

УДК 597.554.3.591.51

## ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ В ПЕРИОД РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА НА ФОРМИРОВАНИЕ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ У МОЛОДИ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (CYPRINIDAE)

© 2010 г. Е. С. Смирнова\*, Ю. В. Герасимов

Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ, Борок Ярославской области

\* E-mail: Smirnova@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 18.08.2008 г.

Изучалось пищевое и оборонительное поведение молоди плотвы *Rutilus rutilus* (потомство одной пары производителей), содержащейся на ранних стадиях онтогенеза в условиях разной обогащенности среды. После начала активного плавания (12-е сут. после вылупления) в течение 95 сут. плотву выращивали в разных условиях среды (кормление подвижными или обездвиженными организмами, наличие или отсутствие постоянного течения воды, наличие или отсутствие хищника), после чего провели сравнение эффективности пищевого поведения в присутствии хищника у молоди разных групп. Установлено, что степень обогащенности среды на ранних стадиях онтогенеза оказывает определяющее влияние на формирование навыков оборонительного и пищевого поведения. Наиболее эффективное поведение наблюдалось у особей, содержащихся при подраживании вместе с хищником.

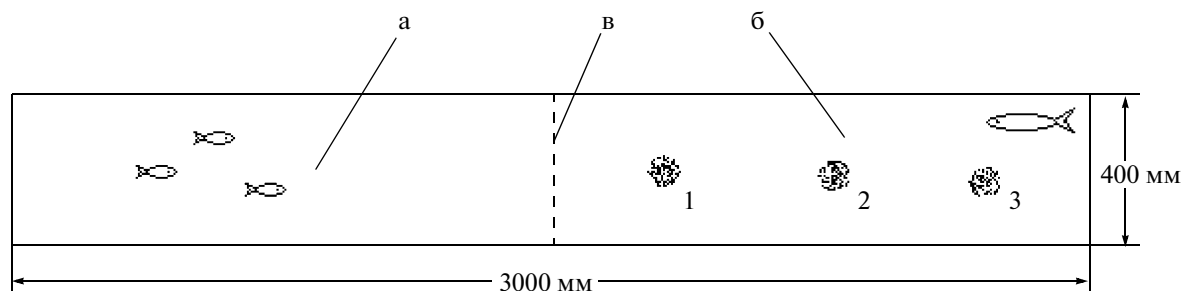
**Ключевые слова:** поведение, обучение, онтогенез, среда, пищевое поведение, оборонительное поведение, молодь плотвы.

Влияние степени информационной обогащенности среды на ранних этапах онтогенеза на формирование у животных поведения, способности к обучению, а также на развитие центральной нервной системы (ЦНС) было показано в многочисленных исследованиях (Протасов, 1968; Воег, Neuts, 1973; Буракова, 1976; Walsh, 1980; Витвицкая и др., 1994; Афонина и др., 2000; Шишелова, 2000; Обухов и др., 2001; Афонина, 2003; Герасимов и др., 2004; Михеев, 2006; Герасимов, Столбунов, 2007). В данном контексте информационная обогащенность среды определяется разнообразием стимулов, которые воздействуют на развивающийся организм. К числу важнейших из этих стимулов относят присутствие хищника, гидродинамические условия среды и степень подвижности кормовых организмов (Канидьев, 1966; Касимов, 1980; Никоноров, Витвицкая, 1993; Обухов и др., 2001; Герасимов, Столбунов, 2007). Например, на рыбоводных заводах, где искусственно выращивают молодь рыб разных видов для целей воспроизводства, низкий уровень сенсорной стимуляции препятствует формированию навыков, необходимых для жизни в естественной среде. В результате, у этой молоди наблюдается очень низкая, по сравнению с дикой молодью, выживаемость в природных условиях (Канидьев, 1966; Symons, 1969; Митанс, 1970; Касимов, 1980; Eriksson et al., 1981; Бакштанский, Черницкий, 1983; Бакштанский и др., 1986; Смирнов и др., 1986; Шустов, 1988; Никоноров, Витвицкая,

1993; Витвицкая и др., 1994; Smedstad et al., 1994; Furuta et al., 1997; Jepsen et al., 1998; Обухов и др., 2001; Orlov et al., 2006). Одной из причин этого является несформированность навыков оборонительного поведения в результате длительного содержания в условиях искусственной среды, где отсутствуют стимулы, формирующие у молоди эффективную защитную реакцию на воздействие хищника (Касимов, 1980; Шустов и др., 1980; Обухов и др., 2001).

Сходная ситуация возникает и в естественных условиях. Например, на тринидадских гуппи *Poecilia reticulata* (Light, 1989) и трехиглых колюшках *Gasterosteus aculeatus* (Huntingford, Giles, 1987) показано, что ответные поведенческие реакции особей из местообитаний с постоянным высоким давлением хищников и рыб из водоемов с низким уровнем или отсутствием пресса хищников значительно отличаются.

Выживание при нападении хищника – только одна из задач, стоящих перед организмом. Другая задача – обнаружение и потребление корма. Исследования экологии поведения рыб показали важную роль риска хищничества как фактора, изменяющего пищевое поведение животных (Мантейфель, 1961; Lima, Dill, 1990). Считается, что лучшей тактикой является компромисс – добыча корма поблизости от хищника, но не ближе той точки, где риск хищничества превысит стоимость выгоды от питания (Milinski, 1993). В связи с этим особь должна уметь оценивать потенциальную



**Рис. 1.** Схема экспериментального аквариума: а — безопасный отсек; б — отсек, где кормили молодь и находился хищник; в — граница между отсеками, во втором варианте эксперимента на этом месте устанавливалась решетка. 1, 2 и 3 — номера кормовых пятен.

опасность и адекватно реагировать на нее. Выбор оптимальной стратегии в конкретной ситуации зависит от наличия опыта общения с хищником, способствующего выработке соответствующих навыков оборонительного поведения (Лещева, Жуйков, 1989), которых не хватает молоди, выращенной в отсутствие соответствующих стимулов.

Цель работы — оценить эффективность пищевого и оборонительного поведения в присутствии хищника у групп молоди плотвы *Rutilus rutilus*, выращенных в условиях сред с разной обогащенностью. Основные задачи работы состояли в сравнительном исследовании интенсивности питания, степени риска и уровня гибели молоди из этих групп в присутствии хищника, а также ее способности к обучению на воздействие хищника.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в 2006–2007 гг. на молоди плотвы *Rutilus rutilus*, полученной путем искусственного оплодотворения от одной пары производителей. После начала активного плавания (12-е сут. после вылупления) личинок плотвы по 200 экз. рассадили в 3 аквариума емкостью 225 л, где обеспечивалась различная степень информативной обогащенности среды обитания.

