



Федеральное государственное бюджетное учреждение
науки Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН



Федеральное государственное бюджетное учреждение
науки Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН



ПОВЕДЕНИЕ РЫБ

Материалы докладов
V Всероссийской конференции
Борок, Россия, 2014 г.



Кострома

Издательство «Костромской печатный дом»
2014

УДК 597-151(063)

ББК 47.2

П 42

Поведение рыб. Материалы докладов V Всероссийской конференции. 8–9 ноября 2014 г., Борок, Россия. – Кострома: Костромской печатный дом, 2014. –307 с.

Книга посвящена актуальным вопросам изучения поведения, распределения и сенсорных систем рыб. В книге содержатся материалы, касающиеся пищевого, защитного, исследовательского и репродуктивного поведения, ориентации и распределения рыб в природных и искусственных полях физических и химических раздражителей; миграций рыб, в том числе в зонах влияния гидротехнических сооружений, физиологических механизмов регуляции поведения. Рассматриваются также проблемы эволюции поведения, управления поведением рыб, рыбозащиты, рыбопропуска и поведения рыб в зоне действия орудий лова.

Табл. 19. Ил. 59.

Fish behaviour. Proceedings of the V All-Russian Conferences. 8–9 November, 2014, Borok, Russia. – Kostroma: Kostroma publishing house, 2014. – 307 p. – ISBN

The book is devoted to the urgent issues of behaviour, distribution and sensory systems of fishes. The book contains information on feeding, defensive and exploratory behaviours; orientation and distribution of fish in the natural and artificial fields of physical and chemical stimuli; fish migrations (particularly in the influence zone of hydraulic structures), and physiological basis of behavior regulation. The problems of evolution and control of fish behavior, fish-protection and fish passes, as well as fish behavior in the effective area of fishing gears are also considered.

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Федерального агентства научных организаций России*

ISBN

© Издательство «Костромской печатный дом», 2014

© Институт биологии внутренних вод РАН, 2014

© Институт проблем экологии и эволюции РАН, 2014

ПРЕДИСЛОВИЕ

Поведение рыб – одно из важнейших направлений современной ихтиологии. Результаты исследований в этой области служат основой для построения новых фундаментальных положений и решения прикладных задач, связанных с промыслом, культивированием, охраной и восстановлением запасов рыб.

Исследования поведения и рецепции рыб в России, а также в странах ближнего и дальнего зарубежья имеют многолетнюю историю. После Всесоюзного совещания «Поведение рыб» (Москва, 1989) состоялось 2-е Всероссийское совещание «Поведение рыб» (Борок, 1996), Международная конференция «Поведение рыб» (Борок, 2005) и Всероссийская конференция с международным участием «Поведение рыб» (Борок, 2010). Очередная конференция «Поведение рыб», которая традиционно состоялась 8-9 ноября 2014 года в п. Борок, Ярославской области на базе ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, по праву имеет статус V Всероссийской. Материалы, которые вошли в настоящую книгу, были представлены на этой конференции и отражают, хотя и не в полной мере, основные направления работ, выполняемые в нашей стране в этой области биологии.

Некоторые из вопросов, касающихся поведения рыб, в последние годы рассматривались также на ряде других конференций, состоявшихся в России. Среди них следует отметить «Дистанционные методы исследования в зоологии» (Москва, 2011), V Всероссийская конференция по поведению животных (Москва, 2012), Международное рабочее совещание «Биологические и гидравлические основы свободного пропуска рыб в зарегулированных реках» (Москва – Краснодар, 2013), Научная конференция и школа-семинар «Ориентация и навигация животных» (Москва, 2014). Кроме того материалы, имеющие отношение к поведению рыб, освещались на I Всероссийской конференции с международным участием «Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов» (Борок, 2011), научной конференции «Технологии сохранения редких видов животных (Москва, 2011), Всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоемов России» (Казань, 2011), Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения Ф.К. Баранова (Светлогорск, 2011), Всероссийской конференции «Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ» (Борок, 2012), 2-ой Международной научной конференции «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб» (Санкт-Петербург, 2013), XXIX

Международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Мурманск, 2013), The IV International Symposium «Invasion of alien species in Holarctic» (Borok, 2013), XI Съезде Гидробиологического общества при РАН (Международный гидробиологический конгресс) (Красноярск, 2014), 12th International symposium on the biology and management of coregonid fishes (Lystvyanka, 2014), Международной научной конференции, посвященной 100-летию ГОСНИОРХ «Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования» (Санкт-Петербург, 2014), II Всероссийской конференции с международным участием «Современное состояние биоресурсов внутренних вод» (Борок, 2014).

Исследования в области поведения и сенсорных систем рыб интенсивно развиваются во многих странах мира. Поисковая система Google только на запрос «Fish behavior» дает свыше 27.5 млн. ответов. Происходит не только развитие исследований в этой области, но и смена приоритетных направлений, усиливается интерес к познанию физиологических и иных механизмов поведения, особенностям реализации рыбами сложных форм поведения на фоне комплексных многофакторных воздействий и многим другим. Эти процессы не могли не отразиться и в работах отечественных исследователей. Именно поэтому, и прежде всего по инициативе ученых из Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова и Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, проводится V Всероссийская конференция «Поведение рыб». Было подано 50 заявок из более чем 25 академических институтов, высших учебных заведений и рыбохозяйственных организаций из различных регионов России – от Дальнего Востока и Сибири до Северо-Запада Европейской части. В конференции участвует около 80 ученых и специалистов, в том числе из Вьетнама и Казахстана. Среди участников конференции достаточно много молодых исследователей.

В связи с научным и прикладным значением представленных на конференции данных, а также финансовой поддержкой ФАНО России, Оргкомитет счел возможным издание сборника расширенных материалов конференции. В целом конференция, несомненно, будет способствовать объединению усилий российских ученых и дальнейшему развитию исследований.

Д.С. Павлов, А.О. Касумян, В.К. Голованов

МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ УПРАВЛЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИЕЙ МЕСТНОГО СООБЩЕСТВА РЫБ В ЕСТЕСТВЕННЫХ ВОДОЕМАХ

Л.А. Воловова, М.Г. Долгих, Н.Г. Ключарева, А.В. Митителло
*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии (ФГУП «ВНИРО»), Москва, Россия,
dolgikh@vniro.ru*

С середины прошлого века антропогенная нагрузка на водоемы постоянно возрастает. Зарегулирование стока рек, строительство плотин и других технических сооружений, разработка полезных ископаемых и нерациональное использование водоемов приводит к тому, что гидробионтам все сложнее адаптироваться к меняющимся условиям. Потеря традиционных мест комфортного обитания, нерестилищ и убежищ, обрекает рыб на кочевой образ жизни с постоянно изменяющимся характером воздействия на организм (Анохин, 1979). В этих условиях наиболее перспективным путем компенсации негативного антропогенного воздействия и сохранения водных биоресурсов внутренних водоемов представляется создание специальных мест оптимального обитания рыб. Целенаправленное позитивное воздействие на среду обитания реализуется путем создания опорных рекреационных зон, которые позволяют в некоторой степени компенсировать дефицит комфортных биотопов обитания гидробионтов.

Для ускорения освоения рыбным сообществом обустроенных зон, особенно при адаптации вселяемой заводской молодежи, может быть использована технология управления пространственной организацией местного сообщества рыб. Механизм приспособления, в основе которого лежит целенаправленное формирование условных рефлексов, приводит нас к идее создания пространственно-временной структуры, с помощью которой мы можем управлять поведением гидробионтов в естественных водоемах.

Ведущим фактором целенаправленного поведения является результат, удовлетворяющий жизненным потребностям («рефлекс цели» по И.П. Павлову). Однако для поддержания жизненного процесса существенны устойчивость, продолжительность и воспроиз-

водимость внешних явлений. Если важное для организма событие повторилось много раз, то животное уже при действии первого из последовательности заданных стимулов, сопутствующих событию, может самостоятельно воспроизвести всю цепь реакций и подготовиться к еще только предстоящим событиям (Анохин, 1975).

Поведенческий акт как таковой определяется как пусковым условным стимулом, так и как ответ на действие обстановки, мотивацию и генетическую или индивидуально приобретенную память (Анохин, 1979). В нашем случае играет роль выбор места установки экспериментального оборудования, обустройство удобной для воздействия и наблюдений площадки, выбор пускового сигнала и разработка регламента проведения обучения рыб. Причем при выборе полигона важно соблюдать условия не противоречили позитивному взаимодействию обстановочного и пускового (стимульного) факторов в процессе условно-рефлекторного обучения рыб.

Формирование управляемой пространственно-временной организации местного сообщества рыб на базе условно-рефлекторного привлечения рыб было изучено на экспериментальном полигоне Зубцовского водохранилища, на реке Осуга в период май–сентябрь 2014 года. Ширина реки на выбранном для полигона участке 190 м, поверхностное течение в основном ветровое, а максимальная глубина не превышает 15 м. Полигон был оборудован понтоном (внешние стороны – 5.1 и 6 м, внутренние – 5 и 4.1 м), заякоренным в 18 м от левого берега р. Осуга над глубинами 4–5 м. Понтон был оснащен гидроакустическим комплексом «Сигнал-М», предназначенным для излучения звукового сигнала в регламенте условно-рефлекторной стимуляции кормового поведения рыб (Рис. 1).

Для выработки у рыб условного рефлекса на корм и последующего привлечения к месту кормления использовался специально сформированный сигнал в диапазоне частот слухового восприятия рыб, имеющий достаточную мощность для дистанционного восприятия, кодовую структуру для его распознавания на шумовом фоне акватории, а также не отпугивающий гидробионтов (Воловова, Красюк, 1987; Воловова, 1988). Акустический стимулятор комплекса «Сигнал-М» излучает кодированные послышки на частоте 300 Гц, состоящие из четырех импульсов следующей последовательности: первый – 100, второй – 290, третий – 290, четвертый – 180 мс; интервалы между импульсами в посылке – 180 мс, паузы между по-

сылками 1.1 с. Максимально развиваемое преобразователем давление составляет не менее 20 Па в приведении к расстоянию 1 м от преобразователя, что позволяет рыбам воспринимать сигнал на удалении более 0.5 км. При размещении антенны в непосредственной близости от кормовой площадки уровень излучения варьируется в пределах 7–10 Па.



Рис. 1. Опытный понтон

Сеансы обучения рыб выполнялись дважды в сутки утром и вечером в заревые пики кормовой активности рыб, а процедура проведения сеанса регламентирована во времени и сохраняется весь период формирования рефлекса (5 минут – излучение сигнала без подачи корма, 25 минут – излучение сигнала с подачей корма, 15 минут – пауза, 30 минут – излучение сигнала с подачей корма). При этом количество корма регулировалось оператором, начиная с небольшой произвольной дозы хлопьев заметного долго держащегося на поверхности воды, впоследствии увеличивая дозу исходя из скорости выедания. При стабилизации кормовой активности оптимальное количество корма сохраняли в последующих сеансах.

Визуально контролируемые факторами процесса формирования активности рыб внутри понтона служили:

- подход рыб к поверхности воды внутри понтона;
- плавание рыб у поверхности (продолжительность, численность рыб);
- видовые и размерные вариации контролируемого сообщества;
- появление в сообществе хищников и их охотничье поведение;
- процесс кормления рыб (спокойный, конкурентно бурный и т.п.);

- скорость выедания порций корма в сеансах;
- уровень оборонительной реакции.

Периодически в зоне кормовой площадки осуществляли подводный мониторинг вертикального распределения рыб в толще воды с помощью портативного эхолота Lowrance Mark-5x Pro. Видовой и относительный размерный состав определяли визуально. В контрольных уловах отмечено 7 видов рыб – лещ, густера, окунь, плотва, укляя, краснопёрка, ёрш. Подконтрольную группу составляли все перечисленные виды, кроме ерша.

Весь процесс управления поведением рыб можно условно разделить на три фазы – формирование условного пищевого рефлекса, пространственная экспансия и формирование устойчивости территориального предпочтения.

Продолжительность первой фазы составила две недели. В течение нескольких первых сеансов активности рыб в периметре понтона, или вблизи него замечено не было. Однако уже на второй день (3–4 сеанс) была замечена активность рыб в шлейфе сносимого корма. В последующие сеансы такая активность постепенно усиливалась и приближалась к понтону. К восьмому сеансу случайные рыбы визуально наблюдались уже в периметре понтона, на 10–13 сеансе в периметре понтона массово появилась взрослая уклейка и разноразмерная красноперка, а еще через несколько сеансов рыба забирала корм с поверхности через 30–60 секунд после первого вброса.

В течение следующих двух недель (вторая фаза) происходило резкое увеличение численности контролируемых рыб. Состав стаи дополнили подлещик (или густера) и взрослая плотва. Кормовая активность рыб в этот период начиналась уже с первых секунд подачи корма, а появление плотной стаи и поисковое поведение отчетливо фиксировалось при включении сигнала. Хищник (окунь) регулярно подходил к понтонной площадке, заходил и охотился в стае кормящихся рыб. Стая рыб, состоявшая из взрослых особей, вытесняла молодь с кормовой площадки понтона, однако молодь держалась на небольшом расстоянии вокруг понтона, и визуально наблюдалась при ее подкармливании.

На третьей фазе эксперимента режим регулярного подкрепления заменили на нерегулярное случайное подкрепление. Кроме того, периодически сеансы проводили без подкрепления кормом, провоцировали активность рыб только присутствием оператора на

понтоне, устраивали «разгрузочные дни» без сеансов. В этот период условный рефлекс трансформировался в сложный комплекс рефлексов и фиксированных действий, составляющих стереотипную картину комфортного пищевого поведения, с тенденцией формирования территориального предпочтения. Реакция рыб на звуковой сигнал стала настолько устойчивой, что после десятидневной паузы картина поведенческого ответа на сигнал сохранилась: после перерыва кормовая активность наблюдалась уже с первого сеанса, а на второй сеанс численность стаи практически восстановилась до прежнего стабильного уровня. Аналогичная ситуация наблюдалась позже, после трехнедельной паузы.

По регулярным наблюдениям за активностью рыб в толще воды с помощью портативного эхолота Lowrance Mark 5x-Pro, во время проведения сеанса отмечали активность рыб в приповерхностном слое и в толще в процессе кормления, заглубление рыб в течение паузы, активные перемещения во всей толще и у дна, особенно сразу после включения сигнала.

Гидроакустические наблюдения за динамикой поведения рыб внутри понтона во время контрольного сеанса были выполнены с помощью малогабаритного научного эхолота Symrad EK15, оснащенного однолучевой антенной с шириной диаграммы направленности 26°.

Антенна эхолота была неподвижно зафиксирована в центре понтона. Наблюдение проводилось во время вечернего сеанса 29 июля, запись сигнала начали за 30 минут до сеанса и закончили 30 минутами после его окончания (Рис. 2).



Рис. 2. Динамика накопления рыб в понтоне в процессе проведения сеанса привлечения

По характеру эхозаписи отчетливо видно, что до начала сеанса (фоновая обстановка) характеризовалась сравнительно равномерным распределением рыб от поверхности до дна. Появление людей на понтоне, включение сигнала и наконец, подача корма побуждает местных рыб заполнять все более плотно всю толщу воды под понтоном и концентрироваться вблизи поверхности, где сосредотачивается поисковая и кормовая активность рыб в течение всего сеанса.

Систематизируя представленные результаты можно констатировать, что использованная методология позволила в нагульный период в открытом водоеме сформировать пастбищное сообщество местных рыб, управляемое звуковым сигналом в окрестности понтона, работающего как плавучий риф, в радиусе примерно 500 м. Планшет гидроакустической съемки всего полигона в середине третьей фазы эксперимента показал заметное скопление рыб, ориентированное на экспериментальную площадку.

К основным системообразующим факторам в используемой технологии управления пространственно-временной организацией местных рыб можно отнести следующие:

- обстановочные структурные элементы, условия среды, техногенная обстановка выбранной акватории не должны противоречиво взаимодействовать с нейтральным пусковым стимулом комфортного кормового поведения рыб;
- понтон плавучего рифа устанавливаются в подветренной зоне акватории со слабым течением на глубине не менее 4–5 м;
- площадь настила должна образовывать заметную теневую зону;
- погруженная часть рифа должна образовывать замкнутую внутреннюю площадку площадью не менее 30 м²;
- кормовая смесь должна содержать ингредиенты, пригодные для разноразмерных и разнородных местных рыб.

Список литературы

Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. – М.: «Медицина», 1975. – 448 с.

Анохин П.К. Системные механизмы высшей нервной деятельности. – М.: «Наука», 1979. – 456 с.

Воловова Л.А., Красюк В.В. Методические рекомендации по управлению морским нагулом и отловом радужной форели при помощи гидроакустических стимулов. – ВНИРО. М. – 1987.

Воловова Л.А. Форелевое ранчо, управляемое по гидроакустическому сигналу // Физические поля в рыбоводстве (Приложение к журналу «Рыбное хозяйство») – М.: В.О. Агропромиздат, 1988. – С. 39–52.

ВЛИЯНИЕ СЕРОТОНИНА НА ПИЩЕВОЕ И ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДИ КАРПА *CYPRINUS CARPIO* В УСЛОВИЯХ ТЕМПЕРАТУРНОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ СРЕДЫ

Д.В. Гарина, А.К. Смирнов, П.В. Русанова, В.В. Кузьмина
*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Борок, Россия e-mail: garinadv@mail.ru*

Серотонин является одним из ключевых нейромедиаторов, участвующих в регуляции целого ряда поведенческих функций у животных, а также энергетического баланса: увеличение концентрации этого нейротрансмиттера в гипоталамусе приводит к снижению потребления пищи животным (de Pedro et al., 1998; Ruibal et al., 2002), с одной стороны, и снижению температуры тела – с другой (Vicego et al., 2007). Ранее нами было показано влияние серотонина, введённого внутривнутрибрюшинно, на пищевое поведение рыб, проявляющееся в снижении интенсивности их питания, двигательной активности и увеличении затрат времени на поиск и потребление пищи (Кузьмина, Гарина, 2013). Кроме того, нами впервые установлен долгосрочный (до 10–11 сут.) эффект однократной внутримозговой инъекции серотонина на терморегуляционное поведение рыб (увеличение среднесуточной избираемой температуры на 3–4 °С), что указывает на вовлечение иных, чем предполагалось ранее, механизмов терморегуляции с участием серотонина (Garina et al., 2013; Golovanov et al., 2014). Представляло интерес выяснить, каким образом будет влиять серотонин, введённый центрально (в желудочек мозга) на две формы поведения рыб, ответственные за поддержание энергетического баланса организма, – пищевое и терморегуляционное, – в условиях температурной неоднородности среды. Цель настоящей работы – исследование вли-

яния внутримозговой инъекции серотонина на пищевое и терморегуляционное поведение молоди карпов *Cyprinus carpio* в гетеротермальной среде.

Материал и методы исследования. Материал для проведения экспериментов – молодь карпа *Cyprinus carpio* L. (возраст 2), – отловлен в прудах стационара полевых и экспериментальных исследований ИБВВ РАН «Сунога». В сентябре молодь была перевезена и акклимирована к лабораторным условиям, где содержалась вплоть до начала экспериментов.

Проведено два эксперимента: в апреле 2013 г. (эксперимент 1) и в феврале 2014 г. (эксперимент 2). В каждом эксперименте было сформировано две группы рыб по 5 экземпляров (контрольная и опытная). В первом эксперименте масса карпов опытной группы составила 6.0 ± 0.8 г, длина 69 ± 2.8 мм, контрольной – 7.4 ± 0.2 г и 71 ± 0.8 мм, во втором – 5.7 ± 0.5 г, 61 ± 2 мм и 6.0 ± 0.4 г, 62 ± 1 мм соответственно. Перед началом экспериментов рыб акклимировали в течение 7 сут. к температуре $19\text{--}20$ °С.

После окончания периода акклимации рыбы опытной группы подвергались процедуре внутривенной микроинъекции гидрохлорида серотонина (Sigma Aldrich, USA) в дозе 0.3 мкг/г массы тела, рыбы контрольной группы – микроинъекции раствора Рингера для холоднокровных животных (рН 7.4). Процедура внутривенной инъекции (в 4-й желудочек мозга) проводилась по ранее апробированной методике (Гарина, Мехтиев, 2014). Сразу после окончания инъектирования карпов помещали в отсек градиента, соответствующий температуре акклимации: опытную группу – в верхний канал установки, контрольную – в нижний. Все инъектированные рыбы выжили и полностью восстановили нормальное поведение и питание.

