

ФОРМИРОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОВЕДЕНИЯ У МОЛОДИ ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae) В ПЕРИОД РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА

Е. С. Смирнова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д.Папанова РАН,
152172 пос. Борок, Ярославской обл., Некоузский р-н
e-mail: smirnova@ibiw.yaroslavl.ru

Исследованы особенности поведения сеголеток плотвы, выращенных в средах с различным уровнем информационного обогащения (кормление живыми или обездвиженными кормовыми организмами, присутствие или отсутствие хищника, наличие течения). Исследовательское поведение и двигательная активность молоди изучалась с использованием тестов “кольцевой коридор” и “открытое поле”. Также в гидродинамическом лотке оценивалась плавательная способность рыб, полученных при различных условиях выращивания. Кроме этого было исследовано пищевое и оборонительное поведение рыб. Показано, что по большинству поведенческих показателей, молодь плотвы, выращенная в присутствии хищников, достоверно ($p < 0.05$) отличалась от остальных экспериментальных групп. При этом установленные отличия носили положительный характер, и способствовали лучшей приспособляемости таких рыб к последующим воздействиям среды.

Ключевые слова: информационно-обогащенная среда, онтогенез, исследовательское поведение, локомоторная активность, оборонительное и пищевое поведение, поведенческая асимметрия, рыбы, *Rutilus rutilus*.

ВВЕДЕНИЕ

Поведение животных – это взаимосвязь врожденных и приобретенных, в процессе жизнедеятельности реакций, представляющих собой одно из наиболее значительных приспособлений к изменяющимся условиям среды. Объем сенсорной информации получаемый животными на ранних этапах развития, может влиять на структуру нейронов мозга и способности к дальнейшему обучению. Влияние сенсорной стимуляции в раннем онтогенезе на разные виды поведения (исследовательское, оборонительное, пищевое, рео- и оптомоторную реакции), на обучение и память, на развитие ЦНС у взрослых животных было показано в многочисленных исследованиях [Протасов, 1968 (Protasov, 1968); Павлов, 1979 (Pavlov, 1979); Витвицкая и др., 1985 (Vitvitskaya et al., 1985); Афонина, 2003 (Afonina, 2003); Михеев, 2006 (Miheev, 2006); Смирнова, Смирнов, 2013 (Smirnova, Smirnov, 2013); Boer, Heuts, 1973; Walsh, 1980; Gerasimov, Stolbunov, 2007; Smirnova, 2010 Smirnova, Gerasimov, 2010 и др.]. Информационная обогащенность среды обитания определяется разнообразием стимулов, которые воздействуют на развитие организма. Важнейшими из них являются присут-

ствие хищников, гидродинамические условия, степень подвижности кормовых организмов [Канидьев, 1966 (Kanidev, 1966); Касимов, 1980 (Kasimov, 1980) и др.]. При обычном искусственном выращивании молоди различных видов рыб для целей воспроизводства, низкий уровень сенсорной стимуляции препятствует формированию навыков необходимых для жизни в естественной среде. В результате, у такой молоди наблюдается очень низкая, выживаемость в природных условиях [Митанс, 1970 (Mitans, 1970); Бакштанский, Черницкий, 1983 (Bakshhtanskiy, Chernitskiy, 1983); Шустов, 1988 (Shustov, 1988); Витвицкая и др., 1994 (Vitvitskaya et al., 1994); Symons, 1969; Eriksson et al., 1981; Smedstad et al., 1994; Furuta et al., 1997; Jepsen et al., 1998; Orlov et al., 2006 и др.]. Одна из причин этого – низкие навыки оборонительного поведения, возникающие в результате длительного содержания в условиях искусственной среды, где отсутствуют стимулы, формирующие у молоди эффективную защитную реакцию на воздействие хищника [Касимов, 1980 (Kasimov, 1980); Шустов и др., 1980 (Shustov et al., 1980); Обухов и др., 2001 (Obuhov et al., 2001)].

Выживание при нападении хищника – только одна из задач, стоящих перед организмом, другая задача – это поиск и потребление корма. Исследования показали важную роль риска хищничества как фактора, изменяющего пищевое поведение животных [Мантейфель, 1961 (Manteyfel, 1961); Lima, Dill, 1990]. Считается, что лучшей тактикой является компромисс – добыча корма поблизости от хищника,

но не ближе той точки, где риск быть съеденным превысит стоимость выгоды от питания (Milinski, 1993). В связи с этим особь должна уметь оценивать потенциальную 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 (Lescheva, Zhuykov, 1989)]. Именно этого не хватает молоди, выращенной в отсутствие соответствующих стимулов. Цель работы – изучить особенности поведения мо-

лоди плотвы, полученной при выращивании в условиях с различным уровнем информационного обогащения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Условия выращивания. Исследования проводили в 2006–2011 гг. Объект исследования – молодь плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), ежегодно получаемая путем искусственного оплодотворения от одной пары производителей. После начала активного плавания (на 12-е сутки после выклева) личинок плотвы по 200 особей распределяли по трем аквариумам емкостью по 225 л. В качестве факторов, создающих информационно-обогащенную среду, были выбраны течение, хищник и подвижность кормовых объектов.

Группу плотвы (Х) содержали в аквариуме вместе с хищником (окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758). Чтобы исключить полное выедание молоди, окуня помещали в сетчатый садок, расположенный в центре аквариума. Размер ячеей позволял плотве заплывать в садок, тогда как хищник был ограничен в перемещениях, что снижало результативность его охоты и ускоряло обучение молоди. Хищника периодически отсаживали в другой аквариум для дополнительного кормления. Молодь плотвы кормили живым планктоном, отловленным в естественном водоеме.

Группу плотвы (Т) выращивали в аквариуме, где с помощью аквариумной помпы создавали постоянное течение, скорость которого увеличивалась по мере роста молоди. Рыб этой группы также кормили живым планктоном из естественного водоема.

Группа плотвы (К) была контрольной. Рыб выращивали в условиях сенсорной депривации (отсутствие хищника, течения и подвижных кормовых организмов). Для кормления использовали обездвиженный нагреванием воды до 60°C зоопланктон, отловленный в естественном водоеме.

Во всех аквариумах субстрат на дне отсутствовал. Кормление проводили в одно и то же время суток. Температуру воды поддерживали на уровне 20°C. Освещение – естественное. Аквариумы периодически чистили и заменяли 30% воды на свежую.

Эксперименты по изучению особенностей поведения. После периода выращивания (4.5–5.5 мес.) всех рыб помещали в отдельные для каждой группы аквариумы с идентичными условиями, из которых они в необходимом количестве изымались для проведения экспериментов.

Опыты проводили в изолированном помещении при отсутствии экспериментатора, во избежание его влияния на поведение рыб. Изображение с видеокamеры записывалось в течение 5–20 мин в зависимости от вида эксперимента.

Эксперимент хищник-жертва проводили в аквариумах объемом 170 л с размерами 3000×400×230 мм (рис. 1).

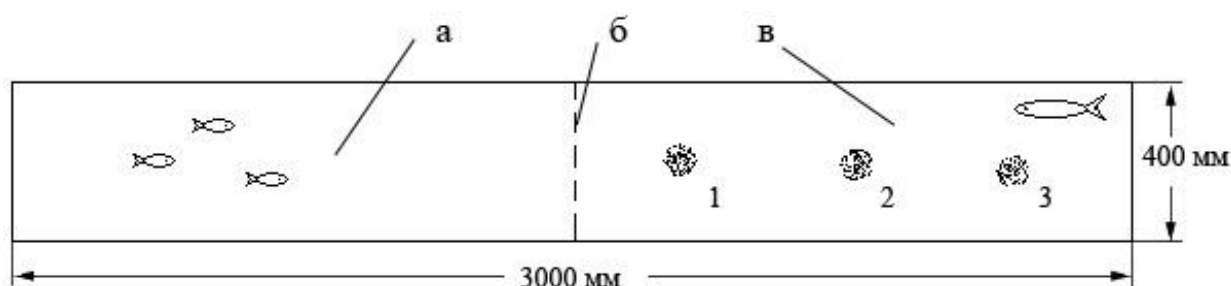


Рис. 1. Схема экспериментального аквариума: а – безопасный отсек, в – отсек, где производилось кормление молоди и находился хищник, б – граница отсеков, во втором варианте опыта на этом месте устанавливалась решетка. 1, 2 и 3 – номера кормовых пятен (Smirnova, Gerasimov, 2010).

Fig. 1. The experimental aquarium scheme: а – safe compartment, в – predator and feeding compartment, б – border sections, where was install grid divider in the second variant of experiment. 1, 2 and 3 – food spots (Smirnova, Gerasimov, 2010).

Было проведено три варианта опытов, при этом исследованные особи повторно не использовались. В качестве хищника в эксперименте использовался окунь длиной тела 254 мм (одна и та же особь во всех вариантах

эксперимента). В первом опыте в экспериментальный аквариум совместно помещалась рыбы из разных групп по 5 особей из каждой. Для визуального определения принадлежности молоди к одной из групп, ее помечали частич-

ным подрезанием анального плавника. Опыт продолжался до полного выедания плотвы хищником. Визуально регистрировали время и последовательность выедания молоди каждой группы. Во втором опыте аквариум по центру перегородивался металлической решеткой, через которую молодь плотвы могла свободно поникать, в то время как, хищник был ограничен в перемещениях только одной половиной (рис. 1). Плотва одной группы в количестве 10 особей помещалась в аквариум и через трое суток к ней подсаживали хищника. Взамен съеденных особей плотвы подсаживались новые из той же группы, таким образом, чтобы число их в аквариуме было постоянным. Опыт продолжался до выедания 30 особей, при этом оценивалось время достижения этого момента для молоди каждой из экспериментальных групп. Молодь кормили личинками хирономид (*Chironomus* spp.) на трех кормовых пятнах, расположенных на стороне, где находился хищник. Кормление проводили два раза в сутки и в одно и то же время. Третий опыт отличался от второго отсутствием разделительной решетки [подробнее см.: Smirnova, Gerasimov, 2010].