**Первую группу плотвы (Х)** содержали в аквариуме вместе с хищником (окунь *Perca fluviatilis*). Для предотвращения полного выедания молоди хищник находился в сетчатом садке, расположенном в центре аквариума. Размер ячеек позволял молоди проплывать через садок, но хищник был ограничен в перемещениях. Это, с одной стороны, обеспечивало приобретение молодью навыков оборонительного поведения, с другой — позволяло большей части рыб выжить в течение длительного периода подращивания. Чтобы избежать длительного голодания хищника его периодически отсаживали в другой аквариум для дополнительного кормления. Молодь плотвы кормили живым планктоном, отловленным в естественном водоеме.

**Вторую группу плотвы (Т)** выращивали в аквариуме, в котором с помощью аквариумной помпы создавали течение. По мере роста рыб (абсолют-

ная длина ( $TL$ ) в начале и конце выращивания соответственно 5 и 30–35 мм) скорость течения увеличивали от 0.01 до 0.90 м/с. Молодь этой группы также кормили живым планктоном из естественного водоема.

**Третья группа плотвы (К)** являлась контрольной и выращивалась в аквариуме, где были созданы условия с минимальным (относительно первых двух групп) уровнем обогащенности среды — в отсутствие хищника, течения и подвижных кормовых организмов. Для кормления, как и в двух предыдущих случаях, использовали зоопланктон, отловленный в естественном водоеме, но перед внесением в аквариум его обездвигивали нагреванием воды до 60°C.

Во всех аквариумах субстрат на дне отсутствовал. Рыб выращивали при температуре воды около 20°C и естественном освещении. Корм вносили в одно и то же время суток. Периодически осуществлялась чистка аквариумов и частичная замена воды.

После окончания подращивания, которое длилось 95 сут., всю молодь (каждую группу отдельно) пересадили в аквариумы с одинаковыми условиями, из которых их затем в необходимом количестве изымали для проведения экспериментов. Эксперименты проводили в аквариумах объемом 170 л и размерами 3000 × 400 × 230 мм (рис. 1), оборудованных биологическими и механическими фильтрами. Роль хищника выполняла особь окуня (одна и та же во всех экспериментах)  $TL$  254 мм. Ни одна особь плотвы не участвовала в опытах дважды. Эксперимент включал 3 варианта опытов.

**Вариант 1.** В экспериментальном аквариуме из молоди всех трех групп формировалась смешанная стая численностью 15 особей (по 5 особей из каждой группы), которых метили частичным подрезанием анального плавника. После 3-дневной адаптации к новой обстановке к ним подсаживали окуня. Молодь кормили на той половине аквариума, где находился хищник, 2 раза в день в одно и то же время. Число съеденных рыб каждой группы регистрировали 2 раза в сутки (9 и

17 ч). Провели один опыт, который продолжался 4 сут., до полного выедания плотвы хищником.

**В а р и а н т 2.** Аквариум перегораживали металлической решеткой, через которую свободно проходила молодь плотвы, но хищник был ограничен в перемещениях только одной половиной аквариума (рис. 1). В аквариум помещали 10 экз. плотвы одной группы и через 3 дня к ним подсаживали хищника. Молодь кормили на той половине аквариума, где находился хищник, 2 раза в день, в одно и то же время. По мере выедания молоди в аквариум подсаживали новых особей, чтобы их число было постоянным. Опыт с каждой группой продолжался до выедания 30 особей, после чего в аквариум помещали молодь следующей группы. Регистрировали время выедания молоди каждой группы. С каждой группой были проведены по 2 повторности данного опыта.

**В а р и а н т 3.** В аквариум помещали 10 экз. плотвы одной группы и адаптировали к условиям кормления в отсутствие хищника. Личинок хирономид *Chironomus riparius* раскладывали на одной половине дна аквариума, распределяя на 3 кормовых пятна, содержащих равное количество личинок хирономид (рис. 1). Дно в этой части аквариума было выложено перфорированными пластинами из оргстекла. Каждая личинка помещалась в отдельное отверстие в пластинах и визуально обнаруживалась кормящейся рыбой при ее положении непосредственно над отверстием, то есть молодь во время питания должна была отыскивать каждую частицу корма. Рыб кормили 2 раза в день в одно и то же время. Адаптацию продолжали до тех пор, пока количество корма, съедаемое молодью за одно кормление, не стабилизировалось. После этого в аквариум подсаживали хищника, перегородка между отсеками отсутствовала, то есть молодь была постоянно доступна хищнику. По мере выедания молоди в аквариум подсаживали новых особей, чтобы их число было постоянным. После каждой раскладки корма в течение часа (10–11 и 14–15 ч) поведение рыб регистрировали с помощью видеокамеры. По окончании наблюдений собирали личинок хирономид, оставшихся на кормовых пятнах, и определяли количество съеденного корма. В зависимости от скорости выедания окунем 30 особей плотвы продолжительность опыта с каждой группой варьировала от 10 до 18 сут, соответственно длительности опыта проведено от 20 до 36 регистраций поведения.

Во избежание влияния экспериментатора на поведение рыб аквариумы были установлены в изолированном помещении. Поведение рыб регистрировалось с помощью видеокамеры. Получаемая видеoinформация передавалась на компьютер в соседнее помещение, где обрабатывалась с помощью специальной компьютерной программы. При обработке полученных материалов анализировали показатели, которые отража-

ют основные аспекты пищевого и оборонительного поведения рыб. Интенсивность питания молоди в присутствии хищника характеризовал ее рацион (общее количество корма, съеденное за одно кормление). Для оценки склонности к риску во время добывания корма оценивали такие показатели, как латентный период (время от раскладки корма до начала питания рыб на кормовом пятне); число посещений каждого кормового пятна; время, затрачиваемое на питание на каждом кормовом пятне; время, проводимое вне кормовых пятен; время, проводимое на половине аквариума, где корм отсутствовал (время в безопасном отсеке). Критериями эффективности оборонительного поведения молоди являлись рацион хищника (число съеденной за 1 сут. молоди) и активность хищника (период, в течение которого хищник находился в движении). Для определения способности молоди каждой группы к обучению на воздействие хищника исследовали динамику этих показателей в течение каждого эксперимента. Общая продолжительность всей серии экспериментов – 8 мес. со дня окончания подращивания.