Экспериментальная термоградиентная установка состояла из двух стеклянных лотков длиной 4.25 м, разделенных неполными перегородками на 11 отсеков. Температурный градиент составлял 15 °С: от 19 °С до 34 °С. Световой режим устанавливался в соотношении 12:12. В течение дня проводили 15 видеонаблюдений распределения рыб в отсеках термоградиентной установки, в том числе одно – во время кормления рыб. Рыб кормили один раз в сутки в 11 ч. Для этого личинок хирономид размещали на 11 круглых кормовых ситечках, в каждый отсек установки помещали одно

ситечко с кормом. Время нахождения кормовых объектов в установке составляло 15 мин, после чего кормовые ситечки изымались и подсчитывались несъеденные личинки. В эксперименте 1 карпы получали в качестве корма мелких хирономид (масса 5.5 мг), – в количестве 60 экз. на «пятно», в эксперименте 2 – крупных хирономид (масса 32 мг) в количестве 25 экз. на «пятно».

Данные видеозаписи поведения рыб оцифровывали на компьютере. Статистическую обработку данных выполняли в программе STATISTICA 6.0 с использованием критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение. Анализ полученных в опыте 1 результатов показал сходные с установленными ранее изменения терморегуляционного поведения карпов под воздействием ICV-инъекции серотонина. Возрастание среднесуточной ИТ наблюдалось в опытной группе карпов вплоть до 8-х сут. после инъекции, максимальное увеличение зафиксировано на 7-е сут. – до 33.0 ± 0.3 °С, что на 2.7 °С выше, чем в контроле ($p < 0.05$) (рис. 1). В то же время, возрастание среднесуточной ИТ у карпов контрольной группы наблюдается лишь в течение 4-х сут. после посадки (с 21.0 °С до 31.2 ± 0.5 °С), после чего значимо не меняется.

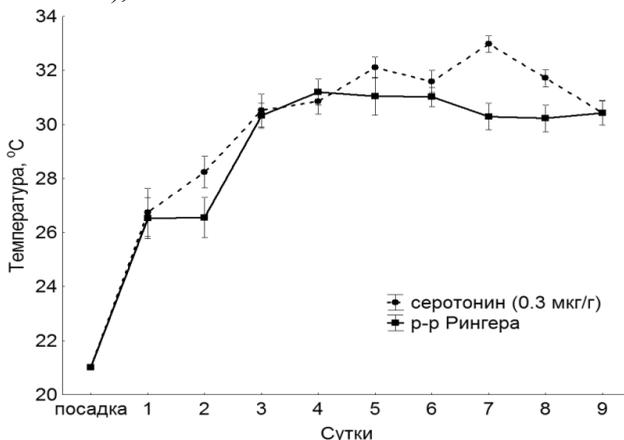


Рис. 1. Динамика среднесуточных избираемых температур у карпов в первом эксперименте

Для анализа данных поедаемости кормовых объектов нами был выбран интервал с 6-х по 9-е сут., поскольку в течение первых 5-и сут. эксперимента наблюдался переходный процесс температурно-

го выбора (см. рис. 1). Наблюдалось незначительное снижение интенсивности питания карпов под воздействием серотонина, максимальное на 5-е сут. после посадки (на 23% по сравнению с контролем, $p > 0.05$). При этом снижение потребления корма происходит за счёт сокращения питания в отсеках с температурой воды ниже (интервал 23–26 °С) и выше (34 °С) оптимума (рис. 2).

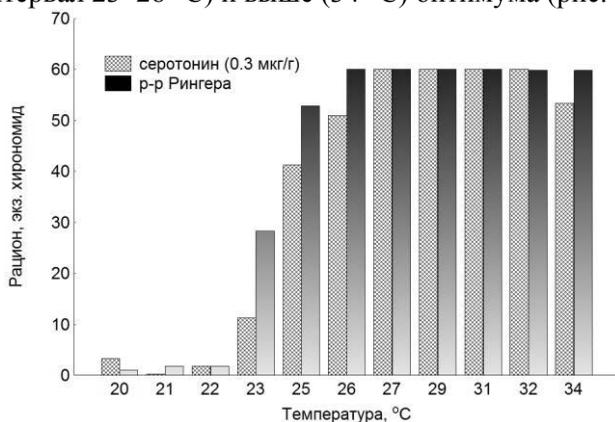


Рис. 2. Поедаемость корма карпами опытной и контрольной групп по отсекам (6–9 сут.) в первом эксперименте

Сходные закономерности изменения терморегуляционного поведения карпов наблюдались нами и в зимнем эксперименте, однако максимальные значения среднесуточной ИТ как в контроле, так и в опыте были ниже соответствующих значений в предыдущем, весеннем опыте на 2–3 °С: 29.2 ± 0.3 °С и 30.1 ± 0.3 °С соответственно (рис. 3). Как и в предыдущем опыте, возрастание ИТ у карпов опытной группы наблюдается вплоть до 8-х сут. эксперимента, тогда как в контроле – лишь в течение первых 4-х сут. (исключение составляет 10-й день, когда наблюдается возрастание среднесуточной ИТ до 29.2 ± 0.3 °С вследствие, очевидно, каких-то неконтролируемых факторов).

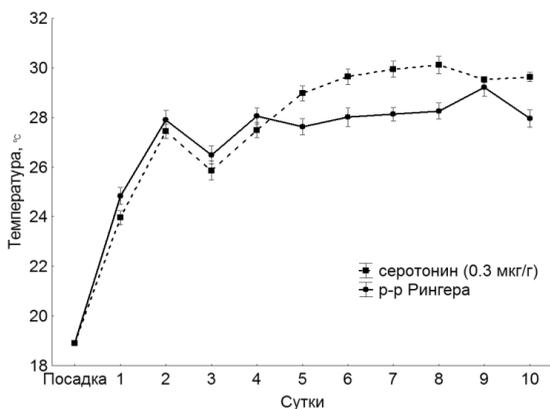


Рис. 3. Динамика среднесуточных избираемых температур у карпов во втором эксперименте

Иные результаты получены по поедаемости корма: наблюдалась тенденция к увеличению интенсивности питания у карпов опытной группы по сравнению с контролем. Максимальный рацион зафиксирован на 3-е сут. эксперимента – на 54% по сравнению с контролем, $p > 0.05$). При этом с 6-х по 9-е сут. карпы опытной группы съедали 100% предоставленного корма в отсеках с высокими температурами воды (31–34 °C), тогда как в контроле рыбы питались в более широком диапазоне температур, но ни в одном из отсеков корм не выедался полностью (рис. 4).

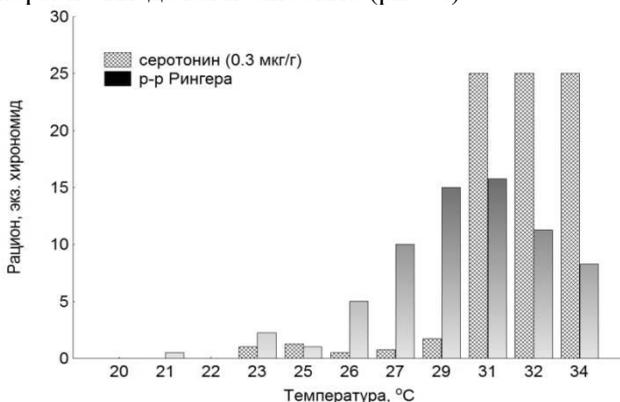


Рис. 4. Поедаемость корма карпами опытной и контрольной групп по отсекам (6–9 сут.) во втором эксперименте

Стоит отметить также, что во втором эксперименте потребление корма в среднем в пересчёте на массу тела рыб было выше, чем в первом опыте, у особей обеих групп: 7.3% и 6.5% в контроле и опыте в первом эксперименте и 8.0% и 9.8% соответственно – во втором.

Таким образом, можно отметить следующие общие для обоих экспериментов закономерности влияния серотонина на пищевое и терморегуляционное поведение рыб: 1. увеличение среднесуточной избираемой температуры во второй фазе эксперимента (с 5-х по 10-е сут.). 2. Максимальное потребление корма рыбами наблюдается в отсеках с оптимальной температурой воды. Соответственно увеличение количества съеденной пищи под воздействием препарата во втором опыте происходит за счёт максимального потребления корма в отсеках с самой высокой температурой воды, а снижение рациона в первом опыте – за счёт уменьшения потребления пищи в отсеках с температурой воды ниже оптимума. Однако в отношении данных по влиянию серотонина на интенсивность питания в первом и втором экспериментах имеются различия, имеющие, по-видимому, сезонную специфику: прослеживается тенденция к снижению интенсивности питания у рыб опытной группы в весенний период и к увеличению – в зимний периоды. Учитывая, что избираемые температуры у карпов как опытной, так и контрольной групп в зимнем эксперименте были ниже соответствующих показателей в весеннем опыте, а количество съеденной пищи – выше в пересчёте на массу тела, можно предположить, что энергетический баланс в организме рыб в зимний период сдвигается в сторону накопления резервных веществ и обусловлен, по-видимому, изменением эндогенного гормонального фона. Наиболее вероятным кандидатом, запускающим механизм сезонной перестройки энергетического баланса организма рыб, является мелатонин (Zhdanova & Reeb, 2005). Известно, что у млекопитающих мелатонин-связывающие рецепторы GPR50, в большом количестве экспрессирующиеся в гипоталамусе, играют важную роль в регуляции адаптивного термогенеза и спячки (Bechtold et al., 2012), а также массы тела и способности к накоплению резервных веществ (Ivanova et al., 2008), что в совокупности позволяет рассматривать этот рецептор одним из важных звеньев регуляции энергетического обмена. Мы предполагаем, что разница в эффекте серотонина на интенсивность питания рыб в наших экспериментах в зимний и весенний периоды обусловлена опосредованным влиянием гормонов, участвующих в регуляции

сезонной перестройки организма и связанных с ней процессов накопления резервных веществ.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант №13-04-00248.

Список литературы

- Гарина Д.В., Мехтиев А.А. Влияние серотонин-модулируемого антиконсолидационного белка на формирование долговременной памяти у карпов *Cyprinus carpio* в условно-рефлекторной модели активного избегания // Ж. эвол. биохим. физиол. 2014. Т. 50, №1. С. 44–50.
- Кузьмина В.В., Гарина Д.В. Влияние периферически введённого серотонина на пищевую и двигательную активность карпа *Cyprinus carpio* L. // Биология внутренних вод. 2013. № 1. С. 1–9.
- Bechtold D.A., Sidibe A., Saer B.R., Li J. et al. A role for the melatonin-related receptor GRP50 in leptin signaling, adaptive thermogenesis, and torpor // Curr. Biol. 2012. V. 22(1). P. 70–77.
- Bicego K.C., Barros R.C.H., Branco L.G.S. Physiology of temperature regulation: comparative aspects // Comp. Biochem. Physiol. A. 2007. V. 147. P. 616–639.
- de Pedro N., Pinillos M.L., Valenciano A.I., Alonso-Bedate M., Delgado M.J. Inhibitory effect of serotonin on feeding behavior in goldfish: involvement of CRF // Peptides. 1998. V. 12(3). P. 505–511.
- Garina D.V., Smirnov A.K., Kuz'mina V.V. The long-term effect of serotonin on the thermoregulatory behavior in juvenile Cyprinidae (*Cyprinus carpio* and *Carassius auratus*) // Fish Physiol. Biochem. 2013. V. 39(6). P. 1373–1376.
- Golovanov V.K., Smirnov A.K., Garina D.V. Thermoregulatory behavior as a form of the temperature adaptation in freshwater teleosts of boreal climatic zone. In: Teleosts: evolutionary development, diversity and behavioral ecology. New York: Nova Science Publishers, 2014. P. 153–198.
- Ivanova E.A., Bechtold D.A., Dupre S.M., Brennand J. Altered metabolism in the melatonin-related receptor GRP50 knockout mouse // Am. J. Physiol. Endocrinol. Metab. 2008. V. 294(1). P. 176–182.
- Ruibal C., Soengas J.L., Aldegunde M. Brain serotonin and the control of food intake in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): effects of changes in plasma glucose levels // J. Comp. Physiol. A. 2002. V. 188. P. 479–484.
- Zhdanova I.V., Reeb S.G. Circadian rhythms in fish. In: Fish Physiology. V. 24. Behaviour and Physiology of Fish. 2005. P. 197–238.

ОЦЕНКА ДЛИТЕЛЬНОСТИ ВНУТРИРОТОВОГО ТЕСТИРОВАНИЯ ПИЩЕВЫХ ОБЪЕКТОВ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКОЙ *GASTEROSTEUS ACULEATUS*

Е.А. Гартвич, Е.С. Михайлова, А.О. Касумян

*Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, elena_mikhailova@mail.ru*

Оросенсорное тестирование схваченного пищевого объекта у многих рыб сопровождается неоднократными отверганиями и повторными схватываниями, прежде чем он будет окончательно потреблен или отвергнут. Эта завершающая фаза пищевого поведения рыб привлекает внимание исследователей в связи с ее слабой изученностью. В частности, выполненные до настоящего времени оценки длительности оросенсорного тестирования, требующейся рыбам для принятия окончательного решения о соответствии схваченного объекта пищевым потребностям и для реализации этого решения, остаются недостаточно точными. Использование для этих целей ручных секундомеров вносит большую погрешность в получаемые оценки, относительная величина которой становится еще большей при регистрации коротких временных интервалов. Кроме того, индивидуальные особенности оператора, визуально наблюдающего за поведением рыб и регистрирующего происходящие события, вносят дополнительно субъективную погрешность. Основной задачей настоящей работы было оценить длительность событий, происходящих при оросенсорном тестировании рыбами пищевых объектов, с помощью метода, позволяющего значительно снизить или избежать отмеченные выше погрешности, и сравнить с результатами, полученными традиционным методом регистрации.

Опыты проведены на 12 половозрелых трехиглых колюшках *Gasterosteus aculeatus* (3.4 г; 69.5 мм *TL*), выловленных в Кандакшском заливе Белого моря в районе Беломорской биологической станции МГУ. Рыбы были переведены в пресную воду и перевезены в Москву на кафедру ихтиологии МГУ. Спустя 10 дней после перевозки рыбы были рассажены поодиночке в аквариумы объемом 10 л, снабженных аэрацией и не имеющих грунта. Рыб кормили в конце каждого дня личинками хирономид до насыщения. В опытах рыб

бам предлагали агар-агаровые (2%) гранулы (длина 4 мм, диаметр 1.35 мм), окрашенные в красный цвет красителем Ponceau 4R (5 мМ). Такие гранулы использовались как контрольные. Кроме них использовали гранулы, содержащие одну из аминокислот (L-изомеры) – глутамин, глицин, цистеин, фенилаланин (0.1 М) или экстракт личинок хирономид (175 г/л). Согласно ранее выполненным исследованиям перечисленные аминокислоты обладают для трехиглой колюшки разными вкусовыми свойствами: глутамин и цистеин имеют привлекательный вкус для трехиглой колюшки, глицин и фенилаланин относятся к индифферентным или детергентным стимулам (Касумян, Михайлова, 2014).

В ходе опытов с помощью электронного секундомера («Интеграл ЧС-10») регистрировали продолжительность латентного периода, т.е. интервал от падения гранулы в воду до первого ее схватывания рыбой, число повторных схватываний гранулы, продолжительность удержания гранулы после первого схватывания рыбой и в течение всего опыта. Одновременно все опыты фиксировали с помощью видеокамеры Sony HDR-SR12, 24 кадра/с. Далее в программе SolveigMM Video Splitter Home Edition при покадровом анализе видеозаписей определяли длительность тех событий, которые регистрировали в ходе опытов секундомером, путем умножения числа кадров на 1/24 с (0.0417 с). Всего выполнено 737 опытов и проанализировано 652 видеозаписи.

Вкусовая привлекательность и пищевое поведение колюшки. Из протестированных аминокислот только глутамин повышал потребление гранул, тогда как гранулы с цистеином, глицином и фенилаланином рыбами практически не потреблялись. Столь же низким было потребление контрольных гранул (Табл. 1). Для колюшек были характерны многократные повторные схватывания внесенной гранулы, особенно с аминокислотами, некоторые из таких гранул повторно схватывались рыбами до 10 раз. Гранулы с экстрактом хирономид рыбы чаще всего потребляли в результате одного схватывания (75% опытов).

Регистрация секундомером. Латентный период в опытах с разными гранулами был близким и составлял около 2 с. Гранулы с экстрактом хирономид и глутамином подвергались более длительному тестированию. Гранулы с фенилаланином и цистеином также дольше, чем контрольные, удерживались рыбами во рту, однако

это отличие было не столь велико и не всегда было статистически достоверным. Наиболее короткие удержания, как после первого схватывания, так и суммарные, т.е. в течение всего опыта, отмечены для гранул с глицином (Табл. 1).

Таблица 1.

Вкусовые ответы (среднее значение показателя) трехиглой колюшки на гранулы с вкусовыми веществами

Вещество	Продолжительность латентного периода	Потребление, %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Глутамин, 0.1 М	1.92	26.0***	2.7*	3.17***	4.72***	123
Цистеин, 0.1 М	2.12	1.6	3.0***	1.20	2.56***	125
Глицин, 0.1 М	2.10	0.8	2.5*	0.85*	1.75	123
Фенилаланин, 0.1 М	2.01	0.8	2.3*	1.18**	2.10*	125
Контроль	2.28	3.3	2.0	1.07	1.75	123
Хирономиды, 175 г/л	1.81	79.7***	1.5***	4.58***	5.36***	118

Отличия от контроля достоверны при p : *, **, *** < 0.05, 0.01, 0.001

Для гранул с глутамином и с экстрактом хирономид проведено сравнение результатов, полученных в опытах, завершившихся потреблением гранулы (ПГ-опыты), и в опытах, завершившихся отверганием гранулы (ОГ-опыты) (Табл. 2). Обнаружено, что в ПГ-опытах рыбы схватывали гранулы с достоверно меньшей латентностью, чем в ОГ-опытах, подвергали гранулы меньшему числу повторных тестирований, но в 2–3 раза дольше по времени удерживали гранулы в ротовой полости. Уменьшение латентности может указывать на то, что в момент проведения ПГ-опыта особи имели более высокую пищевую мотивацию, которая проявлялась в быстрой реакции на упавшую в воду гранулу.

Таблица 2.

Вкусовые ответы трехглой колюшки в ПГ-опытах (над чертой) и ОГ-опытах (под чертой)

Раздражитель	Продолжительность латентного периода	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
			после первого схватывания	в течение всего опыта	
Глутамин	<u>1.17±0.15</u>	<u>2.13±0.29</u>	<u>6.28±0.29**</u>	<u>8.02±0.47**</u>	<u>32</u> 91
	* 2.20±0.41	2.85±0.21	* 2.08±0.14	* 3.56±0.23	
Экстракт хирономид	<u>1.32±0.16</u>	<u>1.33±0.21*</u>	<u>5.62±0.38**</u>	<u>6.4±0.39***</u>	<u>94</u> 24
	2.23±0.68	* 2.46±0.4	* 2.01±0.25	* 3.36±0.46	

Отличия от ОГ-опытов достоверны при p : *, **, *** < 0.05, 0.01, 0.001

Регистрация видеокamerой. При использовании покадрового анализа видеозаписей длительность реакции рыб на гранулы короче, чем при использовании секундомера. Разница средних величин, полученных этими методами, варьирует от 0.23 до 0.60 с для латентного периода и от 0.06 до 1.31 с для первого удержания гранулы.

Несмотря на выявленное несовпадение абсолютных значений регистрировавшихся параметров анализ видеозаписей подтвердил достоверное различие между ПГ- и ОГ-опытами по продолжительности латентного периода и по продолжительности первого удержания, а также показал, что эти группы опытов отличаются по продолжительности всех последующих удержаний и интервалов между схватываниями. В начале ПГ-опытов удержания гранулы более длительные, а интервалы между схватываниями более короткие (Рис. 1). Удержания гранулы последовательно уменьшаются с каждым последующим схватыванием в ПГ- и в ОГ-опытах, но интервалы между схватываниями остаются, в основном, похожими и никакой зависимости в их изменении не обнаруживается.

