. The course of selected temperature during thermal acclimation of some salmonids // Nucleus (Pakistan). 1972. Vol.9, N 1-2. P.103-106.

Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum - rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // J. Fish Biol. 1981. Vol.19, N 4. P.439-455.

McCauley R.W., Huggins N.W. Ontogenetic and non-thermal seasonal effects on thermal preference of fish // Amer. Zool. 1979. Vol.19, N1. P.267-271.

McCauley R.W., Tait J.S. Preferred temperatures of yearling lake trout, *Salvelinus namaycush* // J. Fish. Res. Bd. Can. 1970. Vol.27, N 10. P.1729-1735

McCauley R.W., Elliott J.R., Read L.A.A. Influence of acclimation temperature on preferred temperature in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Trans. Amer. Fish. Soc. 1977. Vol.106, N 4. P.362-365.

Reutter J.M., Herdendorf C.E. Laboratory estimates of the seasonal final temperature preference of some lake Erie fish // Proc. 17th Conf. Great Lakes Res. 1974. Part 1. P.59-67.

Reynolds W.W., Casterlin M.E. Complementarity of thermoregulatory rhythms in *Micropterus salmoides* and *M. dolomieu* // Hydrobiology. 1978. Vol.60, N 1. P.89-91.

Reynolds W.W., Casterlin M.E., Matthey J.K., Millington S.T. Diel patterns of preferred temperature and locomotor activity in the goldfish *Carassius auratus* // Comp. Biochem. and Physiol. A. 1978. Vol.59, N 2. P.225-227.

Reynolds W.W., Casterlin M.E. Thermoregulatory behavior of brown trout *Salmo trutta* // Hydrobiology. 1979. Vol.62, N 1. P.79-80.

Reynolds W.W., Casterlin M.E. Thermoregulatory behavior of a tropical reef fish, *Zebrasoma flavescens* // Oikos. 1980. Vol.34, N 3. P.356-358.

Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulatory abilities of tropical coral reef fishes: a comparison with freshwater and marine fishes // Environ. Biol. Fishes. 1981. Vol.6, N 3-4. P.347-349.

# ОЦЕНКА СПОСОБНОСТИ АДАПТАЦИИ К МОРСКОЙ ВОДЕ У МОЛОДИ КЕТЫ ПОПУЛЯЦИИ РЕКИ РЕЙДОВАЯ, О. ИТУРУП

Удалова Г.П., Феклов Ю.А.  
Санкт-Петербургский госуниверситет

Адаптация лососевых рыб к морской воде определяется степенью готовности к функционированию в гиперосмотической среде различных систем жизнеобеспечения, как осморегуляторных, так и ряда других (Закс, Соколова, 1961; Ивантер, 1991; Краюшкина, 1983; Краюшкина, Степанов, 1988; Houston, 1959). В настоящей работе в качестве показателей степени готовности разноразмерных групп молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) к смолтификации использовали поведенческие методы оценки двигательной активности, тест на выживание при содержании рыб в морской и пресной воде, а также биохимический анализ печени. Основная цель работы состояла в выявлении адаптационных особенностей у естественной и заводской молоди кеты при переходе от пресноводного к морскому образу жизни.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили в мае-июне 1989 и 1990 гг. на базе Рейдовского рыбоводного завода. Исследовали молодь естественной популяции кеты р. Рейдовая (о. Итуруп), а также молодь с Рейдовского рыбзавода. Рыбы из естественной популяции, пойманные в реке и эстуарии, были отнесены к двум размерно-весовым группам - мелкой и среднекрупной (табл. 1). Заводская молодь по морфометрическим показателям соответствовала мелкоразмерной группе рыб из реки.

Таблица 1. Размерно-весовые характеристики молоди кеты популяции р. Рейдовая (о. Итуруп)

Размерно-весовая группа	Число особей	Длина по Смыту, мм	Масса, мг
Заводская:	50	42±0.45	419±13.9
термальная и нормальная			
Речная мелкоразмерная	50	43±0.33	408±13.6
Речная среднеразмерная	40	49±0.61	738±7.7
Эстуарная мелкоразмерная	78	43±0.41	429±13.5
Эстуарная среднеразмерная	50	50±0.38	830±15.3

Примечание. 1. Заводская "термальная" - молодь, инкубированная при повышенной температуре воды 6-9°C; 2. Заводская "нормальная" - молодь, инкубированная при более низкой температуре.

Эксперименты с речной молодью кеты осуществляли по методике "открытого поля" спустя двое суток после вылова. Аквариум размерами 31×22×24 см, наполненный водой до уровня 20 см, условно делили на 16 равных по объему частей, каждую из которых обозначали цифрой (от 1 до 16). Двигательную активность одиночной особи регистрировали в течение трех минут, после 1-минутной предварительной адаптации. Траекторию передвижения в горизонтальном и вертикальном направлении записывали последовательностью чисел, затем подсчитывали количество пересечений рыбами границ соседних участков в любом направлении. В промежутках между опытами кету содержали в емкостях с пресной водой объемом 7 л, подкармливая икрой миггя.

При изучении двигательной активности в первом варианте опытов молодь каждой группы в течение трех дней тестировали в пресной воде, на четвертый день - в морской воде (28‰), на пятый - снова в пресной. В варианте 2, наоборот, в первые три дня тесты проводились в морской воде, на четвертый - в пресной, на пятый - в морской. В опытах 1-го и 2-го вариантов было использовано по 39 экземпляров мелкой эстуарной и 25 - средней эстуарной молоди. Изучалась также заводская молодь, инкубированная при нормальной и повышенной температуре (6-9°C). Всего исследовано 228 рыб. В случае речной мелкой молоди вариант 1 был выполнен на 25 особях, вариант 2 - на 35. На средней речной молоди кеты (40 особей) проведено по три опыта: одну половину выборки тестировали последовательно в пресной, морской и пресной воде, другую - в морской, пресной и снова в морской.

Для определения степени выживаемости заводскую и речную (мелкую и среднюю) молодь (по 100 экз.) содержали в морской воде (28‰), через каждые пять суток пересаживая рыб в ванны с пресной водой на 24 часа (реадаптация). В процессе эксперимента продолжительностью 18 суток, в течение которых рыб не кормили, определяли количество погибших особей в каждой группе.

Биохимический анализ печени проводили у молоди кеты в контроле (естественная популяция и заводская), а также в эксперименте, при котором заводскую молодь (по 50 экз.) пересаживали в ванны объемом 200 л, одна из которых была заполнена пресной, а другая - морской водой (28‰). Через 1, 3, 6, 24 и 72 часа брали по 5 особей и методом Фолча определяли процентное содержание воды и липидов в ткани печени. Эти же показатели оценивали также у мелкой и среднеразмерной групп речной молоди, находившейся в морской воде. Контролем служили показатели, полученные от 10 рыб, взятых из садка (заводская молодь), реки (мелкая и средняя молодь) и эстуария (мелкая и средняя молодь).

