

ОБЗОРЫ

УДК 507 – 151:597.553.2

ПОВЕДЕНИЕ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ (SALMONINAE)

© 2013 г. А. А. Яржомбек

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, 107140

Поступила в редакцию 02.03.2012 г.

Окончательный вариант получен 16.07.2013 г.

В образе жизни и поведении представителей подсемейства лососевых рыб много общего, но имеются и существенные отличия. Наблюдаются как донное обитание, так и пелагический образ жизни. Образ жизни может меняться в ходе онтогенеза. Агонистическое и стайное поведение проявляется в разной степени не только у разных видов, но и на разных этапах онтогенеза, а также в зависимости от внешних влияний и условий содержания в искусственных условиях.

**Ключевые слова:** лососи, поведение, личинки, мальки, миграция, нерест.

ВВЕДЕНИЕ

Лососевые рыбы (подсемейство Salmoninae) являются важными объектами рыбного хозяйства России. Ряд проходных лососевых, прежде всего, дальневосточные лососи (род *Oncorhynchus*) – один из важнейших объектов добычи. В последние годы улов лососей РФ составляет величину порядка 0,5 млн т. Радужная форель (*Parasalmo mykiss*) – главный объект холодноводного товарного рыбоводства. Благородный лосось, сёмга (*Salmo salar*) в настоящее время не играет значительной роли в промышленном рыболовстве, но с большим успехом и в больших масштабах выращивается в Норвегии. Попытки использовать этот опыт предпринимаются и на российском Кольском Севере. Успешно выращиваются лососи в Японии, Шотландии, Исландии, Швеции, Чили. Кумжа (*Salmo trutta*), ленки (*Brachymystax spp.*), таймени (*Hucho spp.*), голец (*Salvelinus spp.*) являются в основном объектами любительского и спортивного рыболовства. Большое внимание уделяется как в России, так и за рубежом «шастильному» лососевому хозяйству – выращиванию мальков проходных лососей (горбуша – *Oncorhynchus gorbuscha*, кета – *O. keta*, перка – *O. nerka*, сёмга – *S. salar*, кумжа – *S. trutta*) с выпуском в естественную среду. Осуществляются усилия для искусственного поддержания «краснокнижных» представителей лососевых каспийского лосося (*S. trutta caspius*) и черноморского лосося (*S. trutta labrax*).

Предпринимаются с разной степенью успешности попытки интродукции этих ценных рыб в совершенно чуждые для них водоёмы как северного, так и южного полушария Планеты. Промысел лососей основан на применении пассивных (ставные невода, жаберные сети) и активных (закидные невода, тралы) орудий лова в море и в нерестовых реках. Организация крупномасштабного промысла дальневосточных лососей требует оперативного и длительного прогнозирования численности и подходов к берегам. Все эти аспекты лососевого хозяйства и охрана ресурсов требуют объективных знаний поведения рыб, от которых зависит

успех мероприятий. Исследования поведения лососевых рыб в течение последнего столетия проводятся весьма интенсивно в России, Америке, Канаде, Великобритании, Японии и других странах. Благодаря их практической значимости, а также использованию в качестве объектов эволюционных и экологических исследований накоплен огромный эмпирический материал по различным сторонам жизни этой группы рыб. Публикации, посвященные поведению лососевых рыб, касаются, как правило, отдельных этапов жизни этих рыб.

Цель настоящего обзора – краткое рассмотрение изменений поведения хозяйственно важных лососевых от эмбрионального периода до нереста в связи с рыболовными мероприятиями и промыслом. Кроме того, поставлена задача рассмотреть различия такого модуса поведения как агрессивность и стайность между представителями разных видов и влияние условий обитания и содержания в неволе.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом и основанием для данного обзора послужили наблюдения за лососевыми (дальневосточные лососи, радужная форель, сёмга, голец) во время ихтиологических, гидрологических, экологических и физиологических исследований на Камчатке, Сахалине и Кольском полуострове (1958–2013 гг.) – озёра Дальнее, Ближнее, Азабачье, Курильское, Крюминское, Тополовое (Камчатка), Тунайча (Сахалин), реки Паратунка, Озерная, Хайлюля, Дранка, Плотникова, Зимник (Камчатка), Протока Тунайча, Очепуха, Поронай (Сахалин), Лувеньга, Порья (Кольский полуостров) и другие. Кроме визуальных наблюдений использовались фотографирование и видеосъёмки с мостов, наклонных шестов, воздушных шаров, естественных возвышенностей и искусственных сооружений (Яржомбек, Самарский, 2003; Яржомбек, Нестеров, 2007; Яржомбек, Бадулин, 2008). Проводились подводные наблюдения с использованием легководолазного оборудования. Исследования и наблюдения лососей и форелей проводили также в аквариальных условиях при работе в лабораториях ТИПРО, ВПИРО и ВНИИПРХа. Все эти годы прослеживался поистине огромный массив литературы, посвященный этой важной для рыболовства и рыбодства группе рыб.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В облике и образе жизни представителей подсемейства лососевых рыб (сёмги, проходных и жилых подвидов кумжи, дальневосточных лососей, проходных и жилых подвидов стальноголового лосося, голец, ленков, тайменей) много общего, но имеются и существенные отличия.

Организм у всех лососевых образуется из весьма крупной икринки, развивающейся в пресной воде реки или озера, как правило, в грунтовом «гнезде». На свободу выклеывается крупный «свободный эмбрион», который постепенно становится активно плавающей личинкой, после рассасывания желточного мешка и образования чешуи рыбка называется мальком. Далее малёк растёт и или созревает в пресноводном водоёме, или совершает миграцию в море (или в озеро), откуда при созревании гонад возвращается в пресные воды для нереста, сопровождающегося специфическим нерестовым и гнездостроительным поведением.



**Поведение эмбриона** можно обсуждать, если под термином «поведение» понимать двигательные акты. Известны движения поверхности протоплазмы, окружающей желток ещё до того, как сформируется какое-либо подобие рыбки. Эти волнообразные движения перемешивают перивителлиновую жидкость, способствуя газообмену и диффузии продуктов метаболизма через оболочку. При формировании подвижного хвостового отдела эту функцию выполняет уже сформированный эмбрион. При раздражении, например, какими-либо едкими веществами, эндогенными метаболитами и, возможно, при дефиците кислорода эти движения учащаются. На последних стадиях эмбриогенеза энергичные движения хвостовой части тела разрушают оболочку, «разъединенную» ферментом «желез вылупления», которые находятся на головной части тела. Здоровый энергичный эмбрион вылупляется хвостом вперёд, слабый – головным концом.