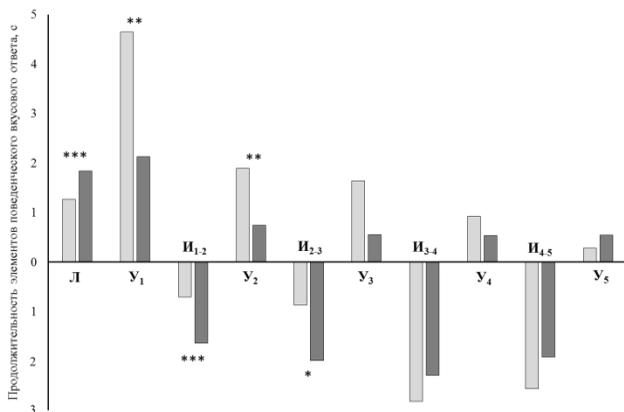


Рис. 1. Продолжительность удержаний трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* гранул с глутамином (0.1M) и интервалов между схватываниями. Светлые столбцы – опыты, закончившиеся потреблением гранул, темные – отверганием гранул. Л – продолжительность латентного периода. Y₁, Y₂, ..., Y₅ – продолжительность удержания гранулы после первого, второго, ..., пятого схватывания, соответственно. И₁₋₂, И₂₋₃, ..., И₄₋₅ – продолжительность интервалов между соответствующими схватываниями.

Особый интерес представляли опыты, в которых гранула рыбами окончательно отвергалась после однократного схватывания. Это позволяло установить минимальное по продолжительности время, которые рыбы затрачивают на оценку свойств гранулы, на формирование решения и реализацию соответствующего поведенческого акта (Табл. 3). Оказалось, что продолжительность тестирования гранулы в таких опытах варьирует от 0.46 до 2.08 с и зависит от вкусовой привлекательности вещества, содержащегося в грануле. Так, для отвергания гранул с привлекательным глутамином или экстрактом хирономид колюшкам требовалось в 2–4 раза больше времени, чем для отвергания гранул с глицином, цистеином или фенилаланином. Интересно, что удержание во рту гранул с привлекательными по вкусу веществами по длительности примерно такое же, что и при отвергании этих гранул после многократных тестирований. Гранулы с малопривлекательными глици-

ном, цистеином и фенилаланином при многократных тестированиях в ОГ-опытах достоверно дольше удерживались рыбами.

Наиболее короткое среднее время, достаточное для принятия решения об отвергании гранулы, отмечено нами для гранул, содержащих глицин (0.46 с), однако в некоторых опытах с такими гранулами оно было еще короче и составляло всего 0.16 с.

Таблица 3.

Продолжительность удержания гранулы трехиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus* в опытах с единичной апробацией (над чертой) и продолжительность первого удержания гранулы в опытах с неоднократными схватываниями (под чертой) в случае отвергания гранулы

Раздражитель	Продолжительность первого удержания	Число опытов
Глутамин	<u>2.08±0.31</u>	<u>27</u>
	2.15±0.20	58
Цистеин	<u>0.66±0.15***</u>	<u>27</u>
	1.03±0.09	72
Глицин	<u>0.46±0.03**</u>	<u>38</u>
	0.69±0.06	65
Фенилаланин	<u>0.82±0.08*</u>	<u>39</u>
	1.08±0.07	82
Контроль	<u>1.12±2.39</u>	<u>51</u>
	0.85±0.08	57
Экстракт хирономид	<u>1.69±0.38</u>	<u>13</u>
	2.10±0.22	13

Таким образом, выполненная работа позволила установить, что использование двух разных методов регистрации длительности поведенческих событий (актов), связанных с оросенсорным тестированием рыбами пищевых объектов, может давать величины, различающиеся до 30%. Использование ручного секундомера, как правило, систематически завышает величины регистрируемых параметров. Расхождение абсолютных значений длительности, получаемых разными методами, однако, не влияет на основные закономерности проявления рыбами пищевого поведения, проявляемого при оросенсорном тестировании пищи. Выяснено, что среднее минимально достаточное время для тестирования пищи и реализации поведенческого ответа составляет у трехиглой колюшки от 0.46 до 2.08 с и зависит от вкусовой привлекательности пищи. У гольяна *Phoxinus*

phoxinus, согласно ранее выполненным исследованиям (неопубликованные данные), это время значительно короче (от 0.26 до 0.37 с) и не зависит от вкусовых качеств объекта тестирования. Вполне возможно, что эти отличия определяются экологической спецификой сравниваемых видов рыб. Живущий на потоке голян питается преимущественно дрейфом и быстрое тестирование схваченной добычи будет существенно повышать эффективность его питания в быстро меняющейся обстановке. Трехиглая колюшка обитает либо в стоячих водах, либо на более слабом, чем голян, течении. Это особенность образа жизни колюшки отражается не только в более продолжительном тестировании схваченной пищи, но и в большей склонности к манипуляциям с объектом питания, на проявлении более частых, чем у голяна, отверганий и повторных схватываний (Касумян, Марусов, 2003). На примере трехиглой колюшки удалось показать, что потребление или отвергание пищи может определяться не только ее вкусовыми и текстурными качествами или усилением пищевой мотивации (голодание) рыб (Касумян и др., 2009; Касумян, 2012), но и краткосрочными колебаниями мотивационного статуса особи. Причины и следствия таких колебаний несомненно требуют дальнейшего изучения.

Работа осуществлена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 13-04-00711).

Список литературы

- Касумян А.О. 2012. Исследование внутриротовой тактильной рецепции и ее взаимодействия с вкусовой системой у рыб // ДАН. Т. 447. № 5. С.579–581.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2003. Поведенческие ответы интактных и хронически аносмированных обыкновенных голянов *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) на свободные аминокислоты // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 528–539.
- Касумян А.О., Марусов Е.А., Сидоров С.С. 2009. Влияние запахового фона на вкусовые предпочтения и вкусовое поведение карпа *Cyprinus carpio* и трески *Gadus morhua* // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 4. С. 528–540.
- Касумян А.О., Михайлова Е.С. 2014. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* популяций бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. С. 446–469.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕАКЦИИ РЫБ НА СЕТНОЕ ПОЛОТНО С ЯЧЕЙ РАЗНОГО РАЗМЕРА

Ю.В. Герасимов*, Е.И. Извеков*,
М.Г. Долгих**, О.М. Лапшин**

* *Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН,
пос. Борок Ярославской области*

** *Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва*

* *E-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru*

Цель данной работы – исследование поведенческой реакции пресноводных рыб на сетное полотно с ячейей различного размера. Исследования проводились в лабораторных условиях. Выборка разноразмерных рыб, помещенных в бассейн, последовательно «облавливалась» сетными полотнами с ячейей различного размера, натянутыми на металлическую раму, движущуюся вдоль бассейна. Первый облов производили сетным полотном с наименьшим размером ячеей, при каждом последующем облове на раму натягивали полотно с большим размером ячеей.

После завершения очередной серии последовательных обловов в бассейне меняли воду и помещали туда новую партию отловленной закидным неводом рыбы. Её адаптировали и затем повторяли с ней вышеописанную процедуру последовательного облова сетными полотнами с разным размером ячеей.

Для наблюдения за поведением рыб во время облова к раме крепилась герметичная видеокамера, которая перемещалась вместе с рамой.

Исследования показали, что с увеличением размера ячеей, значения асимметрии кривой селективности для обоих типов полотен снижались (коэффициент регрессии $b = -0.63$, $r = -0.74$; $p < 0.05$) и становились отрицательными. Это указывает на увеличение асимметрии за счет удлинения левой части кривой селективности (рис. 1). Сходная динамика наблюдалась и для показателя эксцесса. Происходило снижение его значения и переход в отрицательную область (коэффициент регрессии $b = -1.26$, $r = -0.91$; $p < 0.05$), что указывает на уменьшение остроты вершины кривой селективности (рис. 1).

Самый широкий диапазон размеров был отмечен в группах рыб, которые в процессе последовательных обловов не делали попыток пройти сквозь ячейу («остаток») (рис. 1), т.е. в «остатке» были представлены практически все изначально выделенные размерные группы рыб.

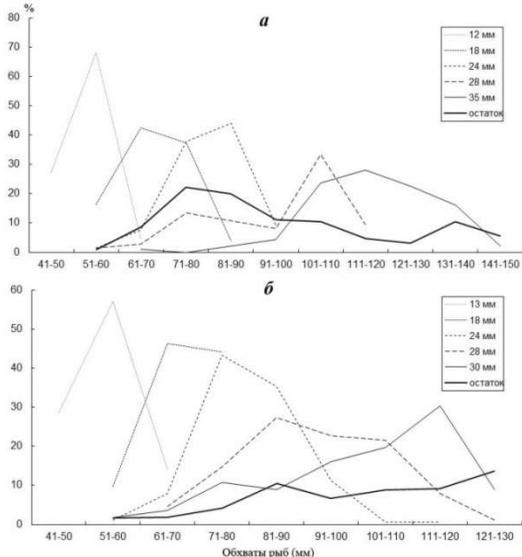


Рис. 1. Распределение обхвата рыб, отсеянных при последовательном облове сетными полотнами (а) из крученой капроновой нити: 1 – 12 мм; 2 – 18 мм; 3 – 24 мм; 4 – 28 мм; 5 – 35 мм; (б) из капроновой мононити: 1 – 13 мм; 2 – 18 мм; 3 – 24 мм; 4 – 28 мм; 5 – 30 мм, и рыб, не делавших попыток пройти сквозь ячейу («остаток»).

Наблюдение за поведением показало, что при приближении рамы с натянутым сетным полотном рыбы первое время двигались перед ней, затем, при приближении к противоположной стенке бассейна, рыбы разворачивались по направлению к раме и несколько особей пытались пройти сквозь сеть.

Некоторым особям удавалось пройти сквозь ячейу, но при этом часть рыб объеивалась. Остальные особи, напуганные их резкими движениями при попытках освободиться, разворачивались и снова плыли перед рамой, затем следовал второй разворот и новая попытка пройти сквозь сетное полотно. При этом при всех обловах сохранялась группа рыб, которая не делала попыток пройти сквозь

ячею. Большинство из этих особей избегали контакта с сетным полотном, даже будучи прижатыми рамой к стенке бассейна. Они держались плотной группой в углу бассейна и практически не совершали поступательных движений.

Среднее расстояние от сетного полотна до рыб в сериях последовательных обловов от первой к пятой повторности достоверно увеличивалось (ANOVA $F = 96$, $p < 0.05$). С другой стороны, в минимальных расстояниях достоверных различий не отмечено (ANOVA $F = 5$, $p = 0.22$).

Следовательно, при последовательном облове разноразмерного скопления рыб сетным орудием лова с увеличивающимся размером ячеи происходит уплощение вершины и удлинение левой части кривой селективности, что приводит к значительному расхождению между полученной кривой и теоретической кривой нормального распределения. Это обусловлено тем, что сквозь сетные полотна с более крупной ячеей проходили рыбы с более широким диапазоном обхватов тела, чем через полотна с более мелкой ячеей. Следовательно, в ходе последовательных обловов в облавливаемой группе рыб накапливались особи с размерами, которые позволяли им пройти сквозь ячею меньшего размера. Тем не менее, они предпочитали проходить сквозь ячею, периметр которой значительно превосходил их максимальный обхват. Кроме того, в каждой из облавливаемых групп оставались особи, которые вообще не делали попыток пройти сквозь ячею любого размера. При этом их максимальный обхват был меньше периметра ячеи любого или нескольких использованных сетных полотен.

Описанная реакция рыб на сетное полотно сходна с реакцией рыб на источник потенциальной опасности. В группе рыб всегда находятся особи, которые первыми приближаются и обследуют незнакомый или опасный объект («разведчики» по Лещева, Жуйков, 1989). Остальные приближаются только в том случае, если первым ничто не угрожает и всегда есть несколько особей, которые подходят значительно позже основной группы и держатся значительно дальше от незнакомого объекта, а в случае опасности первыми покидают опасную зону (Лещева, Жуйков, 1989).

Следовательно, в популяции существуют особи, обладающие более высокой способностью к риску в потенциально опасной ситуации, и особи, которые всегда сохраняют максимально возмож-

ную дистанцию от опасного объекта, и при малейшей опасности первыми проявляют оборонительную реакцию (Lister, Neff, 2006; Vilhunen et al., 2008; Gerasimov 2006; Герасимов, 2007, 2012). Разная уязвимость этих особей для орудий лова была показана ранее в экспериментах с тралом (Герасимов, Лапшин, 2005).

Эмоциональное проявление поведения, такое как «боязливость» (fearfulness), признаётся психологами как основа индивидуальных различий в поведении особей внутри популяции (Бродхерст, 1975). Оно, безусловно, имеет адаптивную функцию (Gerasimov, 2006; Герасимов, 2012), но еще недостаточно изучено в связи с влиянием различных факторов, в том числе и при воздействии орудий лова. При этом термин «боязливость» обычно используют как синоним термина «эмоциональная реактивность», для обозначения общей способности особи отвечать на потенциально опасные ситуации (Boissy, 1995).

Наиболее реактивные особи имеют более высокую вероятность избежать попадания в орудие лова (Ona, Godo, 1992). Можно предположить, что те особи, которые в наших опытах первыми подходили к сетному полотну, пытаясь пройти сквозь ячею, наиболее склонны к риску, соответственно у них выше вероятность попасть в орудие лова. Особи в «остатке» являются наиболее реактивными, и вероятность их контакта с сетным полотном орудия лова значительно меньше.

Подтверждением ранее полученных результатов (Лещева, Жуйков, 1989) является отмеченное нами достоверное увеличение средних расстояний от сетного полотна до рыб в испытуемой группе в сериях последовательных обловов от первой повторности к пятой. Это связано с тем, что в результате прохождения сквозь ячею и объеживания наименее реактивных особей во время каждого облова, в оставшейся группе возрастает доля рыб более реактивных, предпочитающих держаться на удалении от сетного полотна. С другой стороны, отсутствие достоверных различий в минимальных расстояниях до полотна указывает на то, что во всех размерных группах особей, в том числе и в тех, которые не смогли пройти сквозь ячею или объежятся при предшествующих обловах из-за обхвата, превышающего размер ячеи, сохраняются менее реактивные особи, не избегающие контакта с сетным полотном. Определенная тенденция к увеличению минимальных расстояний от первой к пятой повторности, возможно, обусловлена стайным

эффектом. С каждым обловом в группе возрастает доля реактивных особей, предпочитающих держаться на большем расстоянии от сетного полотна, стремление менее реактивных рыб держаться в группе способствует увеличению дистанции.

Подобная разни́ца в уязвимости обуславливает изменения генетического состава интенсивно эксплуатируемых популяций рыб, приводящие к снижению уловистости орудий лова (Walters, 2000).

Список литературы

- Бродхерст П.Л. Биометрический подход к анализу наследования поведения // Актуальные проблемы генетики поведения. Л.: Наука, 1975. С. 39–59.
- Герасимов Ю.В. 2007 Внутрипопуляционная пространственная дифференциация у леща *Abramis brama* и плотвы *Rutilus rutilus* Рыбинского водохранилища // Экология. Т. 6. С. 1–6.
- Герасимов Ю.В. 2012 Поведенческие механизмы трофической дифференциации у рыб-бентофагов. Вop. ихтиологии, №1, 96–115.
- Герасимов Ю.В., Лапшин О.М. 2005 Особенности поведения лещей *Abramis brama* с различными генотипами по локусу пероксидазы в зоне действия активных орудий лова // Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции. 1–4 ноября 2005 г., Борок, Россия. – М.: АКВАРОС. – 97–103.
- Лещева Т.С., Жуйков А.Ю. 1989. Обучение рыб: Экологические и прикладные аспекты. М.: Наука, 109 с.
- Boissy A. 1995. Fear and fearfulness in animals. Quarterly Review of Biology. V.70. No. 2. P. 165–191.
- Gerasimov Yu. V. 2006. The Role of Behavioral Polymorphism in the Process of Intrapopulation Segregation of Ecological Niches in Bream, *Abramis brama* (Cyprinidae). Journal of Ichthyology, Vol. 46
- Lister J. S., Neff B. D. 2006. Paternal genetic effects on foraging decision-making under the risk of predation. Ethology. 112, № 10. С.
- Ona E., Godo O. R. 1992. Fish reaction to trawling noise: the significance to trawl sampling. Rapp. P.-V. Reun. Cons Int. Explor. Mer 189. pp. 159–166.
- Vilhunen S., Tiira K., Laurila A., Hirvonen H. 2008. The bold and the variable: Fish with high heterozygosity act recklessly in the vicinity of predators. Ethology. 114, № 1. С. 7–15.
- Walters C. 2000. Natural selection for predator avoidance tactics: implications for marine population and community dynamics. Mar. Ecol. Prog. Ser. 208. pp. 309–313.

ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ РЫБ. ВИДОВЫЕ И ВНУТРИВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ

В.К. Голованов

*ФГБУН Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Ярославской области
vkgolovan@mail.ru*

Стратегия терморегуляционного поведения – сокращение энергетических трат и обеспечение эффективного развития, питания, роста, а также размножения рыб в условиях температурной неоднородности водной среды. Самопроизвольный выбор определенной температуры выявлен у рыб ~350 видов из разных таксономических групп, обитающих на различных географических широтах – в антарктических и арктических, умеренных и тропических зонах. Реакция терморегуляционного поведения проявляется у рыб разных экологических групп, разного возраста (от личинки до взрослой особи), а также во все сезоны года. Очевидно, что терморегуляционное поведение является врожденной реакцией и может быть отнесено к наиболее общим и древним адаптациям водных животных. Важным базовым элементом изучения закономерностей поведения рыб в термоградиентной среде является выявление видовых и, возможно, внутривидовых реакций термоизбирания (Голованов и др., 2012; Голованов, 2013а,б).

Видовые особенности терморегуляционного поведения рыб. Распределение и поведение 21 вида рыб, обитающих преимущественно в регионе Верхней Волги, исследовано в летний сезон после предварительной акклимации подопытных особей к температуре 18 ± 2 °С (у пеляди, радужной форели и налима – 15 ± 2 °С). Значения окончательно избираемой температуры (ОИТ) у молоди рыб варьировали от 31 до 14 °С (табл. 1). Амплитуда колебаний этого показателя в пределах только одного семейства карповых достигала 15 °С, при этом максимальные значения ОИТ 30 °С отмечены у карпа, минимальные – 16.8 °С у гольяна. Высокий уровень ОИТ ~27.5 °С выявлен у вида-вселенца головешкиротана. У рыб из других семейств значения ОИТ были ниже: от 25.7 °С у окуня до 15.5 °С у радужной форели и налима.

Значения ОИТ отличаются у тепло- и холодолюбивых видов рыб, а разница ОИТ у рыб внутри семейства может быть как существенной, так и незначительной. Сеголетки щуки и окуня, уже перешедшие на хищное питание, имеют примерно такой же уровень ОИТ, как и сеголетки других видов рыб (лещ, густера, плотва, вьюн). Многие исследованные виды карповых выбирают очень близкие значения ОИТ, сходные по значению с ОИТ окуневых видов рыб и головешки-ротана. В то же время, значение ОИТ у более взрослых голяна и пескаря сходно с ОИТ сибирского осетра и холодолюбивых налима, радужной форели и пеляди.

Таблица 1

Значения окончательно избираемой температуры (ОИТ)
у молоди рыб разных видов

Семейство	Вид	Возраст	ОИТ, °С
Карповые	Сазан (каarp)	0+ – 1+	30.0
	Карась золотой	0+ – 1+	28.5
	Карась серебряный	0+ – 1+	27.5
	Синец	0+ – 1+	27.3
	Уклейка	0+	27.0
	Лещ	0+ – 1+	26.5
	Густера	0+ – 1+	26.0
	Плотва	0+ – 1+	26.0
	Язь	0+ – 1+	25.8
	Пескарь	2+	20.5
	Голян обыкновенный	3+	16.8
Головешковые	Головешка-ротан	0+ – 1+	27.5
Окуневые	Речной окунь	0+ – 1+	25.7
	Ерш	0+ – 1+	24.8
	Судак	0+ – 1+	24.0
Вьюновые	Вьюн	1+	25.0
Щуковые	Щука	0+	24.3
Осетровые	Сибирский осетр	0+	22.5
Сиговые	Пелядь	0+	17.0
Лососевые	Радужная форель	0+	15.5
Налимовые	Налим	0+	15.0

Наиболее быстро выбор ОИТ (на 2–4-е сутки) происходит у самых теплолюбивых видов рыб – карпа, головешки-ротана, серебряного и золотого карасей, а также у холодолюбивых видов – пеляди, радужной форели и налима. Другие исследованные виды достигали зоны ОИТ только на 6–9-е сутки. Поведение молоди в градиенте температуры имело как общие черты, так и особенности. Многие карповые (лещ, плотва, густера, синец) при выборе температуры держались только группой. Отдельные особи окуня, ерша, обыкновенного гольяна и головешки-ротана часто затаивались в углах отсеков, периодически меняя свое местоположение. У сеголетков радужной форели отмечены элементы территориального поведения.

