

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.Ломоносова

На правах рукописи

ВЕСЕЛОВ

Алексей Елпидифорович

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДИ
АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (SALMO SALAR L.)
В ПОТОКЕ ВОДЫ

Специальность: 03.00.10. – ихтиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва, 1993

145469к

Работа выполнена на кафедре ихтиологии Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова и в лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии Карельского НЦ Российской АН.

Научный руководитель:

академик, доктор биологических наук,
профессор Д.С.ПАВЛОВ

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор Ю.С.РЕШЕТНИКОВ

кандидат биологических наук
В.Д.НЕСТЕРОВ

Ведущая организация: Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства.

Защита состоится "2" декабря 1993 г. в " " час на заседании специализированного совета Д 053.05.71. по присуждению ученой степени кандидата биологических наук при Московском государственном университете им. М.В.Ломоносова по адресу: Москва, Ленинские горы, Биологический факультет, ауд. ББА.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке МГУ.

Автореферат разослан "22" августа 1993 г.

145469к

Ученый секретарь
Специализированного Совета,
кандидат биологических наук

А.Г.Дмитриева

А.Г.Дмитриева



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Атлантический лосось *Salmo salar* L. – широко распространен в водоемах Европейского Севера и является ценным объектом промышленного и спортивного рыболовства. Однако, в последние десятилетия наметилась тенденция сокращения численности этого вида и исчезновения отдельных популяций. Причина происходящего заключена в нарастающем антропогенном воздействии на бассейны лососевых рек и ведении нерационального промысла, включая браконьерство. Сложившаяся ситуация определяет практическое значение мероприятий по воспроизводству лосося, которые невозможно разработать без изучения экологии молоди.

Своеобразие экологии атлантического лосося, как проходного вида, заключается в длительном развитии и обитании его молоди в речных условиях. Этот этап жизненного цикла служил предметом многочисленных исследований (Kalleberg, 1958; Keenlyside, 1962; Thorpe, 1979; Смирнов, 1979; Бакштанский и др., 1980; Шустов, 1983; Stradmeyer, Thorpe, 1987; и др.).

Поведение в потоке и взаимодействие с потоком – важная сторона экологии молоди в речной период. Основное значение в этом взаимодействии принадлежит специфической врожденной реакции рыб на течение – реореакции (Павлов, 1979). Однако, особенности расселения, распределения и поведения молоди лосося в потоке, проявляющиеся как на фоне этой реакции, так и с ее участием, остаются недостаточно изученными.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы состояла в изучении особенностей расселения, распределения и поведения молоди атлантического лосося разных возрастов в потоке воды. В задачи работы входило изучение:

- 1 – пространственно-временных закономерностей расселения и распределения молоди лосося разных возрастов на различных типах участков речного потока,
- 2 – особенностей поведения молоди лосося разных возрастов по сезонам года в варьирующих гидравлических условиях,
- 3 – реореакции дикой и заводской молоди лосося разных возрастов,
- 4 – соответствия гидравлических условий рекультивированного участка лесосплавной лососевой реки и бассейнов рыбовод-

ных заводов естественной среде.

Научная новизна. Получены новые данные по закономерностям динамики распределения молоди атлантического лосося разных возрастов на различных типах участков рек. Впервые изучены агрегации (по Одуму, 1986), процессы расселения личинок и пестряток в зависимости от мест и условий локализации нерестовых бугров или зимних микростаций. Развито представление о стереотипах поведения рыб в онтогенезе, определяемых рельефом дна, пропорциями фракций грунта, глубинами и скоростями течения. Конкретизированы типы микростаций и впервые изучены их модификации в летний и зимний периоды. Получены дополнительные сведения о предмиграционном и миграционном поведении покатников, дающие новые представления о скате рыб на крупных реках. Изучено распределение и поведение рыб в различных рыбоводных бассейнах в зависимости от "рельефа" поля потока. Собраны новые экспериментальные данные по функциональным характеристикам реореакции у диких и заводских сеголеток, Пестряток и покатников лосося. Определены подходы к рекультивации лесосплавных лососевых рек на основе оценки расселения и поведения рыб в естественных и восстановленных гидравлических условиях.

Практическое значение. Результаты работы могут служить основой при: 1) рациональной организации лососевого рыбоводства, 2) восстановлении в рекреационно-промысловом качестве лесосплавных лососевых рек, 3) расчетах биотопической емкости нерестово-вырастных участков, 4) разработке новых методов и конструкций в биотехнологии воспроизводства лосося.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на III Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1988), на Республиканской конференции "Актуальные проблемы биологии и рационального использования природных ресурсов Карелии" (Петрозаводск, 1989), на IV региональной конференции "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Архангельск, 1990), на Всесоюзной научной конференции "Проблемы охраны окружающей среды Севера" (Мурманск, 1990), на региональной конференции "Актуальные проблемы биологии и рациональное природопользование" (Петрозаводск, 1990), на конференции "Биологические ресурсы

водоемов бассейна Балтийского моря" (Петрозаводск, 1991).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав (обзора литературы, методической и 4 тематических), заключения, выводов и списка литературы (215 наименований), объемом 155 стр. машинописного текста, 42 иллюстраций и 11 таблиц.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В изучении распределения и поведения молоди атлантического лосося *Salmo salar* L., а также его пресноводной формы *Salmo salar morpha sebago* (G) достигнуты значительные результаты, особенно в последние два десятилетия. Проблеме посвящено большое количество публикаций (Allen, 1940; Keenleyside, 1962; Gibson, 1966; Symons, 1969; Митанс, 1971, 1973; Соловкина, 1975; Смирнов и др., 1976; Karlstrom, 1977; Wankowski, Thorpe, 1979; Шустов и др., 1980; Шустов, 1983; Morantz et al., 1987; Gunjak, 1987 и др.). Тем не менее ряду аспектов проблемы уделено недостаточно внимания. В исследованиях личинок лосося (Митанс, 1971; Moore, Scott, 1988; Beall, Marty, 1989 и др.) осталось не изучено расселение организмов, пути и условия их перемещения в зависимости от варьирующего расположения нерестовых бугров. Авторами (Kalleberg, 1958; Allen, 1969; Symons, 1979; Kennedy, Strange, 1982, 1986; Казаков и др., 1992 и др.) не исследована сезонная динамика распределения молоди лосося на различных типах участков рек. Отдельные упоминания и изучение некоторых микростаций пестряток (Митанс, 1973; Сидоров, 1977; Symons, Heland, 1978; Thorpe, 1979; Шустов и др., 1985; Бакштанский, Нестеров, 1983; Сафонов и др., 1985; Stradmeyer, Thorpe, 1987 и др.) не дают цельного представления о их многообразии, типах модификаций и связанного с ними поведения рыб. Казаковым Р.В. (1982, 1986), Сафоновым Н.В. (1985, 1986), Шуровым И.Л. (1986) и др. проведены подробные исследования условий бассейнового выращивания молоди лосося, однако осталось не изучено влияние "рельефа" поля потока на распределение и поведение рыб. Отсутствуют количественные характеристики зрительной и локомоторной компонент реореакции дикой и заводской молоди, необходимых для совершенствования биотехнологии. Решение природоохранной задачи