**Свободным эмбрионом** называется рыбка в течение нескольких суток после вылупления из икорной оболочки. У большинства исследованных видов лососей, форелей и гольцов икра развивается в грунте. У некоторых гольцов и ленков икра вымётывается на поверхность галечного грунта, закатываясь между камушками. Описаны кладки икры без закапывания у американской озерной палии *Salvelinus namaycush* (Carey, 1985). По всей вероятности, не закапывают икру мелкие вариететы мальмы (*S. malma*) и форелей. Свободные эмбрионы всех видов лососевых обладают подвижностью и чётким отрицательным фототаксисом. Оказавшись на свету, они активно внедряются в грунт на глубину до 20 м. Я наблюдал, как свободные эмбрионы кижуча через несколько минут после помещения в отгороженный в русле ручья вольер оказывались снаружи от вкопанной доски. В ночное время свободные эмбрионы могут выходить на поверхность (Carey, Noakes, 1981). При невозможности внедриться в грунт эмбрионы массами скапливаются в наиболее затененных местах. Там, где им «не нравится», они движутся, там, где условия комфортные, они успокаиваются. На дне аквариума свободные эмбрионы радужной форели сначала находятся в позе опора на желточный мешок с хвостом вверх под углом 45°. Через 6 суток при 15°C и до возраста 18 суток они находятся в положении на боку. Затем отрицательный фототаксис пропадает, и они равномерно распределяются по аквариуму, держа тело горизонтально. Постепенно начинают отрываться ото дна. В это же время начинает проявляться пищевое поведение, а у ряда видов и взаимная агрессивность. Поведение свободных эмбрионов сёмги имеет некоторые фазы: 9 суток – на боку, затем – под углом ко дну, в возрасте 20 суток – потеря отрицательного фототаксиса и равномерное распределение, 23 суток – опираются на грудные плавники. 30-суточные особи уже являются личинками. Их плавники сформированы. Остатки желтка ещё просвечивают на брюхе. Особи плавают в толще воды, опускаясь ко дну при испуге (Dill, 1977). Горбуша на этой стадии уже начинает катадромную миграцию к морю – сначала по ночам, затем и в светлое время суток. Исследование раннего периода жизни горбуши (1–37 суток) показало (Godin, 1980), что уже через 3 суток наблюдается активное движение и образование поляризованных стаяк, распадающихся при ночной освещенности (менее 1 люкса). Через 2 недели после выклева отрицательный фототаксис заменяется положительным. Личинки начинают питаться. Касумян (2011) отмечает одновременное исчезновение положительного тигмотаксиса и отрицательного фототаксиса у личинок лососевых через несколько недель после вылупления.

**Мальковый период** жизни лососевых изучен довольно подробно. Это связано как с доступностью рыб на этой стадии для наблюдений и экспериментов, так и с важностью этих сведений для рыбоводства и охраны запасов.

Следует уточнить, что такое мальки. В англоязычной литературе есть термин «фингерлинг», т.е. величиной с палец. Но эти рыбки только размером отличаются от неполовозрелых особей величиной с ладонь, а то и с локоть. В литературе мальками обычно называется молодь проходных лососей во время пресноводного периода и мелкие неполовозрелые особи пресноводных лососей. Крупных неполовозрелых особей мальками не называют.

В исследованиях мальков, неполовозрелых и созревающих особей имеют место несколько направлений, которые можно рассмотреть по отдельности, хотя эти явления происходят одновременно: 1) агрессивности и стайность, 2) распределение и подвижность в водоеме в зависимости от условий, 3) пищедобывательное поведение (фуражирование), 4) покатное поведение у проходных видов, 5) поведение проходных лососей в море, 6) поведение при анадромной миграции, 7) нерестовое поведение, 8) поведение в рыбоводных емкостях при массовом выращивании, 9) попытки управления поведением, 10) элементы нервной деятельности, прежде всего, образование условных рефлексов, динамических стереотипов и другие элементы обучения.

**Агрессивность и стайность** являются антитезами в поведении лососевых. Они проявляются в разной степени у разных видов, на разных этапах онтогенеза и при разных обстоятельствах. Кроме того, в ряде случаев имеет место индифферентность.

*Кижуч.* Сразу после вылупления свободные эмбрионы по отношению друг к другу индифферентны. После рассасывания желточного мешка мальки в экспериментальных условиях проявляют выраженную агрессивность. При экспериментах с зеркалом демонстрируют агрессивность по отношению к своему отражению, демонстрируют пятнистую окраску, становясь боком, и делают выпады в сторону «противника» (Swain, Riddle, 1990). Выращенные в рыбоводных бассейнах мальки в экспериментальных условиях оказывались даже более агрессивными, чем «дикие».

В естественных условиях (в ручьях) при большой численности мальки избирают удобные места постоянного обитания и рассредоточиваются с плотностью от 1 до 1,75 шт. на  $m^2$ , стаиваются «резидентами», агрессивно охраняющими свой участок. Резиденты более агрессивны к крупным чужакам, чем к мелким, и более агрессивны при высокой накормленности (Dill, 1978). В естественных ручьях доминантные особи выбирают участки на перекатах, менее активные обитают на плёсах и промежуточных участках в качестве «бродяг». Резиденты 3/4 времени проводят на своих участках, 13% времени посвящали питанию и 5% – агрессии на границах участков и в столкновениях с «бродягами». Бродяги половину времени посвящали плаванию, 2–10% – питанию и 3–10% – стычкам (Puckett, 1985). Чапмен (Chapman, 1962) рассматривал агрессивность мальков кижуча как фактор равномерного расселения популяции по территории. К зиме, когда интенсивность кормового поведения понижается, мальки перебираются на места с более тихим течением. Рассредоточение зимой остается, хотя домашние участки сокращаются до плотности поселения 2 шт./ $m^2$ . Низкая температура воды понижает как фу-



ражную активность, так и взаимную агрессивность (Nicolson et al., 1994). Зимой мальки кижуча выбирают убежища на тем меньших глубинах, чем сильнее течение и ниже температура (Bustard, Narver, 1975a,b). К весне взаимное отторжение еще более понижается и плотность может возрасти до 5 шт./м<sup>2</sup>. Летом, несмотря на выраженную агрессивность, при мотивации, направленной на противостояние внешним факторам (сильное течение, хищники), терпимость друг к другу может увеличиваться. Доминирование более крупных мальков по отношению к более мелким уменьшается при наличии общей угрозы хищников. В древесных завалах и купах водорослей — убежищах от сноса сильным течением — мальки могут находиться при плотности 10–20 шт./м<sup>2</sup> (Есин, Чалов, 2011). На относительно мелководье (глубина 1–2 м) на оз. Дальнем (Камчатка) мальки кижуча не привязаны ко дну, а кормятся воздушными насекомыми вблизи поверхности воды. Они рассредоточены, стай не образуют. При попадании на воду насекомого или при бросании в воду небольшого предмета мальки устремляются к объекту — «кто первый». При содержании большого количества мальков в тесном бассейне (несколько десятков) агрессивного поведения не наблюдается.

*Сима* на ранних этапах мальковой стадии развития демонстрирует стайное поведение. После достижения длины тела 20 мм на боках появляются контрастные овальные темные пятна. Постепенно возрастает агрессивность и увеличение дистанции в стае. Появляются агрессивные резиденты и уступающие при стычках «бродяги» (Maeda, Hidaka, 1979). На Хоккайдо распространено любительское ужение молоди симы (вместе с гольцами) «на мушку», поскольку двухлетки симы могут достигать массы тела порядка 20 г. При смолтификации отмечено понижение агрессивности (Hidaka, Maeda, 1983).

*Чавыча* в условиях массового выращивания не демонстрирует агрессивности (Brett et al., 1982), но в естественной среде проявляет резидентность.