В целом, значения ОИТ и распределение рыб в градиенте температуры отражают их теплолюбивость и другие особенности их экологии.

Внутривидовые особенности терморегуляционного поведения рыб. Внутривидовая дифференциация по экологическим, морфологическим и физиолого-биохимическим свойствам позволяет разным видам более эффективно осваивать условия и конкретного водоема, и всего ареала в целом. Исследования внутривидовых особенностей терморегуляционного поведения рыб ранее практически не проводились. Внутривидовая специфичность реакций рыб в градиенте температуры изучена нами на примере леща и плотвы, образующих экологические группы, отличающиеся по местообитанию, спектру питания, комплексу морфологических признаков и поведенческих реакций

Существенной разницы ОИТ у молоди (0+, 1+) леща или плотвы, отловленных на близлежащих биотопах Волжского плеса Рыбинского водохранилища (канал, р. Сутка, р. Сунога), в условиях термоградиента не отмечено (табл. 2а). Однако в серии опытов по термоизбиранию у лещей в возрасте 2–4 лет было показано, что они избирали или зону высоких температур (ОИТ = 20–23 °С), или сравнительно низких (ОИТ = 10–12 °С) температур (табл. 2б). Это феномен может быть связан с переходом леща в этом возрасте с питания планктонными организмами на бентосный тип питания. Следует отметить и экспериментально установленный факт отсутствия достоверного влияния температуры воды на интенсивность

переваривания корма у леща аналогичного возраста, помещенного в градиент температур от 6 до 28 °С (Краснопер, 1985).

У сеголетков леща, полученных искусственно от отдельных пар производителей популяций Волжского и Моложского плесов Рыбинского водохранилища, в летний сезон года при исследовании терморегуляционного поведения разницы в зонах ОИТ обнаружено не было (табл. 2в).

Таблица 2.

Внутривидовые особенности реакций у леща и плотвы в искусственных термоградиентных условиях

Вид	Возраст	Группы	Значение ОИТ, °С	Разница реакций
<i>а) Реакции у рыб из близлежащих биотопов</i>				
Лещ	0+ – 1+	Канал, р. Сутка, р. Сунога	26–27	–
Плотва	0+ – 1+	Канал, р. Сутка, р. Сунога	25–26	–
<i>б) Реакции у рыб в период смены условий обитания и объекта питания</i>				
Лещ	2+ – 3+	Прибрежье водохранилища	20–23	+
Лещ	2+ – 3+	Прибрежье водохранилища	10–12	
<i>в) Реакции у рыб, получ-х искусственно от производителей (разные плесы в-ца)</i>				
Лещ	0+	Волжский плес	27.0–27.8	–
Лещ	0+	Центральный плес	27.1–28.2	
<i>г) Реакции у рыб, генотипированных по локусу пероксидазы (P_o) сердечной мышцы</i>				
Лещ	0+, генотип P _o ^{100/100}	Т–ра акклимации 20 °С	23.0	–
Лещ	0+, генотип P _o ^{79/79}	Т–ра акклимации 20 °С	23.0	
Лещ	0+, генотип P _o ^{100/100}	Т–ра аккл-ции 14–16 °С	14.7	+
Лещ	0+, генотип P _o ^{79/79}	Т–ра аккл-ции 14–16 °С	21.3	
Лещ	0+, генотип P _o ^{100/100}	Т–ра акклимации 2 °С	4.5	+
Лещ	0+, генотип P _o ^{79/79}	Т–ра акклимации 2 °С	17.0	
<i>д) Реакции у разновозрастных особей плотвы</i>				
Плотва	0+ – 2+	Прибрежная форма	25.0–26.0	–
Плотва	0+ – 2+	Русловая форма	25.0–26.0	
Плотва	3+ – 6+	Прибрежная форма	23.0–24.0	+
Плотва	3+ – 6+	Промежуточная	17.0–18.0	
Плотва	3+ – 6+	Русловая форма	10.0–11.0	
Плотва	6+ – 12+	Прибрежная форма	22.0–23.0	+
Плотва	6+ – 12+	Русловая форма	10.0–11.0	

В другой серии наших опытов исследовалось терморегуляционное поведение и распределение генотипированной по локусу пероксидазы (P_o) сердечной мышцы молоди леща, акклимированной к температурам 20, 14–16 и 2 °С (табл. 2г). Значения ОИТ у молоди леща, генотипированной по локусу пероксидазы (P_o) сердечной мышцы на гетерозиготную $P_o^{79/100}$ и две гомозиготные $P_o^{100/100}$ и $P_o^{79/79}$ группы, указывают на возможность существования в популяциях одного вида особей с разным температурным оптимумом. Если при акклимации рыб к температуре 20 или 14–16 °С значительной разницы в ОИТ не было, то у особей, акклимированных к 2 °С, она достигала 12.5 °С (у леща генотипа $P_o^{100/100}$ ОИТ составляла 4.5 °С, генотипа $P_o^{79/79}$ – 17 °С). Наличие в популяции особей с различной комбинацией этих аллелей ведет к появлению в зимний сезон нескольких уровней ОИТ.

Наиболее значимые различия получены в опытах с плотвой Рыбинского водохранилища, структура популяции которой включает две экологические группы: прибрежную, со смешанным спектром питания и пойменно-придонную, преимущественно моллюскоядную (табл. 2д). Сеголетки, двухлетки и трехлетки плотвы обеих групп избирали в летний сезон один и тот же уровень ОИТ (25–26 °С). Особи 4–5 лет и старше выбирали три уровня ОИТ: 23–24, 17–18 или 10–11 °С. При этом более высокие значения отмечены у плотвы прибрежной, самые низкие – у плотвы пойменно-придонной группы. Вполне вероятно, что средний уровень был у тех особей плотвы со смешанным спектром питания. У половозрелых особей старше 6 лет ОИТ составляла 22–23 °С у плотвы прибрежной экологической группы и 10–11 °С у пойменно-придонной. Внутривидовая дифференциация плотвы происходит, по мнению одних авторов на самых ранних этапах онтогенеза, при этом основными маркерными морфологическими признаками являются размер ротового отверстия и форма тела рыб (Столбунов, Герасимов, 2008), по мнению других – в возрасте 4 года и старше при длине тела 15–16 см (Касьянов, Изюмов, 1997).

Недавно были получены новые данные, характеризующие терморегуляционное поведение сеголетков плотвы, обитающих на различных участках р. Ильдъ, акклимированных к температуре 10–12 °С. Для группы рыб из верхнего течения значение ОИТ составило 25.3 ± 0.1 °С, для группы из зоны подпора – 20.9 ± 0.2 °С. Та-

ким образом, разница в реакции составила ~ 4 °С, что, даже с учетом общей методической погрешности, определяемой в размере ± 1.0 °С, статистически достоверна. Эти результаты, полученные впервые, показывают, что у двух групп плотвы, обитающих на различных участках реки, наблюдаются разные реакции термоизбирания, т.е. их ориентация в условиях температурного градиента существенно отличается. Одна из возможных причин этого явления – разное физиологическое состояние сеголетков плотвы из территориально удаленных участков одной реки с неодинаковыми условиями обитания. Другая возможная причина – разница в размерно-массовых характеристиках рыб.

Информации об особенностях терморегуляционного поведения рыб и значениях ОИТ для видов, обитающих в пресных и морских водах России, явно недостаточно. Для многих видов Европы и Северной Америки существуют некоторые списки, в которых такие данные приводятся (Coutant, 1977; Jobling, 1981; Алабастер, Ллойд, 1982; Cherry, Cairns, 1982 и др.). Только в последнее время накопленные данные о российских видах рыб были обобщены в ряде статей и монографическом обобщении (Голованов, 2013а, б). Поскольку эти данные весьма полезны не только в теоретическом плане – для разработки теории адаптации водных животных, но и в практическом – для нужд рыбного хозяйства, их получение и систематизация является важной и актуальной задачей. Характеризуя оптимальные условия роста, питания и развития (Jobling, 1981; Голованов, 2013а, б), значения ОИТ, например, могут быть полезны при разработке уровня тепловой нагрузки на водоемы, в рыбохозяйственном прогнозировании, при оценке экологических рисков в случае высокой температуры воды в водоемах, а также для оценки влияния климатических изменений на показатели роста и продуктивность рыбных популяций.

Исследование выполнено при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-2666.20144 «Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб».

Список литературы

- Алабастер Дж., Ллойд Р. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. 384 с.
- Голованов В.К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиологии. 2013а. Т. 53. № 3. С. 286–314.
- Голованов В.К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: Полиграф-Плюс, 2013 г. 300 с.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшаев Д.С. Сравнительный анализ окончательно избираемой и верхней летальной температуры у молоди некоторых видов пресноводных рыб // Труды Карел. НЦ РАН. Сер. Эксперим. биология. 2012. № 2. С. 70–75.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. Изменчивость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Современное состояние Рыбинского водохранилища. Ярославль: ЯГТУ, 1997. С. 132–152.
- Краснопер Е.В. Зависимость переваримости пищи у леща (*Abramis brama* L.) от некоторых биотических и абиотических факторов // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 66. С. 38–42.
- Столбунов И.А., Герасимов Ю.В. Морфологическая и поведенческая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) из разных биотопов Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 2. С. 255–265.
- Cherry D.S., Cairns J.Jr. Biological monitoring. Part V. Preference and avoidance studies // Water Res. 1982. Vol. 16. N 3. P. 263–301.
- Coutant C.C. Compilation of temperature preference data // Temperature preference studies in environmental impact assessments: an overview with procedural recommendations. Proceed. Symp. and Panel Discuss. Northeast Fish and Wildlife Conf. (Northeast Division, Amer. Fish. Soc.). Hershey. Pa. April 27. 1976 // J. Fish. Res. Board Can. 1977. Vol. 34. N 5. P. 730–734.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. Vol. 19. N 4. P. 439–455.

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ МОЛОДИ РЫБ ПРИ НАГРЕВЕ ВОДЫ С ПОСТОЯННОЙ СКОРОСТЬЮ

В.К. Голованов, Д.С. Капшай

ФГБУН Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Ярославской области
vkgolovan@mail.ru

В последнее время изучение верхней температурной границы жизнедеятельности рыб становится все более актуальным (Озернюк, 2000; Beitinger et al., 2000; Голованов, 2013а,б). Для большого количества североамериканских и евроазиатских пресноводных видов получены количественные характеристики верхней летальной температуры рыб (Jobling, 1981; Шмидт-Ниельсен 1982; Алабастер, Ллойд, 1984; Beitinger et al., 2000; Голованов, 2013а,б). При этом особенности поведения и двигательных реакций рыб в условиях постоянного нагрева от нормальной температуры обитания до аномально высокой сублетальной и летальной температуры практически не изучены. Цель настоящей работы – определение особенностей поведения и двигательных реакций молоди некоторых видов рыб при акклимации к температуре 18 и 28 °С и постепенном нагреве воды со скоростью 9 °С/ч.

Работа выполнена в летне-осенние сезоны 2010–2013 гг. на молоди четырех видов пресноводных рыб – сазана или обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* (L.), плотвы *Rutilus rutilus* (L.), речного окуня *Perca fluviatilis* L. и головешки-ротана *Percottus glenii* Dybowski. Карп выращен на стационаре полевых и экспериментальных работ «Сунога» Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Плотва и речной окунь отловлены в прибрежье Рыбинского водохранилища 30-метровой мальковой волокушей. Головешка-ротан отловлен в прудах на побережье Рыбинского водохранилища. Длина тела и масса сеголетков карпа составляла 68.3 ± 2.0 мм, 10.6 ± 0.8 г, плотвы – 64.2 ± 3.0 мм, 4.0 ± 0.6 г, речного окуня – 42.2 ± 0.8 мм, 1.1 ± 0.2 г, головешки-ротана – 67.5 ± 1.5 мм, 3.5 ± 0.2 г. Всего исследовано 192 экз. рыб (по 48 экз. каждого вида). Температура предварительной акклимации всех рыб составляла 18 ± 2 °С и 28 ± 2 °С, продолжительность периода акклимации – 10 суток при естественном фотопериоде. В течение

акклимации всех рыб кормили 1–2 раза в сутки живым зоопланктоном и личинками хирономид в объеме 5–10% от общей массы тела. Метод определения верхней летальной температуры (ВЛТ) и схема экспериментальной установки описаны ранее (Becker, Genoway, 1979; Голованов и др., 2012).

Методика анализа поведенческих реакций молоди рыб при нагреве оригинальна и разработана впервые. Она заключалась в регистрации горизонтальных и вертикальных передвижений рыб – рысков и всплываний к поверхности в условиях 60 л экспериментального аквариума (по 6 экз. каждого вида, две повторности). Перед началом опыта особи, помещенные в экспериментальную установку, в течение определенного промежутка времени ~1 ч. находились при постоянном значении температуры воды, которое соответствовало температуре предварительной акклимации. Это давало возможность рыбам адаптироваться к новым условиям и нивелировать влияние стресса на поведенческие и физиологические реакции. В каждом опыте при каждом уровне акклимации использовано по 6 особей. С начала нагрева производили регистрацию двигательной активности рыб: 1 – рысков (или горизонтальных перемещений); 2 – всплываний к поверхности (или вертикальных перемещений). Рыск расценивался как перемещение особи на 2–3 длины тела в горизонтальном или горизонтально-диагональном направлении). Всплывание к поверхности (в вертикальном направлении) идентифицировалось как перемещение особи к поверхности воды и обратно. Время, в течение которого проводили наблюдение за двигательной активностью рыб, составляло при акклимации к температуре 18 °С – ~2 ч, при акклимации к 28 °С – ~1 ч.

Также производили регистрацию качественных реакций, служивших для описания поведения рыб – затаивание, нахождение в течение продолжительного времени в определенной части аквариума или «отстаивание», движение кругом, мышечные спазмы, передвижение назад (т.е. вперед хвостом), вставание на рыло и другие реакции, которые позволяли более полно охарактеризовать общую картину поведения молоди рыб.

При анализе двигательных реакций рыб при нагреве весь температурный диапазон от начала нагрева и до гибели особи разделяли на интервалы величиной в 3–6 °С. Они составляли 16–19, 20–22, 23–25, 26–28, 29–35 и 34–38 °С при акклимации рыб к более

низкой температуре, и 27–29, 30–33 и 34–38° С при акклимации рыб к более высокой температуре. Величина интервала в начале опыта и при температуре выше оптимального значения (судя по окончательно избираемой температуре – ОИТ) была несколько больше. В конце опыта осуществляли подсчет элементов двигательных реакций у всех 6 рыб в данном диапазоне и рассчитывали среднее количество бросков и всплывтий, приходящееся на одну особь. Анализ двигательной активности в разные интервалы температуры при постоянном нагреве позволял более детально оценивать интенсивность изменения поведенческих реакций молоди рыб, а также уточнять, при каком уровне термального воздействия начинают проявляться те или иные различия в перемещении рыб по аквариуму (Капшай, Голованов, 2011). Данные обработаны статистически с помощью пакета прикладных программ Statgraphics Plus 5.1 и Excel 2003. Результаты представлены в виде средних и их ошибок ($M \pm m$). При парном сравнении результатов достоверность различий между ними оценивали по критерию Стьюдента (t) при уровне значимости $p < 0.05$ (Sokal et al., 1995).

Экспериментальные данные по определению значений КТМ и ЛТ у молоди 4-х видов рыб представлены в таблице 1.

Таблица 1.

Верхние летальные температуры молоди рыб
при постоянном нагреве воды

Вид	ТА, 20 °С		ТА, 28 °С	
	КТМ	ЛТ	КТМ	ЛТ
Карп	35.6±0.1*	36.5±0.2*	39.7±0.1	40.5±0.1
Головешка-ротан	34.8±0.2	36.4±0.1*	37.6±0.2	38.2±0.2
Плотва	32.0±0.3	32.6±0.3	36.5±0.1*	37.5±0.1*
Окунь	32.0±0.3	33.3±0.2*	35.8±0.1	36.2±0.1

Примечание: ТА – температура акклимации, * – различия значений ЛТ и КТМ при соответствующем уровне акклимации статистически достоверны, $p < 0.05$

Приведенные в таблице данные позволили выстроить сравнительный ряд значений КТМ и ЛТ у 4-х видов исследованных рыб при акклимации к низкой (18 °С) и высокой (28 °С) температуре и

определить верхнюю температурную границу жизнедеятельности молоди данных видов, до которой происходил постоянный нагрев.

Результаты регистрации двигательных реакций у молоди различных видов рыб при нагреве воды были различными. Поведение рыб в начальных диапазонах нагрева (16–20, 20–22 °С и 27–29 °С при акклимации к температуре 18 и 28 °С) соответственно) практически не отличалось от поведения рыб в обычных условиях. Исследовательское поведение особей было на низком уровне, элементов территориального или социального поведения не отмечено. Молодь исследуемых видов находилась у дна или сосредотачивалась в углах аквариума. Такое поведение отражает индифферентность сеголетков всех 4-х видов рыб к повышению температуры воды на 2–6 °С относительно начального уровня, независимо от уровня температуры предварительной акклимации. Такие колебания температуры воды в естественных условиях вполне обычны и спокойно переносятся молодью рыб (Алабастер, Ллойд, 1984).

Дальнейшее увеличение температуры воды (в интервале 23–25 °С и 30–33 °С соответственно при акклимации к температуре воды 18 °С и 28 °С), приводит к переходу от пассивного состояния к стадии слабой двигательной активности. Рыбы начинают исследовать пространство аквариума, несколько увеличивают скорость передвижения, число всплытий к поверхности (по вертикали) и бросков (по горизонтали) у некоторых видов. Особи плотвы характеризовались проявлением активности только у дна, с некоторым увеличением числа бросков (при акклимации к температуре и 18, и 28 °С). Количество бросков при более низкой температуре акклимации у карпа было минимальным, но существенно увеличивалось число всплытий к поверхности при обеих температурах акклимации. Двигательные реакции молоди окуня и головешки-ротана были минимальными.

При низкой температуре акклимации с увеличением температуры нагрева в интервале 26–28 °С количество рывков у трех видов – карпа, окуня и головешки-ротана остается незначительным, у плотвы оно резко возрастает. В то же время, количество вертикальных перемещений (всплытий), напротив, резко возрастало у карпа, но было минимальным у остальных трех видов, включая плотву. Последующее увеличение температуры воды от близкой к оптимальному значению вплоть до летального уровня (29–35 °С)

полностью изменяло характер двигательной активности рыб. Количество рывков сильно возрастало у карпа и окуня, почти достигая уровня реакции у плотвы. И только у головешки-ротана рывки практически не отмечались. Число всплытий к поверхности воды у молоди карпа оставалось высоким, остальные три вида этой реакции практически не проявляли. По мере приближения к уровню КТМ наблюдались такие реакции как движение кругом, мышечные спазмы, передвижение назад (т.е. вперед хвостом), вставание на рыло, дефекация.

При высокой температуре акклимации с увеличением температуры нагрева в интервале 34–38 °С уже не плотва, а карп существенно увеличивал число и бросков, и всплытий к поверхности, реагируя на неблагоприятные условия нагрева. У остальных трех видов число бросков и всплытий было незначительным. И только непосредственно перед достижением уровня КТМ у них наблюдались такие реакции как движение кругом, мышечные спазмы, передвижение назад, вставание на рыло, дефекация и др.

Таким образом, у сеголетков окуня двигательные реакции проявлялись только в интервале сублетальных и летальных значений температуры, то есть повышение температуры воды даже на 10–12 °С практически не сказывалось на поведении данного вида. Молодь головешки-ротана индифферентна к нагреву в широком диапазоне температуры вплоть до сублетальных ее значений. То есть, и молодь окуня, и молодь головешки-ротана можно признать более устойчивыми по отношению к повышению температуры среды. В то же время характер двигательной активности плотвы и карпа существенно отличается от реакций окуня и головешки-ротана. Начиная с температуры 23–25 °С (при акклимации к температуре 18 °С) эти два вида демонстрируют увеличение числа двигательных реакций. Для карпа это проявляется в увеличении числа всплытий, а у плотвы – бросков. При акклимации к температуре воды 28 °С повышенную двигательную активность (всплытия) проявляет только один вид – карп. При этом активность примерно в два раза превышает таковую в сравнении с акклимацией к более низкой температуре.