При изложении приводятся данные, для которых полученные различия достоверны при уровнях значимости  $P$  не менее 0.05.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Схема поведенческих экспериментов позволяла сравнивать двигательную активность молодежи в пресной и соленой воде, а также выявлять сдвиги активности рыб при переводе их из одной среды в другую. Оказалось, что до перевода в "новую" среду активность в пресной воде была наибольшей у эстуарной мелкой, речной средней и заводской "нормальной" молодежи, несколько меньшей - у эстуарной средней и речной мелкой, а наименьшей - у заводской термальной (табл.2). Сравнение соответствующих данных для вариантов 1 и 2 показало, что активность молодежи всех групп в пресной воде была ниже, чем в морской (табл.2). Это различие в наибольшей степени проявилось у заводской термальной и "нормальной" молодежи, было несколько меньшим (почти в одинаковой степени) у эстуарной (мелкой и средней) и речной мелкой молодежи, а у речной средней - практически отсутствовало

**Таблица 2.** Двигательная активность кеты (усл. ед.) в эксперименте в "открытом поле" и процентное отношение уровней двигательной активности в морской и пресной воде

Выборка	А			Б		
	Вариант 1 пресная вода	Вариант 2 морская вода	%	Вариант 1 пресная вода	Вариант 2 морская вода	%
Эстуарная мелкая	47.6±2.3	68.9±2.6	144.7	53.1±3.8	38.0±3.3	139.7
Речная средняя	45.9±6.3	53.6±4.6	117.5	48.4±7.9	48.8±5.8	99.2
Заводская нормальная	41.6±2.1	75.0±3.2	180.2	51.4±3.88	67.1±4.6	76.6
Эстуарная средняя	36.8±2.0	53.2±3.1	144.2	40.5±3.2	27.5±2.7	148.9
Речная мелкая	34.9±2.9	52.5±2.1	150.4	45.4±5.5	38.7±3.4	117.3
Заводская термальная	27.5±1.6	60.1±3.1	218.5	62.4±3.1	60.0±6.6	104.0

**Примечание:** А-усредненные данные для тестов, проведенных до перевода в "новую" среду; Б-данные для тестов с переводом в "новую" среду.

Повышенная двигательная активность в морской воде по сравнению с пресной свидетельствует о том, что на данном этапе онтогенеза солесность воды выступает в качестве стрессорного фактора. Это характерно не только для пресноводной, но и для эстуарной молодежи, что объясняется низкой солесностью эстуария реки Рейдовая (3-6‰). Более высокая активность в морской воде, очевидно, связана с усилением ориентировочно-исследовательской реакции, направленной на поиски выхода из неблагоприятной среды. Ранее нами в сходных методических условиях (Удалова, Феклов, 1992) было показано, что морская молодежь или пресноводная, но находившаяся не менее 10 суток в соленой воде, более активна в пресной воде, чем в морской. Это рассматривалось как результат адаптации молодежи к повышенной солесности, при которой стрессорным фактором служит уже не морская, а пресная вода. Судя по данным, приведенным в табл.2, наибольшее стрессорное влияние морская вода оказывала на заводскую термальную молодежь. Речная средняя молодежь реагировала на пресную и соленую воду практически одинаково.

В каждом варианте эксперимента было выделено три этапа:

- 1) "привыкание" рыб к пресной или соленой воде (сравнивали активность в третьем и первом опытах);
- 2) ответ на экстренный перевод в "новую" среду (сравнивали активность в тесте с морской или пресной водой, соответственно в вариантах 1 и 2, и в тесте, непосредственно ему предшествовавшем);
- 3) реакция восстановления при возвращении в первоначальную среду (сравнивали активность в тестах до и после перевода в "новую" среду).

В варианте 1 двигательная активность снижалась в третьем опыте - с пресной водой, увеличивалась в морской, а затем снова уменьшалась при тестировании в пресной воде (рис.1). Привыкание к пресной воде в наибольшей степени проявилось у эстуарной средней молодежи, слабее у эстуарной мелкой и заводской "нормальной", а у заводской термальной и речной мелкой молодежи практически отсутствовало (рис.1, табл.3). Реакция на перевод в морскую воду ослабевала в следующей последовательности: заводская термальная молодежь, эстуарная средняя, заводская "нормальная", эстуарная мелкая (в двух последних случаях реакция была практически одинаковой). У речной молодежи обеих размерно-весовых категорий эта реакция достоверно не выявилась (рис.1, табл.3). Реакция восстановления при возвращении в пресную воду (т.е. снижение активности) наблюдалась в каждой из исследованных групп. Все три выделенных этапа наиболее отчетливо проявились в случае эстуарной молодежи, особенно средней. У речной мелкой и средней молодежи обнаружена только реакция восстановления. Наименее "стрессоустойчивой" оказалась заводская термальная молодежь, у которой отсутствовала реакция привыкания, а ответ на морскую воду была максимальным.

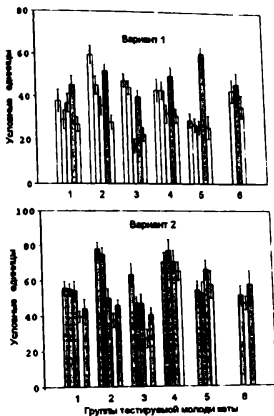


Рис.1. Двигательная активность (усл. ед.) молоди кеты в пресной (светлые столбики) и морской (заштрихованные столбики) воде. Группы молоди: 1 - речная мелкоразмерная, 2 - эстуарная мелкоразмерная, 3 - эстуарная среднеразмерная, 4 - заводская "нормальная", 5 - заводская "термальная", 6 - речная среднеразмерная.

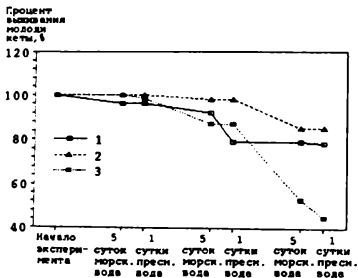
Во втором варианте опытов выделенные этапы проявились менее отчетливо, чем в первом. Так, все три этапа наблюдались только у эстуарной молоди (мелкой и средней). Только один этап (реакция на перевод в "новую" среду) выявлен у речной мелкой молоди и ни одного - у обеих групп заводской и речной средней молоди. Не обнаружено различий между мелкой и средней эстуарной молодью, а также обеими группами заводской молоди (табл.3, рис.1). Речная мелкая кета отличалась от средней наличием реакции на перевод в пресную воду. Четырехминутное троекратное тестирование было явно недостаточным для адаптации молоди к воде высокой солености, и оно выступало как сильный стрессорный фактор. Об этом свидетельствует менее выраженная динамика двигательной активности в варианте 2, по сравнению с вариантом 1, а также значительно меньшая разница или даже отсутствие реакции на морскую и пресную воду в опытах с переводом в "новую" среду, чем в тестах, предшествовавших им (табл.2).

**Таблица 3.** Степень выраженности (в %) реакции привыкания (А) и реакции на перевод в "новую" среду (Б) в вариантах 1 и 2

Выборка	Вариант 1		Вариант 2	
	А	Б	А	Б
Эстуарная средняя	37.2*	225*	70.2*	59*
Эстуарная мелкая	58.8*	138*	65.2*	73*
Заводская нормальная	76.2*	139*	100	92*
Заводская термальная	83.9	246*	120.5	88
Речная мелкая	95.7	122	93.7	69
Речная средняя	-	105	-	91

**Примечание.** \* - достоверность реакции

В эксперименте по оценке выживаемости кеты (рис.2) интенсивная гибель рыб наблюдалась на 12-е, а максимальная - на 18-е сутки выдерживания в морской воде при трех пересадках в пресную воду. Наименьшей выживаемость оказалась у речной мелкой молодежи, а наибольшей - у речной средней. Показатели выживаемости у заводской молодежи и речной средней были близкими.