по рекультивации лесосплавных рек (Jutila, 1935; Смирнов, 1991 и др.) проводится без учета распределения и поведения молоди. Исходя из степени изученности отдельных особенностей распределения и поведения молоди лосося в потоке воды и были сформулированы задачи работы.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования являлись личинки, сеголетки, пестрятки и покатники пресноводного лосося *Salmo salar morpha sebago* (G) популяций рек Лижмы и Сяпси, атлантического лосося *Salmo salar* L. популяции р. Варзуги, а также молодь Петрозаводского и Кандалакшского рыбоводных заводов.

Среда обитания. Р. Варзуга (бассейн Белого моря) относится к типичным речным системам с озерностью 3 %, реки Лижма и Сяпся (бассейн Онежского озера) – к озерно-речным системам, в которых цепь озер связана единым водотоком, с озерностью 18 и 12 % соответственно (Берсонов, 1960). Работа проводилась на 4 морфологических типах участков рек (песах, порогах, протоках, ручьях, включая рекультивированный порог на р. Сяпсе) общей длиной 15 км, различающихся рельефом, фракционным составом грунта и гидрологическими условиями. На рыбоводных заводах исследования осуществлялись в бассейнах круглой, прямоугольной и квадратной форм, общей площадью 56 м².

Методы. В основе диссертации лежат результаты наблюдений и экспериментов (табл. 1), полученные в период с 1987 по 1992 гг. При изучении участков рек и нерестовых бугров проводилась топографическая съемка рельефов дна и измерения в узловых точках реперных разметок глубин (в том числе эхолокацией), скоростей течения, оценивался фракционный состав грунта. На размеченных участках, с помощью подводных наблюдений и электролова, были изучены типы и динамика распределения молоди лосося, плотности обитания, а также режимы микростаций. Результаты наблюдений вносились на компьютерную графику рельефов дна и сравнивались. Миграция смолтов исследовалась с помощью подводных наблюдений и рыбоучетного заграждения (РУЗ).

Методом сравнения естественных условий обитания рыб на реках Варзуге и Лижме и на восстановленном пороге Тюкка р. Сяпси были проведены оценки топографических и гидрологических параметров, распределения молоди лосося и выявлены недос-

татки технического проекта рекультивации.

Таблица 1

Характеристика материала по задачам исследования

Задача	Содержание	Обеспечение
I	Исследовать: -типы участков рек -расселение и распределение рыб -характеристи- ки нерестовых бугров	Количество: плесы - 3/6* пороги - 2/9* протоки - 2/1* ручьи - 1/5* Количество измерений: скорость течения - 14100; глубина - 14100; пробы грунта - 34; эхолокация - 13,5 км подводные наблюдения - 240 ч; электролов - 22 участка, 2112 м ² 524 экз. рыб количество - 9/267* бугров; съёмка рельефа - 12 бугров; обмер по 8 параметрам - 30 бугров
II	-микростации -поведение рыб -покатную миг- рацию рыб	609/379* экз. рыб, 160 ч набл. 107/91* экз. рыб, 50 ч набл. РУЗ - 59 сут. (1988-1990 гг), 256 экз. рыб, подвод. набл. 20 ч, 17 стай рыб, температура и освещенность - 1234 измерения
III	-реореакцию -реораспреде- ление рыб	опытов - 135, 345/339* экз. рыб опытов - 24, 49/0* экз. рыб, продолжительность - 192 ч
IV	-распределение рыб на рекуль- тивированном пороге -распределение рыб в бассейне	обследованная площадь - 5000 м ² , глубина и скорость течения - 3000 измерений, подводные набл. - 8 ч, учтено рыб - 37 экз. 7 бассейнов 3 ^х типов, съёмка поля потока - 360 измерений

* - в числителе данные по Лижме, в знаменателе - по Варзуге

** - в числителе дикие, в знаменателе заводские рыбы

На рыбоводных заводах по разметочной сетке в 7 бассейнах замерялись скорости течений, изучалось поведение рыб. Распределение молоди оценивалось по фотографиям и трехмерным графикам полей потоков в бассейнах.

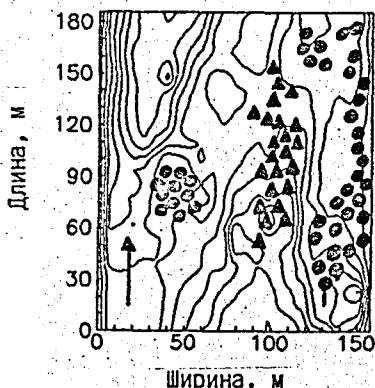
Экспериментальное изучение диких и заводских рыб размером от 2,3 см (личинки) до 14 см (покатники) проводилось в трех приборах оригинальных конструкций (оптомоторной и коль-

цевой гидродинамической установках, реоградиентном лотке). В первых двух приборах исследовались одиночные рыбы, акклимированные к 15,5–17,5°C или к градиенту температур (8 интервалов от 2,5 до 24°C), в последнем – группы по 10 экз. из естественных условий. Изучались функциональные характеристики реореакции (Павлов, 1979) и влияние степени шероховатости грунта на распределение молоди в реоградиентных условиях.



Результаты полевых наблюдений и экспериментов обрабатывались при помощи стандартных пакетов статистических (Statgraphics), графических (Boeing, Grafer, Surfer, Super Calc) программ, реализованных на персональном компьютере типа IBM.