Заключительные этапы нагрева (перед реакцией переворота тела) у трех видов характеризовались повышением двигательной активности – у карпа вертикальные и горизонтальные перемеще-

ния, у плотвы и окуня горизонтальные перемещения. В целом, по уровню интенсивности поведенческих реакций рыб при нагреве воды наиболее резко выделялись особи карпа, меньшим числом реакций характеризовалась молодь плотвы. Сеголетки окуня и головешки-ротана характеризовались достаточно инертной стратегией двигательного поведения.

Примерная схема поведения молоди исследованных видов при нагреве с постоянной скоростью примерно такова. Вначале отмечается почти полное отсутствие двигательных реакций, затем некоторое их увеличение. Наконец, по достижении некоторого уровня температуры двигательная активность рыб (количество рывков и всплытий к поверхности) существенно возрастает до температуры, при которой происходит потеря локомоторной способности и летальный исход. Существуют видовые особенности реакций на конкретных этапах нагрева с постоянной скоростью.

Очевидно, что форма тела, а также расположение и форма плавников у молоди исследованных видов несколько различаются. Веретенообразное тело у карпа, продолговатое у плотвы и форма тела окуня и головешки-ротана неодинаковы. Насколько эти особенности влияют на возможные реакции и двигательную активность исследованных видов, еще предстоит выяснить. В то же время показано, что у серебряного карася форма тела и плавников, в сравнении с другими видами, не влияет на способность рыб преодолевать препятствия в горизонтальном или вертикальном направлениях (Webb et al., 1996).

Для оценки двигательных реакций молоди рыб в условиях нагрева необходимы дальнейшие эксперименты. Однако ясно, что у разных видов рыб характер двигательной активности в условиях постоянного нагрева в широком диапазоне температуры вплоть до сублетальных (КТМ) и летальных значений (ЛТ) существенно различается. Такая информация может быть использована в качестве дополнительной характеристики поведения рыб при разработке критериев тепловой нагрузки на пресноводные водоемы в районах сброса подогретых вод тепловых и атомных станций. Поскольку известно, что значение температуры выше 30 °С для многих теплолюбивых видов рыб становится потенциально опасным (Мордухай-Болтовской, 1975; Голованов, 2013а, б), а усиление двигательной активности молоди исследованных видов приходится именно

на интервалы температуры выше 29–30 °С, полученные материалы представляют не только теоретическую значимость, но и практически важны. К сожалению, особенности поведения и двигательная активность рыб в условиях нагрева в разных диапазонах температуры жизнедеятельности пресноводных рыб малоизученны, что требует постановки новых оригинальных исследований.

Исследование выполнено при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-2666.20144 «Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб».

Список литературы

- Алабастер Дж., Ллойд Р.* Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. 384 с.
- Голованов В.К.* Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // *Вопр. ихтиологии.* 2013а. Т. 53. № 3. С. 286–314.
- Голованов В.К.* Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: Полиграф-Плюс, 2013 б. 300 с.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшай Д.С.* Сравнительный анализ окончательно избираемой и верхней летальной температуры у молоди некоторых видов пресноводных рыб // *Труды Карел. НЦ РАН. Сер. Эксперим. биология.* 2012. № 2. С. 70–75.
- Капшай Д.С., Голованов В.К.* Оценка верхних летальных температур и поведения молоди рыб в сублетальной зоне жизнедеятельности // *Современные проблемы биологии, экологии, химии: материалы Международной научно-практической конференции, г. Ярославль, 24–25 ноября 2011 г.* Яросл. гос. ун-т. Ярославль: ЯрГУ, 2011. С. 56–63.
- Капшай Д.С., Голованов В.К.* Верхняя летальная температура у молоди теплолюбивых видов рыб в зависимости от температуры акклиматации // *Труды Карел. НЦ РАН. Сер. Эксперим. биология.* 2013. № 3. С. 185–189.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов

- (обзор) // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 7–69.
- Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. М.: Изд-во Московского ун-та, 2000. 205 с.
- Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. Кн. 1. М.: Мир, 1982. 416 с.
- Becker C. D., Genoway R. G. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Environ. Biol. Fish. 1979. Vol. 4. N 3. P. 245–256.
- Beitinger T. L., Bennet W. A., McCauley R. W. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. 2000. Vol. 58. N 3. P. 237–275.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. Vol. 19. N 4. P. 439–455.
- Sokal R. R., Rolf F. J. *Biometry*. The principals and practice of statistics in biological research. New York: W.H. Freeman and Co., 1995. 887p.
- Webb P. W., Laliberte G.D., Schrank A.J. Does body and fin form affect the maneuverability of fish traversing vertical and horizontal slits? // Environ. Biol. Fish. 1996. Vol. 46. N. 1. P. 7–14.

ТЕРМОИЗБИРАНИЕ МОЛОДИ ПЛОТВЫ ИЗ ДВУХ МЕСТООБИТАНИЙ В Р. ИЛЬДЬ

В.К. Голованов, А.С. Маврин, Д.С. Капшай
*ФГБУН Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Ярославской области
vkgolovan@mail.ru*

Выявление внутривидовых особенностей термоизбирания рыб в условиях горизонтальной термоградиентной установки представляет особый интерес. Видовые особенности ориентации рыб в термоградиентных условиях известны и изучены достаточно широко, однако о внутривидовых реакциях молоди и взрослых рыб известно на порядок меньше (Голованов, 2013а, б). В то же время, внутривидовая дифференциация терморегуляционного поведения позволяет особям одного вида более эффективно осваивать условия обитания и конкретного водоема, и всего ареала в целом. Ранее были обнаружены различия терморегуляционного поведения у взрослых особей плотвы – прибрежной, со смешанным спектром питания и пойменно-придонной, преимущественно моллюскоядной (Голованов, 2013а, б). Разница в значении ОИТ наблюдалась у особей старше 4–5 лет, она составляла до 10 °С. Это, по всей видимости, объясняется внутривидовой дифференциацией плотвы в возрасте 4-х лет и старше при длине тела 15–16 см (Касьянов, Изюмов, 1997). Вместе с тем, по мнению других авторов, такая дифференциация происходит на самых ранних этапах онтогенеза (Столбунов, Герасимов, 2008).

В октябре-ноябре 2011 г. проведены 4 эксперимента по определению избираемой (ИТ) и окончательно избираемой (ОИТ) температуры у сеголетков плотвы из двух групп рыб, обитающих на верхних участках р. Ильдь (23.6 км от места впадения в р. Сутка), а также в зоне подпора Рыбинского водохранилища устья этой реки. Рыбы были отловлены при температуре воды около 10–12 °С, после чего их акклимировали к лабораторным условиям. Затем они были помещены в 2-х канальную экспериментальную термоградиентную установку. В общей сложности было проведено 4-е опыта, два из которых с особями из верхнего, и два – из нижнего участка. Продолжительность экспериментов составляла 10 суток каждый.

Методика проведения опытов описана ранее (Голованов, 2013а, б). Средняя длина особей (20 экз.) из верхнего участка составляла 38.2 мм, масса – 1.0 г.; средняя длина особей (20 экз.) из нижнего – 27.7 мм, масса – 0.4 г.

Данные всех четырех экспериментов представлены на рисунке. Судя по предварительной температуре акклимации, рыбы все еще находились в диапазоне температуры, которую можно отнести к осенней акклимации, когда питание у молоди рыб все еще продолжается. Выбор более высокой температуры в экспериментальных условиях у обеих групп – верховых и устьевых участков – был несколько замедлен по сравнению с теми особями, которые обычно акклимировались к летней температуре воды в диапазоне 18–22 °С. Только к концу опытов (8–10 сутки) определились значения ОИТ рыб. Для группы особей из верховых участков оно составило 25.3 ± 0.1 °С, для группы из зоны подпора) – 20.9 ± 0.2 °С. Таким образом, разница в реакции составила ~4 °С, что, даже с учетом общей методической погрешности, определяемой в размере ± 1.0 °С, статистически достоверна. Для сравнения, при акклимации к температуре 18–20 °С в летних условиях сеголетки и молодь плотвы обычно избирают диапазон температуры 26 ± 1 °С (Голованов, 2013а,б).

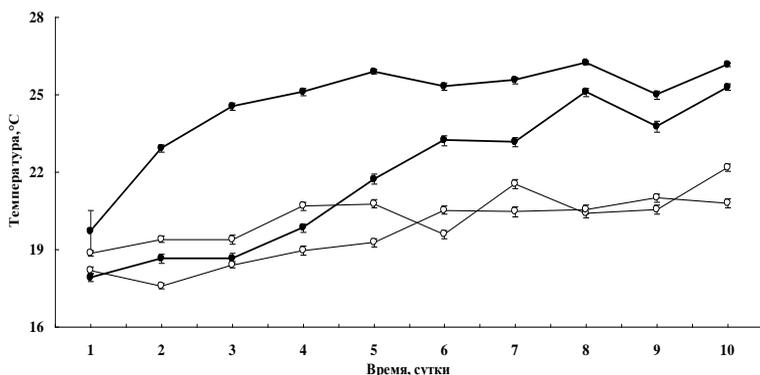


Рис. 1. Избираемые температуры молоди плотвы из верховьев (—●—) и низовьев (—○—) реки Ильдь.

Результаты, которые получены впервые показывают, что у двух групп плотвы, обитающих на различных участках реки,

наблюдаются разные реакции температурного выбора, т.е. их ориентация и поведение в условиях температурного градиента существенно отличается. Одна из возможных причин этого явления – разное физиологическое состояние сеголетков плотвы из территориально удаленных участков одной реки с неодинаковыми условиями обитания. Другая причина – разница в размерно-массовых характеристиках рыб. Настоящее исследование должно быть продолжено с целью выяснения механизмов данного явления.

Следует отметить, что внутривидовые различия в реакциях и распределении плотвы, а также леща, наблюдаются и на участках сброса подогретых вод атомных и тепловых электростанций (Вирбицкас, 1988), однако этот процесс дифференциации одной и той же одновидовой популяции на две части – холодолюбивую и теплолюбивую изучен также не в полной мере.

Исследование выполнено при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-2666.20144 «Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб».

Список литературы

- Вирбицкас Ю. Б. Структура и динамика популяций и рыбного населения пресноводных водоемов под влиянием теплового воздействия. Автореф. дисс. докт. биол. наук. Москва, 1988. 46 с.
- Голованов В.К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиологии. 2013а. Т. 53. № 3. С. 286–314.
- Голованов В.К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: Полиграф-Плюс, 2013б. 300 с.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. Изменчивость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Современное состояние Рыбинского водохранилища. Ярославль: ЯГТУ, 1997. С. 132–152.
- Столбунов И.А., Герасимов Ю.В. Морфологическая и поведенческая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) из разных биотопов Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 2. С. 255–265.

СХОДСТВО СТРОЕНИЯ МУСКУЛОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В КОРМЕЖКЕ ЛОСОСЕВЫХ И АРАВАНОВЫХ РЫБ В СРАВНЕНИИ С СЕЛЬДЕВЫМИ И ОКУНЕВЫМИ

Е.С. Громова, К.Б. Герасимов, Ф.Я. Держинский

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, zhenya_s@inbox.ru*

Структура взаимосвязи между формой и функцией представляет значительный интерес для современных морфологических исследований (Держинский, Корзун, 2004). Наиболее доступны для изучения механические взаимодействия как внутри тела животного, так и между ним и окружающей средой. Различия в способах кормежки отражены в морфологических специализациях головы рыбы по отношению к разным функциональным требованиям. Семейство Salmonidae хорошо изучено с точки зрения анализа аспектов поведения, развития в ходе онтогенеза и физиологии. Исследование морфологии висцерального аппарата данной группы может помочь выяснить причину ранее неясных особенностей способа кормодобывания этих рыб.

В литературе имеются некоторые данные о строении мускулов, участвующих в работе висцерального аппарата лососевых и аравановых рыб (Kershaw 1976; Lauder, Liem 1980). Однако морфологические особенности внутренней структуры некоторых основных мускулов аппарата кормежки данных групп рыб в этих работах раскрываются недостаточно подробно; вследствие этого выводы о специфике их совместного функционирования требуют корректировки. В 1989 г. Lauder и Sanford опубликовали работу, в которой описывали механизм кормежки индийского спинопера (*Notopterus chitala*). Структуры висцерального аппарата Notopteridae, участвующие в кормежке, они обозначили как «ТВА» – аппарат укуса языком (tongue-bite apparatus), при помощи которого эти рыбы выполняли особые движения при обработке добычи внутри рта – «скобление» (raking) и «жевание с открытым ртом» (open-mouth chewing). В последующих работах было обнаружено, что ТВА, а также поведение «скобления» и «жевания с открытым ртом» имеются и у рыб семейства костноязыковых, а также у лососевых (Camp et al., 2009; Konow, Sanford 2008). Выяснили, что представители

Osteoglossiformes и Salmoniformes развили некоторые общие морфологические структуры в черепе, которые по-видимому повлияли на возникновение сходств в их способах кормежки. Настоящая работа описывает другие черты сходства в строении некоторых мышц висцерального аппарата семги (*Salmo salar*) и серебряной араваны (*Osteoglossum bicirrhosum*), которые дают основу для подтверждения обнаруженных признаков подобия в кормовом поведении этих двух примитивных групп рыб. Проводится также сравнение полученных результатов с данными о соответствующих структурах у сельдевых (на примере атлантической сельди (*Clupea harengus*)) и более продвинутых окуневых рыб (обыкновенного судака (*Stizostedion lucioperca*)).

Материал и методы. Исследовали строение мышц и костей висцерального аппарата – семги (*Salmo salar*), серебряной араваны (*Osteoglossum bicirrhosum*), атлантической сельди (*Clupea harengus*) и обыкновенного судака (*Stizostedion lucioperca*). Были использованы сухие и влажные препараты очищенных голов рыб. Для анализа движений ротового аппарата рыбы готовили свежие препараты головы. Свежие, влажные и сухие препараты голов рыб рассматривали при помощи бинокля Carl Zeiss Stemi SV11. Для изготовления рисунков с препаратов использовали их цифровые цветные фотографии. В ходе работы выполнили более 300 рисунков. Всего исследовали 4 влажных, 2 сухих, 2 свежих препарата голов семги, 5 влажных, 2 сухих, 3 свежих препарата голов атлантической сельди, 5 сухих, 5 влажных и 3 свежих препарата голов судака и 1 влажный препарат головы серебряной араваны.

Результаты и обсуждение. В настоящей работе проведено детальное исследование строения мышц, участвующих в движениях ротового аппарата, а также элементов осевого черепа и висцерального скелета головы семги, серебряной араваны, атлантической сельди и обыкновенного судака. Верхнечелюстная порция *m. adductor mandibulae* семги и араваны устроена одинаково: это единое мускульное «перо», апоневроз которого при помощи короткого сухожилия оканчивается на внутренней поверхности сочлененной кости. Premaxillare и maxillare обе озублены и расположены одна за другой; характерно отсутствие максиллярного аппарата (Alexander 1967). Вершина «пера» окружена обширной апоневротической оболочкой (пленкой, фасцией), дающей начало его му-

скульным волокнам, особенно обширной на его медиальной стороне, где она крепится к костям: верхне-переднему краю *metapterygoideum*, срединной, верхней и задней наружным областям *hyomandibulare*, переднему краю *preoperculum*. Сверху на ней оканчиваются волокна *m. levator arcus palatini*. Интересно то, что у обеих рыб строение этой пленки схоже: она состоит из двух слоев, соединительнотканые волокна которых имеют разное направление; и оно оказалось одинаковым у этих двух рыб. Эта пленка представляет собой комплекс мускульных апоневрозов от двух встретившихся мышц – *m. adductor mandibulae* и *m. levator arcus palatini*, результат наложения аддуктора на леватор снизу и снаружи. Одинаковое специфичное место прикрепления пленки у семги и араваны не случайно: при этом пленка обеспечивает надежную опору для сокращающихся мускулов на суспензориуме. Полезное участие *m. levator arcus palatini* в сжимании добычи сводится к передаче части силы на верхнюю челюсть через переднюю часть *neurocranium*, в обход покровных крыловидных костей. Функционально *m. adductor mandibulae* и *m. levator arcus palatini* у этих примитивных рыб могут действовать как двубрюшный мускул, а пленка предстает в виде сухожильного промежутка в составе этого двубрюшного мускула. Увеличенная сила сокращения этого «комплексного» мускула может быть необходима для создания более высокой скорости закрывания нижней челюсти, поскольку для этого необходима большая энергия для преодоления сопротивления водной среды. При этом *m. adductor mandibulae* получает прибавку не только в силе сокращения (через увеличение массы), но и в амплитуде, т.к. получает расширенную поверхность для прикрепления волокон на нейрокраниуме, которая без *m. levator arcus palatini* была ему недоступна. У араваны нижнечелюстная порция *m. adductor mandibulae* крайне мала и имеет очень маленькое плечо, поэтому её работа становится малоэффективной; угол наклона волокон огромной верхнечелюстной порции мускула у этой рыбы почти вертикален. Для этого вида такой неординарный способ решения проблемы, как образование двубрюшного мускула, для быстрого закрывания длинной нижней челюсти становится чрезвычайно выгодным. У семги угол отхождения волокон верхнечелюстной порции *m. adductor mandibulae* меньше и более эффективен: это отражается в меньшей степени развития пере-

понки и в образовании более крупной нижнечелюстной порции для создания большей силы укуса с её помощью. Строение *m. levator arcus palatini* у араваны и семги также оказалось схожим. Его внутренний каркас образован многочисленными апоневротическими ребрами, отходящими от *sphenoticum* и *pteroticum*, наличие которых способствует увеличению силы сокращения (Держинский 1972, Иорданский 1990). Их наличие говорит в пользу статической функции изометрического сокращения данного мускула. У обеих рыб передняя часть *m. dilatator operculi* скрыта под массой волокон *m. levator arcus palatini*. У араваны *m. dilatator operculi* снаружи практически вовсе не виден, а у семги при взгляде сбоку заметна лишь его задняя половина. Поскольку оба мускула представляют собой производные дорсального констриктора челюстной дуги, объединение является их первичным свойством. Даже если они были разделены у каких-либо лучеперых предков, слияние частей челюстной и подъязычной дуг в суспензориум делает более вероятным слияние также и этих мышц.

Атлантическая сельдь (*Clupea harengus*) является представителем иной примитивной группы рыб. Как у семги и араваны, у сельди наибольшая кость окологлазничного кольца прикрывает сверху *m. adductor mandibulae*. У этой рыбы данный мускул имеет две верхнечелюстные порции, налегающие одна на другую. Поперечная площадь сечения волокон обоих этих порций очень мала. В сравнении с араваной и семгой низкой оценке силовых возможностей аддукции нижней челюсти сельди способствует весьма узкая область прикрепления этого мускула на суспензориуме, смещённая под глаз. Максиллярный аппарат не развит. *M. levator arcus palatini* и *m. dilatator operculi* расположены отдельно. *M. dilatator operculi* имеет широкое веерообразное начало с обширной поверхности лопатообразной верхней части *hyomandibulare*, с наружного края *pt. pteroticus*; это связано с тем, что роль данного мускула в отведении жаберной крышки необходима при характерном для этих рыб способе питания. О важном значении всасывания добычи свидетельствует обширная пластинка, которая представляет собой дорсальное расширение зубной кости и перекрывает область угла рта, сужая и смещая вперед всасываемую струю.