При обработке полученных материалов использовали следующие показатели пищевого и оборонительного поведения рыб:

- интенсивность питания молоди или ее рацион (общее количество корма, съеденное за одно кормление);
- 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 на половине аквариума, где отсутствовали корм и хищник (только для второго опыта).

Критериями эффективности оборонительного поведения молоди служили:

- рацион хищника (количество съеденных за сутки особей);
- активность хищника (время, которое он находился в движении).

Для определения способности молоди из каждой группы обучаться на воздействие хищника указанные показатели исследовались в динамике от начала до конца каждого опыта.

“Кольцевой коридор”. Данный тип эксперимента проводили при естественной продолжительности светового дня и температуре воды 18–19°C. Каждая особь использовалась только 1 раз (всего оценено по 50 рыб ка-

ждой группы). Устройство “кольцевого коридора” представлено на рис. 2 [подробнее см.: Smirnova, 2010].

“Открытое поле”. Установка “открытое поле” представляла собой плоский аквариум с размерами 98×56×16 см, толщина слоя воды – 12 см. На дно была нанесена разметка, условно разделяющая его на 28 равных секторов (14×14 см). Освещение было равномерное без теней и бликов. Видеокамера располагалась над установкой рядом с источником света.

В экспериментах, выполненных в кольцевом коридоре и установке “открытое поле”, для каждой особи определяли следующие поведенческие параметры:

- латентное время (время от посадки плотвы в установку до начала активного плаванья);
- двигательная активность (число пройденных секторов за 15 мин., а также время, затрачиваемое на прохождение одного сектора в период активного движения);
- исследовательское поведение (время движения и количество сделанных поворотов за 15 мин.);
- время покоя;
- уровень ориентировочной двигательной активности (число секторов, пересеченных рыбой за первые 3 мин. эксперимента);
- уровень фоновой двигательной активности (число секторов, пересеченных рыбой за последние 3 мин. эксперимента).

Также рассчитывались следующие показатели:

- активации (ПА), равный $OA/FA*100$, где OA – ориентировочная двигательная активность, FA – фоновая двигательная активность (Витвицкая и др., 1985);
- асимметрии направления движения (по формуле $(R - L)/(R + L)*100$, где R и L – время движения по и против часовой стрелки);
- сила асимметрии (среднее значение абсолютных величин индивидуальных показателей асимметрии). Чем больше это значение, тем сильнее выражена асимметрия направления движения в группе рыб, независимо от ее знака [Извеков и др., 2008 (Izvekov et al., 2008)].

Гидродинамический лоток представлял собой замкнутую систему из прозрачной трубы диаметром 15.5 см, установленную на специальной подставке (рис. 3).

На поверхность рабочей камеры были нанесены отметки с интервалом в 10 см. Видеокамера находилась сбоку от рабочей камеры. В начале опытов молодь каждой из экспериментальных групп по 3 особи помещали в

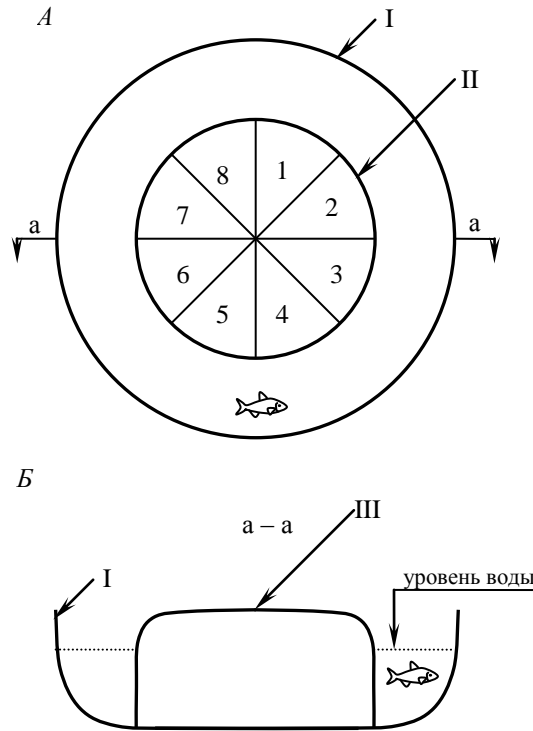


Рис. 2. “Кольцевой коридор”. А – вид сверху; Б – вид сбоку по поперечному разрезу “а-а”. I – внешний диаметр (35.5 см); II – внутренний диаметр (21 см). Поверхность внутренней вставки (III) поделена на 8 одинаковых секторов (1-8) (Smirnova, 2010).

Fig. 2. "Circular passage". A – top view; B – a side view of the cross section "a-a". I – outside diameter (35.5 cm); II – internal diameter (21 cm). The inner surface of the insert (III) was divided into eight equal sectors (1-8) (Smirnova, 2010).

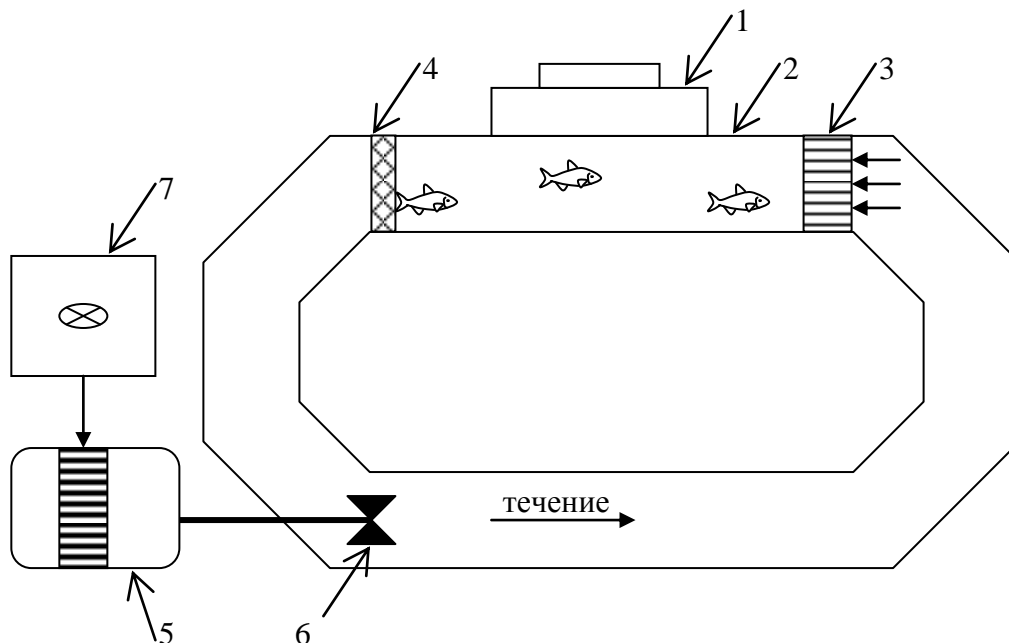


Рис. 3. Гидродинамический лоток: 1 – крышка, 2 – рабочая камера (длина – 80 см, диаметр – 15.5 см), 3 – передняя широкая заградительная решетка для ламинаризации потока, 4 – задняя решетка, 5 – электродвигатель, 6 – водогонный винт, 7 – блок управления (Smirnova, 2010).

Fig. 3. Hydrodynamic tray: 1 – cover, 2 – the working chamber (length - 80 cm, width - 15.5 cm), 3 – front wide barrier fencing for laminar flow, 4 – rear barrier fencing, 5 – electric motor, 6 – water propeller, 7 – control block (Smirnova, 2010).

рабочую камеру установки. После пятиминутной адаптации начинали создавать поток воды с плавным повышением скорости от 36 до 120 см·с⁻¹. Опыты продолжались до сноса всех рыб к задней заградительной решетке рабочей камеры.

Определялись следующие параметры:

– плавательная способность (время, в течение которого рыбы способны сопротивляться потоку воды);

– время сноса первой из 3-х рыб;

– число скатываний рыб к задней стенке рабочей камеры;

– число бросков к началу рабочей камеры;

– плавательная активность (расстояние, пройденное каждой из рыб за все время эксперимента).

В опытах использовано по 40 рыб каждой из экспериментальных групп, при этом каждая особь участвовала только 1 раз.

Пищевое поведение рыб оценивалось в 3-х аквариумах емкостью 200 л и площадью дна 0.6 м², с укрепленными над ними зеркалами. Дно аквариумов было разделено на три сектора невидимыми рыбам границами. В качестве субстрата использовался мелкий речной песок слоем 2–3 см. Освещение обеспечивалось лампами дневного света, режим – 8:16 ч. Температура воды 21–22°C. В экспериментальный аквариум помещали по 3 особи каждой из групп для адаптации в течение двух недель. Перед началом опыта рыб заставляли зайти в стартовый отсек аквариума и определенным образом (в зависимости от цели опыта) раскладывали корм. Затем стартовый отсек открывали и рыбы начинали поиск и потребление корма, что фиксировалось видеокamerой. Рыбам предлагалось добывать корм – обездвиженных личинок хирономид в количестве 90 штук на группу. Личинки размещались по 30 экз. на трех кормовых пятнах (ситечки диаметром 8 см), которые аккуратно прикапывались в песок. Кормление и видеозапись поведения рыб производилась два раза в сутки в 9 и 14 ч. По истечении 15 мин. рыб опять загоняли в стартовый отсек и собирали остатки корма для расчета рациона, после чего рыб опять выпускали из стартового отсека, и они до следующей съемки плавали по всему аквариуму. Продолжительность каждого опыта 30 суток. Было проведено четыре варианта опытов:

Опыт 1. В период адаптации кормовые объекты распределялись по площади дна аквариума всегда в одних и тех же местах. В боковых секторах кормовые пятна располагались с

одной стороны аквариума, в центральном – на противоположной стороне. На время съемок рядом с ними помещались ориентиры, представляющие собой белые керамические трубки диаметром 2 см и высотой 3 см.