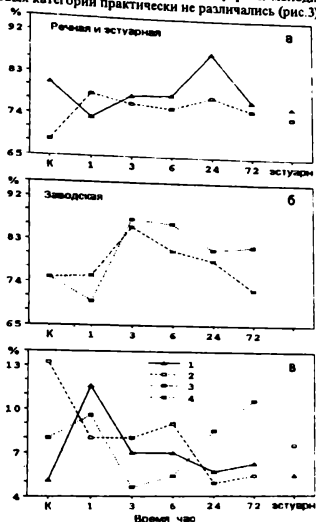


**Рис.2.** Выживаемость (%) молодежи кеты при длительном выдерживании в морской воде с периодической реадaptaцией в пресной воде. 1 - заводская, 2 - речная среднеразмерная, 3 - речная мелкоразмерная молодежь.

Анализ относительного содержания воды и липидов в тканях печени был проведен на рыбах различных групп. Речная мелкая кета из кон-



трольных проб отличалась наименьшим содержанием воды в печени. Показатели заводской, речной средней и эстуарной молоди обеих размерно-весовых категорий практически не различались (рис.3).



**Рис.3.** Динамика процентного содержания воды (а и б) и липидов (в) в печени молоди кеты. Адаптация к морской воде: 1 - речная среднеразмерная, 2 - речная мелкоразмерная, 3 - заводская молодь. Адаптация к пресной воде: 4 - заводская молодь. К - контрольные значения показателей. Эстуарн. - эстуарная молодь.

У заводской молоди (рис.3 б), пересаженной в ванну с пресной водой, содержание воды в печени резко возросло по сравнению с контрольной пробой к 3-му часу, а затем снизилось почти до исходного уровня в последней пробе. В опыте с морской водой (рис.3 б) содержание воды в печени заводской молоди кеты снизилось после первого часа, возросло через три часа и далее уменьшалось до начального уровня. Данные, приведенные на графиках для первой и второй групп заводской молоди, достоверно различались лишь в пробе, взятой спустя 1 час после начала эксперимента. Снижение содержания воды у рыб второй группы в данное время можно рассматривать как ответ на экстренный перевод в соленую среду, а последующие изменения - как неспецифическую реакцию на всю совокупность экспериментальных условий.

При содержании речной мелкой молоди в морской воде рассматриваемый показатель возрастал к концу первого часа эксперимента, а затем практически не менялся. У речной средней молоди содержание воды в печени снижалось (как и у заводской) после первого часа опытов, затем возрастало до максимального значения спустя к концу первых суток, уменьшаясь далее до контрольной величины (рис.3 а). Для речной мелкой молоди было характерно увеличение содержания воды в печени и сохранение этого уровня в течение всего эксперимента, тогда как у заводской и речной средней молоди кеты наблюдалась трехфазная реакция: снижение, увеличение и возвращение к исходному уровню.

Относительное содержание липидов (рис.3 в) в контрольных пробах печени речной мелкой молоди было в два раза выше, чем у остальных групп, у которых оно оказалось практически одинаковым. Содержание липидов у заводской молоди, находившейся в пресной или морской воде, незначительно увеличивалось (к 1-му часу и только в морской воде), достоверно снижалось (к 3-му и 6-му часу соответственно в пресной и морской воде), а затем восстанавливалось до контрольного уровня. У речной мелкой кеты также наблюдалось уменьшение количества липидов к 1-му часу (в 2 раза), а через 24 часа оно снижалось в 3 раза по сравнению с начальной величиной. В случае речной среднеразмерной молоди содержание липидов достоверно возрастало к 1-му часу, но спустя 3 часа данный показатель понижался до исходного уровня.

Таким образом, у заводской молоди кеты первоначальная реакция на морскую воду состоит в уменьшении содержания воды в печени, затем этот показатель возрастает, и параллельно уменьшается содержание липидов. Однако уже через 72 часа оба показателя не отличаются от контрольных замеров. У речной средней молоди первоначальное снижение содержания воды сопровождается увеличением количества липидов. В дальнейшем первый показатель возрастает, превышая контрольный уровень, а второй - снижается, к концу опыта они уже не отличаются от исходных величин. У речной мелкой молоди в процессе эксперимента содержание воды увеличивается, а липидов - уменьшается.

причем эти изменения, возникающие к 1-му часу, сохраняются практически до конца опыта.

Такая динамика относительного содержания воды и липидов в тканях печени является следствием реакции организма кеты различных размерно-весовых групп на высокую соленость (28‰). Уменьшение содержания липидов указывает на расходование депонированных в печени трофических веществ (в основном триацилглицеридов). В ходе трехсуточного воздействия морской воды речная мелкая молодь быстро и необратимо расходовала значительное количество липидов. Заводская молодь кеты также интенсивно расходует липиды и не способна восстанавливать их количество до контрольной величины к концу эксперимента. В противоположность этому, речная средняя молодь реагирует на высокую соленость постепенным, медленным расходом липидов в ходе эксперимента.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные различия двигательной активности, выживаемости и биохимических показателей печени отражают особенности функционального состояния систем жизнеобеспечения у исследованных групп молоди кеты. Они позволяют, в известной степени, судить о завершенности процессов смолтификации и возможности перехода к морскому образу жизни у рыб, различающихся по происхождению, условиям выращивания и размерно-весовым показателям.

Судя по результатам эксперимента в "открытом поле", эстуарная молодь еще сохраняет пресноводный характер реагирования на соленость. Однако она достаточно устойчива к действию морской воды и более адекватно отвечает на изменения солености по сравнению с другими группами молоди. Очевидно, эстуарная молодь кеты отличается высокой лабильностью осморегуляторных механизмов - рефлекторных и нейрогуморальных. Сравнивая две размерно-весовые категории рыб из эстуария, можно говорить лишь о незначительном преимуществе адаптационных возможностей у среднеразмерных особей.

Более глубокое стрессорное влияние оказывает морская вода на заводскую молодь кеты, в особенности на особей, инкубированных при повышенной температуре. Тем не менее, при кратковременном воздействии высокой солености заводская молодь способна адекватно реагировать на перевод из пресной среды в морскую и обратно. Тест на выживаемость показал сравнительно низкий отход заводской "нормальной" молоди кеты в морской воде, а биохимический анализ отразил ее способность восстанавливать исходный уровень относительно содержания воды и липидов в печени после 3-суточного эксперимента.

Речная мелкая молодь кеты в "открытом поле" лучше реагирует на воздействие, чем заводская. Однако динамика двигательной активности у нее выражена значительно слабее, а выживаемость оказалась самой низкой. По-видимому, одной из причин такой реакции являются недостаточные резервные возможности печени данной группы рыб, выявленные при исследовании динамики биохимических показателей. В целом, обнаруженные особенности речной мелкой молоди свидетельствуют об ограниченной способности ее организма адаптироваться к фактору солёности и другим стрессорным воздействиям, что может приводить к массовой гибели кеты в естественных условиях.