Для сравнения характеристик поведения молоди разных групп после проверки данных на нормальность и однородность распределения использовали однофакторный дисперсионный анализ. Зависимыми переменными служили вышеуказанные поведенческие характеристики рыб, в роли градаций фактора выступали разные условия подращивания молоди. Динамику поведенческих показателей у разных групп плотвы в течение эксперимента анализировали с помощью параметрического коэффициента корреляции Пирсона, выбранного в связи с линейной зависимостью между варьирующими признаками и нормальным характером их распределения.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенные эксперименты выявили существенные различия в поведении молоди, выращенной в разных условиях окружающей среды. Незначительная смертность молоди (на самых ранних стадиях) за период выращивания, составившая от 10 до 23% (табл. 1), позволяет надеяться, что данные различия обусловлены именно разной степенью обогащенности среды, а не отбором.

При сравнении размеров молоди плотвы исследуемых групп оказалось, что рыбы из группы X были крупнее особей из двух других групп (табл. 1, 2). В то же время корреляционный анализ показал, что связь между размером особей в экспериментальной выборке и степенью их потребления хищником отсутствовала ( $r = -0.09$ ,  $F = 0.03$ ,  $p = 0.94$ ). Это означает, что различия средних размеров молоди (максимум 4.4 мм в варианте 3) не влияли на ее доступность для окуня.

**Таблица 1.** Выживаемость молоди 3 групп плотвы *Rutilus rutilus* за период подращивания (95 сут.)

Группы	Число рыб, экз.		Смертность, %	Длина рыб ( <i>TL</i> ) в конце выращивания, мм
	начальное	конечное		
X	250	225	23	32.3–35.1
T	250	226	10	30.4–34.5
K	250	214	18	31.1–34.9

Примечание. Обозначения групп здесь и в табл. 2–6: X – плотва, выращенная в присутствии хищника; T – на течении; K – в отсутствие хищника и течения.

**Время выедания и активность хищника при питании молодью разных групп.** При исследовании эффективности оборонительного поведения в смешанной группе (вариант 1) первая особь из группы X была поймана хищником только на 3-й день эксперимента, к этому времени им было съедено около половины особей групп T и K (табл. 3). Оставшиеся особи группы X были съедены на 4-й день, когда хищник уже съел всех особей из группы K, а из группы T осталось только 2 рыбы, то есть в смешанной стае быстрее всех были съедены особи группы K, затем T и в последнюю очередь рыбы из группы X.

Во втором варианте эксперимента, когда хищника подсаживали отдельно к молоди каждой группы, а его перемещения были ограничены только одной половиной аквариума (опыт с решеткой), в обеих повторностях для полного выедания особей группы X хищнику понадобилось почти в 3 раза больше времени, чем для группы T и в 4 раза больше, чем для группы K (табл. 4).

Суточный рацион хищника при питании молодью разных групп достоверно различался (дисперсионный анализ,  $F = 24.1$ ,  $p < 0.001$ ), максимальный рацион был отмечен при питании хищника молодью группы K, а минимальный – молодью группы X (рис. 2а, табл. 5). За время эксперимента суточный рацион хищника при питании особями группы X и T достоверно снижался (соответственно,  $r = -0.39$ ,  $F = 5.74$ ,  $p = 0.04$  и  $r = -0.48$ ,  $F = 6.24$ ,  $p = 0.03$ ). В случае с группой K потребление молоди по мере продолжения эксперимента нарастало ( $r = 0.58$ ,  $F = 7.09$ ,  $p = 0.02$ ).

В третьем варианте эксперимента (без решетки) были получены сходные результаты: молодь из группы X выедалась на 5 дней дольше, чем рыбы из группы T, и на 8 дней дольше, чем группы K (табл. 4).

Суточный рацион хищника при питании молодью разных групп достоверно различался (дисперсионный анализ,  $F = 4.34$ ;  $p = 0.02$ ), максимальный рацион был отмечен при питании хищника молодью группы K, а минимальный – молодью группы X (рис. 2б, табл. 5). При этом, как и во втором варианте эксперимента, при питании молодью групп X и T у хищника наблюда-

лось достоверное снижение суточного рациона или тенденция к его снижению (при питании особями группы X:  $r = -0.62$ ,  $F = 9.05$ ,  $p = 0.009$ ; группы T:  $r = -0.44$ ,  $F = 1.03$ ,  $p = 0.37$ ). Напротив, при питании молодью группы K рацион возрастал ( $r = 0.86$ ,  $F = 5.72$ ,  $p = 0.03$ ).

**Таблица 2.** Длина тела ( $M \pm SD$ , мм) молоди плотвы *Rutilus rutilus* из разных групп, использовавшейся в 1–3 вариантах эксперимента

Вариант опыта	Группы рыб		
	X	T	K
1	45.20 ± 0.8	44.2 ± 0.7	43.4 ± 1.0
2	34.7 ± 1.8	31.1 ± 0.8	32.1 ± 1.5
3	48.0 ± 0.8	43.6 ± 0.7	43.7 ± 1.0

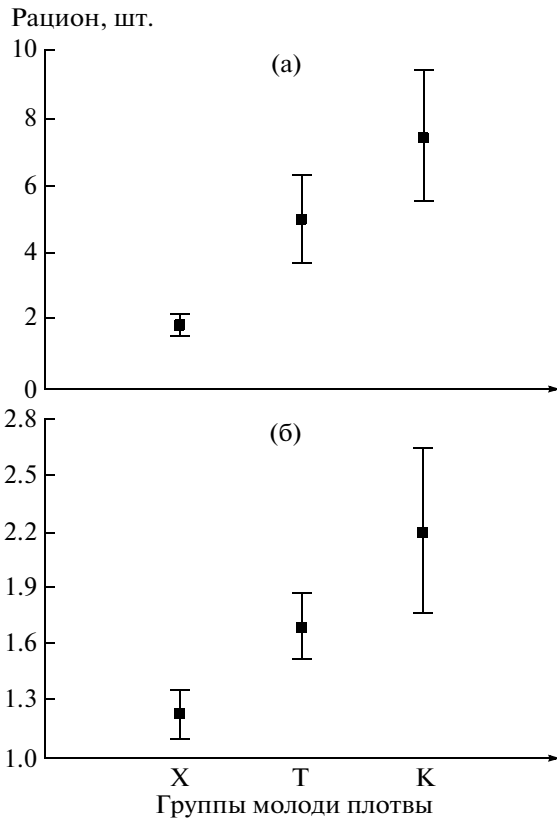
Примечание. Здесь и в табл. 5 и 6:  $M \pm SD$  – среднее значение показателя и стандартное отклонение.