*Кета* вместе с горбушей и неркой Хоаром (Hoar, 1976) отнесена к стайным рыбам во время малькового периода жизни. Однако имеются интересные наблюдения (Mason, 1974), показывающие, что в коротких реках, таких как Лимн Крик в Британской Колумбии (длиной всего в полмили), мальки кеты одиночны и агрессивны как к особям своего вида, так и к малькам кижуча. Автор связывает это с тем, что в длинных реках в ходе длительного ската (например, в р. Амур — более 1000 км) рыба успевает кормиться и расти в ходе катадромной миграции, в отличие от мальков кеты в коротких реках, где им приходится задерживаться для питания и роста. Имеются и прямые экспериментальные указания на иерархическое, агрессивное поведение кеты (Yamaguchi et al., 1981). Авторы помещали в аквариум 50 × 140 см шесть мальков кеты и наблюдали иерархические отношения. Альфа-особь занимала 1/2–3/4 площади дна и активно отстаивала владения, демонстрируя типичные агрессивные акты: замирание с разинутой пастью, демонстрацию пятнистого бока, наскоки. Постепенное подсаливание воды в аквариуме, имитирующее переход к морской жизни, не приводило к умиротворению. Очевидно, проявление агрессивности или стайности у кеты зависит от обстоятельств. При массовом выращивании и подкармливании мальков кеты взаимная агрессия не отмечается. Кета в больших масштабах (миллионы) подращивается перед выпуском «в природу» на японских и сахалинских рыбодобывающих заводах. Рассредоточение и постоянные соседи стимулируют агонистическое поведение. В предустыевых пространствах



моря после ската из рек удается наблюдать «эквипотенциальные» стайки мелких мальков кеты.

*Нерка* с раннего малькового периода имеет склонность к образованию стай – сначала в литорали озера, а затем в открытой акватории. Удастся наблюдать «дирижаблеобразные» стаи молоди в эпилимнионе как летом, так и зимой – через «майны» при постановке сетей. Характер уловов в озере жаберными сетями также указывает на то, что молодь нерки держится скоплениями. Нельзя конечно исключить, что стаи образуются и распадаются в зависимости от различных условий. Известно, что стаи рыб распадаются по ночам, когда пропадает зрительный контакт между особями. Бугаев (1995) обнаружил в оз. Азабачье нерку из других озёр бассейна р. Камчатка (различается по характеру чешуи).

Исследование реореакции (оптомоторной реакции) мальков нерки Курильского озера (Pavlov et al., 2013) показало, что сопротивление сносу течением проявляется различным образом в зависимости от местообитания и обстоятельств. Сплывающие по течению мальки и стайки мальков в прибрежье по большей части не сопротивляются сносу. Ночные прибрежные агрегации и мальки из озёрной литорали, наоборот, обычно проявляют выраженную оптомоторную реакцию. Бурное быстрое течение на стрежне р. Озерная вряд ли позволяет покатникам нерки осуществлять какую-либо взаимную ориентацию.

Следует заметить, что кроме проходной озёрной нерки, серебристые мальки которой обитают в пелагиали озёр и питаются планктоном, существует также «реофильная» проходная нерка, молодь которой обитает в реке и является «пестряткой» – очень похожа на мальков кижуча. Особенности её поведения в естественном водоёме неизвестны, но на рыбоводных заводах при выращивании в массе агрессивность не отмечается. Не известно также поведение мальков жилой озёрной нерки – «кокани», обитающей в озере Кроноцком и питающейся не только планктоном, но и бентосом.

При выращивании молоди нерки в условиях как высокой, так и низкой плотности в бассейнах и небольших ёмкостях агрессивных актов не наблюдается (Brett et al., 1969).

*Горбуша.* Хоар (Hoar, 1976) при классификации лососей отнес горбушу вместе с неркой и кетой к рыбам, склонным к стайности (в мальковом возрасте). Действительно, при выращивании мальков горбуши в аквариуме, даже при небольшом числе особей, «агонистического» (агрессивного) поведения я не наблюдал.

*Сёмга.* Исследователи поведения молоди семги всегда обнаруживали в естественных условиях «резидентов» – рыб, придерживающихся определённого «домашнего» участка площадью от 1 м<sup>2</sup> и более. Рыбки агрессивно отстаивают своё право на владение, преследуя агрессоров на расстояние до 2 м (Веселов, Шустов, 1991). Согласно сводке литературных данных (Бакштанский и др., 1980), средняя площадь занимаемых участков зависит от размера мальков (м<sup>2</sup>/шт.): 2,5 см – 0,011, 4,5 см – 0,3, 6,0 см – 3,5, 9,0 см – 4, 12 см – 6,9, 15 см – до 76. Гуннес (Gunnnes, 1976) в рыбоводных ёмкостях наблюдал у 6-месячных мальков агрессивность вплоть до каннибализма. Агрессивность проявляется не только к особям своего вида (Symons, Heland, 1978). При недостаточном количестве удобных «домашних участков» часть особей становится «бродягами», которые могут образовывать стайки. Зимой, при низкой температуре воды мальки лосося становятся вялыми

и малоподвижными, и поэтому агрессивности не отмечалось. Если у малька есть какая-нибудь «первостепенная забота», прочие поведенческие моды ослабевают. При подводных наблюдениях на порогах р. Порья (Кольский полуостров) можно было видеть мальков, типичным для них образом противодействующих сильному течению, – на валунах они «присасывались» к субстрату посредством грудных плавников. Их пугливость в это время настолько притуплялась, что до них можно было осторожно дотронуться.

При производстве товарной семги в промышленных масштабах (Норвегия экспортирует до 500 тыс. т) агрессивность не является помехой ни при выращивании товарной рыбы в морских садках, ни при выращивании посадочного материала в пресноводных бассейнах. Характерный тигмотаксис (привязанность ко дну) пестряток семги пропадает при бассейновом выращивании в больших массах.

*Кумжа* обитает в озёрах и ручьях, придерживается домашних участков и активно возвращается после искусственного перемещения в другое место водоёма (Timmermans, 1976; Tytler et al., 1978). Плотность распределения дикой кумжи в речках Южного Уэльса – 0,03–0,19 экз./м<sup>2</sup>. Количество кумжи в небольших реках лимитируется числом потенциальных убежищ (Wesche, 1974). Оставшиеся без удобных участков особи ведут подвижный образ жизни. При стычках отмечено специфическое умиротворяющее поведение подчинённых особей (North, 1979). При массовом выращивании агрессивность не проявляется, но при наличии очень больших различий в размере может иметь место каннибализм. Выпущенные с рыбоводного хозяйства особи активно перемещались вниз по течению на 6–9 км (Scullion, Edwards, 1979).

*Радужная форель*. При товарном выращивании форели в проточных бассейнах, пресноводных и морских садках в условиях большой численности и плотности она ведет себя как типичная стайная рыба и проблем с агрессивностью не возникает. При ограниченной численности агрессивность проявляется явно. Для физиологических экспериментов мне пришлось взять из общего густо – населённого бассейна пять особей форели весом приблизительно по 250 г и посадить их в проточный аквариум ёмкостью в 200 л. Через несколько часов среди рыб обнаружили иерархические отношения. Одна доминантная особь, внешне ничем от других не отличающаяся, стала «альфа»-особью. Четыре остальные особи «стояли» в позе смирения головой вверх, брюхом наружу по углам аквариума. «Альфа» активно плавала по аквариуму, время от времени толкая и покусывая подчинённых. За ночь из аквариума четыре подчинённые особи выбросились в шель у крышки. С оставшейся особью я работал несколько месяцев. Она привыкла к различным манипуляциям, была послушна, как домашнее животное, – ела из рук и позволяла себя гладить.

Дикая радужная форель демонстрирует ярко выраженную территориальность. В зимнее время с понижением температуры до 9–2°C молодь дикой радужной форели, как и мальки кижуча, со стресса ручья уходит в укрытия – затённые участки, завалы брёвен, коряги – на участки со слабым течением (не более 15 см/с).