Речная средняя молодь практически одинаково реагировала на пресную и морскую воду в эксперименте по методу "открытого поля". Такой тип ответа может свидетельствовать об особом состоянии адаптационных систем жизнеобеспечения, которое является промежуточным между морским и пресноводным и определяет высокую устойчивость организма к фактору солёности. Об этом свидетельствует наибольшая степень выживаемости речной средней молоди кеты по сравнению с мелкой и заводской, а также депонирование в печени значительного количества трофических веществ и последующее постепенное расходование их при стрессорных воздействиях.

Таким образом, использованный комплекс поведенческих и биохимических методик позволяет выявлять степень готовности адаптационных систем организма молоди кеты различных размерно-весовых групп к воздействию различных стрессорных факторов, в том числе антропогенных.

## ВЫВОДЫ

1. Молодь кеты речной среднеразмерной группы наилучшим образом адаптируется к фактору солёности и другим стрессорным нагрузкам.
2. Заводская молодь кеты реагирует на воздействие стресса аналогично молоди речной среднеразмерной группы, однако процесс адаптации у нее более длителен и менее выражен.
3. Мелкоразмерная речная молодь кеты быстро приспосабливается к смене среды обитания, но не переносит длительных стрессорных нагрузок.

## ЛИТЕРАТУРА

Закс М.Г., Соколова М.М. О механизмах адаптации к изменениям солёности воды у нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Вopr. ихтиол. 1961. Т.1. N2. С. 332-346.

Ивантер Д.Э. Морфофизиологическая характеристика мигрирующей молоди кижуча (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.) реки Тымь, Северный Сахалин // Вестник ЛГУ, 1991. Сер.3. Вып.3. С. 12-20.

Краюшкина Л.С. Развитие осморегуляторной функции в раннем онтогенезе лососевых // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М., 1983. С. 56-72.

Краюшкина Л.С., Степанов Ю.И. Особенности осморегуляторной функции молоди кеты различных популяций // Физиология и токсикология гидробионтов. Ярославль, 1988. С.12-18.

Удалова Г.П., Феклов Ю.А. Двигательная активность молоди кеты в воде различной солености // Вестник Санкт-Петербургского Университета. 1992, Сер.3. Вып.3, N17. С. 21-28.

Houston A.N. Locomotor performance of chum salmon fry (*Oncorhynchus keta*) during osmoregulatory adaptation to seawater // Canad. J. Zool. 1959. Vol.37. P. 591-605.

## ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА МИГРАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ОСЕТРОВЫХ В ТЕЧЕНИЕ СУТОК

Ходоревская Р.П.  
КаспНИРХ, Астрахань

Биологические ритмы - сезонные, суточные и другие - прослеживаются в различные периоды развития животных. Любой биоритм проявляется в адаптивных реакциях организма на изменение факторов среды. Из всех абиотических факторов свет - наиболее изменчивый и в то же время самый постоянный по своей регулярности. В зависимости от приспособлений к световому фактору каждый вид завоевывает определенную "нишу времени", когда он проявляет максимум активности (Лобашев, Савватеев, 1959). Чем точнее биологические процессы организованы во времени, тем эффективнее ответы популяции животных на внешние воздействия, тем выше их адаптивность. Освоение специфического времени повлекло за собой приспособительное изменение трех основных групп признаков - морфологических, физиологических и поведенческих (Калабухов, 1950). К наиболее лабильным функциям организма относятся изменения в поведении, которые имеют большое значение во взаимоотношениях организма со средой, связанных с нерестовыми миграциями, а также выживаемостью потомства.

Данные о суточной активности животных обобщены в сводных работах Н.И.Калабухова (1940), В.Е.Лобашева и В.Б.Савватеева (1959), В.Р.Протасова и Д.И.Бобыревой (1959). Многообразно значение света в поведении и миграциях осетровых рыб. Для них особенно полно изучена реакция на свет у личинок и молоди (Бабурина, 1957; Драгомиров, 1953; Касимов, 1975; Стрелковский, 1940; Ходоревская, 1977). Важное теоретическое и практическое значение имеет также исследование суточных циклов активности популяций рыб во время нерестовых миграций. Например, у различных видов осетровых во время их анадромной миграции в Волгу суточные ритмы играют важную роль в приспособлении к условиям обитания. Некоторые сведения о суточной ритмике производителей осетровых в период нерестового хода имеются в работе Г.В.Казанцевой (1981). Подобная информация необходима для управления поведением рыб в целях сохранения их запасов, однако реакция анадромных мигрантов на различные факторы среды до настоящего времени остается малоизученной.

Целью настоящих исследований было оценить интенсивность анадромной миграции в Волгу различных видов осетровых в течение суток в зависимости от факторов среды и физиологического состояния особей. Изучалась суточная ритмика нерестовой миграции севрюги *Acipenser stellatus* Pall., осетра *A. gueldenstaedtii* Brandt и белуги *Huso huso* (L.) Основное внимание было уделено влиянию сезона года.

численности популяции, факторов среды и физиологического состояния производителей осетровых. Район исследований в основном охватывал места начала нерестовой миграции из моря в реку.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу работы положены многолетние материалы, собранные на экспериментальных тоневых участках, расположенных в различных районах дельты Волги. Проанализированы промысловые уловы осетровых 1978-1981 годов в различное время суток на Главном банке - лещевой тоне "Чкаловская", на Кировском банке - тоне "Средне-Рытая" и выше зоны промысла - на тоне "Балчуг" (рис.1). Наблюдения велись в различные сезоны года: весной, летом и осенью. Всего проконтролировано 1561 притонение, выполнено 80 суточных станций, отловлено 76985 экз. осетровых (табл.1).

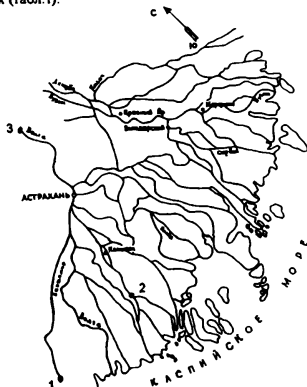


Рис.1. Схема расположения наблюдательных участков. 1 - тона "Чкаловская", 2 - тона "Средне-Рытая", 3 - тона "Балчуг".

Лов производился речными закидными неводами. Активное время лова зависело от места притонения, рельефа дна, скорости течения, размера невода, длины тоневого участка, сезона работы. Выловленные осетровые учитывались, измерялись, определялась стадия зрелости половых продуктов. Математическая обработка материала проводилась на вычислительных машинах типа ЭВМ "АСК" по многофакторной программе. Данные по гидрологическим характеристикам - температуре воды, уровенному режиму и мутности - взяты в гидрометеоцентре г. Астрахани.