Судак (*Stizostedion lucioperca*) имеет ряд продвинутых признаков в строении аппарата кормежки. У данной рыбы имеется мак-

силлярный аппарат, чего нет у предыдущих видов. *M. adductor mandibulae* судака имеет две верхнечелюстных порции, которые практически полностью закрывают снаружи *m. levator arcus palatini*, не вступая в контакт с его волокнами, и приобретает место крепления на костях нейрокраниума. Судак использует иную стратегию: более значительная длина волокон *m. adductor mandibulae* обеспечивает большее абсолютное укорочение мускула при сохранении усилия на большом диапазоне сокращения (Иорданский 1990). Челюстной сустав этого хищника укреплен сильными связками, обеспечивающими его устойчивость для поворотов в парасагиттальной плоскости. Широкое длинное окостеневающее сухожилие, начинающееся от внутренней поверхности передней части вентральной ветви *preoperculum* и *symplecticum* вблизи причленения *interhyale* к *hyomandibulae* предохраняет челюстной сустав от рывков пойманной добычи. Внутримандибулярная порция *m. adductor mandibulae* распределяет силу верхнечелюстных порций на большую поверхность костей нижней челюсти (более обширную, чем у семги и араваны). Своими конечными апоневрозами верхнечелюстные порции *m. adductor mandibulae* соединены с мощной связкой – *lig. articulomaxillare* (по Alexander, 1967). Медиальные волокна начальной области этой связки соединены с оболочкой мякоти соединительно-тканной подушки (*pulvinar*), которая связана с основаниями конечных апоневрозов *m. adductor mandibulae*. По-видимому это необычное образование совмещает свойства амортизации и перераспределения сил от *m. adductor mandibulae* к максиллярному аппарату.

В данном исследовании найдены общие признаки в строении некоторых мускулов, участвующих в процессе кормежки лососевых и аравановых рыб, а также проведено их сравнение с группами сельдевых и окуневых. Обнаруженные черты сходства приводят новые морфологические основания для наличия одинаковых особенностей способов внутриротовой обработки добычи у *Osteoglossidae* и *Salmonidae*.

Список литературы

Дзержинский Ф.Я., Корзун Л.П., 2004. Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь для получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на приме-

- ре птиц) // У. Хоссфельд, Л. Олссон, О. Брайдбах, Г.С. Левит, ред. Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. С-Пб, Fineday press. С. 269–294.
- Иорданский Н.Н.* 1990. Эволюция комплексных адаптаций: челюстной аппарат амфибий и рептилий // АН СССР. М.: Наука.
- Alexander R.McN.* 1967. The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian fish // *J. Zool.* V. 151. P. 43–64.
- Camp A.L., Konow N., Sanford C.J.,* 2009. Functional morphology and biomechanics of the tongue-bite apparatus in salmonid and osteoglossomorph fishes // *J. Anat.* V. 214. P. 717–728.
- Kershaw D.R.* 1976. A structural and functional interpretation of the cranial anatomy in relation to the feeding of osteoglossoid fishes and a consideration of their phylogeny // *Trans. Zool. Lond.* V. 33. P. 173–252.
- Konow N., Sanford C.P.J.,* 2008. Biomechanics of a convergently derived prey-processing mechanism in fishes: evidence from comparative tongue bite apparatus morphology and raking kinematics // *J. Exp. Biol.* V. 211. P. 3378–3391.
- Lauder G.V., Liem K.F.* 1980. The feeding mechanism and cephalic myology of *Salvelinus fontinalis*: form, function, and evolutionary significance // *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus. Perspect. Vert. Sci. Hag. Nether.* V. 1. P. 365–390.
- Sanford C.P., Lauder G.V.* 1989. Functional morphology of the “tongue-bite” in the osteoglossomorph fish *Notopterus* // *J. Morph.* V. 202. P. 379–408.

МОРФОЛОГИЯ И ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ВКУСОВЫХ РЕЦЕПТОРОВ В РАЗЛИЧНЫХ СЕНСОРНЫХ ЗОНАХ РОТОВОЙ ПОЛОСТИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *PARASALMO* (=ONCORHYNCHUS) MYKISS

Г.В. Девицина*, Д.Н. Лапшин**

**Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Москва, Россия. E-mail: gdevicyna@mail.ru*

***Федеральное Государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича
РАН, Москва, Россия.*

Вкусовая система рыб подразделяется на две subsystemы: экстраоральную и интраоральную. Многие виды рыб не имеют наружных вкусовых рецепторов, но обладают вкусовыми рецепторами в ротовой, жаберной полости и в глотке. К таким видам относится и представитель семейства лососевых (*Salmonidae*) радужная форель (Девицина, Головкина, 2011). Особенности морфологии интраорального вкусового аппарата у рыб видоспецифичны и связаны с характером питания вида. В поведенческих экспериментах выявлена высокая видовая специфичность спектров предпочитаемых аминокислот (Kasumyan, Doving, 2003). В настоящей работе проведено сравнительное исследование чувствительности различных сенсорных зон к классическим вкусовым стимулам (кислое, солёное, горькое, сладкое) и к некоторым свободным аминокислотам (L-цистеин, L-пролин, L-гистидин и L-фенилаланин), а также исследованы ультраструктурные особенности сенсорных полей вкусовых почек в каждой сенсорной зоне. Объектом исследования служила молодь радужной форели длиной тела 15–17 см. Рыб содержали в аквариумах при температуре 16–18 °С на кафедре ихтиологии МГУ. В качестве корма использовали личинок комаров (*Chironomidae*). Измерения пороговой чувствительности сенсорных зон проводили по методике, разработанной ранее для исследования пороговой чувствительности кожных хеморецепторов карпов (Chervova, Lapshin, 2005). Экспериментальная установка включала регистратор потенциалов, возникавших на поверхности сенсорной зоны в ответ на предъявление химических стимулов, систему подачи химических стимулов в исследуемую зону ротовой полости и систему водного

протока для перфузии жабр подопытной рыбы. В качестве тестовых химических стимулов использовали водные растворы: лимонной кислоты, хлористого кальция, хлористого натрия и сахарозы, а также L-изомеры свободных аминокислот: цистеина, фенилаланина, гистидина и пролина. В ходе одного эксперимента последовательно регистрировали суммарные электрические реакции рецепторов на предъявление каждого из восьми тестовых стимулов с нарастанием концентрации от 10^{-8} до 10^{-1} М. В каждом опыте перед подачей химического стимула несколько раз в качестве контроля подавали стандартный объём (2 мл) чистой воды. После подачи стимула зону отмывали потоком чистой воды. Всего проведено более 1000 измерений.

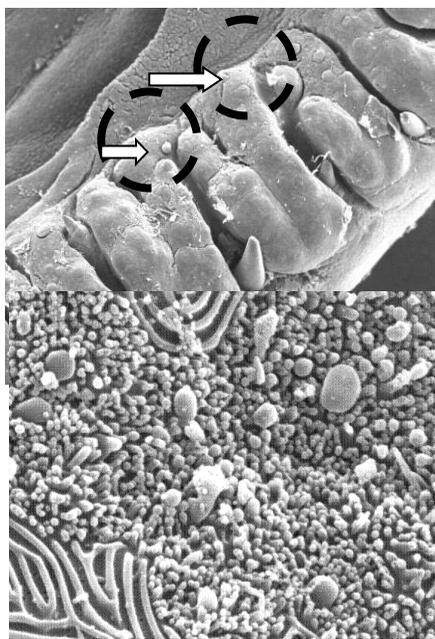


Рис. 1. Участок дентальной зоны с вкусовыми оочками и зубами. Ув.х100. Обозначения: пунктирные круги — области, где в опыте находился торец капилляра с отводящим электродом, белые стрелки — папиллы с вкусовыми почками

Рис. 2. Сенсорное поле типичной вкусовой почки на латеральном участке максиллярной зоны. Увеличение 12000.

Для стандартизации экспериментальных условий отводящий электрод помещали в морфологически сходных областях каждой зоны, где между зубами находились разрастания слизистой выстилки в виде крупных вкусовых сосочков с несколькими вкусовыми почками каждый (Рис. 1). Достоверность различий во вкусовой чувствительности к различным стимулам вычисляли по парному критерию Вилкоксона (Лакин, 1990), при уровне значимости $p > 0.95$. Морфологический контроль поверхности вкусовых сосочков в местах регистрации проводили

методом электронной сканирующей микроскопии. при увеличениях от $\times 40$ до $\times 15000$.

Анализ ультраструктурной организации сенсорного поля вкусовых почек показал, что почки, расположенные рядом на одном сосочке, могли различаться по количественному соотношению разных типов и форм клеток. Сенсорное поле большинства вкусовых почек дентальной и максиллярной зоны морфологически сходно и образовано вершинами поливиллярных клеток двух типов – с короткими и с длинными икротиллами, и моновиллярных клеток трёх типов – с тонкими, с толстыми стержневидными микровиллами, а также с шаровидными микровиллами (Рис.2).

Таблица 1.

Средние размеры сенсорного поля вкусовых почек (СП) и среднее количество трёх типов вершин микровиллярных клеток, находящихся на СП одной почки в каждой из четырёх зон ротовой полости радужной форели

Зоны	Кол. измеренных почек, (шт).	Площадь СП, (мкм^2)	Шаровидные, (шт)	Стержневидные, (шт)	Длинновиллярные (шт)
Детал.	20	190±110	4±4	9±2	24±12
Масил.	20	180±130	2±2	6±3	21±12
Язык	20	80±50	6±3	25±5	43±6
Нёбо	20	64±40	10±6	8±3	30±4

Ответы рецепторов на вкусовые стимулы в четырех сенсорных зонах ротовой полости имели сходный характер и проявляли дозозависимый эффект (Рис.3). Реакции выражались в отклонении потенциала от базового уровня. За ответную реакцию считали сдвиг потенциала с амплитудой более 0.1 мВ, стабильно возникавший в процессе предъявления однотипных стимулов. В электрофизиологических опытах установлено, что все четыре зоны ротовой полости молоди радужной форели функционально сходны по критерию повышенной чувствительности к L-цистеину. Как показали наши эксперименты, чувствительность вкусовых рецепторов у молоди радужной форели повышена к L-цистеину в 10–100 раз ($\Delta S_n=1-2$) по сравнению с чувствительностью к другим применяемым аминокислотам. В отношении других применяемых аминокис-

лот все четыре зоны проявили наиболее низкую чувствительность к L-пролину. По чувствительности к L-цистеину зоны можно ранжировать в следующей последовательности: дентальная зона > краевой гребень языка > максиллярная зона > твёрдое нёбо (сошник). В целом, вкусовые зоны ротовой полости форели различались по пороговой чувствительности к L-цистеину в 5–250 раз. Сравнение вкусовых зон по чувствительности к классическим вкусовым стимулам показало, что повышенная чувствительность к кислому и солённому стимулам и пониженная к горькому и сладкому стимулам, в той или иной степени, свойственна всем сенсорным зонам. При этом максимальной величины показатель чувствительности достигал в максиллярной зоне для солёного вкуса ($S_n=4.3$) в дентальной зоне для кислого ($S_n=4.4$). Это указывает на дифференцированное отношение данных вкусовых зон к классическим вкусовым ощущениям. Зоны нёба и языка, в отличие от челюстных зон, показали одинаковую и более низкую чувствительность ко всем вкусовым качествам. Из этих данных следует, что у радужной форели отсутствует типичное распределение рецепторов кислого, солёного, горького, сладкого.

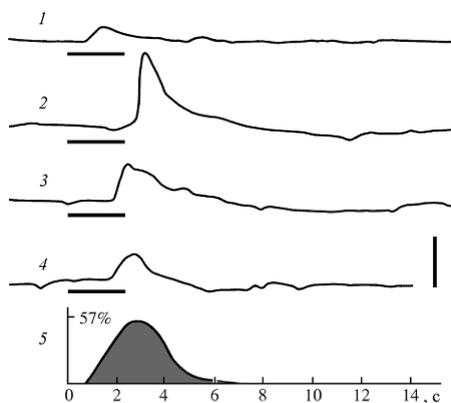


Рис. 3. Реакции вкусовых рецепторов дентальной зоны форели на воду и растворы L-цистеина разной концентрации: 1 – чистая вода; 2 – 10^{-4} М; 3 – 10^{-5} М; 4 – 10^{-6} М; 5 – график изменения концентрации стимулирующего раствора, действовавшего на исследуемую зону (за 100% принята исходная концентрация стимула, вводимого в систему протока). Метка времени подачи стимула – 2.4 с. Калибровка амплитуды – 0.5 мВ.

метка времени подачи стимула – 2.4 с. Калибровка амплитуды – 0.5 мВ.

Обобщая полученные данные можно заключить, что сенсорные зоны в ротовой полости молоди радужной форели образуют морфологически развитый и высокочувствительный вкусовой анализатор. Отмечена парная комплементарность челюстных зон – дентальной и

максиллярной, а также зон языка и твёрдого нёба. Эти парные зоны характеризуются сходством ультраструктурной организации сенсорных полей вкусовых почек, а также сходными значениями их чувствительности к классическим тестовым вкусовым стимулам (кислому, солёному, сладкому и горькому). Рецепторные поля разных зон различаются на 1–3 порядка по чувствительности к однотипным стимулам. Вкусовые рецепторы всех зон проявляют более высокую чувствительность к аминокислотам в сравнении с классическими вкусовыми раздражителями. Сенсорные зоны ротовой полости характеризуются сходной ранжированностью чувствительности к применяемым аминокислотам и классическим вкусовым раздражителям. Максимальная чувствительность зарегистрирована к L-цистеину ($Sn = 7.5 \pm 0.9$) в дентальной зоне ротовой полости. В ротовой полости радужной форели отсутствует топическое распределение вкусовых рецепторов классических вкусовых ощущений. Выявленные черты сходства и специфичности в структурных и функциональных свойствах сенсорных зон ротовой полости радужной форели можно рассматривать как проявление системной организации вкусового аппарата у данного вида рыб.

Список литературы

- Девяцина Г.В., Головкина Т.В. 2011. Вкусовой аппарат ротовой полости у молоди радужной форели *Parasalmo (=Oncorhynchus) mykiss* Walb // Вопр. ихтиологии Т.51. № 1. С.113–123.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Kasumyan A. O., Doving K. 2003. Taste preferences in fish // *Fish and Fisheries*. London: Chapman and Hall. P.79–102.
- Chervova L.S., Lapshin D.N. 2005. The Threshold sensitivity of external chemoreceptor in carp *Cyprinus carpio* to amino acids and classical-gustatory substances // *J. Ichthyology* V. 45, Suppl. 2. P. 307–314.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ВКУСОВОГО АППАРАТА У РЫБ С РАЗЛИЧНЫМ ТИПОМ ПИТАНИЯ И ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Г.В. Девицина, Т.В. Головкина

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия. E-mail: gdevicina@mail.ru¹

Проведено морфологическое исследование вкусового рецепторного аппарата наружной и внутриворотной локализации у двух таксономически и экологически далёких видов рыб, обладающих наружной вкусовой рецепцией – серебряный карась (*Carassius auratus*) – 5 особей размером 9–11 см и мраморный гурами (*Trichogaster trichopterus trichopterus*) – 5 особей размером 6–8 см. Результаты сравнивали с аналогичными данными, полученными ранее на молоди радужной форели (*Oncorhynchus (=Parasalmo) mykiss*) размером 10–12 см – 5 особей (Девицина, Головкина, 2011). Этот вид, как было показано, не имеет наружных вкусовых рецепторов, но обладает высоко развитым вкусовым аппаратом в орофарингиальной полости. Исследования проводили с применением метода сканирующей электронной микроскопии. Использовали микроскопы CamScan S-2 и JSM-6380LA при увеличениях от x40 до x15000. Образцы сенсорного эпителия для электронного сканирования фиксировали в 2.5% глутаровом альдегиде на фосфатном буфере с pH 7.4 После отмывки тем же буфером с добавлением сахарозы их обезвоживали в батарее этанол – ацетон и высушивали на аппарате вакуумной сушки Hitachi S405A . Всего исследовано более 400 препаратов.

Показано, что карась и гурами обладают хорошо развитой системой вкусовых рецепторов как в наружных покровах, так и в орофарингиальной полости. У карася и у гурами крупные скопления наружных вкусовых почек формируют анатомически сходные сенсорные зоны. В вентральной области головы (гулярной) выделяются 4 вкусовых зоны – дентальная, две латеральные и одна центральная. В дорзальной области головы выделяются периорбитальная, две суборбитальные и максиллярная зоны. Характерной особенностью гурами является наличие длинного выроста первого

луча брюшного плавника, который как оказалось, несёт множество вкусовых почек. Другие лучи брюшных плавников гурами не имеют вкусовых почек. В связи с этим длинные парные лучи брюшных плавников гурами можно рассматривать как специфический орган вкусовой рецепции.

Сравнительный анализ морфометрических показателей наружного вкусового аппарата у карася и гурами выявил их межвидовые различия. Так, у карася наиболее высокая плотность распределения вкусовых почек отмечена на узких окологубных складках дентальной и максиллярной зон, тогда как у гурами – на вентральной поверхности нижней челюсти, образующей широкую дентальную зону. Средняя плотность распределения вкусовых почек в наружных сенсорных зонах у карася в 1.5–2 раза выше, чем у гурами. Так у карася она варьирует в пересчёте на стандартные критерии от 40 до 80 шт/мм², а у гурами лишь от 18 до 45 шт/мм². Наружные вкусовые почки у обоих видов относятся к «погружённому» типу, т.е. их сенсорное поле погружено во вкусовую пору ниже поверхности эпителия. Однако, длинный луч брюшного плавника гурами содержит вкусовые почки «непогружённому» типа. Средние размеры сенсорного поля наружных вкусовых почек у гурами несколько больше, чем у карася. У карася максимальный размер площади сенсорного поля наружной вкусовой почки 20–25 мкм², а у гурами максимальный размер сенсорного поля достигает 35–40 мкм². Ультраструктура сенсорного поля вкусовых почек, определяемая особенностями морфологии микровиллярных отростков вкусовых клеток, сходна у карася и гурами. У обоих видов поливиллярные клетки представлены двумя типами – с короткими и с длинными микровиллами. Моновиллярные клетки у обоих видов рыб представлены также двумя типами – с короткой и длинной микровиллой. Вкусовые почки гурами отличаются присутствием на сенсорном поле третьего типа моновиллярных клеток – очень высоких и толстых микровилл. Такие микровиллы отсутствуют в почках карася. Внутриротовая вкусовая рецепция карася и гурами, также как и форели, обеспечивается хорошо развитым вкусовым аппаратом, который представлен различной формы эпителиальными образованиями, несущими вкусовые почки. Они образуют морфологически обособленные вкусовые зоны – дентальную, максиллярную, язык, твёрдое нёбо, нёбный орган, жаберную и глоточную. Особенности морфологии вкусовых зон орофарингиальной полости видо-

специфичны и различаются у карася, гурами и форели. Карась и гурами отличаются от форели наличием крупного «нёбного органа» перед глоточной зоной. У форели нёбный орган отсутствует. Внутриворотной вкусовой аппарат гурами характеризуется наличием мелких зубов по наружному краю дентальной и максиллярной зон. Для форели характерно наличие крупных зубов на челюстях и во всех вкусовых зонах. У карася зубы отсутствуют. У всех исследованных видов рыб вкусовые почки орофарингиальных вкусовых зон, кроме «нёбного органа» относятся к морфологическому типу «непогружённых» почек; в нёбном органе карася и гурами преобладают вкусовые почки «погружённого» типа. У карася внутриворотные вкусовые почки достоверно отличаются от почек наружных более крупным сенсорным полем. У гурами внутриворотные почки мало отличаются от наружных. Вкусовой аппарат форели характеризуется наличием очень крупных вкусовых почек, площадь сенсорного поля которых может достигать 400мкм^2 . На поверхности сенсорного поля вкусовых почек в ротовой полости карася выделяются четыре типа микровилл, а у гурами пять типов, также как и в почках наружного эпителия. Таким образом, ультраструктурная организация сенсорного поля интраоральных и наружных вкусовых почек одинакова как у карася, так и у гурами. Форель отличается от карася и гурами большим разнообразием форм микровиллярных отростков вкусовых клеток. Характерной чертой вкусовых почек форели является наличие на сенсорном поле шаровидных микровилл, так называемых «серых» вкусовых клеток.

Таким образом, сравнение трёх видов рыб по морфологии вкусового аппарата орофарингиальной полости выявило значительные межвидовые различия, которые, очевидно, связаны с характером питания каждого вида. Вкусовые почки наружной и внутриворотной локализации имеют сходную морфологию сенсорного поля как у карася, так и у гурами. Морфология сенсорного поля вкусовых почек у разных видов характеризуется рядом черт выраженной видовой специфики. Сравнивая наши результаты с ранее полученными данными для других видов рыб по морфологии сенсорного поля вкусовых почек, можно заключить, что ультраструктурные особенности организации сенсорного поля вкусовых почек являются таксономическим признаком, различающимся на уровне семейств и отрядов.

ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И ПРОМЫСЛОВЫХ РЕСУРСОВ ПЕЛАГОФИЛЬНЫХ РЫБ В ДЕЛЬТОВОЙ ЗОНЕ АМУДАРЬИ

И.М. Жолдасова¹, Р.О. Темирбеков²

¹ *Актюбинский региональный государственный университет
им. К. Жубанова, Актобе, Казахстан, joldasova@rambler.ru*

² *Каракалпакский научно-исследовательский институт
естественных наук Каракалпакского отделения АН РУз, г. Нукус,
Узбекистан, r.temirbekov@mail.ru*

Амударья и Сырдарья – крупнейшие реки Центральной Азии, сток их в условно-естественный период (до 1960-х гг.) обеспечивал благополучие экосистемы Аральского моря и обширных дельтовых зон обеих рек. Возросший забор речных вод на нужды орошаемого земледелия в середине 1970-х – начале 1980-х годов привел к тому, что в низовьях они стали пересыхать и сток Сырдарьи впервые не дошел до моря в 1975 г., Амударьи – в 1982 г. Соответственно началось осушение и осолонение моря. В 1989 г. оно естественно разделилось на Малое (Северное) Аральское море и Большой Арал. Соединял их пролив Берга, сток которого в 1990-х годов преграждали дамбами для удержания воды в Малом Арале. В 2005 г. в проливе возвели Кокаральскую плотину, окончательно изолировавшую эти две части моря. Уровень Малого Арала ныне 42 абс.м, оно распределилось, восстановились популяции большинства его прежних видов, ведется рыбный промысел (Жолдасова и др., 2014).

Большое Аральское море, напротив, претерпевает неуклонное осушение и осолонение. Уже многие годы нет прямого стока реки в море, так как предприняты меры по использованию стока Амударьи в дельтовой зоне для смягчения негативных последствий усыхания Аральского моря. В частности, Международным фондом спасения Арала в рамках Программ конкретных действий по улучшению экологической и социальной обстановки в бассейне Аральского моря (ПБАМ-1 и ПБАМ-2) осуществлена поэтапная реализация комплекса мер по созданию цепи обводненных угодий площадью свыше 200 тыс.га по береговой линии Арала для поддержания биоразнообразия региона и восстановления рыбохозяйственной продуктивности зоны Южного Приаралья и др.

Ныне гидрологический режим Амударьи преобразован, особенно в его равнинной части речного бассейна в среднем и нижнем течении, где идет наибольший забор вод на нужды орошения. Сток в низовьях реки нестабильный, в отдельные годы практически нулевой (0.403 куб.км в 2001 г.). В среднем с 2000 г. он составил немногим более 6 куб.км/год. Относительно многоводными (по нынешним меркам), были 2003, 2005, 2010 и 2012 гг. со стоком более 10 куб.км (прежний среднегодовой сток 39.6 куб.км/год). В целом такого уровня трансформация гидрорежима Амударьи, особенно в среднем и нижнем течениях, явилась основной причиной резкого сокращения рыбных ресурсов и падения добычи рыбы по Арало-Амударьинскому (Южно-Аральскому) рыбному промыслу.

На структуре и величине современной промысловой рыбодобычи существенно сказалось также изменение видового состава рыбного населения бассейна. Из 40 видов рыб-аборигенов, обитающих в равнинной части Амударьи, почти все эндемики Аральского бассейна в угнетенном состоянии. В списки Красной книги Узбекистана (2010) внесены 15 видов и подвидов рыб Амударьинского бассейна. Из состава фауны выпал ряд аборигенных видов рыб, критически сократилась численность большого амударьинского лжелопатоноса *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*, загублены ценнейшие проходные и полупроходные популяции аральского шипа *Acipenser nudiiventris*, аральского усача *Barbus brachycephalus*. Редкими стали многие промысловые виды. Почти все виды аральских рыб (95%) в своем жизненном цикле в той или иной степени были связаны с реками. Большая часть нерестилась в реке или в предъустьевых и устьевых зонах и озерах, связанных с рекой; другая часть по завершении летнего нагула в море подходила еще осенью на нагул к устьям рек (чехонь, судак и др.). Измененные условия рек и озер стали причиной исчезновения, как речных рыб, так и ряда проходных и полупроходных видов. Большой урон рыбному промыслу нанесен выпадением из промысла ценных полупроходных популяций леща и плотвы и падение воспроизводства сазана. В конце 50-х-начале 60-х годов на юге Арала они составляли 72.7% всей добываемой рыбы при среднегодовой добыче 22.6 тыс. т.

На фоне общего сокращения аборигенного биоразнообразия и выпадения ряда видов рыб из фауны параллельно произошло по-

полнение ее 19 видами чужеродных рыб. Большинство их в Амударью попало путем саморасселения из Каракумского канала, куда в 1960–1961 гг. из опытных прудов АН Туркменистана в пос. Карамет-Нияз была выпущена годовалая молодь белого амура, белого толстолобика и, как выяснилось позже, еще ряда попутных видов рыб. С 1965 г. в Амударье появился змееголов. Из числа акклиматизантов в дельтовой зоне Амударьи расселились и вошли в промысел 6 видов: белый и пестрый толстолобика, белый и черный амуры, амурский белый лещ, змееголов. Все они за исключением змееголова истинные пелагофилы. В бассейне Амударьи нерестятся, по нашим наблюдениям в равнинной части реки, только в речном русле и возможно в русле некоторых крупных оросительных каналов.

Устойчивость и величина рыбных запасов в водоемах дельтовой зоны и Аральском море в период естественного гидрологического режима и функционирования русел рек Амударья и Сырдарья зависели от обводненности, площади и качества морских и дельтовых нерестилищ, численности производителей проходных и полупроходных рыб в реке, успешности нерестовых миграций и объемов промыслового изъятия. Теперь же в условиях резко сокращенного и нестабильного стока рек в качестве основного фактора выступает регулярный речной сток в весенний и раннелетний период (с середины мая по начала третьей декады июня) и режим скоростей течения для предотвращения гибели икры и личинок в результате оседания на дно и заиливания. Этим обеспечивается успешный нерест, выживание и скат потомства пелагофильных видов рыб в дельтовую зону Амударьи, где формируются высокопродуктивные промысловые популяции. В этот период речные воды характеризуются наибольшей концентрацией личинок промысловых рыб.

Наглядной оказалась ситуация со скачком роста с 2007 года рыбодобычи в заливе Жылтырбас (Правобережье дельтовой зоны Амударьи), когда основу уловов составили белый амур, белый амурский лещ и белый толстолобик. Высокочисленные популяции этих видов сформировались однозначно за счет покатного поголовья, «захваченного» с речным стоком в основном в 2002 г., когда из-за проблем распределения поступившего ранним летом амударьинского стока и пропуска воды в центральную зону дельты

свыше 80% его было спущено по протоке Казахдарья в Жылтырбас. Правда, по свежему следу, тогда это было оценено как «практически бесполезный уход воды в Правобережную сторону (Духовный и др., 2003). Особенностью паводка в низовьях Амударьи в 2002 году («первой воды» после двух лет засухи) было то, что, начавшись в июне, продолжался в течение двух месяцев, общий сток через створ Саманбай составил 2144 млн.куб.м с пиком расхода воды в створе 920 куб.м/сек. Этот паводковый сток принес в Жылтырбас огромную массу ранней и накопившейся и подросшей за два года в мертвом объеме Туямуонских емкостей-водохранилищ молоди нерестящихся в речном русле белого толстолобика, белого амура и амурского белого леща. Затем в следующие относительно многоводные 2003 и 2005 годы в залив с водой также поступило покатное потомство этих видов. Условия залива Жылтырбас – огромная акватория, обильная и разнообразная водная растительность, богатство детрита (за счет отмершей при осушке растительной массы) обеспечили нагул и откорм высокочисленных популяций этих растительноядных рыб, а также абorigенов – сазана, воблы и др. Все они пресноводные рыбы, обладают высоким темпом роста. По характеру питания эти растительноядные рыбы не конкурируют между собой и распределяются следующим образом: белый толстолобик питается фитопланктоном – диатомовыми, зелеными и др. водорослями в толще воды; белый амур – узкий стенофаг, питается в основном высшей водной растительностью, перетирая ее зазубренными глоточными зубами, а белый амурский лещ – также водной растительностью и водорослями, растительным детритом и меньше личинки хирономид. В 2007 г. в уловах залива было 41.1 т белого амурского леща, или 19.7%; в 2008 г. резко возрос улов белого амура – 299.2 т и 212.1 т белого амурского леща, что составило 504.2 т, или 51%; в 2009 г. из общего улова 844.2 т. улов белого толстолобика составил 290.5 т, белого амура 362.4 т и белого леща 19.9 т; в сумме их улов составил 672.8 т, или 79.7% (рис. 1). За счет уловов растительноядных рыб рыбопродуктивность Жылтырбаса с 8.2–11.6 кг/га в 2007–2009 гг. постепенно возросла, соответственно, до 13.6; 64.1 и 56.3 кг/га, в том числе доля комплекса растительноядных рыб составила, также соответственно, 2.74; 34.3 и 44.8 кг/га.

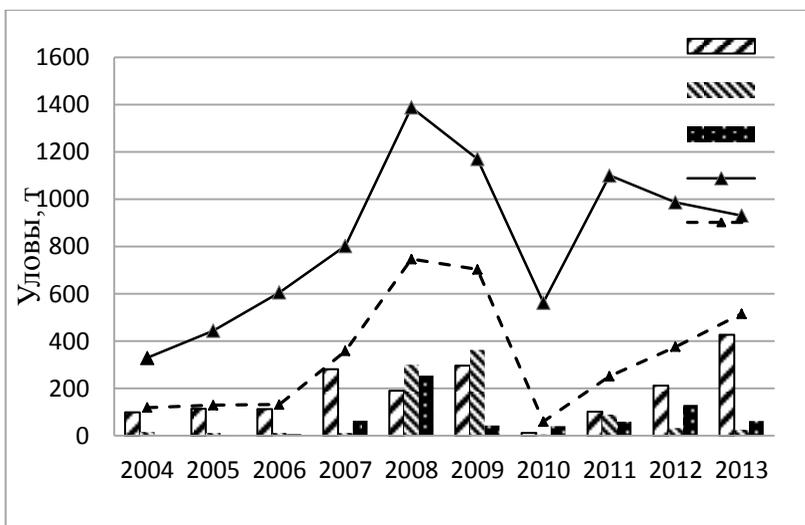


Рис. 1. Доля пелагофилов в общих уловах рыбы в дельтовой зоне Амударьи в 2004–2013 гг.: 1 – общий улов; 2 – суммарный улов пелагофилов; 3 – белый толстолобик; 4 – белый амур; 5 – амурский белый лещ.

Расцвет в этом водоеме популяций растительноядных рыб в 2007–2009 гг., с другой стороны, в качестве природного эксперимента явился подтверждением правомочности наших предложений рыбохозяйственным организациям о перспективности широкого культивирования растительноядных рыб в густозаросших водоемах дельтовой зоны Амударьи. Однако при всем этом необходимо обеспечение ряда других требований этих видов рыб к условиям среды: умеренная проточность и водообмен водоемов, невысокая минерализация (до 5–6 г/л), наличие открытой поверхности воды для белого толстолобика, средняя глубина до 1.5 м для обеспечения рыбам условий питания и комфортного газового режима, особенно в зимой при ледоставе.

За счет использования молоди рыб из реки, каналов и рисовых плантаций, где за вегетационный период на рисовых плантациях накапливается и вырастает покатное поголовье рыб, поступающее сюда весной с поливными водами, может быть получена дополнительная рыбопродукция в личных подсобных, прудовых и озерно-товарных хозяйствах.

Для поддержания оптимального температурного и газового режимов водоемов необходимы также регулярные попуски воды и в остальные времена года. Минимальный годовой объем речных вод на нужды рыбного хозяйства с учетом современных площадей водоемов и вместе с обязательными нормами санитарных попусков в низовья Амударьи, ее дельтовую зону, по предварительной оценке потребных расходов речной воды и объемов стока Амударьи для поддержания нормального уровня внутридельтовых и приморских озер, составляет 5.27 млрд.м³ в год (Духовный, 2003).

Список литературы

- Алиев Д.С., Веригина И.А., Световидова А.А.* Видовой состав рыб, завозимых с белым амуром и толстолобиком из Китая. В сб.: Проблемы использования растительноядных рыб в водоемах СССР. Ашхабад: Изд-во АН ТССР. 1963. С. 178–180.
- Духовный В.А., Тучин А.И. и др.* Южное Приаралье – новые перспективы. Ташкент: НИЦ МКВК, 2003. 154 с.
- Жолдасова И.М., Мусаев А.К. и др.* Большое Аральское море – трансграничный «артемиевый» водоем // Сборник тезисов Международного научного форума «Биотехнология XXI века», Астана, Казахстан, ЕНУ им. Л.Н. Гумилева, 18–20.04.2014 г. С. 68–72.

ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СЕГОЛЕТОК ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* ИЗ РАЗНЫХ МЕСТ ОБИТАНИЯ В ОДНОЙ РЕКЕ

А.О. Звездин¹, В.В. Костин¹,
А.С. Маврин², В.И. Мартемьянов²

¹*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия, a.o.zvezdin@gmail.com*

²*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Борок, Россия, mavr_as@mail.ru*

Экологические условия в верхних, типично речных, и нижних участках рек (зона подпора водохранилищем) различаются по термическому режиму, растворённому в воде кислороду, скорости течения и минерализации воды, соотношению ионов. В верхних участках рек эти факторы менее стабильны и подвержены значительным колебаниям. Речной и водохранилищный комплексы факторов по-разному влияют на ранние этапы развития рыб. В результате этого у молоди из разных мест обитания формируются специфические биохимические, морфофизиологические и поведенческие адаптации. Эти различия проявляются в конце первого сезона их роста. В это время во многих водоёмах наблюдаются миграции и кочёвки молоди из верховьев рек в их устьевые участки. Несмотря на массовость этих явлений, их механизмы слабо изучены (Костин и др., 1997).

Цель исследования – изучить в осенний период поведенческие реакции и физиологические параметры двух группировок плотвы (0+), обитающих на речном участке р. Ильдь и зоне её подпора водохранилищем.

Исследовали сеголеток плотвы из верхнего участка р. Ильдь (станция 1, GPS 57°58.943' с.ш., 38°05.302' в.д.) и зоны подпора этой реки Рыбинским водохранилищем (станция 2, GPS 58°01.002' с.ш., 38°14.385' в.д.). Работы проводили в сентябре, октябре 2009–2012 годов. Состояние сеголеток плотвы оценивали по поведенческим тестам: критической скорости течения и типу реореакции (Pavlov et al., 2010). Критическая скорость течения была установлена для 51 и 61 сеголетка станций 1 и 2 соответственно. Тип реореакции определяли в 10 опытах с молодью рыб стан-

ции 1 (4 с зоопланктоном и 6 без него) и 12 опытов – станции 2 (6 с зоопланктоном и 6 без него). Всего использовано 440 экз. рыб. Содержание катионов в пробах определяли методом пламенной спектрофотометрии. Всего было исследовано 116 особей станции 1 (20, 21, 26 и 49 экз. в 2009–2012 гг. соответственно) и 122 особи станции 2 (21, 32, 20 и 49 экз. в 2009–2012 гг. соответственно).

После поведенческих опытов длину тела рыб определяли по Смитту, а для оценки размерно-массовых показателей – измеряли до конца чешуйного покрова. Для оценки достоверности различий использовали критерии: t Стьюдента, U Манна-Уитни, Стьюдента для долей и χ^2 .

В периоды исследований сеголетки из зоны подпора были крупнее речных (табл. 1). Абсолютные средние значения критической скорости течения (рис. 1) для рыб одинаковой длины станции 1 (22.8 см/с) и станции 2 (24.0 см/с) не отличались ($p > 0.05$). Впервые обнаружено, что абсолютные критические скорости течения для плотвы станции 2 уменьшаются с увеличением длины особей свыше 41.1 мм. Это может быть связано с изменением мотивационной составляющей реореакции (Звездин, 2014).

Таблица 1.

Длина, масса и упитанность исследованной молоди плотвы (станция 1/станция 2)

Показатель	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.
Длина, мм	<u>27.8±0.5</u>	<u>24.0±0.9</u>	<u>31.8±1.0</u>	<u>27.7±0.3</u>
	31.1±0.4	37.3±0.6	46.5±0.6	38.2±0.5
Масса, мг	<u>361±23</u>	<u>250±28</u>	<u>547±50</u>	<u>398±15</u>
	471±23	878±43	1633±50	1035±46
Упитанность по Фультону	<u>1.64±0.03</u>	<u>1.66±0.04</u>	<u>1.58±0.02</u>	<u>1.83±0.02</u>
	1.54±0.02	1.65±0.02	1.62±0.02	1.81±0.03

Примечание: курсивом выделены *недостоверные* различия средних для рыб из 1 и 2 станций ($p > 0.05$ по U -критерию Манна-Уитни).

Относительные критические скорости течения у молоди рыб станции 1 (7.6 л/с) оказались достоверно ($p \leq 0.05$) выше, чем у сеголетков станции 2 (6.1 л/с).

Тип реореакции также достоверно ($p \leq 0.05$) различался у молоди плотвы из исследованных мест обитания. Для речных рыб (ст. 1) характерна большая доля особей со статическим и положитель-

ным типом реореакции (рис. 2). Тогда как для рыб зоны подпора (ст. 2) отмечено резкое преобладание молодежи с отрицательным типом реореакции.

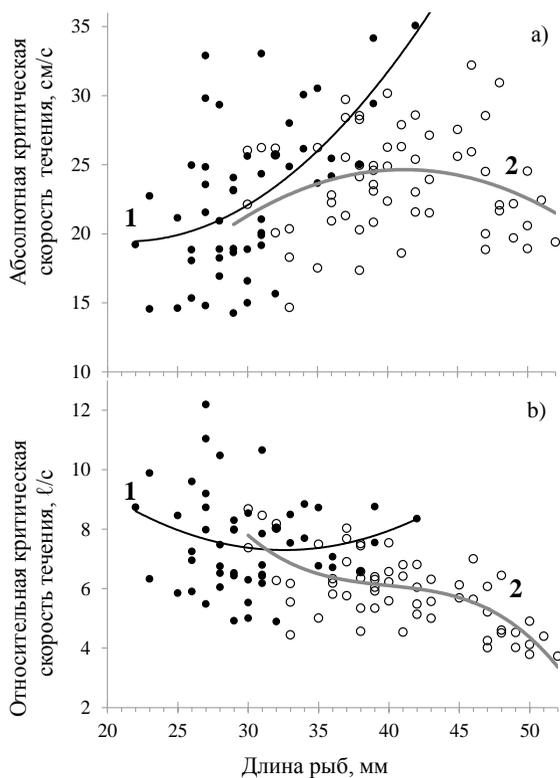


Рис. 1. Абсолютные (а) и относительные (б) критические скорости течения для сеголеток плотвы из верхнего участка реки (ст. 1) и зоны подпора (ст. 2).

При анализе распределения рыб по отсекам рыбохода отмечено, что у сеголеток обеих станций более половины особей скапливаются в крайних отсеках. Это указывает на высокую стабильность выбора одного из двух динамических типов реореакции, которая проявляется у особей в миграционном состоянии. Выявленные особенности реореакции указывают на наличие у большинства рыб из зоны подпора миграционного

состояния. При этом сеголетки предпочитают скатываться из мест своего обитания, что характерно для рыб испытывающих кратковременное ухудшение условий среды (Костин, Павлов, 2012; Пономарева, 2014). Часть речных рыб станции 1 (не более половины) также находится в миграционном состоянии, но их тип реореакции характерен для длительного ухудшения внешних условий (Костин, Павлов, 2012; Пономарева, 2014). Добавление зоопланктона в рыбоход практически не изменило тип реореакции у рыб станций 1 и 2 (рис. 2). Наблюдаемые различия статистически незначимы.

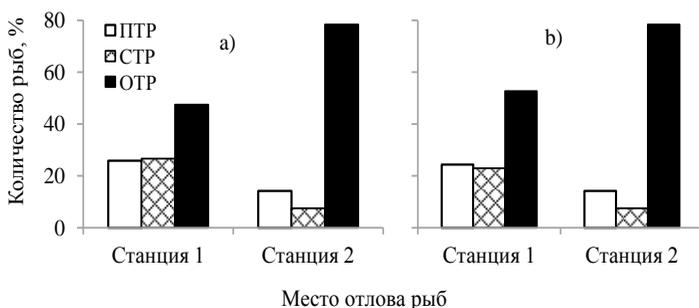


Рис. 2. Тип реореакции у рыб, обитающих в речных условиях и зоне подпора при отсутствии (а) и наличии (б) зоопланктона в экспериментальной установке.