Опыт 2. Адаптационным периодом служил предыдущий опыт. Кормовые пятна располагались так же, как и в первом. Ориентиры ставились напротив кормовых пятен у противоположных к ним стенок аквариума.

Опыт 3. В отличие от предыдущих опытов кормовые пятна не отмечались визуальными ориентирами.

Опыт 4. Кормовые пятна не имели постоянного места и перемещались по дну аквариума случайным образом для каждой съемки. Визуальные ориентиры отсутствовали.

Для оценки особенностей пищевого поведения и двигательной активности рыб из различных экспериментальных групп регистрировали следующие показатели:

– латентное время (время выхода из стартового отсека после его открытия);

– рацион (количество личинок, съеденных за время съемки);

– время питания (время, затрачиваемое особью на поиск и потребление кормовых частиц при перемещении в непосредственной близости от субстрата, где выделяли: время питания одной рыбы, время питания двух рыб, время питания трех рыб и общее время питания);

– скорость питания (отношение количества съеденных личинок к суммарному времени питания);

– время плавания (где выделяли: время неподвижности или время покоя, когда ни одна из рыб не совершает поступательных движений, время одиночного движения и время группового движения);

– двигательная активность (количество пересечений границ секторов).

Данные обработаны в статистическом пакете STATISTICA. Достоверность различий экспериментальных групп, по поведенческим параметрам после проверки последних на нормальность распределения, оценивали по t-критерию для независимых выборок. Для расчета показателей групповой асимметрии применялся одновыборочный t-критерий. Динамику поведенческих показателей у разных групп плотвы в течение эксперимента хищник-жертва анализировали с помощью параметрического коэффициента корреляции Пирсона, выбранного в связи с линейной зависимостью между варьирующими признаками и нормальным характером их распределения.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о существенных отличиях в поведении молоди плотвы, выращенной в средах с различной информационной обогащенностью. Относительно небольшой отход молоди плотвы за период выращивания, составивший от 10 до 23%, позволяет надеяться, что

установленные в экспериментах отличия обусловлены именно различиями в уровне депривации среды, а не отбором (табл.1). Средняя масса и длина тела плотвы разных групп рыб после периода подращивания представлена в табл. 2.

Таблица 1. Выживаемость молоди плотвы из экспериментальных групп за период подращивания: X – плотва, выращенная в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Table 1. Survival of juvenile roach from the experimental groups during rearing period: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (Smirnova, Gerasimov, 2010)

| Группы Groups | Период содержания, сут. Rearing period, day | Начальное кол-во рыб, экз. Initial number of fish, sp. | Конечное кол-во рыб, экз. Final number of fish, sp. | Отход рыб за весь период выращивания, % The loss of fish for rearing period, % |
|------------------|---|---|--|---|
| X | 95 | 250 | 225 | 23 |
| T | 95 | 250 | 226 | 10 |
| K | 95 | 250 | 214 | 18 |

Таблица 2. Масса и длина тела ($M \pm m$) молоди плотвы, использовавшейся в экспериментах после периода подращивания: X – плотва, выращенная в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения

Table 2. Weight and body length ($M \pm m$) of juvenile roach after rearing period that was used in the experiments: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence

| Показатель Indicator | Группы рыб Fish groups | | |
|-----------------------------------|------------------------|-----------|----------|
| | X | T | K |
| Масса, г Weight, g | 0.9±0.01 | 1.0±0.01* | 0.9±0.01 |
| Длина тела, мм Body length, mm | 37.7±0.4 | 41.8±0.4* | 37.6±0.4 |

* – достоверное ($p < 0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K).

* – significant ($p < 0.05$) difference groups X and T from control (K).

Эксперимент “хищник-жертва”. Результаты экспериментов по исследованию оборонительного и пищевого поведения молоди плотвы различных групп в присутствии хищника представлены в табл. 3–6. Видно, что по большинству изученных показателей рыбы выросшие в присутствии хищника превосходили остальные группы.

Тесты “кольцевой коридор” и “открытое поле”. Молодь плотвы, выращенная в присутствии хищника, характеризовалась более высокими значениями поведенческих параметров по сравнению с молодью других групп (табл. 7).

Эксперимент в гидродинамическом лотке. Сравнение плавательной способности

молоди плотвы, выращенной в средах с различным уровнем информационного обогащения, представлено в табл. 8. Как и ожидалось, рыбы выросшие на течении были значительно устойчивей остальных групп к воздействию этого фактора.

Пищевое поведение рыб. Средние значения поведенческих параметров молоди плотвы, выращенной в среде с разной степенью депривации представлены в табл. 9. Как видно из таблицы молодь группы X в большинстве выполненных опытов достоверно отличалась от контрольной группы по показателям двигательной активности и времени, затраченному на питание.

Таблица 3. Поведенческие показатели ($M \pm m$) молоди плотвы разных экспериментальных групп в присутствии хищника: X – рыбы, выращенные в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения (1–3 варианты эксперимента)

Table 3. Behavioral indicators ($M \pm m$) of juvenile roach different experimental groups in a predator presence: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (1–3 variants of the experiment)

| Поведенческие характеристики Behavioral indicators | | Группы плотвы Roach groups | | |
|---|---|----------------------------|-------------|--------------|
| | | X | T | K |
| Латентный период, с The latent period, s | | 7.7±0.7* [@] | 37.2±17.8 | 73.7±27.1 |
| Рацион молоди плотвы за одно кормление The ration of juvenile roach for one feeding | | 47.5±1.2* [@] | 31.2±4.1 | 33.1±4.4 |
| Средний рацион за одно кормление на кормовом пятне The average ration for one feeding on food spot | 1 | 49.8±0.1* [@] | 40.6±2.6 | 43.2±1.8 |
| | 2 | 48.9±0.3* [@] | 33.5±2.8 | 32.2±4.0 |
| | 3 | 44.0±1.1* [@] | 19.7±2.0 | 24.1±2.8 |
| Время на кормовых пятнах, с Time spent on food spots, s | 1 | 1328.2±30.7* [@] | 975.6±47.6 | 1017.9±107.3 |
| | 2 | 1294.1±31.0* [@] | 468.0±35.2* | 699.6±86.7 |
| | 3 | 887.8±46.3* [@] | 65.2±10.0* | 270.0±56.5 |
| Время вне кормовых пятен, с Time spent outside of food spots, s | | 5.1±1.3* [@] | 60.0±9.8* | 90.0±4.7 |
| Время в безопасном отсеке, с Time spent in a secure compartment, s | | 102±55* [@] | 532±121* | 844±368 |

* – достоверное ($p < 0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K), [@] – достоверное отличие группы X от T.

* – significant ($p < 0.05$) difference groups X and T from control (K), [@] – significant difference group X from T.

Таблица 4. Динамика выедания плотвы из смешанных групп хищником за время эксперимента: X – плотва, выращенная в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Table 4. Mixed groups roach eating dynamics by predator during the experiment: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (Smirnova, Gerasimov, 2010)

| Группа плотвы Roach group | Продолжительность эксперимента, сутки Experiment duration, day | | | |
|--|---|-----|-----|-------------|
| | 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 Daily predator ration | 3 | 2 | 4 | 6 |

Таблица 5. Время (сут.), затрачиваемое хищником на выедание 30 особей плотвы во втором и третьем опытах: X – плотва, выращенная в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Table 5. Time (day) spent by predator on eating of 30 roach species in the second and third experiments: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (Smirnova, Gerasimov, 2010)

| Номер опыта Trial number | Группы плотвы Roach group | | |
|-----------------------------|------------------------------|----|----|
| | X | T | K |
| 2 | 16 | 6 | 4 |
| 3 | 18 | 13 | 10 |

Таблица 6. Поведенческие показатели ($M\pm m$) хищника при питании молодь плотвы из разных экспериментальных групп: X – плотва, выращенная в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Table 6. Predator's behavioral indicators ($M\pm m$) when was feeding roach from different experimental groups: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (Smirnova, Gerasimov, 2010)

| Показатель Indicator | Группы плотвы Roach group | | |
|--|------------------------------|---------|---------|
| | X | T | K |
| Суточный рацион хищника (экз.), опыт 2 Daily predator ration (spec.), trial 2 | 1.8±0.8* [@] | 5.0±2.8 | 7.5±4.5 |
| Суточный рацион хищника (экз.), опыт 3 Daily predator ration (spec.), trial 3 | 1.2±0.5 | 1.7±0.6 | 2.2±1.3 |
| Активность хищника, с Predator activity, s | 147±67 | 44±29 | 74±56 |

* – достоверное ($p<0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K), [@] – достоверное отличие группы X от T.

* – significant ($p<0.05$) difference groups X and T from control (K), [@] – significant difference group X from T.