Таблица 1. Объем материала

Сезон наблode ний	Количество суточных станций	Число притоне- ний	Улов, шт.		
			осетр	севрюга	белуга
Главный банк, тoня "Чкаловская", 1978-1981 гг.					
Весна	18	439	7231	15111	49
Лето	29	451	20685	5943	47
Осень	6	158	3003	358	86
Кировский банк, тoня "Средне-Рытая", 1979 г.					
Весна	5	122	2784	2497	
Лето	11	209	4052	177	
Осень	4	125	654	133	
Зона выше промысла, тoня "Балчуг", 1978 г.					
Лето	7	57	12675	1478	22

Интенсивность нерестовой миграции рассматривалась в зависимости от светлого и темного времени суток. За светлое время принимали период от восхода солнца до заката, за темное - от заката до восхода. Для получения более точных результатов сутки подразделяли на следующие времена: предраcсветное, дневное, сумеречное и ночное (табл.2).

Таблица 2. Продолжительность временных интервалов с различным уровнем освещенности на протяжении суток в разные сезоны года



## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На протяжении периода исследований существенно изменялись многие гидрологические характеристики - уровенный режим, температура и мутность воды. Водность года характеризуется по уровню воды в Волге на конкретных участках наблюдений (водопостах). Наиболее многоводным, с повышенными уровнями и продолжительным весенним половодьем, был 1979 год (годовой расход реки 331.6 км<sup>3</sup>). В 1978 и 1980 годах расход реки составил соответственно 256.0 и 247.1 км<sup>3</sup> в год. Для 1978 года характерны повышенные расходы воды в период летней межени (рис.2).

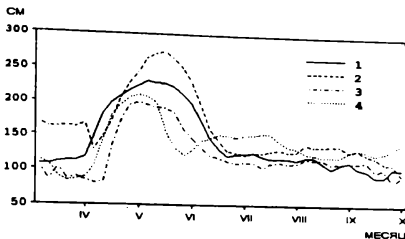


Рис.2. Уровень (см) р. Волга на водопосту Оля. 1 - 1978 г., 2 - 1979 г., 3 - 1980 г., 4 - 1981 г.

Температура воды в Волге за исследуемый период колебалась от 1.8°C в апреле 1980 года до 26.5°C в августе 1981 года. Наиболее прохладная, затяжная весна наблюдалась в 1981 году (рис.3). Осенью разница между температурами воды в различные годы была незначительной, не превышая 1.2°C.

Одним из факторов, влияющих на ритмику суточной активности миграции осетровых, является мутность реки. Установлено, что наименьшая мутность воды в период весеннего половодья наблюдалась в 1980 году. Максимальный одновершинный пик мутности отмечен в мае 1978 года. Наиболее продолжительное время повышенные концентрации взвешенных частиц в реке наблюдались в 1981 и 1979 годах с двухвершинными пиками (рис.4).

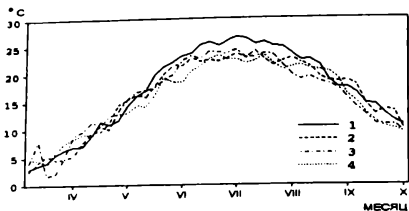


Рис.3. Температура (°C) воды в р. Волга на водопосту Оля. 1 - 1978 г., 2 - 1979 г., 3 - 1980 г., 4 - 1981 г.

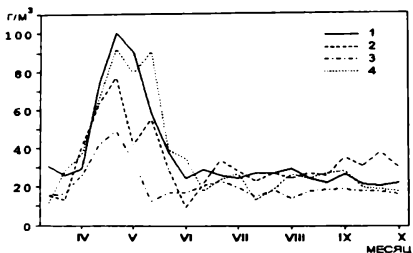
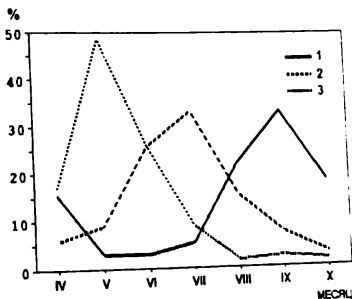


Рис.4. Динамика мутности (г/м³) в р. Волга на водопосту Астрахань. 1 - 1978 г., 2 - 1979 г., 3 - 1980 г., 4 - 1981 г.

Миграция осетровых преимущественно осуществляется по Главному банку дельты Волги. Предпочтение анадромными мигрантами западного побережья Каспия объясняется наличием привлекающего пресного стока реки. В Волгу мигрируют производители осетровых, имеющие различную зрелость половых продуктов. Весной, как правило, преобладают особи с гонадами в IV стадии зрелости. Эти производители не-

рестятся весной на ниже расположенных нерестилищах и составляют яровую часть популяции. Летом и осенью нерестовую миграцию совершают особи, имеющие III или III-IV стадии зрелости гонад. До постройки гидростанций именно эти рыбы проходили длительный миграционный путь до верховий Волги и Оки, во время которого завершалось дозревание половых продуктов. После зимовки в реке производители нерестились. Эти анадромные мигранты относятся к озимой части популяции осетровых.

**СЕВРЮГА.** В Волгу мигрирует в основном яровая севрюга. Преобладание весенней части популяции над летней и осенней, как видно из рисунка 5, значительно. За период с апреля по июнь мигрирует более 80% производителей. Интенсивность анадромной миграции определяется объемом стока, температурой воды, мутностью реки, сроками начала весеннего половодья и другими факторами (Сливка, Довгопол, 1979).



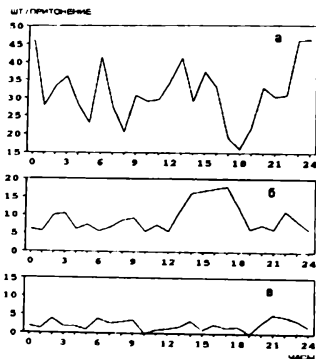
**Рис.5.** Интенсивность нерестовой миграции (%) осетровых в различные сезоны года. 1 - белуга, 2 - осетр, 3 - севрюга.

Установлено, что весной наибольшая активность миграции яровой части популяции севрюги приходится на ночное и предраассветное время суток (табл.3). Летом, как и весной, производители мигрируют преимущественно с 22 часов вечера до 6.30 утра. Осенью несколько большее количество рыб вылавливается в дневное и сумеречное время суток.

**Таблица 3.** Интенсивность миграции производителей севрюги в 1978 г. на тоне "Чкаловская", шт/притонение

Сезон наблюдений	Предзассветное время	Дневное время	Сумеречное время	Ночное время
Весна	33.3	29.7	25.0	36.1
Лето	5.0	7.1	0	6.7
Осень	2.5	3.3	3.7	3.3

С июля 1978 г. началось увеличение объемов пресного стока Волги, и намечилось повышение уровня Каспийского моря. Необычно многоводным был 1979 год, когда объем весеннего половодья составил 145.6 км<sup>3</sup> - выше, чем в предыдущие 12 лет. Высокие попуски пресного стока Волги обусловили повышение уровня стока и скорости течения реки. Уровни Волги в апреле достигали необычайно высоких отметок и составляли 160 см (рис.3). Вместе с тем, пониженная температура воды не стимулировала нерестовую миграцию севрюги. Наибольшее число производителей вылавливалось в ночное время (до 46 экз.), наименьшее - в 17-18 часов (рис.6).



**Рис.6.** Интенсивность миграции (шт/притонение) севрюги в течение суток, тона "Чкаловская", 1979 г.: а - весна, б - лето, в - осень.