Глава 3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛОДИ ЛОСОСЯ РАЗНЫХ ВОЗРАСТОВ НА РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ УЧАСТКОВ РЕЧНОГО ПОТОКА

Расселение личинок. Низкий уровень воды в период нереста



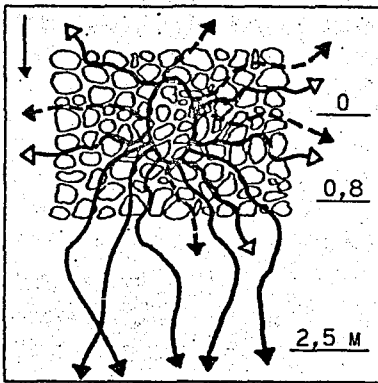
производителей (1990 г.) влияет на изменение обычных мест расположения нерестовых бугров на участках (1988–1989 гг., рис. 1). Это отражается на гидравлических условиях, в которых будут расселяться личинки. Наблюдения за весенним расселением личинок из нерестовых гнезд показало, что в течение 2–5 суток, с момента появления организмов в поверхностном слое грунта, террито-

Рис. 1. Распределение нерестовых бугров на перекате р. Варзуги:  – 1988, 1989 гг.,  – 1990 г.

рия их обитания соответствует распределению нерестовых бугров. Каждое нерестовое гнездо является начальным центром агрегации личинок. Десятки гнезд образуют скопления групп организмов с высокими плотностями – 7–15 экз./м². В результате активно-пассивных миграций личинок от гнезд временно формируется их случайное распределение, характеризуемое заселением организмами микрониш как с благоприятными гидравлическими условиями, так и таких, где происходит их вымывание на

плесы с последующей массовой гибелью. Условия рельефа и потока стимулируют постепенное агрегирование личинок на ограниченных территориях и формируют нерегулярное групповое распределение, как у старших возрастов пестряток лосося.

Установлено, что распределение зависит от путей расселения организмов (рис. 2). В случае короткого перемещения (0,8 м) личинки не поднимаются выше 10 см от грунта. При активной локомоции они противостоят потоку воды (3–15 см/с) и расселяются как ниже, так и выше точек выхода на поверхность грунта. Длинное (до 2–2,5 м) перемещение возникает при энергичном выталкивании личинок из гальки на глубину свыше 10 см от грунта, где они не способны противостоят сильному потоку (20–60 см/с), сбрасываются вниз по течению и, достигая дна, забиваются в межгалечное пространство. Из личинок, покидающих грунт, две уплывают выше гнезда (на глубине 2–5 см), огибая крупную гальку и повторяя рельеф дна траекторией своего движения, остальные расселяются ниже и в стороны. Время движения в толще воды не более 1,5–4 с. Поза личинки при этом – голо-



вой вниз и под углом к поверхности грунта около 45° , что спасает их от попадания в верхние скоростные слои потока. Часть личинок совершает миграции в грунте, почти независимые от направления основного потока, этому способствуют межгалечные пространства, сопоставимые с их размерами.

Рис. 2. Схема расселения личинок из нерестового гнезда. Пути:

—→ — короткие, —→ — длинные, - - -→ — в грунте

Сезонное изменение распределения рыб происходит осенью при снижении температуры до $12-8^\circ\text{C}$. Пространственная неоднородность фракционного состава грунта определяет перераспределение молоди на территории зимнего обитания. На р. Лижме мальки преимущественно остаются на летних местах обитания, пере-

мещааясь от берега на глубины не менее 0,3-0,4 м и используя укрытия в виде крупных камней, глыб и валунов. При недостатке укрытий, например на некоторых порогах и перекатах р. Варзуги, молодь мигрирует как в пределах участков, так и на соседние и даже использует для зимовки нерестовые бугры (рис. 3). Последнее приводит к агрегированию группами или скоплению групп молоди с высокими показателями плотности: 0+ - 3-5 экз./м², 1+ - 2-3 экз./м², 2+ и 3+ - 1 экз./3 м². В протоках р. Варзуги, где недостаточно укрытий-валунов и нерестовых бугров, обнаружена смешанная зимовка рыб разных возрастов в грунте и буграх. Указанные факты объясняют снижение заселенности участков с 70-80 % площади (летом) до 30-20 % (зимой).

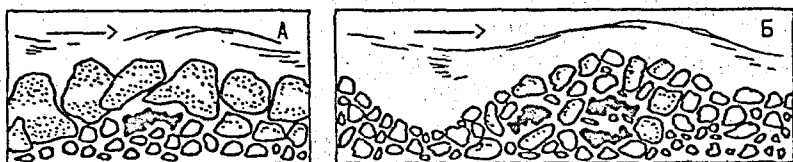


Рис. 3. Зимние микростации молоди лосося. А - подвалунное пространство, Б - грунт нерестовых бугров

Темп весеннего прогрева воды влияет на быстрый (2-3 дня) или растянутый (7-8 дней) выход молоди после зимовки на поверхность грунта. В интервале температур 8-14°C происходит активное расселение рыб по рельефу участков и, в зависимости от их возраста, избирание микростаций для обитания (рис. 4).

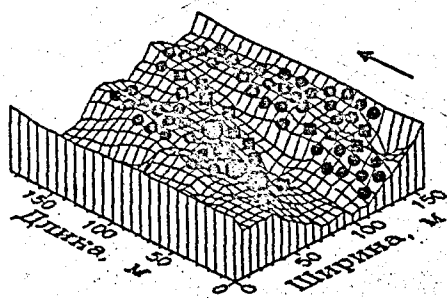
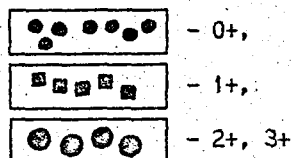


Рис. 4. Распределение молоди лосося разных возрастов в рельефе переката Киветем р. Варзуги:



Состав грунта, по нашим данным, ограничивает территории обитания мальков. Не пригодны участки с мелкими фракциями (1-2

мм) песчаных и песчано-илистых грунтов или со сплошными валунами (25–100 см). Молодь лосося предпочитает галечный грунт с диаметром частиц 5–10 см и с отдельными крупными 25–50 см валунами (2–3 шт/м²). При таком фракционном составе возникает избираемый рыбами режим придонного потока воды (0,2–0,7 м/с).

Характеристика типов участков. Значимость каждого типа участка в воспроизводстве популяции зависит от конкретных гидрологических параметров исследуемой реки. В озерно-речных системах (р.Лижма) гидрологический режим реки стабилизируется проточными озерами, что определяет, по сравнению с речными системами (р.Варзуга), меньшее разнообразие типов участков, вариаций их пространственно-временного заселения молодь лосося и незначительные межгодовые колебания плотностей обитания рыб разного возраста.