Таблица 7. Поведенческие показатели ($M\pm m$) молоди плотвы разных экспериментальных групп в тестах “кольцевой коридор” (1) и “открытое поле” (2): X – рыбы, выращенные в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения

Table 7. Behavioral indicators ($M\pm m$) of juvenile roach from different experimental groups in tests "Circular passage" (1) and "Open field" (2): X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence

| Показатель Indicator | | X | T | K |
|---|---|--------------------------|-------------|------------|
| Латентное время, с Latent time, s | 1 | 17.7±1.4* [@] | 45.4±7.5* | 34.7±6.5 |
| | 2 | 31.5±4.0* [@] | 82.8±13.1 | 63.5±9.0 |
| Число пройденных секторов Number of passed sectors | 1 | 348.0±24.0* [@] | 221.0±22.0* | 134.0±16.0 |
| | 2 | 166.5±11.3* | 139.5±12.0 | 119.0±11.2 |
| Число поворотов Number of turns | 1 | 38.0±3.5* [@] | 23.5±2.3* | 16.5±1.2 |
| | 2 | 111.3±6.5* [@] | 82.0±6.1 | 67.2±5.2 |
| Время движения, с Moving time, s | 1 | 697.0±42.0* | 617.0±41.0* | 464.0±45.0 |
| | 2 | 674.0±25.9* | 621.1±32.4 | 570.3±29.1 |
| Время покоя, с Rest time, s | 1 | 201.0±42.0* | 283.0±41.0* | 436.0±45.0 |
| | 2 | 226.2±26.0* | 279.0±32.4 | 329.7±29.1 |
| Время, затрачиваемое на прохождение одного сектора, с Time spent on the passage of one sector, s | 1 | 2.04±0.1* [@] | 3.44±0.3 | 3.86±0.3 |
| | 2 | 6.4±0.2 | 8.2±0.9 | 22.3±2.3 |
| Сила асимметрии Asymmetry intension | 1 | 17.2±2.1* [@] | 28.8±2.8 | 24.7±2.8 |
| | 2 | 14.5±1.5* [@] | 11.4±2.4 | 14.6±2.8 |
| Фоновая двигательная активность (ФА) Background moving activity (BA) | 1 | 62.7±5.3* [@] | 44.7±4.7* | 22.4±3.6 |
| | 2 | 38.0±3.1* [@] | 28.7±3.3 | 26.9±2.9 |
| Ориентировочная двигательная активность (ОА) Estimated moving activity (EA) | 1 | 82.4±5.6* [@] | 45.8±4.4* | 34.3±3.3 |
| | 2 | 28.2±2.0 | 24.7±2.4 | 22.3±2.3 |
| Показатель активации (ОА/ФА •100%) Activation rate (EA/BA •100%) | 1 | 384.0±126.0 | 259.0±58.0 | 308.0±63.0 |
| | 2 | 158.0±38.2 | 117.6±26.4 | 147.5±37.3 |

* – достоверное ($p<0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K), [@] – достоверное отличие группы X от T.

* – significant ($p<0.05$) difference groups X and T from control (K), [@] – significant difference group X from T.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Многочисленными литературными данными подтверждено влияние сенсорной стимуляции в раннем онтогенезе на разные виды поведения, обучения и памяти, а также на развитие ЦНС [Витвицкая и др., 1985 (Vitvitskaya et al., 1985); Витвицкая и др., 1994 (Vitvitskaya et al., 1994); Обухов и др., 2000, 2001 (Obuhov et al., 2000, 2001); Walsh, 1980; Dellefors,

Johnsson, 1995 и др.]. Недостаток этого может приводить к негативным последствиям при выпуске заводской молоди рыб в естественные водоемы. При этом отмечается, что у таких особей снижается плавательная способность, нарушается пищедобывательное и оборонительное поведение и изменяется окраска тела. Все это приводит к их массовой гибели.

Таблица 8. Основные показатели плавательной способности ($M\pm m$) молоди плотвы в гидродинамической установке: X – рыбы, выращенные в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения (Smirnova, 2010)

Table 8. Key indicators of the swimming ability ($M\pm m$) of young roach in the hydrodynamic tray: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (Smirnova, 2010)

| Показатель Indicator | X | T | K |
|--|-----------------------|----------|---------|
| Плавательная способность, с Swimming ability, s | 233±7 [@] | 644±74* | 227±10 |
| Плавательная активность, см Swimming activity, sm | 449±29 | 401±34* | 504±41 |
| Время сноса, с Drift time, s | 204±9 [@] | 278±24* | 202±12 |
| Скорость перемещения, см/с Velocity, sm/s | 1.9±0.1* [@] | 0.8±0.1* | 2.2±0.2 |
| Число скатываний Number of recoils | 5±0.3 [@] | 8±0.9* | 5±0.4 |
| Число бросков Number of throws | 4±0.3 [@] | 7±0.9* | 5±0.4 |

* – достоверное ($p<0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K), [@] – достоверное отличие группы X от T.

* – significant ($p<0.05$) difference groups X and T from control (K), [@] – significant difference group X from T.

Ранее были отмечены значительные различия по поведению в реке между дикой и заводской молодью рыб [Никоноров и др., 1989 (Nikonorov et al., 1989); Symons, 1969]. 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 [Olla, Davis, 1989]. По данным А.И. Канидьева (1966), после четырехдневного пребывания совместно с хищником сеголетки кеты (*Oncorhynchus keta*) показывали на 30% большую устойчивость к выеданию, в сравнении с нетренированными. В то же время молодь кеты с естественных нерестилищ отличалась от заводской молоди по этому показателю лишь на 15%. Рыбы из естественных популяций, испытывающих различную степень воздействия хищников, также демонстрируют различия в оборонительном поведении. Например, молодь группы из районов с высоким давлением хищников, ведет себя смелее при добыче корма в их присутствии, тогда как рыбы из районов с низким уровнем пресса хищников в сходных условиях чаще отвечают уходом в безопасную зону [Fraser, Gilliam, 1987].

Результаты экспериментов “хищник-жертва” показали, что выращивание молоди плотвы в условиях сред с различным уровнем информационного обогащения выработало в ее поведении характерные и устойчивые черты. В последующий период это в значительной мере определяло эффективность пищевого и оборонительного поведения молоди из различных

экспериментальных групп. Несмотря на содержание рыб в идентичных условиях, последовавшее за периодом подрачивания, полученные ими навыки сохранялись во времени [Smirnova, Gerasimov, 2010, 2013].

Данные эксперимента показали, что продолжительность латентного периода для молоди группы X достоверно ($p<0.05$) отличалась от остальных групп (табл. 3). При этом после поимки хищником первой особи группы X продолжительность латентного периода возросла незначительно, тогда как у групп T и K величина данного показателя увеличилась до нескольких минут. У всех групп к концу опытов продолжительность латентного периода снижалась, что свидетельствует о процессах обучения. При добывании корма в отсеке с хищником, при малейшем его движении молодь быстро уходила в соседний отсек, но через какое-то время возвращалась для продолжения питания. Длительность этой задержки достоверно различалась ($p<0.05$) у молоди разных групп. Молодь плотвы группы X, большую часть времени находилась в отсеке с кормом, а уходила из него при попытке нападения хищника, быстрее молоди других групп возвращались для продолжения питания (табл. 3). Время, проведенное на кормовых пятнах молодью плотвы разных групп, так же было различным ($p<0.05$). У группы X оно было максимальным, а у групп T и K минимальным, последние длительное время проводили вне кормовых пятен, не решаясь начать питание из-за присутствия хищника. У плотвы всех групп различалось и время, проводимое на каждом из трех пятен ($p<0.05$).

Таблица 9. Основные исследуемые поведенческие показатели молоди плотвы в четырех вариантах опытов (1–4) по пищевому поведению ($M \pm m$): X – рыбы, выращенные в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения

Table 9. Main studied behavioral indicators of juvenile roach in four feeding behavior trials (1–4) ($M \pm m$): X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence

| Показатель Indicator | | X | T | K |
|---|---|--------------------------|-------------------------|------------|
| Активность рыб, кол-во проходов Fish activity, number of passes | 1 | 747.8±20.7 ^{*@} | 695.6±22.0 | 621.5±22.7 |
| | 2 | 682.7±28.0 [*] | 688.4±26.9 [*] | 560.0±25.5 |
| | 3 | 530.0±20.7 | 559.5±16.9 [*] | 523.1±14.2 |
| | 4 | 504.7±13.2 [*] | 503.2±19.1 [*] | 541.2±12.8 |
| Время движения рыб группой, с Time of a fish group movement, s | 1 | 702.7±18.9 ^{*@} | 564.1±21.9 | 578.9±26.0 |
| | 2 | 717.6±16.9 ^{*@} | 521.4±23.3 [*] | 599.0±19.3 |
| | 3 | 739.1±13.6 ^{*@} | 562.9±15.5 [*] | 612.1±19.6 |
| | 4 | 819.3±9.1 ^{*@} | 768.6±11.6 | 740.5±16.2 |
| Время одиночного движения рыб, с Time of a fish single movement, s | 1 | 189.4±19.4 ^{*@} | 312.4±20.4 | 315.8±25.8 |
| | 2 | 178.9±17.2 ^{*@} | 295.2±18.1 | 282.2±21.2 |
| | 3 | 159.3±13.5 ^{*@} | 266.5±14.2 | 283.4±20.2 |
| | 4 | 80.1±9.1 ^{*@} | 122.9±11.4 [*] | 158.8±16.2 |
| Время покоя, с Rest time, s | 1 | 5.9±3.0 [*] | 9.7±5.8 [*] | 0.4±0.2 |
| | 2 | 1.0±0.8 [*] | 1.5±0.9 [*] | 17.7±7.7 |
| | 3 | 0.03±0.03 | 0.2±0.1 | 3.2±2.2 |
| | 4 | 0.03±0.03 | 0.5±0.5 | 0±0 |
| Время, проведенное у ориентиров, с Time spent at the landmarks, s | 2 | 21.0±6.3 | 27.9±7.0 | 26.9±6.2 |
| Время питания рыб, с Fish feeding time, s | 1 | 116.6±8.8 | 133.5±10.6 | 125.8±10.2 |
| | 2 | 171.7±14.2 ^{*@} | 128.8±16.9 | 117.0±12.2 |
| | 3 | 196.4±12.1 ^{*@} | 170.8±9.6 | 153.7±9.8 |
| | 4 | 189.2±5.6 [*] | 202.5±8.1 [*] | 173.9±7.8 |
| Рацион, шт. Ration, spec. | 1 | 76.1±2.5 | 77.4±3.1 [*] | 70.2±3.1 |
| | 2 | 64.1±2.1 | 57.3±3.5 | 57.5±3.0 |
| | 3 | 77.4±2.4 | 76.0±1.7 | 74.1±1.9 |
| | 4 | 72.1±1.7 | 72.8±1.5 | 70.9±1.5 |
| Скорость питания рыб, шт./с Feeding velocity, spec./s | 1 | 0.8±0.1 | 0.7±0.1 | 0.7±0.1 |
| | 2 | 0.5±0.1 | 0.6±0.1 | 0.6±0.1 |
| | 3 | 0.4±0.02 [*] | 0.5±0.03 | 0.5±0.03 |
| | 4 | 0.4±0.02 | 0.4±0.02 [*] | 0.4±0.02 |

* – достоверное ($p < 0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K), @ – достоверное отличие группы X от T.