В 1979 г. наблюдения за интенсивностью миграции севрюги велись параллельно на Главном и Кировском банках Волги. Глубины на тоне-вом участке "Средне-Рытам" Кировского банка меньше, а освещенности придонных слоев выше в сравнении с тоновыми участками, располо-женными на Главном банке. Анадромная миграция севрюги весной преимущественно происходила с 13 часов дня до 3 часов утра (рис. 7), а с 4 до 12 часов количество мигрирующих особей сокращалось. По срав-нению с численностью рыб, мигрирующих по Главному банку, ко-личество мигрантов на Кировском банке было меньше, причем макси-мальное различие установлено летом и осенью.

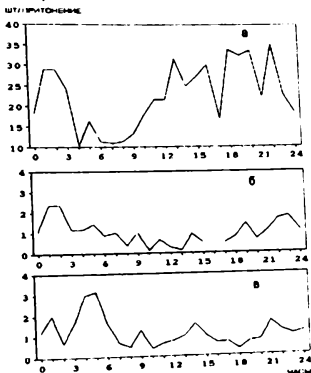


Рис. 7. Интенсивность миграции (шт./притонение) севрюги в течение суток, тоня "Средне-Рытам", 1979 г. а - весна, б - лето, в - осень.

Таким образом, значительный объем пресного стока Главного банка является фактором, стимулирующим нерестовую миграцию севрюги. На Кировском банке активность анадромной миграции во все сезоны года наиболее высока в ночные и предзакатные часы. Вместе с тем, при прочих равных условиях, рыбы предпочитают рукава с большей проточностью.

В 1980 г. исследовалась зависимость суточной ритмики миграции севрюги от физиологического состояния особей. Было установлено, что весной, когда производители имеют IV - завершённую стадию зрелости половых продуктов, наибольшая активность миграции отмечается в ночные и предзакатные часы. Летом и осенью производители севрюги, составляющие основу озимой части популяции, мигрируют равномерно в течение суток (рис.8). Изменение суточного ритма миграции севрюги весной 1981 г. объясняется высокой мутностью реки. Таким образом, увеличение мутности вызывает усиление миграции в светлое время суток (рис.8).

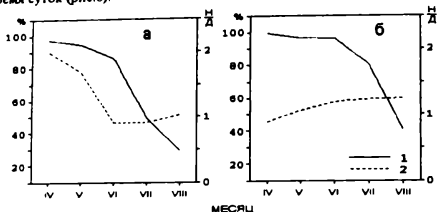


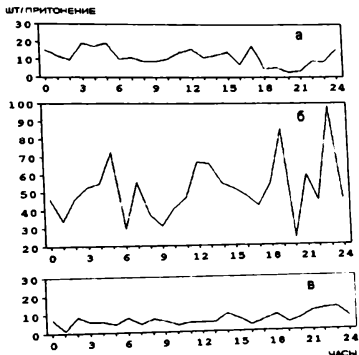
Рис.8. Нерестовая миграция севрюги в весенне-летний период: а - 1980 г., б - 1981 г. 1 - процент рыб в IV стадии зрелости гонад, 2 - отношение ночных уловов к дневным, H/Д.

Выше зоны промысла на расстоянии 140 км от взморья миграция производителей севрюги летом преимущественно осуществлялась в предзакатные часы (табл.4).

Таблица 4. Интенсивность нерестовой миграции осетровых летом 1978 г. на тоне "Балчуг", шт/притонение

Вид рыбы	Предзас-	Время суток		
		Дневное	Сумеречное	Ночное

**О С Е Т Р.** Популяция осетра, мигрирующего в Волгу, разнообразна по качественному составу (Бараникова, 1975). Большинство анадромных мигрантов осетра (74,3%) составляют производители, мигрирующие в июне-августе (рис.9). Как правило, это особи, имеющие половые продукты в III или III-IV стадии зрелости. До зарегулирования стока Волги именно эти осетры совершали длительную анадромную миграцию в верховья Волги и Оки. Нерестились озимые осетры только после зимовки.



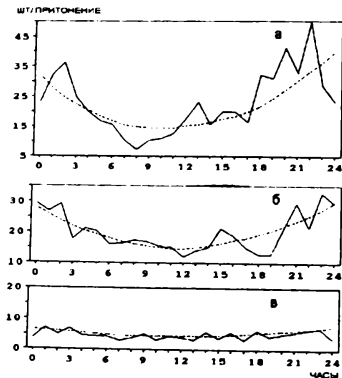
**Рис.9.** Интенсивность нерестовой миграции (шт/притонение) осетра на тоне "Чкаловская", 1979 г.: а - весна, б - лето, в - осень.

Яровая часть популяции осетра малочисленна и не превышает 15-20%. Ранней весной мигрируют единичные особи, а в конце апреля и в мае яровые осетры вылавливаются в количестве до 30 экз. за притонение (табл.5). В течение суток отмечено усиление миграции в ночное и сумеречное время - 32,9 и 29,6 шт/притонение. Летом интенсивность анадромной миграции достигает максимума и составляет 50-68 шт. за притонение невода. Преобладание уловов в ночные и предрассветные часы сохраняется (табл.5).

**Таблица 5.** Миграция осетра в течение суток в 1978 г. на тоне "Чкаловская", шт/притонение

Сезон года	Предраcсвет- ное время	Время суток		
		Дневное время	Сумеречное время	Ночное время
Весна	22.1	19.8	29.6	32.9
Лето	57.8	50.3	53.1	68.0
Осень	7.3	5.1	16.0	8.9

Осенью активность нерестовой миграции осетра снижается. Наибольшее количество производителей вылавливалось в сумеречное время суток. Нами проанализирована активность анадромной миграции осетра в 1979 г. по различным банкам дельты Волги: по Главному - на тоне "Чкаловская" (рис.9) и по Кировскому - на тоне "Средне-Рытая" (рис.10).



**Рис.10.** Интенсивность нерестовой миграции (шт/притонение) осетра на тоне "Средне-Рытая", 1979 г.: а - весна, б - лето, в - осень.



Установлено, что в условиях повышения объемов речного стока, скоростей течения, мутности и температуры воды в реке численность мигрирующих производителей осетра весной больше на Кировском банке. При этом на Главном банке, в условиях повышенных расходов реки, миграция осетра происходит равномерно в течение суток. Разница между уловами в ночное и дневное время не превышает 1-2 экз. за притонение с небольшим преобладанием уловов в темное время суток (10.4 и 9.8 шт/притонение).

На Кировском банке весной в суточной ритмике нерестовой миграции осетра (рис.9) установлено явное преобладание рыб, мигрирующих в сумеречное и ночное время. Таким образом, весной во время анадромной миграции производители осетра предпочитают рукава дельты с пониженными скоростями течения. Летом численность производителей осетра, мигрирующих по Главному банку, в 3 раза выше, чем по Кировскому с большей интенсивностью в ночные и предрассветные часы. Суточная ритмика миграции осетра более ярко выражена на тоне "Средне-Рытая". В темное время суток активность нерестовой миграции по Кировскому банку возрастает в 1.5 раза.

Летом, при повышенном расходе воды, осетры, мигрирующие по Главному банку, проявляют некоторое увеличение активности в дневное время (51.9 шт/притонение) по сравнению с ночными часами (43 шт/притонение).