Нерестово-выростными участками (НВУ) называются те части реки, на которых происходит нерест производителей, инкубация икры, расселение личинок из нерестовых гнезд, а также обитает молодь лосося разных возрастов. Нерестовые участки (НУ) характеризуются только наличием нереста и инкубации икры. Личинки в короткий период мигрируют с них в следствие неблагоприятных условий обитания. Выростные участки (ВУ) отличаются отсутствием нереста и сезонным заселением мальками с НВУ и НУ. Краткая характеристика участков приведена в табл. 2.

Глава 4. ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ ЛОСОСЯ РАЗНЫХ ВОЗРАСТОВ В РАЗЛИЧНЫХ ГИДРАВЛИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Типы станций обитания. Развитие особенностей поведения в ряду личинки-сеголетки-пестрятки обусловлено перемещением их по мере роста в сенсорно-обогащенные условия жизни. Личинки, покинувшие нерестовое гнездо несколько суток назад, обитают в межгалечном пространстве, где скорость течения минимальна – 0,5–3 см/с. Малые размеры (2,3 см) способствуют нахождению их в однородном слое потока. Расселяясь по участку, личинки совершают короткие (0,5–2,5 см) и редкие (1–3 за 15 мин) пищевые броски. Зрительная изоляция из-за неровностей рельефа способствует отсутствию между ними взаимовлияния. Отмеченные условия определяют однообразие поведения личинок.

Сеголеткам, со второй половины июля, и пестряткам в летний период свойственно территориальное поведение, которое

Краткая характеристика участков обитания молоди лосося

Показатели	Участки рек Лижмы и Варзуги			
	Плесь	Перекаты	Протоки	Ручьи
Тип участка: НВУ, НУ или ВУ	НУ на отмелях	НВУ, НУ, ВУ	НВУ, ВУ	ВУ, ред- ко НВУ
Рельеф	чащеоб- разный с подъемами	подъем, гребень, свал	плесовый и пере- катный	плесовый и пере- катный
Скорость потока, М/С	0,6±0,04	1,1±0,3	0,7±0,05	0,8±0,06
Глубина, м	1,6±0,5	0,6±0,07	0,5±0,06	0,4±0,08
Тип грунта	песчано- галечный, заилен	галечно- валунный	галечно- валунно- песчаный	галечно- валунно- песчаный
Проективное по- крытие расте- ниями, %	менее 1	менее 1	1-15	30-70
Сезонное засе- ление молодью	при скате или рас- селении	постоянно	до межени или постоянно	постоянно или до межени
Плотность обита- ния, рыб экз./м ²	не обн.	0,6-1,5	0,3-0,8	0,2-1,0

характеризуется обитанием рыб на микростациях и проявлением разнообразных стереотипов. С помощью подводных наблюдений установлены 3 основных типа микростаций молоди лосося: неконтактная, контактно-обзорная и контактная в укрытии (термины "контактные" и "неконтактные" применяются для обозначения наличия или отсутствия тактильного контакта рыбы с грунтом).

Неконтактная микростация. Общим для всех ее модификаций является положение рыбы в толще воды в период активного кормления дрифтом беспозвоночных организмов.

Модификация 1 характерна для серебристых пестряток, покатников и редко для пестряток, встречается на границе свала порога и начала плеса (глубина 2-3 метра). Рыба находится в толще воды на расстоянии до 1 м от грунта и постоянно медленно работает хвостом, грудные плавники широко расставлены и позволяют ей "планировать" (рис. 5,А). Малек схватывает плывущие на него пищевые объекты или незначительно отклоняется за ними в сторону, возврата на прежнее место не происходит, при этом радиус действия сохраняется до 1 м (рис. 5,Б).

Агрессивности по отношению к соседним особям не проявляется. Рыба на микростанции держится в течение нескольких дней, затем малек перемещается на верхний порог или скатывается вниз по течению. Ночью молодь скрывается на дне.

Модификация 2 типична на мелководных плато. Пестрятка, возрастом 2+, 3+, зависает в толще воды в 5–15 см от дна в зоне с локальным круговым потоком воды, возникающим перед крупным валуном или за ним (рис. 5,В). Не касаясь камней, рыба удерживается в водяном подпоре грудными и брюшными плавниками, складывая и распуская их, и поправляя ориентировку тела хвостом в зависимости от силы пульсирующего речного потока. Территориальность пестряток проявляется в агрессивном или оборонительном поведении, направленном на вторгающихся особей своего или чужого вида, и даже в канибализме. Обитание малька летом на избранной микростанции длится 1,5–2,5 месяца. Однако, рыба может иметь 2–3 равнозначные позиции контактно-обзорного типа (см. ниже) и периодически (через 15–40 мин) совершать переходы между ними (рис. 5,Г).

Модификация 3 или "водоворот" встречается редко в порожистых участках и характерна для пестряток возрастом 2+ или 3+ (рис. 5,Д), Молодь находится за валуном в постоянном круговом вращении и, не совершая поступательных движений, удерживает свое положение, раздвигая и складывая плавники. Сносимые потоком кормовые объекты (дрифт беспозвоночных) часто попадают в такие круговые движения воды и рыбы их заглатывают. Нахождение пестрятки в "водовороте" не превышает нескольких минут и повторяется 5–40 раз в течение светового дня с переходами на микростанции другого типа (рис. 5,Е). Пестрятки практически не влияют друг на друга даже при плотностях 1,6–1,8 экз/м², т.к. высокая скорость придонного потока (0,7–0,8 м/с) служит естественным барьером.

Контактно-обзорная микростанция. Общим для всех ее изученных модификаций является связь поведения рыб с гидравлическим режимом потока, определяющим степень контакта малька с грунтом. Микростанция встречается перед сливом порога на предпороговых и пороговых участках, заселенных летом пестрятками, а со второй половины июля и сеголетками. Поза рыб наблюдательная с ориентировкой против течения.