В экспериментальных условиях территориальное поведение было связано с обилием корма. При обилии кормовых организмов величина охраняемых территорий сокращалась (Slaney, Northcote, 1974). Агрессивность форели возрастает по мере роста (Chiszar et al., 1975).



Камчатские пресноводные микижи (рыба того же вида, что и товарная радужная форель) в реках, как показывает ловля спиннингом, по-видимому одиночны и придерживаются домашних участков около крупных валунов.

У близкого вида, американской форели камлупс (*O. clarki*), отмечены охрана участка и агрессивное поведение по отношению к особям своего вида и других лососей (Slinger, Poag, 1955).

Ориентация лососей на выбранном участке осуществляется с помощью зрения. У всех исследованных видов обнаружена ярко выраженная оптомоторная реакция. В тёмное время в ориентации важную роль играют органы боковой линии (Натензон, 1978; Kuyama, Ueda, 1984).

Гольцы (*Salvelinus* spp.) в пределах ареала обитания представлены очень разнообразными формами. Сведения об их территориальности и агрессивности противоречивы. Макникол и др. (McNicol et al., 1985) в условиях родниковой речки наблюдали поведение и питание молоди гольца (*S. fontinalis*), потребляющей как бентос, так и воздушных насекомых. Была зафиксирована форма и размеры охраняемых участков, а также продолжительность времени, занимаемого стычками с соседями. С другой стороны, наблюдения за гольцом-мальмой (*S. malma*) как в аквариуме, так и в ручье не показали наличия агрессивности. Можно видеть несколько особей рядом без элементов агрессивного поведения. При бросании корма или приманки они ведут себя по типу «сто вперёд», но выраженной агрессии мной не наблюдалось. Кубо (Kubo, 1967), всесторонне исследовавший поведение разных форм мальмы острова Хоккайдо, ни словом не обмолвился об охраняемых участках у молоди. На его фотографиях мальки на мелководье демонстрируют равномерное распределение с расстоянием между особями в несколько длин тела. Бентосоядные мальки питаются личинками насекомых и червями, которых нужно искать, а не дожидаться, как это делают мальки сёмги, кижуча и форелей, питающиеся «сносом» па течении. Часть мальков мальмы обитает стайками в эпилимнионе озера Сикарибэтсу, питаясь зоопланктоном. О поведении мальков озёрных гольцов (паллий) сведений нет.

Мелкие особи *ленков* и *тайменей* встречаются в виде стаяк без взаимной агрессивности. Крупные таймени иногда встречаются парами (Цесарский, 2002).

Пресноводные лососи и мальки проходных форм, используя зрение, демонстрируют предпочтение некоторым характеристикам дна.

Из приведенных фактов следует, что в течение малькового периода лососи довольно чётко отличаются по признаку агрессивности. Горбуша и нерка склонны к стайности и не проявляют взаимной агрессивности. Кета в некоторых случаях может демонстрировать агрессивность, но обычно не склонна к ней. Мальки кижуча, симы, чавычи, сёмги и форелей при обитании в естественной среде обычно выступают как агрессивные резиденты. При выращивании в условиях многочисленности и скученности они ведут себя, как стайные рыбы с согласованными маневрами.

**Защитное от хищников поведение** молоди сёмги, по-видимому, имеет врожденный характер. Исследования как в реке, так и в аквариальных условиях при первом предъявлении щуки и налимов вызывали защитное поведение. Смолты на расстоянии не менее 1 м от щуки сбивались в стайки и уплывали. При нападении налима смолты всплывали к поверхности (Jacobsson, Jarvi, 1976). Однако по-



пытки выработать условный рефлекс избегания при нападении хищной гагары у гольцов длиной 17–19 см не увенчались успехом (Fraser, 1974).

**Характер питания**, определенно, играет роль в особенностях поведения лососевых. Резиденты на быстрых участках ручьев питаются «сносом» – воздушными насекомыми, их личинками и куколками на водной поверхности и в толще воды (Веселов, Шустов, 1991). Для них очень важно удобное место для охоты. Хищники также имеют преимущество при постоянном и удобном месте обитания. Планктофаги в озерах и в морском побережье питаются планктоном. Стайное поведение даёт им определенное преимущество в добывании пищи. Бентофаги должны обследовать обитаемую территорию, и ограниченный охраняемый участок не может их обеспечить. Лососи в море питаются довольно крупным планктоном, макропланктоном (калянус, гиперииды, креветки, крылоногие моллюски, желетелые и др.) и nekтоном (мелкая рыба, кальмары). Ни о каких «резиденциях» в открытом океане речи быть не может.

**Смолтификация и скат** происходят у разных видов лососевых в разном возрасте и при разных размерах тела. Проходные лососевые, проводя в пресной воде от нескольких месяцев до нескольких лет, испытывают некоторый гормональный стимул, побуждающий их к скату в море. Это явление принято называть смолтификацией – превращение в «смолта» – серебрянку. В это время рыба претерпевает метаморфоз в отношении морфологии, физиологии и поведения.

Скат горбуши в море происходит в реках в раннем возрасте по ночам, когда стаи не образуются. В эстуариях рек можно встретить плывущие по течению стайки мальков горбуши в приповерхностных слоях воды, причем встречающиеся препятствия, такие как притоленные ветки, они обходят сверху, а не «подныривая». Инструкции по учёту покатников горбуши и кеты рекомендуют устанавливать ловушки по всему створу водотока, то есть скат может происходить как в стрежневой, так и в прибрежной части реки. О покатной миграции мальков кеты сообщает Рослый (2002, С. 185): «...в притоках Амура молодь кеты мигрирует только в ночное время, за исключением редких случаев, когда сильные паводки повышают мутность воды. В русле Амура мигрирующая днём молодь остается днём на мелководье». Виноградов и Золотухин (2007, С. 168) пишут, что «...вероятно, молодь кеты одной реки ... держится сплоченной стайей и слабо рассеивается даже после продолжительной миграции».

Молодь нерки, обитающая в пелагиали озера, имеет серебристую окраску без характерных для ручьевой молоди кижуча и симы больших тёмных пятен на боках. Поэтому «серебрения» как такового при её смолтификации не наблюдается. Выход из озера Дальнее (Камчатка) в речку наблюдается в первой половине ночи. Рыбки скатываются плотными стайками, придерживаясь поверхности. Освещённость в это время (в июне), по-видимому, достаточна для формирования стайного поведения. Скат из оз. Курильское (южная Камчатка) происходит как днём, так и ночью. По реке Озерная (приблизительно 60 км) молодь скатывается, по всей вероятности, несколько суток, придерживаясь стрежневой части водотока так, что днём её хватают чайки (Крохин, Крогиус, 1937).

Пестрятки кижуча и симы перед скатом серебрятся. Будучи в выростных водоёмах немногочисленны, они, возможно, при скате не образуют стай. Покатники кижуча встречаются в стаях покатной нерки.

Пестрятки сёмги при смолтификации теряют характерную пятнистость и способность менять окраску в зависимости от цвета дна, становятся серебрянками. Поведение их коренным образом меняется. Из донных, одиночных, агрессивных резидентов они превращаются в стайных рыбок, держащихся в толще водотока. Если в состоянии пестрятки они при спугивании затаивались в убежище (даже под одеждой ныряльщика) или уходили вверх по течению, то в состоянии серебрянки они держались на границе видимости от подводного наблюдателя, при спугивании стайей уходили вниз по течению. Как правило, в литературе мало что сообщается о скате лососевых, кроме сроков и возраста покатушков и гидрологических условий во время ската.