**Таблица 3.** Динамика выедания плотвы *Rutilus rutilus* (экз.) разных групп окуном *Perca fluviatilis* за время эксперимента

Группы плотвы	Продолжительность эксперимента, сут.			
	1-е	2-е	3-и	4-е
X	0	0	1	4
T	1	1	1	2
K	2	1	2	Уже съедены
Суточный рацион хищника	3	2	4	

**Таблица 4.** Продолжительность 2 и 3 вариантов эксперимента (сут. от начала питания хищника *Perca fluviatilis* до полного выедания молоди плотвы *Rutilus rutilus*)

Группы плотвы	Вариант 2		Вариант 3
	повторность 1	повторность 2	
X	17	15	18
T	6	6	13
K	4	4	10



**Рис. 2.** Средний суточный рацион ( $M \pm SD$ ) окуня *Perca fluviatilis* при питании плотвой *Rutilus rutilus* разных групп: а – опыты с разделительной решеткой между отсеком с кормом и хищником и безопасным отсеком (вариант 2); б – опыты без разделительной решетки. Обозначения групп: X – рыбы, выращенные в присутствии хищника; Т – рыбы, выращенные на течении; К – рыбы, выращенные в отсутствие хищника и течения.

Активность (время плавания) хищника при питании молодь из разных групп также достоверно различалась (дисперсионный анализ,  $F = 4.06$ ,  $p = 0.05$ ) (табл. 5). Наиболее высокой она была при питании особями из группы X, но в течение эксперимента снижалась ( $r = -0.74$ ,  $F = 8.29$ ,  $p = 0.002$ ). Снижение было обусловлено низкой

**Таблица 5.** Поведенческие показатели ( $M \pm SD$ ) хищника *Perca fluviatilis* при питании плотвой *Rutilus rutilus* разных групп

Поведенческие характеристики хищника	Группы плотвы		
	X	T	K
Суточный рацион (число съеденных рыб), экз.			
– вариант 2	1.8 ± 0.8	5.0 ± 2.8	7.5 ± 4.5
– вариант 3	1.2 ± 0.5	1.7 ± 0.6	2.2 ± 1.3
Активность (время плавания, с), вариант 3	147 ± 67	44 ± 29	74 ± 56

доступностью этих особей, поскольку активность хищника была связана с количеством результативных атак положительной зависимостью ( $r = 0.51$ ,  $F = 1.22$ ,  $p = 0.043$ ). При питании молодь группы Т достоверной зависимости не было отмечено ( $r = 0.18$ ,  $F = 0.72$ ,  $p = 0.40$ ), а в случае группы К активность снижалась к концу эксперимента ( $r = -0.60$ ,  $F = 7.41$ ,  $p = 0.02$ ). Однако, в отличие от ситуации с молодь группы X, снижение объяснялось сытостью хищника, поскольку его рационы при питании рыбами этой группы были самыми высокими, а активность и число результативных атак связаны отрицательной зависимостью ( $r = -0.73$ ,  $F = 8.81$ ,  $p = 0.011$ ).

**Поведение молоди разных групп.** Помимо доступности для хищника, достоверные различия наблюдались и в поведении молоди из разных групп.

**Латентный период питания.** В третьем варианте эксперимента, несмотря на отсутствие перегородки между отсеками аквариума, хищник, тем не менее, в дневное время всегда находился в отсеке, где происходило кормление молоди (см. рис. 1). Соответственно, молодь до начала кормления предпочитала противоположную часть аквариума. После раскладки корма молодь некоторое время находилась на границе отсеков, не приступая к добыче корма, что являлось внешним проявлением ориентировочной реакции, необходимой для оценки уровня опасности перед началом добывания корма. Это время определялось нами как латентный период. У молоди исследуемых групп его продолжительность достоверно различалась (дисперсионный анализ,  $F = 4.33$ ,  $p = 0.016$ ). Быстрая оценка ситуации в отсеке с хищником, где раскладывался корм, позволяла молоди из группы X, в отличие от других групп, минимизировать продолжительность этого периода (табл. 6). Латентный период до первой результативной атаки хищника отмечался только у молоди группы X, у групп Т и К он отсутствовал. После поимки хищником первой особи у молоди группы X продолжительность латентного периода возросла незначительно, тогда как у молоди групп Т и К его продолжительность увеличилась до нескольких минут. У всех групп плотвы к концу эксперимента продолжительность латентного периода уменьшалась. У молоди из группы X ( $r = -0.65$ ,  $F = 11.9$ ,  $p = 0.003$ ) снижение происходило на фоне сокращения рациона питающегося ими хищника, то есть было обусловлено адаптацией к хищнику и не приводило к увеличению рациона окуня. В то же время у групп Т и К (соответственно,  $r = -0.58$ ,  $F = 5.66$ ,  $p = 0.03$ ;  $r = -0.75$ ,  $F = 10.6$ ,  $p = 0.01$ ) уменьшение латентного периода было обусловлено хроническим голоданием (частые удачные нападения хищника на рыб этих групп вызывали их длительный отказ от добывания корма и, как результат, снижение интенсивности питания) – голодные особи становились

**Таблица 6.** Поведенческие показатели ( $M \pm SD$ ) молоди плотвы *Rutilus rutilus* разных групп в присутствии хищника *Perca fluviatilis*

Поведенческие характеристики	Группы плотвы		
	Х	Т	К
Средняя продолжительность латентного периода, с	7.6 ± 1.3	39 ± 38	70 ± 54
Продолжительность латентного периода, с			
– до первой результативной атаки хищника	12	0	0
– после первой результативной атаки хищника	15	438	533
Рацион молоди (число личинок хирономид, шт.)			
– за одно кормление	47.5 ± 1.2	31.2 ± 4.1	33.1 ± 4.4
– на кормовом пятне № 3 за одно кормление	43.1 ± 3.3	19.1 ± 6.5	24.0 ± 6.8
Период пребывания, с			
– на кормовых пятнах	1133 ± 93	506 ± 105	631 ± 168
– вне кормовых пятен	5.07 ± 1.3	60.0 ± 9.8	90.0 ± 4.7
– в безопасном отсеке	102 ± 55	532 ± 121	844 ± 368