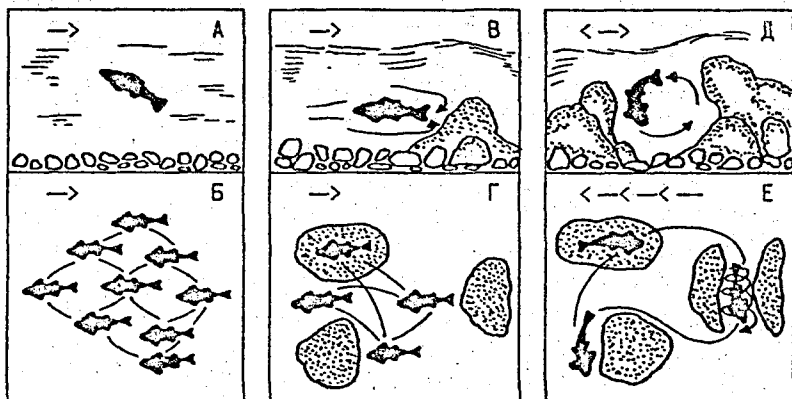


Рис. 5. Модификации неконтактной микростанции. А, В, В – вид сбоку, Б, Г, Е – вид сверху.  – позиции пестрятки

Модификация 1. Пестрятка удерживается на возвышенности вала грудными плавниками (две точки опоры), брюшной и хвостовой плавники на плаву. Рыба слегка работает хвостом, корректируя положение тела (рис. 6, А). Скорость течения незначительна – 0,18–0,3 м/с.

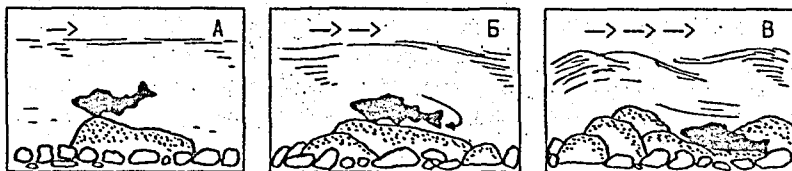


Рис. 6. Модификации контактно-обзорной микростанции

Модификация 2. Рыба удерживается на грунте грудными и брюшными плавниками одновременно (четыре точки опоры (рис. 6, Б). Хвост, при стягивании пестрятки потоком воды на край камня, выполняет функцию подруливания на прежнее место. Скорость течения изменяется в пределах 0,3–0,6 м/с.

Модификация 3. При максимальных придонных скоростях течения воды (около 0,7 м/с) молодь лосося прижимается к углублениям в валах грудными, брюшными, анальными и хвостовыми плавниками (шесть точек опоры, рис. 6, В). Хвост рыбы не работает, тело раскачивается пульсирующим потоком воды с

частотой около 1 раза в секунду и амплитудой до 1 см.

Для всех 3 рассмотренных модификаций существуют зависимости дальности перемещений и площадей охоты от скоростей потока (рис. 7).

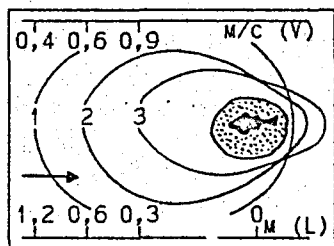


Рис. 7. Зависимость дальности пищевых бросков (L) пестрятки возраста 1+, 2+ и площадей проекции областей охоты (1, 2, 3) от скоростей течения (V):

$$1 - 0,87 \pm 0,08 \text{ м}^2,$$

$$2 - 0,63 \pm 0,07 \text{ м}^2,$$

$$3 - 0,44 \pm 0,05 \text{ м}^2$$

При появлении пищевого объекта на расстоянии 30–50 см от охотничьей точки, пестрятка поворачивает грудные плавники под углом вверх к встречному потоку воды и, работая хвостом, использует подъемную силу для выхода в поверхностные слои воды. Захватив корм, она поворачивает грудные плавники под углом вниз к встречному потоку и быстро опускается на прежнюю позицию, подрывая хвостом. Ориентировка при таком броске сохраняется головой против течения (рис. 8, А). В сильном потоке происходит переворачивание малька и моментальный сброс на 1,5–2,0 м по течению. Развернувшись, он лавирует между валунами, возвращаясь к своей микростации (рис. 8, Б). На мелководных участках со слабой скоростью течения возможно кормление рыбы на нескольких микростациях разного типа.

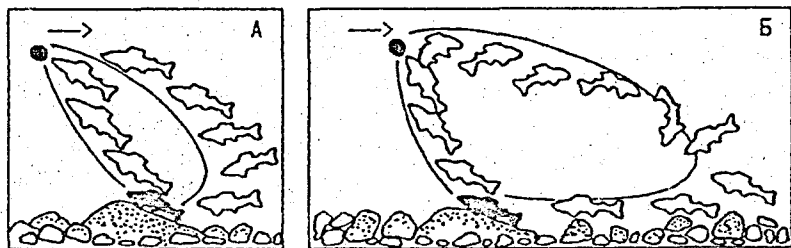


Рис. 8. Схема пищевых бросков пестрятки лосося. А - без разворота, Б - с разворотом

Контактная микростация в укрытии типична для порожистых

участков рек. В качестве укрытия молодь выбирает крупные валуны, расщелины между ними и подвалунное пространство. Пестрятки используют турбулентные завихрения от камней и ориентируются на локальный поток воды. Поэтому возникает разнообразие наблюдаемых поз (рис. 9, А, Б, В). В микроводоворотах малек часто схватывает добычу путем подбрасывания своего тела, при этом плавники остаются в контакте с грунтом.

Поведение молоди лосося в летний и зимний периоды существенно различается. Если летом у рыб проявляется территориальность, высокая пищевая активность (20 бросков/15 мин), агрессивность, в виде преследования пестряток — "нарушителей", ярко выражены реакции испуга и осторожности, то при температуре ниже 12–8°C молодь скрывается в грунте от воздействия потока, становится малоподвижной и заторможенной.

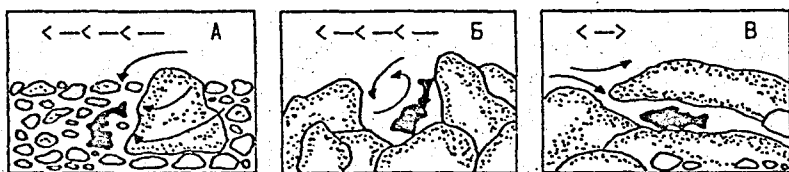


Рис. 9. Контактные микростации в укрытии

Предпочтительное поведение и динамика ската. Наблюдениями, подтверждающими данные А.Р.Митанса (1967), Э.Л.Бакштанского с соавторами (1980) и др. установлено, что в начале и в конце ската преобладают одиночные и групповые перемещения смолтов, и только в период основного хода миграция идет стаями. На р.Варзуге начало и конец суточных пиков ската имеет аналогичную картину. При затяжной весне миграционные пики не проявляются, и стаи не образуются. Скат одиночных рыб или групп (2–6 экз.) идет постоянно в условиях освещенности выше 16 лк, а ниже 15–10 лк, и в ночное время (десятые доли лк) ската нет. При охлаждении воды до 13–10°C миграция прекращается. Длительная задержка повышения температуры влияет на краткосрочность ската (3–5 дней).