**Прибрежный морской период** лососей после ската в отношении поведения исследован слабо. В тихое не штормовое время плотные стайки мальков горбуши и кеты можно встретить как у уреза воды, так и на отмелях литорали. Молодь различных видов лососей улавливается прибрежной волокушей, но через месяц или более откочевывает в открытое море (Карпенко, 1998; Ерохин, Шершнева, 2005). Молодь в течение первого лета осуществляет весьма масштабные перемещения, связанные с концентрацией кормового планктона и сезонной динамикой температуры поверхности водных масс, в частности, с севера на юг Охотского моря. Зимовать молодь уходит из холодного Охотского моря в более тёплый Тихий океан.

**Во время нагула в море** проходные лососи, по-видимому, выступают как одиночные, равнодушные друг к другу индивиды с собственными миграционными устремлениями. В открытом море лососи становятся обитателями эпипелагиали. Они облавливаются при поверхностном тралении и дрейтерными плавающими на поверхности сетями. Исследования с применением ультразвуковых датчиков давления, прикрепляемых к лососям, показали, что в светлое время суток они отмечаются на глубине от 4 до 28 м, чаще всего на глубине 14–26 м. Ночью они поднимаются ближе к поверхности и обитают в слое от самой поверхности до 16 м (Ogura, 1994). Дрейтерные сети имеют высоту стенки 6 м. Увеличение высоты сети вдвое не увеличивает улова. Лососи по большей части объедаются в верхней части сети – под паплавом. Похоже, что к сети их привлекают именно паплавы. В открытом море для пелагических рыб большую ценность приобретают любые предметы, служащие хотя бы временными ориентирами в однообразной синеве пелагиали, – источники света, орудия лова, плавающие предметы (Ben-Ami, 1988). Попадание рыб в пассивные орудия лова определяется подвижностью рыб. Анализ накормленности лососей из сетных уловов показывает, что в сети попадают по большей части рыбы со слабым наполнением желудка (Яржомбек, 2005), которые, по-видимому, более подвижны. Сравнение динамики попадания лососей в сети ночью и днём указывает на влияние состояния рыб – находятся ли они в состоянии перестовой миграции или это неполовозрелые рыбы в состоянии нагула. Улов может продолжать увеличиваться после ночного зстоя (в мае при перестовой миграции), а может уменьшаться и даже прекращаться (в октябре, при осеннем нагуле) в связи с избираемой глубиной обитания и миграционным поведением (Яржомбек, 2011). Исследование траекторий лососей с ультразвуковыми метками (Ogura, 1994) показали, что созревающие лососи в северо-западной части Тихого океана (СЗТО) движутся довольно прямолинейно в зависимости от происхождения на восток – в сторону Америки, или на запад – в сторону Азии. Более мелкие неполовозрелые



особи движутся по сложным траекториям. Несмотря на отсутствие «жизненного опыта» (все тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* гибнут после первого и единственного нереста), миграции лососей носят предсказуемый характер. Нерка Аляски после ската движется на север вдоль побережья, а затем по большей части откочёвывает в открытые воды залива. Азиатская нерка первого лета жизни западной и восточной Камчатки мигрирует в воды южнее Алеут, второе лето жизни она проводит в западной части Берингова моря, возвращаясь на зимовку в СЗТО (Бугаев, 1995). Эти миграции она повторяет столько раз, сколько лет она проводит в море (обычно 2–3 года). В последнее морское лето нерка идёт исключительно точно к «родным» перестилищам – к рекам Берингова моря, СЗТО и Охотского моря. Кета, выращенная на рыболовных заводах Хоккайдо и северного Хонсю, движется на север в Берингово море, где нагуливается летом, уходя зимовать в более тёплые воды СЗТО. После 2–3 лет таких миграций созревающая кета направляется на нерест в Японию. Механизм ориентации при этих огромных по масштабам миграциях лососей пока не получил вразумительного объяснения.

Экспериментальные данные показывают, что на направление движения лососей влияют «небесные» и геомагнитные ориентиры (Quinn, 1980; Brannon et al., 1981), но никакой компас не может быть полезен без карты или знания местности. Расчёты показывают, что рыбы плывут «домой» практически по прямой, обходя встречающиеся по пути острова и земли. Они как бы всё время знают, в какой стороне находится их родная река. Полагают, что в их «сознании» сохраняется некая «внутренняя карта», то есть они помнят все пройденные расстояния и совершённые повороты. Имеются данные об образовании «внутренней карты» у рыб (Михеев, 1991), но эти сведения получены в небольших экспериментальных ёмкостях. В это трудно поверить, но иначе невозможно объяснить точность «хоуминга» и направленных миграций длиной в сотни и тысячи км. Поблизости от «родных» рек вполне может играть роль обоняние – реакция на запах воды, запечатленный во время смолтификации (Quinn, 1985). Лососи возвращаются не в то место, где они вылупились из икры, а туда, где произошёл их смолтификационный метаморфоз. Семга, выращенная в течение двух лет на Кандалакшском заводе (вода р. Нива), но прожившая последнюю зиму в р. Лувеньга в нескольких десятках км от р. Нива, возвращается на нерест в Лувеньгу, где прошла её смолтификация. Кроме «хоуминга» (движения к «дому») имеет место и «стрейнг» – расселение по «неродным» водоёмам. Это явление свойственно разным видам в разной степени. Де Рикко (DeRicco, 1991) сообщает, что гольцы-мальмы, помеченные в р. Вулик (Аляска), впадающей в Чукотское море, были обнаружены в реках Берингова моря – в верховьях р. Анадырь, в р. Егавик (Аляска), на о-ве Святого Лаврентия. Горбуша, возможно, возвращается не в родную реку, а в солоноватое побережье, где после ската из реки произошёл её метаморфоз (Гриценко, 1990), а оттуда в одну из рек района. Горбуша, случайно акклиматизированная в одном из Великих озёр, постепенно распространилась по всей озёрной системе. Горбуша, акклиматизированная в реках Кольского полуострова, ловится не только в соседней Норвегии как «русский лосось», но и на очень большом отдалении от места акклиматизации – от Енисея до Шотландии и даже до Исландии (Bakshtansky, 1980). Имеются сообщения, что горбуша при определённых гидрологических аномалиях в океане может изменить обычную нерестовую миграцию и, например, вместо южных Ку-

рил уйти на Сахалин, перераспределиться между нерестовыми реками Сахалина (Шунтов, Темных, 2011). Даже вне каких-либо гидрологических аномалий имеет место заметный «стрейнг» горбуши: на расстоянии 57 км от места выпуска меченой горбуши он составляет в среднем 10%, на расстоянии 74 км – 5%, на расстоянии 87 км – 2% (Марковцев, 2010).

В зимнее время, как показывают результаты исследований с применением разноглубинного трала (Шунтов, Темных, 2011), лососи свободно опускаются на глубину 100–200 м, а некоторые – до 600 м. Возможно, это связано с предпочитаемыми температурами – в зимнее время в эпипелагиали наблюдается изотермия (порядка 0°C) от поверхности во всяком случае до глубины 100 м. Температура эпипелагиали определённо влияет на распределение лососей в океане. При наличии в июне температурного градиента на акватории океанской стороны Курил от 2 до 12°C горбуша практически отсутствовала при температуре ниже 4°C (Старовойтов и др., 2010).