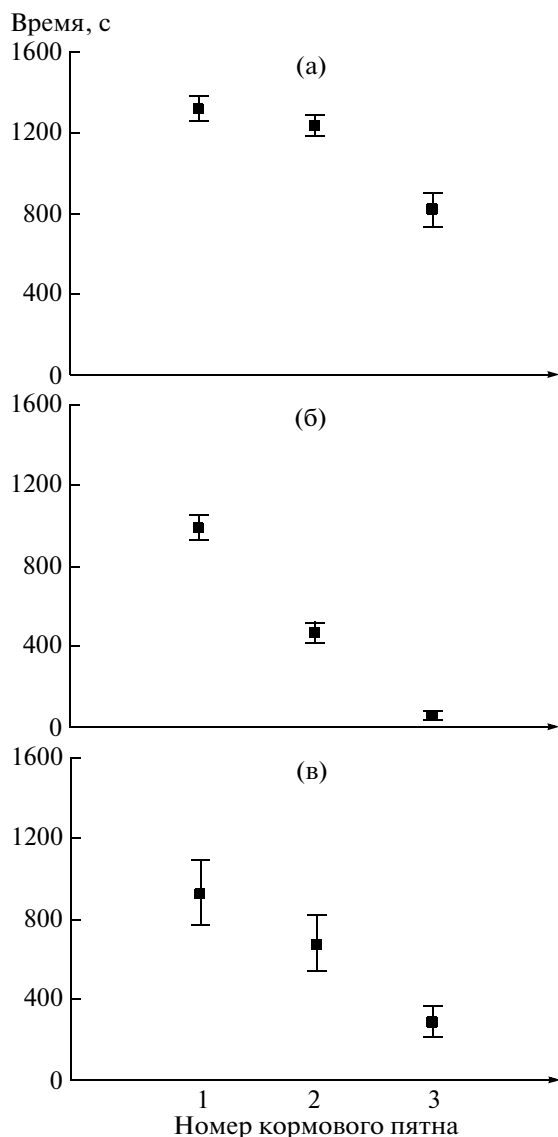
более склонными к риску, например, у особей группы К продолжительность латентного периода была связана отрицательной зависимостью с величиной рациона хищника ( $r = -0.48$ ,  $F = 4.21$ ,  $p = 0.047$ ).

**Время в безопасном отсеке.** Во время добывания корма в отсеке с хищником молодь при малейшем движении последнего быстро уходила в соседний отсек и через какое-то время возвращалась для продолжения питания. Длительность этой задержки у молоди разных групп достоверно различалась (дисперсионный анализ,  $F = 19$ ,  $p < 0.001$ ). Более адекватная оценка потенциальной опасности и соответствующая ситуации реакция на действия хищника, присущие особям группы Х, способствовали тому, что они большую часть времени находились в отсеке с кормом, а уходя в безопасный отсек при попытке нападения хищника, быстрее молоди других групп возвращались для продолжения питания (табл. 6). Возрастание склонности к риску у молоди групп К и Т обусловило у них сокращение задержки в безопасном отсеке к концу эксперимента (соответственно,  $r = -0.86$ ,  $F = 37.7$ ,  $p < 0.001$  и  $r = -0.42$ ,  $F = 4.54$ ,  $p = 0.04$ ), у рыб группы Х подобная зависимость отсутствовала ( $r = -0.03$ ,  $F = 0.02$ ,  $p = 0.88$ ).

**Время на кормовых пятнах.** Различным было и время, которое плотва разных групп проводила на кормовых пятнах. У молоди из группы Х оно было максимальным, а у групп Т и К – минимальным (дисперсионный анализ,  $F = 36$ ,  $p < 0.001$ ) (табл. 6), последние длительное время проводили вне кормовых пятен, не решаясь начать питание из-за присутствия хищника (дисперсионный анализ,  $F = 218$ ,  $p < 0.001$ ). У плотвы всех групп различалось и время, проводимое на каждом из трех пятен ( $p < 0.001$ ). Больше всего

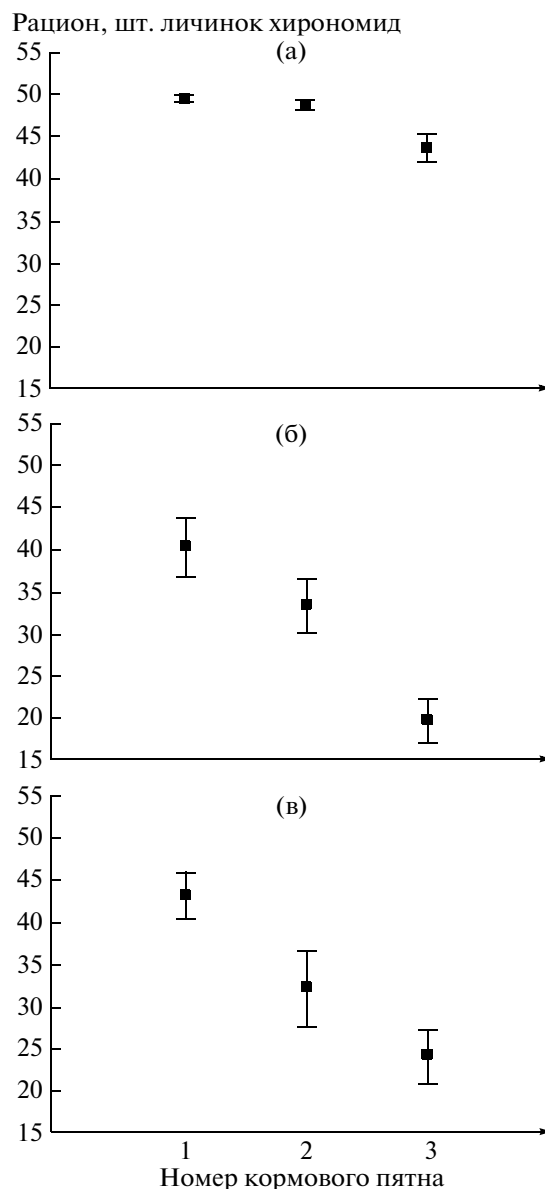
времени рыбы находились на первом пятне (рис. 3). При этом у рыб группы Х отмечалось увеличение времени пребывания на всех трех пятнах (пятно № 1:  $r = 0.31$ ,  $F = 2.37$ ,  $p = 0.03$ ; пятно № 2:  $r = 0.44$ ,  $F = 5.37$ ,  $p = 0.003$ ; пятно № 3:  $r = 0.43$ ,  $F = 5.12$ ,  $p = 0.03$ ). У рыб группы Т положительная динамика наблюдалась только на первых двух пятнах (пятно № 1:  $r = 0.56$ ,  $F = 9.68$ ,  $p = 0.005$ ; пятно № 2:  $r = 0.66$ ,  $F = 16.7$ ,  $p = 0.005$ ). На пятне № 3 достоверного увеличения времени нахождения не отмечено ( $r = 0.34$ ,  $F = 1.28$ ,  $p = 0.27$ ). Сходная картина наблюдалась и у рыб группы К – положительная динамика отмечена только для первых двух кормовых пятен (пятно № 1:  $r = 0.82$ ,  $F = 27$ ,  $p = 0.002$ ; пятно № 2:  $r = 0.70$ ,  $F = 12.6$ ,  $p = 0.003$ ). На пятне № 3 увеличения времени не отмечено ( $r = 0.35$ ,  $F = 1.72$ ,  $p = 0.21$ ).