Образование стаи происходит следующим образом: серебристые пестрятки (3+, 4+) при прогреве воды свыше 13°C появляются из укрытий и совершают поисковые движения в пелагиали, активно питаются. В результате потери контакта с грунтом они

постепенно стягиваются течением на границу переката с плесом. В скоплении рыб до 30–60 экз. возникают стайные рефлексы. Некоторое время на границе перекат–плес рыб сдерживают изменяющиеся гидравлические условия. Случайное выдвижение лидера вызывает перегруппировку рыб в стаю каплеобразно-заостренной формы (что соответствует данным В.Д.Нестерова (1985), способную активно мигрировать к устью реки. Длина стаи достигает 3–3,5 м, ширина до 1 м, а расстояние между особями 0,07–0,20 м. Скот идет на глубине 0,1–0,2 м от поверхности по основному потоку (0,2–0,6 м/с). Поиск безопасного прохода совершается маятниковыми движениями развернувшейся против течения стаи, а заканчивается поворотом по течению нескольких особей и привлечением за собой остальных. По окончании суточного периода ската (утреннего в 5–8 ч, дневного в 12–16 ч или вечернего в 17–21 ч) стаи распадаются на поргах и перекатах. Восстанавливается территориальное поведение рыб.

Глава 5. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РЕОРЕАКЦИИ ДИКОЙ И ЗАВОДСКОЙ МОЛОДИ ЛОСОСЯ РАЗНЫХ ВОЗРАСТОВ

При изучении динамики поведения молоди лосося разного возраста в потоке экспериментально исследованы *функциональные характеристики реореакции*. Реореакция включает в себя локомоторную и ориентационную компоненты (Павлов, 1979). Из показателей локомоции исследованы пороговая скорость течения ($V_{пр}$) и критическая скорость течения ($V_{к}$). Из показателей ориентации – оптомоторная реакция (зрительный механизм ориентации): пороговая ($O_{пр}$) и критическая ($O_{к}$) скорости движения зрительных ориентиров.

Установлено, что показатели $V_{пр}$ и $V_{к}$ в онтогенезе рыб разворачиваются в противофазе (рис. 10, А). Значение $V_{пр}$ снижается с ростом рыб, а значение ($V_{к}$) растет. Однако, по мере приближения смолтификации ($L > 8$ см), этот процесс становится противоположным. Показатель $V_{пр}$ возрастает при одновременном снижении $V_{к}$. В результате уменьшается чувствительность (обратная величина $V_{пр}$) рыб к минимальному течению и способность их противостоять сильному потоку. У заводских рыб начальное изменение исследуемых показателей совпадает с дикими, но в дальнейшем их амплитуда уменьшается (рис. 10, Б).

Характер изменений ~~показателей~~ оптомоторной реакции

БИБЛИОТЕКА

Карельского научного
центра РАН

145469к

(рис. 10, В) диких особей соответствует таковым для реореакции. Однако у заводской молодежи (рис. 10, Б, Г) совпадают только O_x и V_x , динамика показателя O_{np} противоположна V_{np} . Различаются абсолютные величины ($O_{np} < V_{np}$, $O_x > V_x$), что свидетельствует о большей чувствительности зрительного механизма, чем общего ответа организма на течение (реореакция).

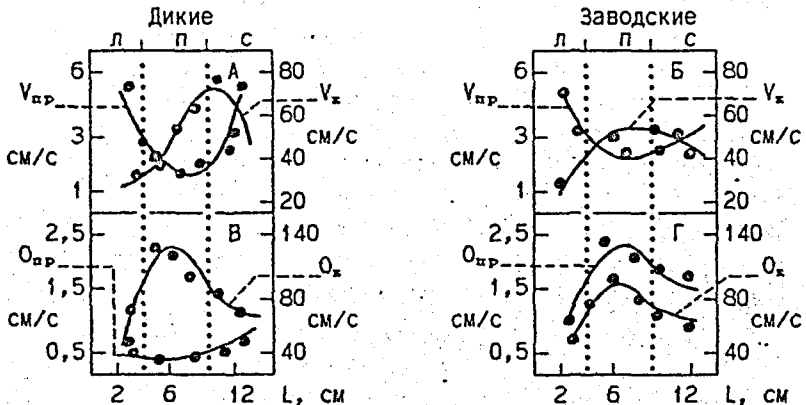


Рис. 10. Зависимости функциональных характеристик реореакции (V_{np} , V_x) и оптомоторной реакции (O_{np} , O_x) молодежи лосося от длины рыб (L): "л" — личинки, "п" — пестрятки, "с" — смолты

Анализ зависимостей показал, что личинки обладают показателями высокой пороговой и низкой критической скоростями течения для реореакции, которые меняются противоположно у сеголеток с выходом их на поверхность грунта под прямое воздействие основного потока. Эти характеристики усиливаются у пестряток до периода их смолтификации. Во время смолтификации происходит смена территориального поведения рыб на пелагическое, что сопровождается ухудшением пороговой реакции и снижением показателя критической скорости. Причина расхождения функциональных характеристик реореакции диких и заводских рыб заключена в различиях гидравлических условий обитания.

Исследования в интервале температур 2,5–25°C определили, что при низких значениях T°C показатель V_{np} максимальный, а V_x минимальный (рис. 11). Это объясняет одну из причин зимовки рыб в укрытиях: молодежь не способна при низких температурах

противостоять потоку. С ростом температуры возрастают значения $V_{кр}$ и снижаются $V_{пд}$, что происходит вплоть до температур, близких к летальным.