* – significant ($p < 0.05$) difference groups X and T from control (K), @ – significant difference group X from T.

Таким образом, плотва, выращенная в присутствии хищника, имела выраженные навыки оборонительного поведения, позволявшие ей эффективно и с минимальными потерями питаться в последующих экспериментах. Рыбы, взращенные на течении, имели промежуточные показатели (между группами X и K) 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). К концу эксперимента плотва группы T, менее интенсивно выедалась хищником, что указывает на её обучение и выработку ею более эффективного оборонительного поведения. Тем не менее, эффективность оборонительного поведения у молоди из этой группы не достигала

того уровня, который наблюдался у особей, выращенных в присутствии хищника. Молодь, содержащаяся на ранних стадиях онтогенеза в условиях максимальной депривации среды, слабо обучалась на воздействие хищника и проявляла низкую эффективность пищевого и оборонительного поведения. Это в результате привело к самым низким рационам при максимальном уровне гибели от воздействия хищника. Ранее было показано, что повышение уровня информационной обогащенности среды посредством течения является эффективным методом формирования у молоди пищеводобывательных поведенческих стереотипов [Канидьев, 1966 (Kanidev, 1966); Павлов, 1979 (Pavlov, 1979); Gerasimov, Stolbunov, 2007; Smirnova, Gerasimov, 2010, 2013].

Исследование эффективности оборонительного поведения при смешанной посадке

рыб (по 5 экз. каждой из групп) выявило следующий порядок потребления молоди хищником: $K \rightarrow T \rightarrow X$ (табл. 4). Во втором опыте, когда хищник воздействовал отдельно на молодь каждой группы, ему потребовалось затратить почти в 3 раза больше времени для выедания молоди группы X, в сравнении с группой T, и в 4 раза больше, чем для группы K (табл. 5). В третьем опыте, когда отсутствовала перегородка, удерживавшая хищника, были получены сходные результаты: молодь из группы X выедалась на 5 дней дольше, чем рыбы из группы T и на 8 дней дольше чем K (табл. 5). В обоих опытах суточный рацион хищника при питании молодью разных групп достоверно различался ($p < 0.05$), максимальный – при питании хищника молодью плотвы группы K, а минимальный – особями группы X (табл. 6). При этом, во время питания молодью групп X и T у хищника наблюдалось достоверное снижение суточного рациона, а при питании молодью группы K рацион наоборот возрастал. Активность (время плавания) хищника при питании молодью из разных групп также достоверно различалась (табл. 6). Наиболее высокой она была при питании особями из группы X, что было обусловлено низкой доступностью рыб данной группы. Все эти показатели отчетливо демонстрируют высокую устойчивость к выеданию у молоди плотвы, выросшей в присутствии хищников.

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]. Молодь плотвы, выращенная в отсутствие хищника, проявляла 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. Но, в отличие от молоди, имеющей опыт “общения” с хищником, она оказалась не способной реагировать адекватно на уровень потенциальной опасности. Рыбы групп T и K существенно снижали время, проведенное на кормовых пятнах по мере их удаленности от безопасного отсека. В связи с этим величина рациона молоди плотвы из группы X была достоверно выше. Таким образом, приобретенные в раннем онтогенезе навыки оборонительного и пищевого поведения позволяли молоди данной группы в меньшей степени

ограничивать кормовые площади под влиянием хищника, что подтверждается высокими рационами, наблюдаемыми на всех трех кормовых пятнах (табл. 3). В отличие от этого, для рыб из групп T и K максимальный рацион наблюдался на 1-ом кормовом пятне, самом близком к безопасной части аквариума.

Рядом авторов [Касимов, 1980 (Kasimov, 1980); Непомнящих, Гремячих, 1993 (Nepomnyaschih, Gremyachih, 1993); Непомнящих, Гремячих, 1997 (Nepomnyaschih, Gremyachih, 1997); Kleerekoper et al., 1974; Smirnova, 2010] показано, что многие виды рыб, помещенные в “открытое поле” или “кольцевой коридор”, чередуют перемещение с обследованием новой обстановки, даже если она не представляет для них “интереса” (отсутствие каких-либо ориентиров). В обоих тестах плотва, выращенная в присутствии хищника, обладала преимуществом по большинству исследованных показателей (табл. 7). Латентный период у этой группы был существенно короче, чем у остальных рыб, что свидетельствует о ее лучшей адаптационной способности. Вместе с тем, особи из группы X обладали максимальными показателями двигательной активности (число посещений секторов, число поворотов, время движения). Период покоя оказался минимальным у молоди данной группы и был в 1.4–2.2 раза короче, чем в контроле. Время, затрачиваемое на прохождение через один сектор, было минимальным и достоверно ($p < 0.05$) отличалось как от контроля, так и от молоди группы T. Все это указывает на то, что рыбы, выросшие в присутствии хищника, были меньше подвержены стрессу и эффективнее обследовали незнакомую обстановку.

Ориентировочная и фоновая двигательная активность была в 1.2–2.8 раза выше у рыб, выращенных в присутствии хищника и течения, в сравнении с рыбами, выращенных в среде с высоким уровнем депривации (табл. 7). Достоверных отличий по показателю активации у экспериментальных групп плотвы не установлено. Ранее было показано, что прудовая и бассейновая молодь осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt) и белорыбицы (*Stenodus leucichthys* (Güldenstädt)) достоверно не отличались по уровню фоновой двигательной активности, однако отличия по ориентировочной активности и показателю активации были достоверны. Также значительное влияние на снижение фоновой двигательной активности молоди севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) оказывало присутствие хищника [Витвицкая и др., 1985 (Vitvitskaya et al., 1985)].

Многим видам рыб свойственна асимметрия направления движения, выражающаяся в предпочтении двигаться в определенную сторону (вправо или влево), в отсутствие направляющих ориентиров [Nepomnyashchikh, Izvekov, 2006, 2007]. Причины асимметрии движения принято связывать с функциональной и морфологической асимметрией мозга и сенсорных систем [Бианки, 1985 (Bianki, 1985); Непомнящих, Гремячих, 1993 (Nepomnyashchih, Gremyachih, 1993); Извеков и др., 2008 (Izvekov et al., 2008); Bisazza, Vallortigara, 1997; Bisazza et al., 1998 и др.]. Сильнее асимметрия реакций на хищников проявляется у особей, уже знакомых с ними. Рыбы из местообитания с высокой численностью хищников предпочитали рассматривать их правым глазом, а у особей из местообитаний, где хищников меньше – подобного предпочтения не наблюдалось [Brown et al., 2004]. Результаты данного исследования вполне согласуются с данными по молоди плотвы. Среди рыб группы X преобладало левостороннее направление движения (более 56% всего периода движения). При этом, чаще всего, особи наблюдали левым глазом за внутренней перегородкой коридора, правым – следили за возможным появлением хищника. У молоди плотвы, выросшей в потоке воды (группа Т) доминировало правостороннее направление движения (более 56% всего периода движения). У молоди плотвы контрольной группы, выросшей с максимальным уровнем сенсорной депривации, не наблюдалось предпочтения какому-либо направлению движения. Показатель асимметрии рыб, выращенных совместно с хищником, достоверно ($p < 0.05$) отличался от показателя асимметрии контрольной молоди и молоди, выращенной в потоке воды, в то время как показатели молоди последних двух групп не отличались между собой. Сила асимметрии (табл. 7) у молоди плотвы группы X была наименьшей и достоверно ($p < 0.05$) отличалась от силы асимметрии молоди групп Т и К (между этими группами достоверных отличий не наблюдалось).

Как видно из приведенных в табл. 8 данных, молодь плотвы, выращенная на потоке воды, обладала повышенной плавательной способностью, по сравнению с особями остальных групп. У нее наблюдалось наибольшее время сопротивления потоку воды, которое было в 2.5 раза больше, чем у других рыб. Около 50% особей данной группы сопротивлялись течению более 300 с, что в 1.5 раза дольше, при сравнении с остальными особями (рис. 4). Рыбы, выросшие в потоке воды, бла-

годаря своей тренированности, в гидродинамическом лотке выдерживала максимальные скорости течения (до 120 мм/с). Молодь плотвы, выращенная в присутствии хищника, слабо отличалась от контрольной группы. Полученные нами результаты полностью совпадают с данными по молоди севрюги, выращенной в условиях с разным уровнем обогащенности среды [Витвицкая и др., 1994 (Vitvitskaya et al., 1994)]. Так же как и плотва, севрюга, выращенная в условиях быстрого течения, оказалась наиболее выносливой в гидродинамической трубе. Наименее устойчивыми к воздействию течения оказались группы рыб, выращенные при максимальной депривации среды. Рыб, выросшие в присутствии хищника (без течения), обладали промежуточными значениями выносливости [Витвицкая и др., 1994 (Vitvitskaya et al., 1994)].