**Рацион молоди.** Описанные особенности поведения молоди из разных групп обусловили и различия в интенсивности добывания корма. Наиболее высокую интенсивность питания (рацион) проявили особи из группы Х. У молоди из групп Т и К этот показатель был значительно ниже (дисперсионный анализ,  $F = 32$ ,  $p < 0.001$ ) (табл. 6). Приобретенные в раннем онтогенезе навыки оборонительного и пищевого поведения позволяли молоди из группы Х в меньшей степени ограничивать кормовые площади под влиянием хищника – высокие рационы у особей этой группы наблюдались на всех трех кормовых пятнах (дисперсионный анализ,  $F = 1.43$ ,  $p = 0.24$ ) (рис. 4). В то же время, у молоди групп Т и К максимальный рацион наблюдался на пятне № 1 – самом близком к безопасной части аквариума (см. рис. 1), по мере удаления от границы отсеков, на кормовых пятнах № 2 и 3 он был значительно ниже (дисперсионный анализ,  $F = 35$ ,  $p < 0.001$ ) (табл. 6).



**Рис. 3.** Время на кормовых пятнах ( $M \pm SD$ ) у плотвы *Rutilus rutilus* из разных групп в присутствии окуня *Perca fluviatilis*: а – рыбы, выращенные в присутствии хищника; б – рыбы, выращенные на течении; в – рыбы, выращенные в отсутствие хищника и течения.

Анализ динамики величины рациона показал, что у плотвы из группы Х увеличение рациона отмечалось на всех трех кормовых пятнах (пятно № 3:  $r = 0.46$ ,  $F = 9.16$ ,  $p = 0.005$ ). У группы Т в течение эксперимента рацион практически не менялся, а у группы К его повышение отмечено только на пятне № 1 ( $r = 0.54$ ,  $F = 7.66$ ,  $p = 0.01$ ). Особи из групп Т и К посещали пятно № 3 и пытались на нем питаться, но при незначительных движениях хищника, даже если он не делал попытки нападения, быстро его покидали и перемещались ближе к границе отсеков.



**Рис. 4.** Рацион на кормовых пятнах ( $M \pm SD$ ) у плотвы *Rutilus rutilus* из разных групп в присутствии окуня *Perca fluviatilis*: а – рыбы, выращенные в присутствии хищника; б – рыбы, выращенные на течении; в – рыбы, выращенные в отсутствие хищника и течения.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Многочисленные данные литературы (Буракова, 1976; Walsh, 1980; Витвицкая и др., 1994; Dellefors, Johnsson, 1995; Обухов и др., 2000, 2001; Шишелова, 2000) подтверждают зависимость поведения животных от уровня информационной обогащенности среды на ранних этапах онтогенеза. Например, выращивание молоди рыб в заводских емкостях в условиях среды с низкой степенью обогащенности приводит к снижению эффективности оборонительного поведения и, наоборот, к его повышению, если в процессе под-

ращивания действуют факторы, обучающие навыкам избегания хищника. Так, выпущенный в природу кижуч *Oncorhynchus kisutch* успешнее избегал хищников, если при выращивании в искусственных условиях он содержался вместе с живыми крупными особями других видов (зубатый терпуг *Ophiodon elongatus*), которые пытались нападать на него, особенно, если эти нападения были результативными, и часть молоди погибала (Olla, Davis, 1989). По данным Канидьева (1966), после 4-дневной тренировки (пребывания совместно с хищником) сеголетки кеты *O. keta* показывали выживаемость в среднем на 30% больше, чем нетренированные, а молодь кеты с естественных нерестилищ показала на 12–18% большую устойчивость к хищным рыбам относительно искусственно выведенных мальков.

У рыб из естественных популяций, испытывающих различную степень воздействия хищников, также наблюдаются различия в поведении. На примере дикой популяции гуппи было показано, что рыбы из районов с высоким давлением хищников проявляют большую “смелость” при добыче корма в их присутствии, тогда как рыбы из районов с низким уровнем пресса хищников на воздействие хищника чаще отвечают уходом в безопасную зону (Fraser, Gilliam, 1987).

Результаты наших экспериментов показали, что по окончании периода подращивания в поведении молоди каждой группы проявились характерные и устойчивые во времени черты, которые в значительной мере влияли на эффективность ее пищевого и оборонительного поведения. Устойчивость во времени определялась тем, что после окончания подращивания вся молодь была помещена в аквариумы с одинаковыми условиями. Эксперименты с этой молодью проводились в течение 8 мес., и в течение всего этого периода особи из разных групп демонстрировали специфические поведенческие особенности, то есть длительное содержание в одинаковых условиях не повлияло на поведенческие навыки и потенциальные способности к обучению, которые были приобретены молодью на ранних стадиях онтогенеза при выращивании в условиях разной информационной обогащенности среды.

**Эффективность оборонительного и пищевого поведения.** Плотва, выращенная в присутствии хищника, имела выраженные навыки оборонительного поведения, позволявшие ей эффективно и с минимальными потерями питаться в присутствии хищника. Рыбы, которых выращивали на течении, имели промежуточные показатели по большинству поведенческих характеристик. По уровню эффективности пищевого и оборонительного поведения они уступали особям, выращенным в присутствии хищника, но превосходили рыб, выращенных в обедненной среде (или достоверно не отличались от них). Последние имели самые низкие рационы и высокую смертность в

присутствии хищника, причем у них не было отмечено обучения на воздействие хищника.

Ранее было показано (Герасимов, Столбунов, 2007), что повышение уровня информационной обогащенности среды посредством течения является эффективным методом формирования у молоди пищедобывательных поведенческих стереотипов. Молодь, выращенная в условиях течения, при питании в отсутствие хищника имела самый короткий адаптационный период, наибольший рацион и высокий уровень спонтанной двигательной активности. Однако при этом у нее отсутствовали элементы оборонительного поведения, в частности, не был отмечен латентный период, кормодобывание неоднократно прерывалось проявлениями спонтанной двигательной активности (быстрое плавание вдоль аквариума и подъем в верхний горизонт).