Концентрация лососей в море в настоящее время может быть определена по уловам активных (трал) и пассивных (дрифтерные сети) орудий лова. Уловы тралов дают интегральную характеристику обилия рыбы на акватории. Во время «хода» горбуши наблюдались местные «пятна» с концентрацией порядка 1000 особей на км<sup>2</sup> (Старовойтов и др., 2010). В этом случае среднее расстояние между рыбами – порядка 30–40 м – недостаточно для зрительного контакта, но статистические закономерности распределения предполагают непременно образование временных скоплений. Скопление лососей в море скорее всего имеет случайный, статистический характер. Обычная концентрация, определяемая по уловам дрифтерных сетей, – несколько десятков штук на кв. км (Яржомбек, 2009). В области проливов и в предустьевых пространствах этот показатель может превышать 1000 экземпляров на км<sup>2</sup>. Возможно, особи временно тяготеют друг к другу как к неким ориентирам, но в одних и тех же районах нагуливаются рыбы разных видов, разных стад и разных возрастов – с разными онтогенетическими стратегиями и сиюминутными мотивациями.

Кижуч в море малочислен по сравнению с массовыми видами, такими как горбуша и кета. Он попадает в дрифтерные сети штучно. По всей видимости, в море он обитает одиночно.

Нерка в море попадает в дрифтерные сети как одиночно, так и по несколько штук недалеко друг от друга. Трудно сказать, имеют ли рыбы в море взаимное влечение хотя бы в какой-то мере. Лов происходит на путях нерестовых миграций, например, в районе Первого Курильского пролива, где большие массы рыбы концентрируются естественным образом.

Кета, отойдя в открытое море и рассредоточась, по всей видимости, становится, как и другие виды лососей, одиночной рыбой. Специальных наблюдений этих явлений не зафиксировано, но на одиночность указывают косвенные факторы. Шунтов (1997) в своей книге неоднократно подчёркивает, что данные уловов и записи эхолота указывают на то, что в открытом море лососи не образуют скоплений. Шунтов и Темных (2004) также подчеркивают, что лососи не являются косячными рыбами. На это указывают и другие публикации. Динамика попадания рыб в сети, как правил, довольно равномерная в соответствии со случайным распределением рыб по акватории (Яржомбек, 2011б). Горбуша в море, скорее всего



как и другие виды лососей, к особям своего вида равнодушна. Следует иметь в виду, что горбуша – это самый многочисленный вид лососей, создающий в море значительные плотности, особенно во время хода на нерест.

При создании искусственного локального стада радужной форели в заливе Балтийского моря (Воловова, 2011) рыбы с выработанным условным рефлексом синхронно реагируют на звуковой сигнал.

**Скорость плавания** лососей в море исследовалась с помощью меток, в том числе ультразвуковых (Ogura, 1994), а также исходя из данных траловой съёмки (Горюхин, Коновалов, 2010). Во время миграции к нерестовым рекам дальневосточные лососи движутся в среднем со скоростью порядка 30–50 км/сут., иногда достигая скоростей до 80 км/сут., то есть в пределах 0,6–0,9 м/с (несколько более 1 длины тела в секунду). Если расстояние от мест нагула до нерестилища небольшое, они плывут медленнее. В завершающей фазе миграции скорость нерки в среднем 0,54 м/с (0,66 длины тела в секунду), кеты – 0,66 м/с, горбуши – 0,59 м/с (1,17 длины тела в секунду). Днём и ночью скорость плавания не отличается. Миграция происходит на глубине несколько метров, где небесные светила не могут быть ориентирами. Однако как в открытом море и на побережьях, так и в нерестовых реках наблюдаются выскакивания из воды, возможно, имеющие какое-то отношение к ориентированию. Во время морской нерестовой миграции лососи продолжают интенсивно питаться.

**При подходе к устьям** нерестовых рек концентрация лососей, судя по уловам, многократно возрастает естественным образом, а перед началом хода вверх по рекам они образуют плотные «рои», численностью от нескольких штук до тысяч особей. Эти «рои» можно наблюдать в эстуариях и в предустьевой акватории моря даже на расстоянии в милю от берега. Рыбы находятся на самой поверхности в слое воды, опреснённой реками. Их спины и плавники выступают над водой. Рыбы в «роях» расположены почти вплотную, демонстрируя взаимное влечение, по-видимому, пока не связанное с нерестовым поведением. «Рои» кеты в море наблюдаются в заливе Мордвинова (юго-восточный Сахалин). «Рои» горбуши сфотографированы нами (Яржомбек, Нестеров, 2007) в эстуарии р. Хайлюля и наблюдались в эстуарии р. Дранка (северо-восточная Камчатка), «рои» нерки наблюдаются в предустьевом пространстве р. Озерная (юго-западная Камчатка). Можно наблюдать и небольшие предходовые скопления кижуча (Яржомбек, 2010, 2011а). Шунтов (1997) описывает наблюдавшиеся с самолета плотные скопления преднерестовой горбуши в заливе Анива (южный Сахалин). В составе «роёв» рыбы не агрессивны и не демонстрируют нерестового поведения. В это время горбуша и кета приобретают брачную окраску и у них, по-видимому, завершается осморегуляторный метаморфоз – превращение морской рыбы в пресноводную. После этого возвращение рыбы в море невозможно. На Сахалине практикуется браконьерский промысел «роящейся» кеты «на поддёв» спиннингом с крючком и грузилом, которые протаскиваются сквозь плотный «рой» рыб. После «росния» лососи начинают анадромную миграцию к нерестилищам, в верховья рек, а нерка – к озёрам.

Следует заметить, что проходные лососи могут созревать в пресных водах без ската в море, достигая несколько меньшего размера (Яржомбек, 2011а).

**Нерестовый ход** вверх по рекам происходит массами или поодиночке вдоль берегов, где течение слабее, чем на стрежне (Becker, 1962; Яржомбек, Ба-

дулии, 2008). Видеосъемки хода нерки с моста на р. Озерная показали, что скорость движения относительно воды 1,3–1,6 м/с, относительно берега – 1–1,3 м/с. Там, где течение слабое, не более 0,5 м/с, рыба может двигаться и посреди русла. Нерка в р. Озерная, попав на стрежень, быстро возвращается к берегу. Пептсгов и др., (1928) изучая нерестовый ход амурской кеты, определили, что в течение 34,5 суток при скорости течения 70 км/сут. она продвигалась со скоростью 44,5 км/сут., то есть относительно воды перемещалась со скоростью 115 км/сут. (1,8 длин тела в секунду). По-видимому, на самом деле скорость плавания кеты была несколько меньше, так как при анадромной миграции рыба выбирает места с более медленным течением. Проходные гольцы длиной 30–40 м замечаются идущими вверх по реке по самым мелким местам. В мутных водах р. Хайлуля кета в отдалении от берега часто выпрыгивает из воды, возможно, это улучшает ориентацию. На «ямах» в нерестовых реках могут наблюдаться небольшие скопления кижуча без заметных агрессивных взаимоотношений. У сёмги, чавычи и кижуча в реке сохраняется охотничий инстинкт, и они ловятся на спиннинг с блесной. Некоторые расы сёмги могут заходить в нерестовые реки задолго до нереста и даже перезимовывать.

Пришедшие на нерестилище зрелые производители могут скапливаться большими массами без демонстрации агрессивности. Агрессивность и соревновательство самцов проявляются в окружении самки, строящей гнездо и готовой к нересту.

**Выбор места нереста** в зависимости от грунта, течения и выхода грунтовых вод различается у разных видов (Кузнецов, 1928; Яржомбек, Кляшторин, 1980).

Гнездостроительное поведение – рытье нерестовой ямы и последующее зарывание оплодотворенной икры – свойственно самкам крупных лососей и гольцов.