При проведении экспериментов по изучению пищевого поведения было обнаружено, что исследуемые характеристики питания молоди плотвы разных групп достоверно отличаются ($p < 0.05$) по большинству показателей. В зависимости от варианта опыта активность рыб из разных экспериментальных групп изменялась, однако чаще была выше у рыб, выросших в присутствии хищника. Время перемещения рыб группой по аквариуму во всех вариантах эксперимента было выше у молоди группы X. Плотва этой группы предпочитала большую часть времени держаться плотной группой, уделяя одиночному перемещению всего 21, 20, 18 и 9% (1, 2, 3 и 4 опыт соответственно) от общей продолжительности (900 с). Так же данную группу отличал наименьший период покоя во 2-ом и 3-ем опытах по изучению пищевого поведения, а в 1-ом и 4-ом опытах этот показатель у нее был средним, тогда как наименьшее время покоя наблюдалось у молоди рыб группы К. В большинстве опытов общее время питания было наименьшим у группы, выросшей в среде с наибольшей депривацией. Достоверных отличий в величинах рациона молоди плотвы у всех трех экспериментальных групп не установлено. Однако рацион молоди плотвы группы X был чуть выше, чем у молоди группы К, в то время как молодь группы Т занимала промежуточное положение. Скорость питания рыб, выращенных при различных уровнях депривации среды, фактически не различалась.

Полученные данные по изучению пищевого поведения показывают, что молодь плотвы, выращенной в условиях максимальной депривации среды обитания, отличалась наилучшими показателями по большинству изу-

ченных признаков (табл. 8). Это было особенно заметно при изменении местоположения визуальных ориентиров по отношению к кормовым пятнам. В свою очередь, наибольшей эффективностью пищевого поведения отличались рыбы, содержащиеся на ранних этапах развития вместе с хищником. Молодь плотвы, выращенная на течении, занимала промежу-

точное положение. Однако рыбы данной группы быстрее приспосабливались и обучались, что хорошо согласуется с полученными ранее данными по исследованию поведения молоди плотвы и леща выращенных на течении (Смирнова, Смирнов, 2013 (Smirnova, Smirnov, 2013); Gerasimov, Stolbunov, 2007; Smirnova Gerasimov, 2010).

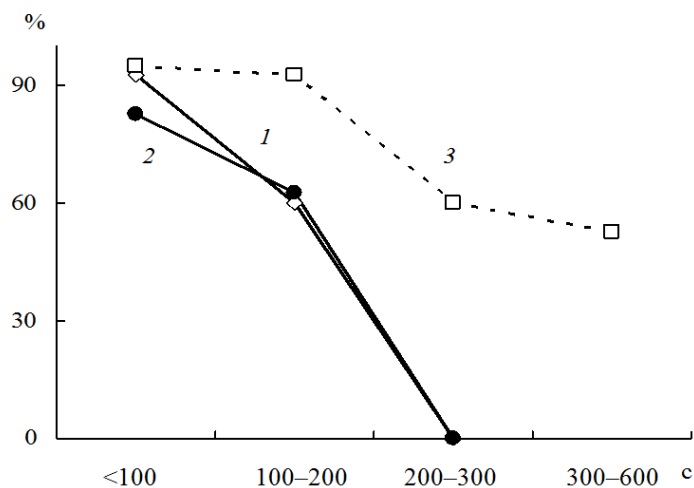


Рис. 4. Устойчивость молоди плотвы потоку воды в гидродинамическом тесте. 1 – группа К, 2 – группа Х и 3 – группа Т. По оси абсцисс – время сопротивления потоку воды, с, по оси ординат – % рыб, сопротивляющихся потоку воды (Smirnova, 2010).

Fig. 4. Roach fry stability to water flow in the hydrodynamic test. 1 – group K, 2 – group X and 3 – group T. Abscissa – water flow resistance time (s), ordinate – % of fish resisting water flow (Smirnova, 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Увеличение уровня информационного обогащения среды, в которой происходит выращивание молоди рыб, может существенно сказаться их дальнейшем поведении [Протасов, 1968 (Protasov, 1968); Павлов, 1979 (Pavlov, 1979); Витвицкая и др., 1985 (Vitvitskaya et al., 1985); Афолина, 2003 (Afonina, 2003); Михеев, 2006 (Miheev, 2006); Смирнова, Смирнов, 2013 (Smirnova, Smirnov, 2013); Boer, Neuts, 1973; Walsh, 1980; Gerasimov, Stolbunov, 2007; Smirnova, 2010; Smirnova, Gerasimov, 2010, 2013 и др.]. С этим вполне согласуется выполненное экспериментальное исследование особенностей поведения молоди плотвы. Даже относительно простое обогащение среды в начальный период выращивания (течение, хищник, подвижные кормовые объекты) впоследствии оказало существенное влияние на эффективность поискового, пищевого и оборонительного поведения рыб. При этом полученные навыки сохранялись длительное время, даже при последующем содержании подрощенной молоди в идентичных условиях. Как и следовало ожидать, наличие течения на ранних этапах онтогенеза повыша-

ло сопротивляемость особей потоку, тем самым, увеличивая их плавательную способность. Примечательно, что у данной группы также улучшились некоторые показатели пищевого и оборонительного поведения в сравнении с контролем. Однако наилучший результат продемонстрировала молодь, выращенная в присутствии хищника. Как правило, рыбы этой группы независимо от параметров опыта показывали наименьшее латентное время, что свидетельствует об их более высокой способности адаптироваться к новым для них условиям. И хотя молодь данной группы уступала по плавательной способности рыбам, выросшим на течении, это компенсировалось иными навыками, позволявшими ей успешнее избегать контакта с хищником. Также рыбы, выросшие совместно с хищником, впоследствии гораздо эффективнее питались в его присутствии. В отличие от этого плотва, выращенная в среде с максимальным уровнем депривации (отсутствие потока воды, хищника и кормление обездвиженным зоопланктоном и бентосом), демонстрировала самые низкие значения большинства исследованных пове-

денческих реакций. Проведенные эксперименты продемонстрировали, что уровень информационной обогащенности среды на ранних стадиях онтогенеза, является одним из определяющих факторов, способствующих развитию у рыб важнейших адаптивных форм поведения. В связи с этим необходимо как можно

больше уделять внимания обогащению среды выращивания заводской молоди, предназначенной для интродукции в естественную среду. Даже относительно простое воздействие, например наличие течения, может положительно сказаться на выживаемости выпущенных в водоемы рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афонина М.О. Зрительные ориентиры – маркеры биотопов и их роль в поведении рыб с разным образом жизни // *Вопр. ихтиологии*. 2003. Т. 43, № 3. С. 402–410.
- Бакштанский Э.Л., Черницкий А.Г. Экологические пути повышения эффективности разведения атлантического лосося // *Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР*. М.: Наука, 1983. С. 156–170.
- Бианки В.Л. Асимметрия мозга животных. Л.: Наука, 1985. 295 с.
- Витвицкая Л.В., Козлов А.Б., Тихомиров А.М. Анализ влияния различных факторов в раннем онтогенезе на поведение молоди севрюги // *Журн. высшей нервной деятельности*. 1994. Т. 44, № 3. С. 516–525.
- Витвицкая Л.В., Никоноров С.И., Кучеров О.А., Саидов Х.Ю. Структурные, функциональные и молекулярные характеристики центральной нервной системы молоди рыб, выращенной в экологически различных условиях // *Журн. высшей нервной деятельности*. 1985. Т. 35, № 5. С. 884–890.
- Извеков Е.И., Непомнящих В.А., Медянцева Е.Н., Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г. Асимметрия направления движения и морфологических признаков у плотвы (*Rutilus rutilus*) // *Журн. Асимметрия*. 2008. Т. 2, № 1. С. 21–31.
- Канидьев А.И. Устойчивость заводской молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) к скорости течения и хищным рыбам // *Тр. Мурманск. биол. ин-та*. 1966. С. 101–112.
- Касимов Р.Ю. Сравнительная характеристика поведения заводской и дикой молоди осетровых в раннем онтогенезе. Баку: Элм, 1980. 135 с.
- Лещева Т.С., Жуйков А.Ю. Обучение рыб: Экологические и прикладные аспекты. // М.: Наука, 1989. 109 с.
- Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. // М.: Наука, 1961. 220 с.
- Митанс А.Р. Поведение, питание и рост заводской молоди после выпуска в реку // *Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря*. Рига, 1970. Вып. 7. С. 108–111.
- Михеев В.Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 2006. 190 с.
- Непомнящих В.А., Гремячих В.А. Связь между структурой траектории и асимметрией выбора направления движения у тилапии *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae) // *Журн. общей биологии*. 1993. Т. 54, № 5. С. 619–626.
- Непомнящих В.А., Гремячих В.А. Модель исследовательского поведения *Cyprinus carpio* L. и *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces) // *Журн. общей биологии*. 1997. Т. 58, № 1. С. 60–69.
- Никоноров С.И., Витвицкая Л.В., Тихомиров А.М. и др. Сенсорная стимуляция и двигательная нагрузка – экологически адекватные способы повышения адаптивных возможностей осетровых и лососевых рыб искусственного воспроизводства // *Докл. АН СССР*. 1989. Т. 309, № 3. С. 749–752.
- Обухов Д.К., Никоноров С.И., Обухова Е.В. Развитие ЦНС семги (*Salmo salar* L.) в условия естественного и искусственного воспроизводства // *Атлантический лосось (биология, охрана, воспроизводство)*. Тез. Докл. Междунар. конф. Петрозаводск, 2000. С. 41.
- Обухов Д.К., Никоноров С.И., Обухова Е.В., Ключева Н.А. Развитие ЦНС у молоди атлантического лосося *Salmo salar* L., в присутствии или отсутствии естественных хищников // *Вопросы рыболовства*. 2001. Прил. 1. С. 207–209.
- Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды // М.: Наука, 1979. 319 с.
- Протасов В.Р. Зрение и ближняя ориентация рыб // М.: Наука, 1968. 206 с.
- Смирнова Е.С., Смирнов А.К. Эффективность молоди плотвы (*Rutilus rutilus* L.), выращенной в среде с различным уровнем депривации // *Сохранение и восстановление биологических ресурсов Каспийского моря (посвящается 100-летию Азербайджанского Научно-Исследовательского Института Рыбного Хозяйства)*. Сборник статей. Баку: Элм, 2013. С. 452–456.
- Шустов Ю.А. Особенности системы поведенческих адаптаций молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) к речным условиям // *Всесоюз. совещ. по лососевым рыбам*. Тольятти, 1988. С. 335–337.
- Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Смирнов Ю.А. О сроках адаптации заводской молоди семги к речным условиям // *Вопр. ихтиологии*. 1980. Т. 20, Вып. 4. С. 102–123.
- Bisazza A., Rogers L.J., Vallortigara G. The origins of cerebral asymmetry: A review of evidence of behavioral and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians // *Neurosci. Behav. Rev.* 1998. Vol. 22, № 3. P. 411–426.
- Bisazza A., Vallortigara G. Rotational swimming preferences in mosquitofish: Evidence for brain lateralization? // *Physiol. Behav.* 1997. Vol. 62, № 6. P. 1405–1407.
- Boer J.N., Heuts B.A. Prior exposure to visual cues affecting dominance in the jewel fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill 1982 (Pisces, Cichlidae) // *Behavior*. 1973. Vol. XLIV. P. 299–321.
- Brown C., Gardner C., Braithwaite V.A. Population variation in lateralized eye use in the poeciliid *Brachyrhaphis epicope* // *Proc. Roy. Soc. Lond. B*. 2004. Suppl. 04BL0121. P. S1–S3.