В то же время, молодь, которая выращивалась в условиях имитации хищника, даже при питании в отсутствие хищника имела более продолжительный адаптационный период, выраженное латентное время, отсутствие спонтанной двигательной активности и более низкий рацион. Процесс кормодобывания был непрерывным, и после определенного уровня насыщения у этой молоди наблюдалось снижение активности и уход в избранную в качестве убежища часть аквариума. Очевидно, что подобные действия являются проявлением оборонительного поведения, направленного на снижение уровня возможного и уже неоправданного риска, поскольку необходимое количество корма к этому времени уже съедено (Герасимов, Столбунов, 2007). В этом случае (при питании в отсутствие хищника) молодь, выращенная в условиях имитации хищника, проигрывала молоди, выращенной на течении, в интенсивности питания.

В настоящем исследовании показано, что при питании в присутствии хищника наблюдается иная ситуация: особи, выращенные на течении, после первого результативного нападения хищника демонстрируют гораздо менее эффективное поведение, чем молодь, содержащаяся на ранних стадиях онтогенеза совместно с хищником. Они питаются с меньшей интенсивностью, имеют более длительный латентный период и больше времени тратят на оборонительные действия, которые заключаются в уходе и длительной задержке в безопасной зоне. Но несмотря на существенные временные затраты этой молоди на оборонительное поведение, хищник при питании ею имеет более высокий рацион при меньшей активности, чем при питании особями, выращенными в присутствии хищника.

Альтернативная гипотеза о том, что выращенная на течении молодь, обладая более высокой плавательной способностью, будет успешно избегать нападения хищника, не подтвердилась. Тем более, что в условиях аквариума окунь охотился, используя тактику хищника-засадчика, а не угон-



щика, и в этом случае высокая плавательная способность не повышала эффективность оборонительного поведения этой молоди.

Следовательно, течение воды при отсутствии стимулов, вызывающих защитную реакцию, не способствует формированию у молоди навыков, повышающих эффективность оборонительного поведения.

**Способность к обучению.** С другой стороны, существование и добывание корма на ранних стадиях онтогенеза в гидродинамически сложной среде способствует повышению уровня функциональной активности ЦНС и улучшает способности к обучению сложным навыкам на более поздних этапах жизнедеятельности (Никоноров, Витвицкая, 1993). Так, к концу эксперимента плотва, выращенная на течении, менее интенсивно выедалась хищником, что указывает на ее обучение и выработку ею более эффективного оборонительного поведения. Тем не менее, эффективность оборонительного поведения у этой молоди не достигала того уровня, который наблюдался у особей, выращенных в присутствии хищника. Молодь плотвы, содержащаяся на ранних стадиях онтогенеза в отсутствие хищника и течения, практически не обучалась адекватно реагировать на хищника, проявляла низкую эффективность пищевого и оборонительного поведения, имея минимальные рационы при максимальном уровне гибели от воздействия хищника.

**Склонность к риску.** У рыб, выращенных в отсутствие хищника, на фоне увеличения их истребления последним отмечалась склонность к риску, которая выражалась в сокращении латентного периода и времени нахождения в безопасной части экспериментального аквариума. Причиной этого было хроническое недоедание в связи с низкой интенсивностью питания в присутствии хищника.

Наиболее важной функцией переменной тактики рыб, которая определяет баланс между выгодой от питания и уровнем риска, является степень их голода (McNamara, Houston, 1990). Голодная особь может добывать корм при более высоком уровне риска, чем сытая (Dill, Fraser 1984; Pettersson, Bronmark, 1993), что и происходит в случае с молодью, выращенной в условиях низкой степени информационной обогащенности среды. Но, в отличие от молоди, имеющей опыт "общения" с хищником, она оказалась не способной реагировать адекватно уровню потенциальной опасности, то есть в состоянии голода эти особи демонстрируют крайне рискованное поведение при поиске пищи. Однако когда хищник обнаруживает себя, у них наблюдается паническая реакция, и затем длительное избегание опасного участка. При этом наблюдаемая интенсивность проявления реакции неадекватна уровню опасности.

Поэтому в поведении молоди, выращенной в отсутствие хищника, наблюдается определенное противоречие. С одной стороны, ей свойственно стремление рисковать при добывании корма, что при отсутствии соответствующих поведенческих навыков и способности к обучению приводит к ее повышенной смертности. С другой стороны, паническая реакция при обнаружении хищника и длительное избегание потенциально опасных кормовых участков вызывает у нее снижение интенсивности питания, что усиливает степень голода и заставляет таких особей в дальнейшем еще больше рисковать. Это характерно и для рыб, выращенных на течении, но в меньшей степени благодаря способности к обучению на воздействие хищника.

Таким образом, отсутствие на ранних стадиях онтогенеза стимулов, вызывающих защитную реакцию, не позволяет рыбам находить компромисс между риском быть съеденными и желанием добывать корм, от чего во многом зависит их выживаемость. Проведенные эксперименты продемонстрировали, что уровень обогащенности среды, в которой выращивается молодь рыб на ранних стадиях онтогенеза, является одним из определяющих факторов, способствующих развитию у нее важнейших адаптивных форм поведения. Ситуация с отсутствием хищников характерна не только для искусственных условий подращивания молоди, но, например, для естественных нерестилищ в малых реках, где в результате промыслового изъятия хищников их пресс снижается или исчезает.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Е.И. Извекову за помощь при подготовке статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 07-05-00470.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афонина М.О.* 2003. Зрительные ориентиры – маркеры биотопов и их роль в поведении рыб с разным образом жизни // *Вопр. ихтиологии*. Т. 43. № 3. С. 402–410.
- Афонина М.О., Михеев В.Н., Павлов Д.С.* 2000. Влияние неоднородности среды, воспринимаемой зрением, на обучение поиску корма чернополосых цихлазом, *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces: Cichlidae) // *Докл. РАН*. Т. 372. № 4. С. 555–557.
- Бакитанский Э.Л., Черницкий А.Г.* 1983. Экологические пути повышения эффективности разведения атлантического лосося // *Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР*. М.: Наука. С. 156–170.
- Бакитанский Э.Л., Нестеров В.Д., Неклюдов М.Н.* 1986. Аномалии в поведении покатников атлантического лосося, выращенных на рыбоводном заводе, в период покатной миграции // *Состояние и перспективы развития лососевого хозяйства Европейского Севера*. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 77–93.
- Буракова Н.С.* 1976. Особенности выработки условных рефлексов у собак, выращенных в условиях частичной