**Гнездостроительное поведение** дальневосточных лососей детально описано Кузнецовым (1928). Гнездовую яму роют, а после откладки икры закапывают специфическими движениями всего тела исключительно самки. Мелкие ленки, как и мелкие гольцы, не имеют достаточной мощи для устройства гнезда. Выметанная самками икра закатывается между камушками (Цесарский, 2002).

**В ходе нереста** дальневосточных лососей наблюдается как соперничество самцов за участие в нересте, так и «игровая» агрессивность брачной пары. Непосредственно во время нереста наблюдается антагонизм между самцами. Агрессивные акты являются элементами «брачных игр» нерестующих пар (Кузнецов, 1928; Паренский, 1992). Самки отгоняют от гнезда других самок и проводят у гнезда несколько дней вплоть до потери жизненных сил и своей запрограммированной гибели. Самцы могут участвовать в нересте последовательно с несколькими самками тоже до потери жизненных сил. Смертность после нереста других видов лососей не запрограммирована, но высока. Производители, истощенные после нереста, скатываются по течению – это так называемые «вальчаки».

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Можно утверждать, что знания особенностей поведения лососевых не только составляют важную часть правильных представлений о жизни этих рыб, но могут способствовать организации рационального лососевого хозяйства – промысла, подращивания молоди и выращивания товарной рыбы, а также охраны естественных популяций.



Во время пресноводного периода жизни лососевые рыбы имеют свойственные виду модусы поведения — они могут быть привязаны ко дну и даже иметь охраняемые участки или обитать в толще воды, быть стайными, равнодушными друг к другу и даже агрессивными. Однако это поведение может в корне меняться в зависимости от условий обитания или содержания.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бугаев В. Ф. Азиатская нерка 2. М.: Колос, 1995. 484 с.
- Бакитанский Э. Л., Нестеров В. Д., Сулуков Ю. А. О состоянии лососеводства в Мурманской и Архангельской областях // Лососевые рыбы. М.: Наука, 1980. С. 192–206.
- Веселов А. Е., Шустов Ю. А. Сезонные особенности поведения и распределения молоди пресноводного лосося в реках // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 2. С. 346–350.
- Виноградов В. В., Золотухин С. Ф. Рост молоди кеты в период ее катадромной миграции в русле р. Амур // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 154. С. 163–179.
- Воловова Л. А. Самоорганизация пасбищной популяции радужной форели: фрактальная пространственно-временная структура // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов. Т. 1. М.: Акварос, 2011. С. 123–130.
- Горюхин В. Г., Коновалов А. В. О скорости нерестовых миграций и оценке темпа береговых подходов горбуши восточной Камчатки на основании данных траловой съемки // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: Изд-во ТИНРО, 2010. С. 110–112.
- Гриценко О. Ф. Популяционная структура сахалинской горбуши // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30. Вып. 5. С. 824–835.
- Ерохин В. Г., Шершинева В. И. Динамика потребления и расходования энергии молодью горбуши в период осенних морских миграций // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Т. 1. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2005. С. 234–349.
- Есин Е. В., Чалов С. Р. Формирование завалов древесной растительности на реках Камчатки и их роль в распределении молоди рыб // Экология. 2011. № 1. С. 49–56.
- Карпенко В. И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 165 с.
- Касумян А. О. Тактильная рецепция и поведение рыб. М.: Макспресс, 2011. 161 с.
- Кузнецов И. И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. станции. 1928. Т. 3. Вып. 2. С. 1–132.
- Крохин Е. М., Крогнус Ф. В. Очерк оз. Курильское и биологии красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в его бассейне // Тр. Тихоокеан. комитета. 1937. С. 3–165.
- Марковцев В. Г. Международная конференция «Экологическое взаимодействие искусственно разведенных и диких лососей» (г. Портленд, США) // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: Изд-во ТИНРО, 2010. С. 64–74.

- Михеев В. Н. «Внутренняя карта» у рыб // Природа, 1991, № 4, С. 54–55.
- Натензон М. М. Исследование поведения ранней молоди кеты и радужной форели в потоке воды у сетчатых заграждений // Биологические основы применения рыбозащитных и рыбопропускных сооружений. М.: Изд-во ВНИРО, 1978, С. 138–147.
- Паренский В. А. Этология нереста нерки. Владивосток: Дальнаука, 1992. 113 с.
- Пентегов Б. П., Ментов Ю. П., Курнаев Е. Ф. Физико-химическая характеристика перестово-миграционного голодания кеты // Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. станции. 1928. Т. 2. Вып. 1, 50 с.
- Рослый Ю. С. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Изд-во ХФТИНРО, 2002. 210 с.
- Старовойтов А. Н., Шейбак А. Ю., Вашии Н. С. Результаты тралового учета преданадромной горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в северо-западной части Тихого Океана в июне-июле 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: Изд-во ТИНРО, 2011, С. 75–88.
- Цесарский А. Диалоги о хариусе и ускуче // Диалоги о рыбалке. 2002. № 1. С. 28–32.
- Шунтов В. П. Зигзаги рыбохозяйственной науки. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1997. 366 с.
- Шунтов В. П., Темных О. С. Превышена ли экологическая емкость северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность // Изв. ТИНРО, 2004, Т. 138, С. 19–37.
- Шунтов В. П., Темных О. С. Анализ предпосылок и результатов лососевой путины-2011 // Бюл. № 6 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: Изд-во ТИНРО, 2011, С. 3–9.
- Яржомбек А. А. Накормленность лососей из уловов дрейферных сетей // Водные биологические ресурсы, их состояние и использование. Аналитическая и реферативная информация. Вып. 1. М.: ВНИЭРХ. 2005, С. 8–11.
- Яржомбек А. А. «Рост» лососей перед нерестовой миграцией // Вопр. рыболовства. 2009, Т. 10, № 1, С. 172–173.
- Яржомбек А. А. Опресненные предустьевые пространства и лососевое хозяйство Дальнего Востока // Вопр. промысл. океанологии. 2010, Вып. 7, № 1, С. 257–262.
- Яржомбек А. А. Закономерности роста промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2011. 182 с.
- Яржомбек А. А. Динамика попадания лососей в дрейферные сети // Вопр. рыболовства. 2011, Т. 12, № 3, С. 612–615.
- Яржомбек А. А., Бадулин В. В. Мост как рыбоучетное сооружение // Рыб. хоз-во. 2008, № 6, С. 56.
- Яржомбек А. А., Кляшторин Л. Б. Гидрология нерестилищ и внутривидовая дифференциация лососей // Лососевидные рыбы. М.: Наука, 1980, С. 121–125.
- Яржомбек А. А., Нестеров В. Д. Горбуша: вид сверху // Рыб. хоз-во. 2007, № 7, С. 61.
- Яржомбек А. А., Самарский В. Г. Рыба с высоты птичьего полета // Там же. 2003, № 1, С. 73.