- Dellefors C., Johnsson J.I. Foraging under risk of predation in wild and hatchery-reared juvenile sea trout (*Salmo trutta* L.) // Nord. J. Freshwater Res. 1995. Vol. 70. P. 31–37.
- Dill J.M., Fraser A.H.G. Risk of predation and the feeding behaviour of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1984. Vol. 16. P. 65–71.
- Eriksson C., Hallgren S., Uppman S. Spawning migrations of hatchery-reared salmon (*Salmo salar*) released as smolts in River Ljusnan and its estuary Laxforskningsinst. Medd. (Salm. Res. Inst. Rep). 1981. № 3. 16 p.
- Fraser D.F., Gilliam J.F. Feeding under predation hazard: response of the guppy and the Hart's rivulus from sites with contrasting predation hazard // Behav. Ecol. Sociobiol. 1987. Vol. 21. P. 203–209.
- Furuta S., Watanabe T., Yamada H. et al. Changes in distribution, growth and abundance of hatchery-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* released in the coastal area of Tottori Prefecture // Nippon Suisan Gakkaishi. 1997. Vol. 63, № 6. P. 877–885.
- Gerasimov Yu.V., Stolbunov I.A. Effect of environmental information richness during early development of bream (*Abramis brama*; CYPRINIDAE) upon feeding and defensive behavior of its yearlings // Journal of Ichthyology. 2007. Vol. 47, № 3. P. 246–253. doi:10.1134/S0032945207030071.
- Jepsen N., Aarestrup K., Oekland F., Rasmussen G. Survival of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration // Hydrobiologia. 1998. Vol. 371–372, № 1–3. P. 347–353.
- Kleerekoper H., Matis J.H., Gensler P.J., Maynard P. Exploratory behaviour of goldfish *Carassius auratus* // Anim. Behav. 1974. Vol. 22, № 1. P. 124–132.
- Lima S.L., Dill L.M. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus // Can. J. Zool. 1990. Vol. 68. P. 619–640.
- McNamara J.M., Houston A.I. State-dependent ideal free distributions // Evol. Ecol. 1990. № 4. P. 298–311.
- Milinski M. Predation risk and feeding behaviour. Behaviour of Teleost Fishes. // Edited by Tony J. Pitcher. 1993. P. 285–305.
- Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I. Variability of the behavioral laterality in Teleostei (Pisces) // J. of Ichthyology. 2006. V. 46. Suppl. 2. P. S235–S242. DOI: 10.1134/S0032945206110142
- Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I. Laterality of behavioral responses in bony fishes: Inheritance, adaptive importance, and morphofunctional correlates // J. of Ichthyology. 2007. Vol. 47, № 9. P. 782–790. DOI: 10.1134/S0032945207090111
- Olla B.L., Davis M.W. The role of learning and stress in predator avoidance of hatchery-reared coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) juveniles // Aquaculture. 1989. Vol. 76. P. 209–214.
- Orlov A.V., Gerasimov Yu.V., Lapshin O.M. The feeding behaviour of cultured and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.), in the Louvenga River, Kola Peninsula, Russia // ICES Journal of Marine Science. 2006. Vol. 63. P. 1297–1303.
- Pettersson L.B., Bronmark C. Trading off safety against food: state dependent habitat choice and foraging in crucian carp // Oecologia. 1993. Vol. 95. P. 353–357.
- Smedstad O.M., Salvanes A.G.V., Fossaa J.H., Nordeide J.T. Enhancement of cod, *Gadus morhua* L., in Masfjorden: An overview // Aquacult. Fish. Manag. 1994. Vol. 25. P. 117–128.
- Smirnova E.S. The effect of raising conditions on behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) // Inland Water Biology. 2010. Vol. 3, № 3. P. 275–281. DOI:10.1134/S1995082910030119.
- Smirnova E.S., Gerasimov Y.V. Effects of environmental conditions in the period of early ontogenesis on the formation of defensive behavior in juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // J. of Ichthyology. 2010. Vol. 50, № 1. P. 127–136. DOI:10.1134/S0032945210010157.
- Smirnova E.S., Gerasimov Y.V. Effect of environment on the adaptive abilities of fry roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) during early ontogenesis // Inland Water Biology. 2013. Vol. 6, № 2. P. 150–154. doi:10.1134/S1995082913020107.
- Symons P.E.K. Greater dispersal of wild compared with hatchery-reared juvenile Atlantic salmon released in streams // J. Fish. Res. Board. Canada. 1969. Vol. 26, № 7. P. 1867–1876.
- Vallortigara G. Comparative neuropsychology of the dual brain: a stroll through animals left and right perceptual worlds // Brain and Language. 2000. Vol. 73. P. 189–219.
- Walsh R.N. Effects of environmental complexity and deprivation on brain chemistry and physiology: a review // Int. J. Neuroscience. 1980. Vol. 11. P. 77–89.

REFERENCES

- Afonina M.O. 2003. Zritelnyie orientiry – markeryi biotopov i ih rol v povedenii ryib s raznyim obrazom zhizni [Visual guidelines - Markers habitats and their role in the behavior of the fish with a different way of life] // Vopr. Ihtiologii. Vol. 43, № 3. S. 402–410. [In Russian]
- Bakhtanskiy E.L., Chernitskiy A.G. 1983. Ekologicheskie puti povysheniya effektivnosti razvedeniya atlanticheskogo lososya [Environmental ways to improve breeding of Atlantic salmon] // Biologicheskie osnovyi razvitiya lososevogo hozyaystva v vodoemah SSSR. M.: Nauka, P. 156–170. [In Russian]
- Bianki V.L. 1985. Asimetriya mozga zhitovnyih [The asymmetry of the animals brain]. L.: Nauka. 295 p. [In Russian]
- Bisazza A., Rogers L.J., Vallortigara G. 1998. The origins of cerebral asymmetry: A review of evidence of behavioral and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians // Neurosci. Behav. Rev. Vol. 22, № 3. P. 411–426.
- Bisazza A., Vallortigara G. 1997. Rotational swimming preferences in mosquitofish: Evidence for brain lateralization? // Physiol. Behav. Vol. 62, № 6. P. 1405–1407.