- внутривидовой депривации // Журн. высш. нервн. деятельности. Т. 26. Вып. 6. С. 1195–1199.
- Витвицкая Л.В., Козлов А.Б., Тихомиров А.М. 1994. Анализ влияния различных факторов в раннем онтогенезе на поведение молоди севрюги // Журн. высш. нервн. деятельности. Т. 44. Вып. 3. С. 516–525.
- Герасимов Ю.В., Столбунов И.А. 2007. Влияние условий среды разной обогащенности в раннем онтогенезе на пищевое и оборонительное поведение молоди леща *Abramis brama* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 253–261.
- Герасимов Ю.В., Васюра Л.Е., Стрельникова А.П. 2004. Современное состояние стад стерляди в водоемах Верхней Волги и перспективы их искусственного воспроизводства // Состояние популяций стерляди в водоемах России и пути их стабилизации. М.: Экономика и информатика. С. 59–76.
- Канидьева А.И. 1966. Устойчивость заводской молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) к скорости течения и хищным рыбам // Тр. Мурманск. Биол. ин-та. С. 101–112.
- Касимов Р.Ю. 1980. Сравнительная характеристика поведения заводской и дикой молоди осетровых в раннем онтогенезе. Баку: Элм, 135 с.
- Лещева Т.С., Жуйков А.Ю. Обучение рыб: экологические и прикладные аспекты. М.: Наука, 109 с.
- Мантейфель Б.П. 1961. Экология поведения животных. М.: Наука, 220 с.
- Митанс А.Р. 1970. Поведение, питание и рост заводской молоди после выпуска в реку // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Вып. 7. Сб. науч. тр. Балт. НИИ рыб. хоз-ва. С. 102–123.
- Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 190 с.
- Никоноров С.И., Витвицкая Л.В. 1993. Эколого-генетические проблемы искусственного воспроизводства осетровых и лососевых рыб. М.: Наука, 254 с.
- Обухов Д.К., Никоноров С.И., Обухова Е.В. 2000. Развитие ЦНС семги (*Salmo salar* L.) в условиях естественного и искусственного воспроизводства // Атлантический лосось (биология, охрана, воспроизводство). Тез. Докл. междунар. конф. Петрозаводск, 2000 г. С. 41.
- Обухов Д.К., Никоноров С.И., Обухова Е.В., Ключева Н.А. 2001. Развитие ЦНС у молоди атлантического лосося *Salmo salar* L., в присутствии или отсутствии естественных хищников // Вопр. рыболовства. Прилож. 1. С. 207–209.
- Протасов В.Р. 1968. Зрение и ближняя ориентация рыб. М.: Наука, 206 с.
- Смирнов Ю.А., Шустов Г.А., Щуров И.Л. 1986. Экологические аспекты поведения дикой и заводской молоди семги // Тез. докл. V съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. Ч. 2. 15–19 сентября 1986 г. Тольятти. С. 150–151.
- Шишелова А.Ю. 2000. Выращивание крыс в социально-обогащенной среде изменяет их исследовательскую активность и способность к обучению // Журн. высш. нервн. деятельности. Т. 50. Вып. 4. С. 667–675.
- Шустов Ю.А. 1988. Особенности системы поведенческих адаптаций молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) к речным условиям // Всесоюз. совещ. по лососевым рыбам. Тольятти, 1988 г. С. 335–337.
- Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Смирнов Ю.А. 1980. О сроках адаптации заводской молоди семги к речным условиям // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 4. С. 102–123.
- Boer J.N., Heuts B.A. 1973. Prior exposure to visual cues affecting dominance in the jewel fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill 1982 (Pisces, Cichlidae) // Behavior. V. XLIV. P. 299–321.
- Dellefors C., Johnsson J.I. 1995. Foraging under risk of predation in wild and hatchery-reared juvenile sea trout (*Salmo trutta* L.) // Nord. J. Freshwater Res. V. 70. P. 31–37.
- Dill J.M., Fraser A.H.G. 1984. Risk of predation and the feeding behaviour of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 16. P. 65–71.
- Eriksson C., Hallgren S., Uppman S. 1981. Spawning migrations of hatchery-reared salmon (*Salmo salar*) released as smolts in River Ljusnan and its estuary Laxforskningsinst. Medd. Salm. Res. Inst. Rept. № 3, 16 p.
- Fraser D.F., Gilliam J.F. 1987. Feeding under predation hazard: response of the guppy and the Hart's rivulus from sites with contrasting predation hazard // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 21. P. 203–209.
- Furuta S., Watanabe T., Yamada H. et al. 1997. Changes in distribution, growth and abundance of hatchery-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* released in the coastal area of Tottori Prefecture // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 63. № 6. P. 877–885.
- Huntingford F., Giles N. 1987. Individual variation in anti-predator responses in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) // Ethology. V. 74. № 3. P. 205–210.
- Jepsen N., Aarestrup K., Oekland F., Rasmussen G. 1998. Survival of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration // Hydrobiologia. V. 371–372. № 1–3. P. 347–353.
- Light T. 1989. Discriminating between hungry and satiated predators; the response of guppies (*Poecilia reticulata*) from high and low predation sites // Ethology. V. 82. P. 238–243.
- Lima S.L., Dill L.M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus // Can. J. Zool. V. 68. P. 619–640.
- McNamara J.M., Houston A.I. 1990. State-dependent ideal free distributions // Evol. Ecol. № 4. P. 298–311.
- Milinski M. 1993. Predation risk and feeding behaviour // Behaviour of teleost fishes. T.J. Pitcher (ed.). London: Chapman & Hall. P. 285–305.
- Olla B.L., Davis M.W. 1989. The role of learning and stress in predator avoidance of hatchery-reared coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) juveniles // Aquaculture. V. 76. P. 209–214.
- Orlov A.V., Gerasimov Yu.V., Lapshin O.M. 2006. The feeding behaviour of cultured and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.), in the Louvenga River, Kola Peninsula, Russia // ICES J. Mar. Sci. V. 63. P. 1297–1303.
- Pettersson L.B., Bronmark C. 1993. Trading off safety against food: state dependent habitat choice and foraging in crucian carp // Oecologia. V. 95. P. 353–357.
- Smedstad O.M., Salvanes A.G.V., Fossaa J.H., Nordeide J.T. 1994. Enhancement of cod, *Gadus morhua* L., in Masfjorden: an overview // Aquacult. Fish. Manag. V. 25. P. 117–128.
- Symons P.E.K. 1969. Greater dispersal of wild compared with hatchery-reared juvenile Atlantic salmon released in streams // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. № 7. P. 1867–1876.
- Walsh R.N. 1980. Effects of environmental complexity and deprivation on brain chemistry and physiology: a review // Int. J. Neuroscience. V. 11. P. 77–89.