Таким образом, повышенные расходы реки в период летней межени изменяют ритм миграции осетра в течение суток. В осенний период двигательная активность миграции ночью была выше, чем в светлое время суток: на Главном банке - в 1.2, а на Кировском - в 1.3 раза (рис.9, 10). Выявлено, что суточная ритмика анадромной миграции осетра определяется физиологическим состоянием производителей.

Как правило, для особей, имеющих более зрелые половые продукты, характерно увеличение двигательной активности в ночные часы. Весной интенсивность анадромной миграции осетра ночью в 4 раза выше, чем летом (рис.11 а). В годы с повышенной мутностью реки суточная ритмика миграции осетра меняется - наблюдается равномерность миграции на протяжении суток (рис.11 б). Летом при большей численности мигрирующих производителей активность миграции осетра в течение суток также относительно равномерна, но с небольшим преобладанием в ночные часы.

По мере миграции осетра вверх по реке суточная ритмика становится более выраженной. Так, на расстоянии 140 км от взморья на тоне "Балчуг" активность миграции максимальна перед рассветом, в 2.1 раза превышая минимальный уровень, наблюдавшийся в сумеречное время (табл.4).

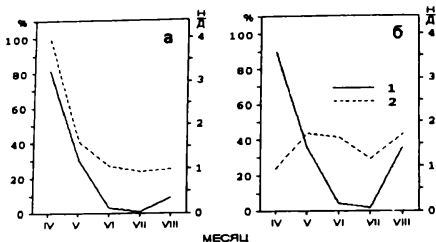


Рис.11. Нерестовая миграция осетра в весенне-летний период: а - 1980 г., б - 1981 г. 1 - процент рыб с IV стадией зрелости гонад, 2 - отношение ночных уловов к дневным, н/д.

Б Е Л У Г А. Численность нерестовой части популяции белуги незначительна, что затрудняет оценку суточной активности данного вида во время миграции. Белуга в Волге представлена в основном рыбами в III или III-IV стадии зрелости. Она мигрирует летом и осенью, зимует в реке и только потом нерестится. Осенняя часть популяции белуги преобладает и составляет более 80% (рис.12 а). Установлено, что весной, при небольшой численности мигрирующих производителей белуги, ее суточная активность определяется различными факторами среды. Как правило, нерестовая миграция белуги активизируется в ночное время. В годы же с повышенной мутностью реки максимальная активность приходится на светлое время суток (рис.12 б). Летом интенсивность миграции белуги меняется в зависимости от скорости течения - чем больше скорость течения в реке, тем выше активность белуги в светлое время. Следует отметить, что летом мигрирует незначительное число особей белуги (табл.6). Осенью, активность миграции, как правило, возрастает в темное время - в 1.4-2.2 раза (рис.12). Именно в этот период концентрации анадромных мигрантов белуги максимальны. Весной 1979 г. отмечено увеличение интенсивности миграции белуги ночью (табл.6), тогда как летом активность миграции выше в дневные часы.

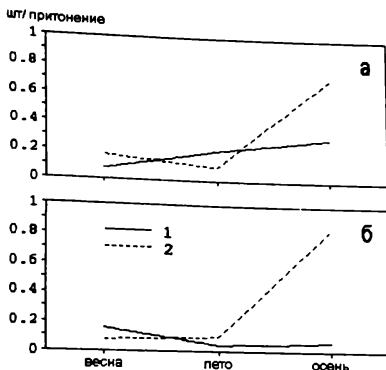


Рис.12. Анадромная миграция белуги в течение суток в р.Волга, тона "Чкаловская": а - 1980 г., б - 1981 г. 1 - миграция в светлое время суток, шт/прит; 2 - миграция в темное время суток, шт/прит.

Таблица 6. Интенсивность миграции производителей белуги в течение суток на тоне "Чкаловская"

Время года	Температура воды в реке, °C	Уровень реки, см	Уловы,шт/притонение Время суток	
			Светлос	Темное
Весна				
1979	7.8	168.5	0.07	0.16
1981	7.8	145.1	0.16	0.09
Лето				
1979	21.3	170.1	0.2	0.1
1981	23.4	151.4	0.04	0.06
Осень				
1979	16.6	124.7	0.3	0.7
1981	16.7	95.5	0.6	0.83

В 1981 г. весной в светлое время мигрировало большее число рыб, т.е. увеличение мутности реки повлияло и на активность анадромных мигрантов белуги. В то же время, летом и осенью повышенная активность миграции наблюдалась в ночные часы.

Интенсивность нерестовой миграции белуги в течение суток меняется по мере ее продвижения вверх по реке. Так, в летнее время на расстоянии 140 км от взморья активность рыб явно усиливается в предрассветные часы (табл. 4), а днем - снижается в 33,3 раза.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У осетровых рыб суточные ритмы активности проявляются в различные периоды индивидуального развития. Так, на ранних этапах онтогенеза активность пассивной покатной миграции предличинок осетра значительно выше в темное время суток, для севрюги это предрассветные часы (Павлов и др., 1981). У мальков во время активной покатной миграции из реки в море также наблюдается увеличение активности в сумеречно-ночные часы, причем различие в активности миграции определяется конкретными условиями, складывающимися на путях миграции, в частности, скоростью течения и условиями питания.

Производители осетровых во время анадромной миграции в Волге, как показали проведенные нами исследования, проявляют различные типы суточной активности. Наиболее четкая суточная ритмика миграции наблюдается у осетра и белуги. По мере подъема производителей вверх по реке их суточная активность становится более выраженной. Основными факторами, влияющими на суточную активность анадромных мигрантов, являются: физиологическое состояние рыб, объем речного стока, температура воды, глубина и мутность реки. Одним из главных факторов изменения суточной активности служит характер направленности внутренних процессов, в нашем случае - стадия развития половых продуктов, т.е. степень готовности к нересту.

Приведенные данные о суточной активности служат важной количественной характеристикой поведения осетровых. Однако, изучая отдельные виды активности, например, анадромную миграцию, мы не можем получить полного представления о поведении осетровых как едином интегральном процессе. Только комплексное количественное и качественное изучение суточной активности на протяжении всего жизненного цикла позволит дать экологическую и эволюционную характеристику каждого из рассматриваемых видов осетровых и уточнить некоторые эволюционные аспекты их биологических ритмов, которые, несмотря на их значимость, пока остаются малоизученными.

## ЛИТЕРАТУРА

Бабурина Е.А. Развитие глаз и их функция у осетра и севрюги // Работы по экологической морфологии рыб. Труды ИМЖ АН СССР. М., 1957. Вып. 20. С. 148-187.

Баранникова И.А. Функциональные основы миграции рыб. Л., Наука. 1975. 210 с.

Драгомиров Н.И. Основные черты возрастных изменений в поведении личинок осетровых рыб // ДАН СССР, 1953. Т. 93, N 4. С. 725-728.

Казанцева Г.В. О суточной и сезонной активности осетра в период нерестовой миграции в р. Волгу // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Тез. докл. науч.- практич. конф. Волгоград, 1981. С. 95-96.

Калабухов Н.И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих. Ч. 1. Харьков. 1950. 267 с.