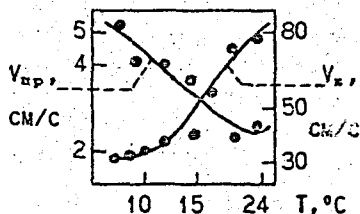


Рис. 11. Зависимости функциональных характеристик реореакции от температуры ($T, ^\circ\text{C}$): $V_{пд}$ — пороговая, $V_{кр}$ — критическая скорости течения

Распределение и поведение в реоградиенте. Экспериментами, выполненными на пестрятках (возраст 1+ и 2+) в реоградиентном лотке, установлено, что пассивное удержание рыб на дне, дальность пищевых бросков и размер территорий обитания зависят от величины скорости потока и от степени шероховатости грунта (использован гладкий пластик и 5 фракций, включая смеси). При отсутствии течения молодь лосося распределяется по лотку на различных типах грунта без видимой закономерности. В условиях реоградиента распределение рыб происходит в избираемом ими интервале скоростей течения. Верхняя граница интервала соответствует скорости, при которой молодь способна длительно и без локомоции удерживаться на месте. Продвинуть эту границу в сторону большей скорости, т.е. расширить площадь расселения рыб, можно путем использования грунтов с различной величиной гранул. Шероховатый грунт усиливает сцепление плавников с дном и формирует избираемый рыбами гидравлический режим придонного слоя потока. Мальки старшего возраста предпочитают грунт с большим диаметром частиц, соразмерных с длиной рыб. Наибольшая площадь в распределении молоди по дну лотка в условиях реоградиента ($V=0-0,9$ м/с) достигается при использовании смеси мелких (1–2,5 см) и крупных (10–15 см) фракций грунта.

Глава 6. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПОВЕДЕНИЕ РЫБ В ИСКУССТВЕННЫХ ГИДРАВЛИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Рекультивация на лесосплавной реке. Технический проект рекультивации порога Тюкка на р.Сяпсе и его практическая реализация предполагали восстановление выростных условий и

естественного нереста лососево-сиговых рыб. Оценка распределения и поведения рыб в восстановленных гидравлических условиях проводилась через год после рекультивации рельефа и грунта. Установлено заселение небольших краевых участков насыпного грунта (ширина 3–4 м) аборигенными видами ихтиофауны: подкаменьщиками (*Cottus gobio*) и усатыми гольцами (*Noemacheilus barbatulus*), общей плотностью 1 экз./м². Пространство перед порогом и сам порог не заселены рыбами, лишь на отдельных площадках встречено по 1 экз. на 30 м² тех же рыб. На контрольной протоке плотность подкаменьщиков и усатых гольцов достигает 0,4–1,2 экз./м², молоди лосося (0+, 1+)– 0,1–0,3 экз./м², редко встречается молодь форели (*Salmo trutta*) и хариуса (*Thymalus thymalus*).

Порог имеет вид плоской поверхности с небольшими глубинами (0,4–0,5 м) и отличается от естественных участков отсутствием мелководного плато и предгребневого подъема, т.е. мест нереста производителей и обитания молоди лосося разных возрастов. Состав грунта, определяющий гидравлические условия микростаций рыб, непригоден. Мелкая галька, песок и глина создают повышенную плотность дна на котором отсутствуют укрытия. Незначительное количество валунов препятствует расселению рыб, т.к. нет условий, формирующих придонный слой потока (толщиной 0,02–0,10 м и скоростью течения 0,015–0,300 м/с). Свал порога подвержен разрушению паводками. Все эти факторы отрицательно сказываются на заселении рекультивированного порога рыбой, т.к. распределение и поведение рыб разных возрастов зависят от гидравлических условий и с учетом ранее приведенных данных по рекам Лижма и Варзуга, требования к рекультивации рек должны быть следующими:

1) планирование рельефа дна порога (переката) в соответствии с пропорциями высокопродуктивных естественных порогов – мелководное плато 60 % (нерест, обитание сеголеток), предгребневое пространство 20 % и гребень 10 % (обитание пестряток 1+, 2+, 3+), свал 10 % (для закрепления грунта);

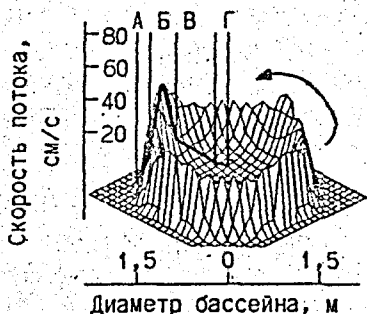
2) состав фракций грунта должен содержать – песка (0,1–1 мм) до 3 %, гравия (1 мм–1 см) 12 %, гальки мелкой (1–2,5 см) 8 %, гальки средней (2,5–5 см) 30 %, гальки крупной (5–10 см) 47 % и на 1 м² поверхности – 8–12 валунов (10–25 см).

Руководство предложенными требованиями позволит восстановить гидробиологический режим нерестово-выростного лососевого биотопа и обеспечить его длительную стабилизацию в реке, чего не было достигнуто на пороге Тюкка р.Сяпси.

Распределение и поведение рыб в рыбоводных бассейнах.

В бассейнах круглой формы площадь избегаемая молодью лосося составляет 49 % зимой и 35 % летом, в квадратных – 41 и 28 % и в прямоугольных 42 и 38 %. В прямоугольных бассейнах распределение неоднородно: зона кругового вращения рыб составляет в проекции на дно 40 % площади, при плотности 880 экз./м², а зона ориентации на локальные потоки – 18 %, при плотности 20–80 экз./м²; эффективно заселена лишь зона кругового вращения. Сходное распределение рыбы имеют в квадратных бассейнах.

В круглых бассейнах поведение рыб и плотности распределения различаются по кольцевым зонам, с соответствующими интервалами скоростей течения (рис. 11). Зона А – узкая полоса (0,06 м) пристеночного обитания, в которой плотность рыб



составляет 8–14 экз./м длины. Мальки располагаются один за другим, иногда попарно, касаясь друг друга плавниками. Рыбы ориентированы против течения, их грудные плавники прижаты потоком ко дну и стенке одновременно. Броски за пищу молодь совершает вдоль стенки и к поверхности

Рис. 11. Поле скоростей течения в круглом бассейне и зоны (А, Б, В, Г) распределения рыб

воды, иногда переходя в соседние зоны. Поведение рыб сходно с дикими пестрятками. Зона Б имеет площадь 35–49 % от общей. Рыбы избегают ее полностью, кроме "перебежчиков". Эта закономерность нарушается во время кормления. Зона В характеризуется высокой плотностью постоянно обитающих мальков (690 экз./м²) и круговым вращением (с периодом 15–20 мин) каплеобразного сгущения рыб, совершаемым против течения в толще воды или в контакте с дном. Скорость потока слабо влияет на броски

рыб за пищей, т.к. в момент кормления они скапливаются под кормушкой. Зона Г выделяется дезориентированностью мальков в слабом (0,5–1,5 см/с) потоке. Площадь ее кольца – 9 %, плотность рыб – 960 экз./м².