- 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. Vol. XLIV. P. 299–321.
- Brown C., Gardner C., Braithwaite V.A. 2004. Population variation in lateralized eye use in the poeciliid *Brachyrhaphis epicrhone* // Proc. Roy. Soc. Lond. B. Suppl. 04BL0121. P. S1–S3.
- 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. Vol. 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. Vol. 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. Rep). № 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. Vol. 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. Vol. 63, № 6. P. 877–885.
- Gerasimov Yu.V., Stolbunov I.A. 2007. Effect of environmental information richness during early development of bream (*Abramis brama*; CYPRINIDAE) upon feeding and defensive behavior of its yearlings // Journal of Ichthyology. Vol. 47, № 3. P. 246–253. DOI:10.1134/S0032945207030071.
- Izvekov E.I., Nepomnyashchikh V.A., Medyantseva E.N., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G. 2008. Asimmetriya napravleniya dvizheniya i morfologicheskikh priznakov u plotvyi (*Rutilus rutilus*) [Asymmetry direction and morphological traits in roach] // Zhurn. Asimmetriya. Vol. 2, № 1. P. 21–31 [In Russian]
- 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. Vol. 371–372, № 1–3. P. 347–353.
- Kanidev A.I. 1966. Ustoychivost zavodskoy molodi ketyi *Oncorhynchus keta* (Walb.) k skorosti techeniya i hischnym ryibam [Stability of hatchery Chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) to the flow velocity and predatory] // Tr. Murmansk. Biol. in-ta. P. 101–112. [In Russian]
- Kasimov R.Yu. 1980. Sravnitel'naya harakteristika povedeniya zavodskoy i dikoy molodi osetrovyykh v rannem ontogeneze [Comparative characteristics of hatchery and wild juvenile sturgeon of behavior in early ontogenesis] Baku: Elm, 135 p. [In Russian]
- Kleerekoper H., Matis J.H., Gensler P.J., Maynard P. 1974. Exploratory behaviour of goldfish *Carassius auratus* // Anim. Behav. Vol. 22, № 1. P. 124–132.
- Lescheva T.S., Zhuykov A.Yu. 1989. Obuchenie ryib: Ekologicheskie i prikladnyie aspektyi. [Fish training: Ecological and applied aspects] // M.: Nauka. 109 p. [In Russian]
- Lima S.L., Dill L.M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus // Can. J. Zool. Vol. 68. P. 619–640.
- Manteyfel B.P. 1961. Ekologiya povedeniya zhitovnykh [Ecology of animal behavior // M.: Nauka. 220 p. [In Russian]
- McNamara J.M., Houston A.I. 1990. State-dependent ideal free distributions // Evol. Ecol. № 4. P. 298–311.
- Miheev V.N. 2006. Neodnorodnost sredi i troficheskie otnosheniya u ryib [Heterogeneous environment and trophic relations in fish] // M.: Nauka. 190 p. [In Russian]
- Milinski M. 1993. Predation risk and feeding behaviour. Behaviour of Teleost Fishes. // Edited by Tony J. Pitcher. P. 285–305.
- Mitans A.R. 1970. Povedenie, pitanie i rost zavodskoy molodi posle vyipuska v reku [Behavior, feeding and growth of hatchery juveniles after release of into a river] // Ryibohozyaystvennyie issledovaniya v bassejne Baltiyskogo morya. Riga. Vyip. 7. S. 108–111. [In Russian]
- Nepomnyashchikh V.A., Gremyachih V.A. 1997. Model issledovatel'skogo povedeniya *Cyprinus carpio* L. i *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces) [Exploratory behavior pattern of *Cyprinus carpio* L. and *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces)] // Zhurn. obschey biologii. Vol. 58, № 1. P. 60–69. [In Russian]
- Nepomnyashchikh V.A., Gremyachih V.A. 1993. Svyaz mezhdru strukturoy traektorii i assimetriey vyibora napravleniya dvizheniya u tilyapii *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae) [The relationship between the structure of the trajectory and selection asymmetry of moving direction in tilapia *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae)] // Zhurn. obschey biologii. Vol. 54, № 5. P. 619–626. [In Russian]
- Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I. 2006. Variability of the behavioral laterality in Teleostei (Pisces) // J. Ichthyol. Vol. 46. Suppl. 2. P. S235–S242. DOI: 10.1134/S0032945206110142.
- Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I. 2007. Laterality of behavioral responses in bony fishes: Inheritance, adaptive importance, and morphofunctional correlates // J. of Ichthyology. Vol. 47, № 9. P. 782–790. DOI: 10.1134/S0032945207090111.
- Nikonorov S.I., Vitvitskaya L.V., Tihomirov A.M. i dr. 1989. Sensornaya stimulyatsiya i dvigatel'naya nagruzka – ekologicheski adekvatnyie sposobyi povyisheniya adaptivnykh vozmozhnostey osetrovyykh i lososevyykh ryib iskusstvennogo vosproizvodstva [Sensory stimulation and motor load - environmentally appropriate ways to enhance the adaptive capacity of sturgeon and salmon hatchery] // Dokl. AN SSSR. Vol. 309, № 3. P. 749–752. [In Russian]
- Obuhov D.K., Nikonorov S.I., Obuhova E.V. 2000. Razvitie TsNS semgi (*Salmo salar* L.) v usloviya estestvennogo i iskusstvennogo vosproizvodstva [The development of the central nervous system of salmon (*Salmo salar* L.) in the conditions of natural and artificial reproduction] // Atlanticheskiy losos (biologiya, ohrana, vosproizvodstvo). Tez. Dokl. Mezhdunar. konf. Petrozavodsk, P. 41. In Russian

- Obuhov D.K., Nikonorov S.I., Obuhova E.V., Klyueva N.A. 2001. Razvitie TsNS u molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L., v prisutstvii ili otsutstvii estestvennykh hischnikov [The development of the central nervous system in young Atlantic salmon *Salmo salar* L., in the presence or absence of natural predators] // Voprosy rybolovstva. Pril. 1. P. 207–209. [In Russian]
- 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. Vol. 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. Marine Science. Vol. 63. P. 1297–1303.
- Pavlov D.S. 1979. Biologicheskie osnovy upravleniya povedeniem ryib v potoke vody [Biological basis of fish behavior control in the of water flow] // M.: Nauka. 319 p. [In Russian]
- Pettersson L.B., Bronmark C. 1993. Trading off safety against food: state dependent habitat choice and foraging in crucian carp // Oecologia. Vol. 95. P. 353–357.
- Protasov V.R. 1968. Zrenie i blizhnyaya orientatsiya ryib [Vision and proximal orientation of fish] // M.: Nauka. 206 p. [In Russian]
- Shustov Yu.A. 1988. Osobennosti sistemy povedencheskikh adaptatsiy molodi atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) k rechnym usloviyam [Features of behavioral adaptations system of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the river conditions] // Vsesoyuz. sovesch. po lososevym ryibam. Tolyatti. P. 335–337. [In Russian]
- Shustov Yu.A., Schurov I.L., Smirnov Yu.A. 1980. O srokah adaptatsii zavodskoy molodi semgi k rechnym usloviyam [On the timing of the adaptation hatchery salmon to river conditions] // Vopr. ihtiologii. Vol. 20, № 4. P. 102–123. [In Russian]
- 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. Vol. 25. P. 117–128.
- Smirnova E.S. 2010. The effect of raising conditions on behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) // Inland Water Biology. Vol. 3, № 3. P. 275–281. doi:10.1134/S1995082910030119.
- Smirnova E.S., Gerasimov Y.V. 2010. Effects of environmental conditions in the period of early ontogenesis on the formation of defensive behavior in juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // J. of Ichthyology. Vol. 50, № 1. P. 127–136. doi:10.1134/S0032945210010157.
- Smirnova E.S., Gerasimov Y.V. 2013. Effect of environment on the adaptive abilities of fry roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) during early ontogenesis // Inland Water Biology. Vol. 6, № 2. P. 150–154. doi:10.1134/S1995082913020107.
- Smirnova E.S., Smirnov A.K. 2013. Effektivnost molodi plotvyi (*Rutilus rutilus* L.), vyiraschennoy v srede s razlichnyim urovnem deprivatsii [The effectiveness of juvenile roach (*Rutilus rutilus* L.), grown in an environment with different levels of deprivation] // Sohranenie i vosstanovlenie biologicheskikh resursov Kaspiyskogo morya (posvyaschaetsya 100-letiyu Azerbaydzhanskogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta Rybnogo Hozyaystva). Sbornik statey. Baku: "Elm". P. 452–456. [In Russian]
- Symons P.E.K. 1969. Greater dispersal of wild compared with hatchery-reared juvenile Atlantic salmon released in streams // J. Fish. Res. Board. Canada. Vol. 26, № 7. P. 1867–1876.
- Vallortigara G. 2000. Comparative neuropsychology of the dual brain: a stroll through animals left and right perceptual worlds // Brain and Language. Vol. 73. P. 189–219.
- Vitvitskaya L.V., Kozlov A.B., Tihomirov A.M. 1994. Analiz vliyaniya razlichnykh faktorov v rannem ontogeneze na povedenie molodi sevryugi [Analysis of the influence of different factors on the behavior of young stellate sturgeon in an early ontogenesis] // Zhurn. vyisshey nervnoy deyatel'nosti. Vol. 44, № 3. P. 516–525. [In Russian]
- Vitvitskaya L.V., Nikonorov S.I., Kucherov O.A., Saidov H.Yu. 1985. Strukturnyye, funktsionalnyye i molekulyarnyye harakteristiki tsentralnoy nervnoy sistemy molodi ryib, vyiraschennoy v ekologicheski razlichnykh usloviyah [Structural, functional and molecular characteristics of the central nervous system of young fish grown in an ecologically different conditions] // Zhurn. vyisshey nervnoy deyatel'nosti. Vol. 35, № 5. P. 884–890. [In Russian]
- Walsh R.N. 1980. Effects of environmental complexity and deprivation on brain chemistry and physiology: a review // Int. J. Neuroscience. Vol. 11. P. 77–89.

FORMING OF BEHAVIOR FEATURES IN ROACH FRY

Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758) (CYPRINIDAE) IN EARLY ONTOGENESIS

E. S. Smirnova

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia
e-mail: smirnova@ibiw.yaroslavl.ru

The features of roach fingerlings behavior, grown in environments with different levels of information enrichment (feeding live food organisms or immobilized, the presence or absence of a predator, the presence of the flow) was investigated. Exploratory behavior and locomotor activity of juveniles using tests “circular hall” and “open field” was studied. Also in hydrodynamic tray ability of fish produced in different growing conditions swimming was estimated. In addition, food and defensive behavior of fish it was investigated. It is shown that the majority of behavioral indicators, juvenile roach, grown in the presence of predators, significantly ($p < 0.05$) different from the other experimental groups. At the same time, the differences were positive and contributed to a better adaptability of fish to subsequent influences of the environment.

Keywords: information-rich medium, ontogeny, exploratory behavior, locomotor activity, defensive and feeding behavior, behavioral asymmetry, fish, *Rutilus rutilus*