- Bakshantsky E.L. The introduction of pink salmon into the Kola peninsula // Salmon ranching. London: Academic press, 1980. P. 245–259.
- Becker C.D. Estimating red salmon escapements by sample counts from observations towers // US Fish. Wild. Service Fish. Bull. 1962. V. 61. P. 355–369.
- Ben-Ami M. Attracting fish with light. Rome: FAO, 1988. 72 p.
- Bramon E., Lucchetti G., Ross B. Compass orientation of sockeye salmon fry from a complex river system // Canad. J. Zool. 1981. V. 59. № 8. P.1548–1453.
- Brett J., Clarke W., Shellbourn J. Experiments on thermal requirements for growth and food conversion efficiency of Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // Canad. Tekh. Rpt. Fish. Aqu. Sci. 1982. V.42. P. 1127–1129.
- Brett J., Shellbourn J., Shoop C. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration // J. Fish. Res. Bd. Can. 1969. V. 26. P. 2363–2397.
- Bustard D., Narver D. Aspects of the winter ecology of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) // Ibid. 1975a. V. 32. № 5. P. 667–680.
- Bustard D., Narver D. Preferences of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and cutthroat trout (*Salmo clarki*) relative to simulated alteration to winter habitat // Ibid. 1975b. V. 32. № 5. P. 681–687.
- Carey W. Comparative ontogeny of photobehavioural responses of charrs (*Salvelinus species*) // Environ. Biol. Fish. 1985. V. 12. №. 3. P. 189–200.
- Carey W., Noakes D. Development of photobehavioural responses in young rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson // J. Fish. Biol. 1981. V. 19. № 3. P. 285–296.
- Chapman D. Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration // J. Fish. Res. Bd. Can. 1962. V.19. P. 1047–1080.
- Chiszar D., Robert W., Windell J. Aggressive behavior in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) of two ages // Behav. Biol. 1975. V. 13. №.4. P. 425–431.
- DeRocco A. Life history of anadromous Dolly Varden (*Salvelinus malma*) in north-western Alaska // ISACF Informat. Series. 1991. №.5. P. 45–53.
- Dill P. Development of behavior in alevins of atlantic salmon, *Salmo salar*, and rainbow trout *S. gairdneri* // Anim. Behave. 1977. V. 25. №.1. P.116–121.
- Dill P. Aggressive distance in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Zool. 1978. V. 56. №.6. P. 1441–1446.
- Fraser J. An attempt to train hatchery-reared brook trout to avoid predation of the common loon // Trans. Amer. Fish. Soc. 1974. V.103. №.4. P. 815–818.
- Godin J.-G. Ontogenetic changes in the daily rhythms of swimming activity and of vertical distribution in juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) // Can. J. Zool. 1980. V. 58. №.5. P. 745–753.
- Gunnes K. Effect of size grading young atlantic salmon (*Salmo salar*) on subsequent growth // Aquaculture. 1976. V. 9. №.4. P. 381–386.
- Hidaka T., Maeda N. Aggression and function of color patterns *Oncorhynchus masou* // Abstr. 18-th Int. Ethol. Conf. S. 1. Sapporo, 1983. P. 125–130.
- Hoar W. Smolt transformation, evolution, behavior, and physiology // J. Fish. Res. Bd. Can. 1976. V. 33. P. 1233–1252.
- Jacobsson S., Jarvi T. Antipredator betveende hos tvaarig lax *Salmo salar* smat en beskrivning av lakens *Lota lota* predator beteende // Zool. Reviv. 1976. V. 38. № 3. P. 57–70.

Kubo T. Ecological and physiological studies on the dolly varden char (*Salvelinus malma*) in lake Shikaribetsu, Hokkaido // Sci. Rpt. Hokkaido Sal. Hatch. 1967. № 21. P. 25–31.

Kuyama Y., Ueda K. The optokinetic response of the rainbow trout *Salmo gairdnerii* // Bul. Jpn. Soc. Sci. Fish. 1984. V. 50. № 6. P. 943–950.

Maeda N., Hidaka T. Ethological function of the parr marks in a Japanese trout, *Oncorhynchus masou f. ishikawai* // Dobutsugaku Zasshi. 1979. V. 88. № 1. P. 34–42.

Mason J. Behavioral ecology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in small estuary // J. Fish. Res. Bd. Can. 1974. V. 31. P. 83–92.

McNicol R., Scherer E., Murkin E. Quantitative field investigations of feeding and territorial behavior of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* // Environ. Biol. Fish. 1985. V. 12. № 1. P. 219–229.

Nikelson T., Rodgers J., Jonson S., Solazzi H. Seasonal changes in habitat use by juvenile koho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Oregon coastal streams // Can. J. Fish. Sci. 1994. V. 49. № 4. P. 783–789.

North E. Aggressive behavior of juvenile brown trout *Salmo trutta* in an analysis of the wigwag display // J. Fish. Res. Bd. Can. 1979. V. 15. P. 671–577.

Ogura M. Migratory behavior of pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the open sea // Bull. Nat. Res. Int. Far Seas Fish. 1994. № 31. P. 1–135.

Pavlov D.S., Zvezdin A.O., Kostin V.V. Reoreaction of early juveniles of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in Ozernaya river and Lake Kurilskoe // J. Ichthyol. 2013. V. 53. № 1. P. 70–78.

Puckett K. The energetics of feeding territoriality in juvenile koho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Behaviour. 1985. V. 92. № 1–2. P. 97–111.

Quinn T. Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry // J. Comp. Physiol. 1980. V. A137. № 3. P. 243–248.

Quinn T. Salmon homing is the puzzle complete? // Environ. Biol. Fish. 1985. V. 12. № 4. P. 315–317.

Scullion J., Edwards R. The movement of hatchery reared rainbow and brown trout in a polluted river in the South Wales coalfield // J. Fish. Biol. 1979. V. 14. № 2. P. 173–178.

Slaney P., Northcote T. Effects of prey abundance on density and territorial behavior of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in laboratory stream channels // J. Fish. Res. Bd. Can. 1974. V. 31. P. 1201–1209.

Stinger G., Hoar W. Aggressive behavior of underyearling kamloops trout // Can. J. Zool. 1955. V. 23. P. 148–160.

Swain D., Riddle B. Variation in agonistic behavior between newly emerged juveniles from hatchery and wild populations of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Fish. Sci. 1990. V. 47. № 3. P. 566–571.

Symons P., Heland M. Stream habitat and behavioral interactions of underyearling and yearling of atlantic salmon (*Salmo salar*) // J. Fish. Res. Bd. Can. 1978. V. 35. P. 175–183.

Timmermans J. Attachement et retour de la truite fario (*Salmo trutta fario* L.) a son habitat // Trav. Stat. Rech. Eauch et forets Groenendal-Hoeilaart. 1976. № 45. 19 p.

Tytler P., Machin D., Holliday F., Priede I. A comparison of the patterns of movement between indigenous and displaced brown trout (*Salmo trutta* L.) in a small shallow loch // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1978. V. 78. № 4. P. 245–268.



*Wesche T.* Evaluation of trout cover in smaller streams// Proc. 5-th Ann. Conf. West. Assoc. State Game and Fish Comm. S. 1. Albuquerque, N. Mexico, 1974. P. 286–294.

*Yamaguchi H., Matsushima T., Nakamura M.* Note on the aggressive behavior of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta* Walbaum) // Sci. Rpt. Hokkaido Sal. Hatch. 1981. № 35. P. 11–34.

#### BEHAVIOUR OF SALMONID FISHESW (SALMONINAE)

© 2013 y. A.A. Yarzhombek

*Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow*

The lifestyle and behavior of fishes of subfamilie Salmoninae much in common, but there are significant differences. They may dwell as at the bottom, and at the pelagic area. These lifestyles may vary in the course of ontogenesis. Manifestation of aggressive and gregarious behavior can be seen in different rate, not only in various species, but in various stages of ontogenesis, and also on external condition in artificial environment.

*Keywords:* salmons, behavior, larvae, fingerlings, migration, spawning.