Во всех бассейнах поле скоростей потока крайне неоднородно, что определяет неравномерность распределения рыб и проявления ими различного поведения. Плавающая молодь концентрируется в районе водослива и отсюда ее слой клинообразно уменьшается к краям, где она распределена только на дне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Отношение молоди лосося к гидравлическим условиям участков рек динамично меняется как в процессе онтогенеза, так и в зависимости от сезона года. Это определяет агрегированное заселение участков молодью разных возрастов и в целом продуктивность рек. Наибольшее разнообразие в распределении рыб проявляется на типичных речных системах, где, отсутствие проточных озер, приводит к значительному колебанию уровня воды и, соответственно, к динамичному изменению гидравлических условий. Гидравлические условия влияют на сезонно-временное заселение рыбами участков рек и активное избирание ими благоприятных микростаций, характеризующихся определенным сочетанием уклона и рельефа русла, фракциями грунта и неоднородными полями скоростей течения. Анизотропные условия среды способствуют появлению разнообразных микростаций обитания молоди лосося и их модификаций, определяемых ограниченным объемом пространства подвижной водной среды и территорией дна. Молодь может обитать на разных типах микростаций и проявлять несколько стереотипных моделей поведения, различающихся по ряду признаков. Общим для всех микростаций является выбор рыбой позы, обеспечивающей ей эффективные пищедобывающие движения и минимизацию энергозатрат на удержание в потоке.

ВЫВОДЫ

1. Динамика пространственно-временной структуры распределения молоди лосося определяется пластичностью поведения рыб, связана с анизотропными условиями потока и направлена на оптимальное использование ресурсов реки.

2. Расселение личинок из нерестовых гнезд происходит в придонном слое потока и межгалечном пространстве. Направления активного расселения личинок корректируются основным и локальными потоками, что сопровождается их вымыванием из (гидравлически) неблагоприятных микростаций и групповым агрегированием на вновь избираемых.

3. На сезонное перераспределение молоди лосося влияет динамика уровня воды и температурного режима, особенно в весенний и осенний периоды, когда рыбы мигрируют к местам нагула или зимовки. С возрастом у пестряток усиливается агрегированность небольшими группами, а распределение смещается с мелководных плато на предгребневые и гребневые участки.

4. Разнообразные типы микростаций и их модификации, характеризующиеся стереотипным поведением молоди лосося в ограниченном объеме пространства, определяются неоднородностью потока на различных по морфологии участках рек.

5. В онтогенезе молоди лосося динамично меняется ее отношение к потоку. Личинки обладают слабой чувствительностью к потоку и сносятся при незначительных критических скоростях течений. С возрастом у пестряток чувствительность к потоку усиливается, одновременно растут и значения критических скоростей течения. С приближением смолтификации эти показатели снижаются из-за коренного изменения взаимодействия рыб с потоком, направленного не на сохранение участка обитания, а на миграцию по течению. Уменьшение критических и увеличение пороговых скоростей течения в зимний период определяет укрытие пестряток в грунте.

6. В рыбоводных бассейнах неравномерность распределения молоди лосося зависит от неоднородного поля скоростей потока, с чем, соответственно, связана низкая эффективность использования площадей бассейнов (40-60%).

7. Особенности распределения и поведения молоди лосося в естественных условиях должны учитываться в рыбоводстве и при рекультивации рек, т.к. их недоучет приводит к выращиванию слабо приспособленной к зарыблению рек молоди и к отсутствию условий жизнедеятельности рыб на рекультивированных участках.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Шустов Ю.А., Шуров И.Л., Веселов А.Е. Экспериментальное изучение влияния температуры на физические способности молоди озерного лосося *Salmo salar L. morpha sebago Girard* // Тез. докл. Всес. совещ. по лососевидным рыбам. -Тольятти, 1988. С. 390-392.
2. Шустов Ю.А., Шуров И.Л., Веселов А.Е. Влияние температуры на физические способности молоди озерного лосося *Salmo salar sebago* // Вопросы ихтиологии. -1989. -Т. 29, вып. 4. -С. 676-677.
3. Веселов А.Е. Особенности поведения и распределения личинки семги (*Salmo salar L.*) в речных условиях // Актуальные проблемы биологии и рационального использования природных ресурсов Карелии: Тез. докл. Респ. конф. мол. ученых, спец. и студ. -Петрозаводск, 1989. -С. 17-19.
4. Веселов А.Е., Кузьмин О.Г. Поведение покатников молоди атлантического лосося (*Salmo salar L.*) в реке Варзуга // Актуальные проблемы биологии и рационального использования природных ресурсов Карелии: Тез. докл. Респ. конф. мол. ученых, спец. и студ. -Петрозаводск, 1989. -С. 19-20.
5. Веселов А.Е. Экологические особенности поведения молоди семги реки Варзуги в зимний период // Проблемы охраны окружающей среды Севера: Тез. докл. Всесоюзн. науч. конф. мол. ученых и спец. -Мурманск, 1990. -С. 47-48.
6. Веселов А.Е. Условия распределения нерестовых бугров атлантического лосося в реке Варзуге // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. IV региональной конф. -Архангельск, 1990. -С. 138-139.
7. Веселов А.Е. Оценка плотностей и условий обитания молоди лосося (*Salmo salar L.*) на биотопах реки Варзуги // Актуальные проблемы биологии и рациональное природопользование: Тез. докл. конф. мол. ученых и студ. -Петрозаводск, 1990. -С. 17-18.
8. Веселов А.Е. Типы микростадий обитания и особенности поведения молоди пресноводного лосося в реке Лижме (бассейн Онежского озера) // Биологические ресурсы водоемов Балтийского моря: Тез. докл. 23 науч. конф. -Петрозаводск, 1990. -С. 65-67.
9. Веселов А.Е., Шустов Ю.А. Сезонные особенности поведения и распределения молоди пресноводного лосося *Salmo salar L. morpha sebago Girard* в реке // Вопросы ихтиологии. -1991. -Т. 31, вып. 2. -С. 346-350.
10. Веселов А.Е. Особенности поведения молоди пресноводного лосося *Salmo salar L. morpha sebago Girard* в реке Лижма (бассейн Онежского озера) // Притоки Онежского озера. -Петрозаводск, 1991. -С. 149-158.
11. Веселов А.Е., Маслов С.Е. Исследование нерестово-выростных участков в аспекте рекультивации // Биологические исследования растительных и животных систем. -Петрозаводск, 1992. С. 66-78.