Касимов Р.Ю. Изменение отношения к свету и температуре у некоторых видов курийских осетровых в раннем онтогенезе // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М., Наука, 1975. С. 56-61.

Лобашев В.Е., Савватеев В.Б. Физиология суточного ритма животных. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1959. 257 с.

Павлов Д.С., Пахоруков А.М., Курагина Г.Н., Нездольный В.К., Некрасова Н.П., Бродский Д.А., Эрслер А.Л. Некоторые закономерности покатных миграций молоди рыб в реках Волге и Кубани // Вопр. ихтиол. 1977. Т. 17, вып. 3. С. 415-428.

Павлов Д.С., Нездольный В.К., Ходоревская Р.П., Островский М.П., Попова И.К. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М., Наука, 1981. 320 с.

Протасов В.Р., Бобырева Д.И. Двигательная активность и функциональные особенности зрения некоторых рыб Черного моря в связи с освещенностью. Конф. молодых ученых ИМЖ АН СССР. М., 1959. Изд-во АН СССР.

Сливка А.П., Довгопол Г.Ф. Качественная характеристика волжской севрюги и биологическое обоснование рационального использования ее запасов // Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М., Наука, 1979. С. 188-200.

Стрелковский В.И. Развитие русского осетра. Автореферат канд. дис. М., МГУ, 1940. 24 с.

Ходоревская Р.П. Особенности поведения молоди осетровых в связи с их покатной миграцией. Автореферат канд. дис. М., ИЭМЭЖ АН СССР, 1977. 24 с.

Ходоревская Р.П., Лагунова В.С. Суточное распределение сеголеток осетровых в реке // Тез. сессии ЦНИОРХ по результатам работ в IX пятилетке (1971-1975 гг.). Гурьев, 1976. С. 53-54.

## СОДЕРЖАНИЕ

Павлов Д.С., Касумян А.О. ОСНОВНЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОВЕДЕНИЯ И СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ РЫБ В РОССИИ.....	3
Голованов В.К. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ РЕСНОВОДНЫХ РЫБ.....	16
Извеков Е.И. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОЦЕНКИ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ РЫБ К ЭЛЕКТРИЧЕСКИМ ПОЛЯМ.....	41
Кадильников Ю.В. О КРИТЕРИЯХ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЧИСТОТЫ РЫБОЛОВНЫХ ТРАЛОВ.....	58
Коротков В.К. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА МОРЯ ИРМИНГЕРА И ЕГО ОБОРОНИТЕЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ ОТНОСИТЕЛЬНО ТРАЛА.....	69
Кузнецов В.А. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛОДИ МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ НА ОТДЕЛЬНЫХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ В УСЛОВИЯХ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.....	76
Лавровский В.В. О ПОВЕДЕНИИ КАРПА И РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ В УСЛОВИЯХ ИНТЕНСИВНОГО ВЫРАЩИВАНИЯ.....	85
Линник В.Д., Возниевский М., Сых Р., Бартель Р., Саранцов С.И., Халько Н.А. ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ КУМЖИ ПОД ПЛОТИНОЙ ГЭС г.ВЛОЦЛАВЕКА, р.ВИСЛА В УСЛОВИЯХ ЗАДЕРЖКИ АНАДРОМНОЙ МИГРАЦИИ.....	95
<b>Малинин Л.К.</b> Базаров М.И., Голованов В.К., Линник В.Д. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ НА ДИАПАЗОН СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ РЫБ .....	103
<b>Малинин Л.К.</b> Линник В.Д., Ниemi А., Каукоранта М., Пайварингта П., Коскенала Т., Вярянен П., Халько Н.А. ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПРОХОДНОГО СИГА, ПЕРЕСАЖЕННЫХ ВЫШЕ ПЛОТИНЫ ГИДРОУЗЛА (р. КЮМЙОКИ, южн. ФИНЛЯДИЯ).....	119

ОБЪЕКТА ЛОВА.....	130
Свирский А. М. ПОВЕДЕНИЕ РЫБ В ГЕТЕРОТЕРМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ.....	140
Удалова Г.П., Феклов Ю.А. ОЦЕНКА СПОСОБНОСТИ АДАПТАЦИИ К МОРСКОЙ ВОДЕ У МОЛОДИ КЕТЫ ПОПУЛЯЦИИ РЕКИ РЕЙДОВАЯ, о.ИТУРУП .....	153
Ходоревская Р.П. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА МИГРАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ОСЕТРОВЫХ В ТЕЧЕНИЕ СУТОК .....	103

## CONTENTS

Pavlov D.S., Kasumyan A.O. MAIN RESULTS AND PROSPECTS OF STUDIES ON THE BEHAVIOR AND SENSORY SYSTEMS OF FISHES IN RUSSIA.....	3
Golovanov V.K. ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF THERMOREGULATORY BEHAVIOR IN FRESHWATER FISHES.....	16
Izvekov E.I. METHODOLOGICAL ASPECTS OF ESTIMATING FISH SENSITIVITY TO ELECTRIC FIELDS.....	41
Kadilnikov Y.V. ON THE CRITERIA OF ECOLOGICAL SAFETY OF FISHING TRAWLS.....	58
Korotkov V.K. DISTRIBUTION OF THE DEEPWATER REDFISH IN THE IRMINGER SEA AND ITS DEFENSIVE REACTIONS TO TRAWL.....	69
Kuznetsov V.A. DISTRIBUTION OF JUVENILES OF THE MASS FISH SPECIES DURING CERTAIN PERIODS OF DEVELOPMENT IN THE KUIBYSHEV RESERVOIR .....	76
Lavrovsky V.V. ON THE BEHAVIOR OF CARP AND RAINBOW TROUT UNDER THE CONDITIONS OF INTENSIVE REARING .....	85

LAND V.D. UNIVERSITY IN SOUTH KOREA. UNIVERSITY 11  
LAND V.D. MOVEMENTS OF ANTI-SEA TROOP IN THE  
LAND V.D. OF THE HEAD HYDROLOGICAL THE DAM  
WETLANDS VELA RIVER FULAND

**Section 1.5.** **Shannon M. Underwood v. R. L. Lewis v. LA Department of Water Resources** **FILED IN THE OFFICE OF THE CLERK OF THE DISTRICT COURT OF THE STATE OF CALIFORNIA**

**Subject:** L.A. Lead: D. Ross & Katherine M. Forsgren /  
Katherine T. Vanden P. Kiefer R.A. MOVEMENTS OF  
MILWAUKEE UNIVERSITY ABLE TO TRANSFERRED AFTER  
THE DAN EYERHOLD EVER FORLAND

### Statistical Evaluation of Foreign Corrupt Practices Act

Source: U.S. DEPARTMENT OF COMMERCE, BUREAU OF ECONOMIC ANALYSIS, INTERNATIONAL COMMERCE DEVELOPMENT

**UNCLASSIFIED**

### **Posterboards 2.7 FACTORS AFFECTING THE QUALITY OF PAPERWORK OF MIDDLE-LEVEL MANAGERS IN STAMBUK**



Department of Justice  
Federal Bureau of Investigation  
Washington, D. C.

Very respectfully,  
Special Agent in Charge