Проведённые исследования показали, что за период с 2009 по 2012 гг. длина и масса сеголеток плотвы из зоны подпора были достоверно больше в среднем на 38% и 160% соответственно по сравнению с молодь из верхнего участка. Упитанность рыб по Фультону не различалась.

Содержание натрия, калия, кальция, магния в теле рыб пойманных в 2009 году на станции 2 было достоверно выше на 26.1%, 14.8%, 15.6%, 6.6%, соответственно, чем у рыб станции 1 (рис. 3).

Установленные особенности реореакции, данные по размерно-массовым показателям и содержанию катионов в организме подтверждают вывод, что рыбы из верхнего участка реки растут в более напряжённых условиях, чем в зоне подпора её водохранилищем. Это может быть связано с влиянием комплекса факторов. Во-первых, кормовая база в реках с мая по сентябрь беднее, чем в зоне подпора реки водохранилищем (Крылов и др., 2010). Во-вторых, молодь рыб

тратит больше энергии на постоянные перемещения в потоке воды. Уровень метаболизма у этих рыб выше, в результате большая часть энергетических ресурсов расходуется в основном на поддерживающий обмен и меньшая часть – на пластический. Следствием этих процессов является отмеченное уменьшение накопления органических и минеральных ресурсов в тканях тела и, как результат, замедление соматического роста рыб (табл. 1, рис. 3). Некоторые особи успешно адаптируются к этим напряжённым условиям, поэтому миграционное состояние наблюдается только у части рыб.

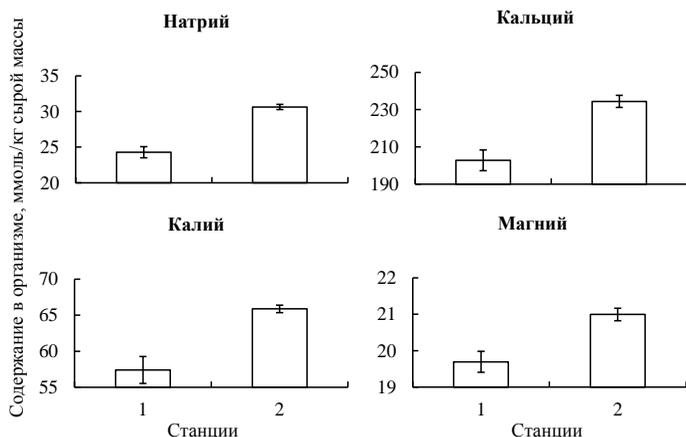


Рис. 3. Содержание катионов в теле рыб из верхнего участка реки (ст. 1) и зоны подпора (ст. 2).

Молодь в зоне подпора (ст. 2) в течение лета обитала в лучших условиях, чем речные рыбы (ст.1). Зона подпора реки представляет собой залив водохранилища, в котором стабильность температуры, обилие корма (зоопланктон и бентос), обеспечивают достижение сеголетками больших размеров.

Осенние изменения экологических условий вызывают у большинства сеголеток плотвы возникновение миграционного состояния, которое сопровождается отходом молоди от прибрежья.

Полученные данные не позволяют утверждать, что причиной возникновения миграционного состояния рыб из зоны подпора, является ухудшение трофических условий. Для изучения причин, вызывающих миграцию, необходимы дополнительные исследования.

Таким образом, сравнение типов реореакции у рыб из верхних участков реки и зоны подпора показало, что миграционное состояние у последних выражено в большей степени, а их относительные критические скорости течения меньше.

Сеголетки плотвы из зоны подпора р. Ильдь Рыбинского водохранилища имеют более высокое содержание катионов в организме, больше по длине и массе, чем рыбы из верхнего участка реки. Это указывает на то, что у рыб из среднего участка реки большая часть энергетических ресурсов расходуется в основном на поддерживающий и меньшая часть – на пластический обмен.

Список литературы

- Звездин А.О.* 2014. Различия в локомоторных возможностях сеголетков нерки (*Oncorhynchus nerka*), обитающих в разных биотопах // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых учёных. Материалы шестой конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 74–75.
- Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И., Романенко А.В., Поддубный С.А., Отюкова Н.Г.* Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища. // Биология внутренних вод. 2010. №1. С. 65–75.
- Костин В.В., Лупандин А.И., Павлов Д.С.* Динамика распределения молоди рыб по экологическим зонам Иваньковского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37, № 5. С. 689–695
- Костин В.В., Павлов Д.С.* Стереотипы миграционного поведения молоди рыб в реках. // V Всероссийская конференция по поведению животных. Москва 20–23 ноября 2012 г. Сборник тезисов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. С. 99.
- Пономарева В.Ю.* Этологические механизмы внутривидовой дифференциации молоди некоторых лососевых рыб. Автореферат дисс. на соиск. степ. канд. биол. наук. М: ИПЭЭ РАН. 2014. 27 с.
- Pavlov D.S., V.V. Kostin, A.O. Zvezdin, V.Yu. Ponomareva.* On Methods of Determination of the Rheoreaction Type in Fish // Journal of Ichthyology. 2010. Vol. 50, No. 11, pp. 977–984.

ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРА ГРУППЫ НА ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ РЫБЫ-ПОЛЗУНА (*ANABAS TESTUDINEUS*)

Д.Д. Зворыкин

Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия,
d.zworykin@gmail.com

Рыба-ползун, или анабас (*Anabas testudineus*) – одна из самых распространённых, но, при этом, малоизученных пресноводных рыб Юго-Восточной Азии. Несмотря на то, что этот вид играет большую роль в сообществах пресноводных экосистем, а также является традиционным и экономически важным объектом рыболовства и пресноводной аквакультуры, информация о его биологии ограничивается, преимущественно, данными, имеющими прикладное значение.

Немногочисленные публикации, посвящённые поведению данного вида, имеют, на наш взгляд, серьёзный методологический недостаток, в значительной мере нивелирующий значимость полученных результатов. Рыба-ползун тестируется в них при одиночном содержании, в то время как в природе анабасы ведут групповой, а возможно и стайный образ жизни. Примером может служить работа V.V. Vinyou и K.J. Thomas (2008), в которой авторы сами отмечают данную особенность образа жизни анабаса, однако тестируют его пищевое поведение при индивидуальном содержании в небольших аквариумах.

По нашим наблюдениям, такое искусственное содержание является для анабаса настолько противоестественным, что интерпретация проявляемого им в таких условиях поведения не корректна. Для подтверждения этого предварительного наблюдения, сделанного нами в прошлые сезоны работ во Вьетнаме, а также для выявления различий в поведении при одиночном и групповом содержании анабаса, мы провели в 2014 году серию экспериментов, в ходе которых исследовали влияние социального фактора на пищевое поведение рыбы-ползуна.

Эксперименты были осуществлены на базе Приморского отделения Совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра. Используются

анабасы, относящиеся к популяции, населяющей реку Зинь (провинция Кханьхоа). Исследованные рыбы были случайным образом разделены на две группы по 14 особей в каждой. Первая группа содержалась совместно в 280-литровом аквариуме. Рыбы из второй группы содержались изолированно в четырнадцати 20-литровых аквариумах.

В качестве тестового корма были использованы сухие гранулы производства Qian Hu Corporation Ltd. Размер гранул составлял 3 мм, масса – 7–12 мг ($m = 11$ мг). Поскольку осуществить индивидуальное мечение и мониторинг рыб было невозможно, оценка питания осуществлялась опосредованно. Для этого кормление проводилась по принципу *Ad libitum*, что составило 40 гранул на одну особь в сутки. Оценивалось количество гранул, съеденных всеми особями первой группы и всеми особями второй группы в течение 2 часов. По истечении этого времени весь не съеденный корм удалялся из аквариумов. Тестирование осуществлялось непрерывно на протяжении 34 суток, с 8 января 2014 года по 10 февраля 2014 года. Периоду тестирования предшествовала неделя пищевой депривации и акклиматизации в экспериментальных аквариумах.

Результаты нашего исследования полностью подтвердили первоначальную гипотезу. Рыбы, живущие в группе, активнее, смелее и быстрее осваивают новый вид корма, лучше питаются (рис. 1).

Отчасти этот эффект может объясняться процессами обучения и подражания (Лещева, Жуйков, 1989), а также снижением стресса и другими процессами, сопровождающими групповой образ жизни (Радаков, 1972; Budaev, Zworykin, 1998). Важно отметить, что по нашим данным для рыбы-ползуна характерен высокий уровень индивидуальных различий в поведении и темпераменте. В частности, эта разнокачественность проявляется по таким показателям как «смелость» (*boldness*) и склонность к принятию риска (подробнее см. Budaev, Brown, 2011). Из 14 рыб, содержащихся поодиночке, 4 особи начали питаться в первый же день эксперимента. Начиная со второго дня количество питающихся особей возросло до 5. В дальнейшем некоторые рыбы питались ежедневно, другие – хватали корм лишь после нескольких дней голодания. К 25-му дню эксперимента число постоянно питающихся рыб выросло до 9. Подчеркнём, что пять одиночных особей так и не начали питаться, несмотря на голод, продолжавшийся не менее 41 суток.

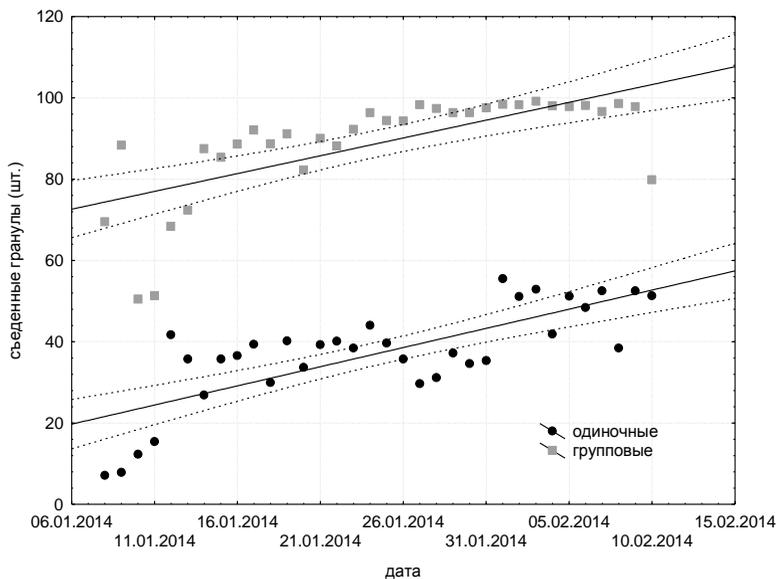


Рис. 1. Количество кормовых гранул, съеденных рыбами первой и второй группы по дням.

Различия между двумя описанными группами анабаса (рис. 2) оказались достоверными при их анализе как параметрическими, так и непараметрическими методами статистики: критерий Стьюдента ($p = 0$), критерий Манна–Уитни ($p = 0$), критерий Колмогорова–Смирнова ($p < 0.001$).

Таким образом, социальный контекст оказывает достоверное влияние на поведение и питание анабаса. Следует иметь в виду, что даже такие простейшие социальные факторы, как размер группы, могут иметь не всегда очевидное значение. Известно, например, что баланс затрат и выгод, сопутствующий выбору рыбой одиночного, группового или стайного пребывания варьирует в зависимости от размера группы (стаи), индивидуальных поведенческих характеристик особи и ряда других факторов (Герасимов, 1983). Ранее мы показали это на примере некоторых других видов рыб, способных вести как одиночный, так и групповой образ жизни (Budaev, Zworykin, 1998).

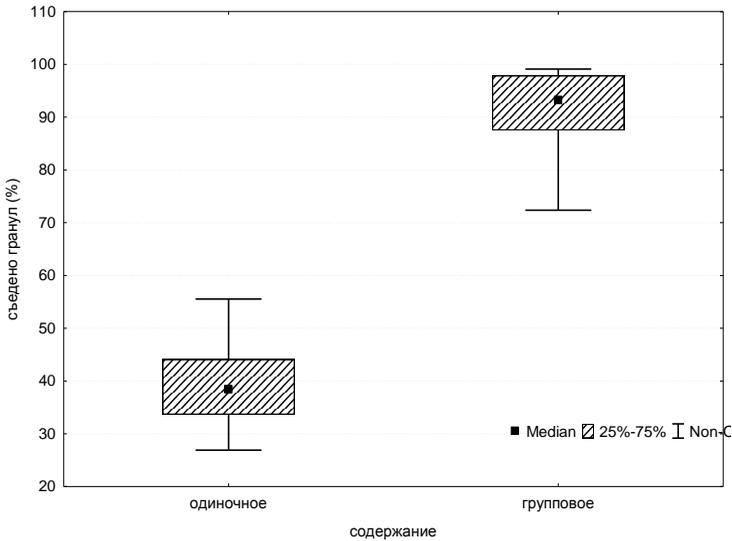


Рис. 2. Количество пищевых гранул, поедаемых одиночными и содержащимися в группе анабасами.

Рыбы могут менять свои социальные предпочтения в ответ на изменение экологических факторов, таких как пресс хищников и доступность корма (Hoage et al., 2004). При этом, важная экологическая роль темперамента у рыб подтверждается и данными, свидетельствующими о том, что особи с разным темпераментом различаются по биотопическому предпочтению, структуре рациона, особенностям стайного поведения.

Что касается анабаса, то известно, что он не просто предпочитает нахождение в группе одиночному образу жизни, но и выбирает группу большего размера. В то же время, рыбы-ползуны способны отличать родственных особей от неродственных и отдают предпочтение группам, состоящим из родственников, даже если такая группа имеет меньшие по количеству размеры (Binoу, Thomas, 2004).

В заключение важно подчеркнуть, что вопрос социальных предпочтений анабаса имеет не только фундаментальную, но и прикладную значимость, связанную с его содержанием в аквакультуре. В частности, было показано, что повышенная плотность посадки оказывает отрицательное влияние на выживание, рост и

продуктивность этих рыб (Ketumpatan, Ikan, 2012). В то же время, нам не известны работы, предшествующие нашей, в которых рассматривалось бы отрицательное влияние также и заниженной плотности посадки.

Список литературы

- Герасимов В.В. (1983) Эколого-физиологические закономерности стайного поведения рыб. М.: Наука, 124 с.
- Лещева Т.С., Жуйков А.Ю. (1989) Обучение рыб: Экологические и прикладные аспекты. М.: Наука. 109 с.
- Радаков Д.В. (1972) Стайность рыб как экологическое явление. Москва: Наука, 174 с.
- Bino V.V., Thomas K.J. (2004) The climbing perch (*Anabas testudineus* Bloch), a freshwater fish, prefers larger unfamiliar shoals to smaller familiar shoals. *Current Science*, 86 (1): 207–211.
- Bino V.V., Thomas K.J. (2008) The influence of hunger on food-stocking behaviour of climbing perch *Anabas testudineus*. *J. Fish Biol.*, 73 (4): 1053–1057.
- Budaev S.V., Brown C. (2011) Personality traits and behaviour. In: *Fish Cognition and Behavior*. (Brown C., Laland K., Krause J., eds.) Oxford, UK: Wiley-Blackwell, pp. 135–165.
- Budaev S.V., Zworykin D.D. (1998) Difference in shoaling behaviour between ocellated (*Symphodus ocellatus*) and long-striped (*S. tinca*) wrasses and its relation with other behavioural patterns. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 31 (2): 115–121.
- Hoare D., Couzin I., Godin J-G., Krause J. (2004) Context-dependent group size choice in fish. *Anim. Behav.*, 67 (1): 155–164.
- Ketumpatan K., Ikan P. (2012) Effects of stocking density on survival, growth and production of Thai climbing perch (*Anabas testudineus*) under fed ponds. *Sains Malaysiana*, 41 (10): 1205–1210.

ПОВЕДИНИЕ СЛЕПОЙ ПЕЩЕРНОЙ ФОРМЫ АСТИАНАКСА *ASTYANAX FASCIATUS* В ТЕРМОГРАДИЕНТНОМ ПОЛЕ

В.В. Зданович

*Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, zdanovich@mail.ru*

Астианакс *Astyanax fasciatus* распространен в северо-восточной части Мексики и представлен как зрячей формой, обитающей в наземных реках, так и слепой формой, живущей в ручьях и бассейнах известковых пещер. Слепая пещерная форма астианакса ведет свое происхождение от зрячей наземной, с хорошо развитыми глазами, что показано рядом генетических исследований. По оценкам ряда исследователей дивергенция вида на зрячую и слепую формы началась от 10000 лет до нескольких миллионов лет назад (Protas, Jeffery, 2012; Gross, 2012).

Для пещерных экотопов характерны относительно стабильные физические, химические и биологические условия существования, а также зачастую скудная кормовая база вследствие отсутствия первичных продуцентов. Температура воды в пещерах, где обитает слепая форма астианакса, на протяжении всего года составляет около 26 °С и в воде содержится много кальция. Основным кормом для слепой формы астианакса является гуано летучих мышей, колонии которых обитают в этих же пещерах, а также собственная икра и молодь (Нуррор, 1986; Траjано, 2001). Обитание астианакса в пещерах привело к потере зрения и пигментации, а также к компенсаторному развитию других сенсорных систем – обоняния, вкуса, системы боковой линии (Protas, Jeffery, 2012).

Для многих видов рыб, обитающих в гетеротермальных условиях среды характерно терморегуляционное поведение, выражающееся в самопроизвольном перемещении и выборе температурного диапазона, наиболее благоприятного для роста, питания, физиологического состояния, т.е. диапазона их эколого-физиологического оптимума. Величина избираемого температурного диапазона и область его расположения на шкале температурной толерантности зависит от видовой принадлежности, температурных условий обитания вида, может модифицироваться различ-

ными абиотическими и биотическими факторами экзо- и эндогенного происхождения (Reynolds, Casterlin, 1979; Zdanovich, 2006; Голованов, 2013). Цель настоящего исследования – изучение особенностей терморегуляционного поведения слепой формы астианакса, эволюционно возникшей в относительно стабильных термальных экотопах, и влияние обеспеченностью пищей на поведение рыб в условиях термоградиентного поля.

Особенности терморегуляторного поведения слепой формы астианакса изучали в термоградиентном лотке (150 x 20 x 20 см), имеющем 10 частично изолированных отсеков. В лотке поддерживался градиент температуры от 20 до 35 °С. Опыты проведены на рыбах средней массой 3.3 г, которые были доставлены в Россию компанией ООО «Аргус» из Индонезии. До начала опытов рыб содержали в термостатированном аквариуме при температуре 22 ±0.5 °С и концентрации кислорода в воде, близкой к насыщающей (принудительная аэрация). Рыб кормили до опытов и при проведении опытов живым мелким мотылем. В лоток помещали по 3 экз., высаживая рыб в отсек лотка с температурой 22 °С, соответствующей температуре предварительного содержания. При исследовании терморегуляционного поведения рыб в течение 10–15 мин в разное время суток отмечали нахождение каждой экспериментальной особи в том или иной отсеке термоградиентного лотка. Далее рассчитывали частоту встречаемости рыб при той или иной температуре. Терморегуляционное поведение сытых рыб исследовали через 2–3 ч после их кормления, а поведение голодных рыб – через 2–3 суток после прекращения кормления. За время исследования проведено 118 сеансов наблюдений за поведением рыб.

В первой серии экспериментов выясняли наличие терморегуляционного поведения у слепой пещерной формы астианакса и время полной стабилизации диапазона предпочитаемых температур при наличии такой формы поведения (Рис. 1). После помещения слепой формы астианакса в термоградиентный лоток в отсек с температурой 22 °С рыбы начинали довольно быстро перемещаться и заходить в отсеки с более высокой температурой. Через 0.1–0.2 ч после начала эксперимента рыбы перемещались в диапазоне температур 23–33 °С, не задерживаясь ни при какой температуре. В период 0.5–1.5 ч после начала опыта наблюдается сужение температурного диапазона перемещения рыб (26–31 °С) со сдвигом нижней границы

перемещения в более высокую температуру (с 23 до 26 °С), а верхней – в более низкую (с 33 до 31 °С). При этом отмечается более частое нахождение рыб при температуре 27–28 °С. Через 4 ч после помещения рыб в термоградиентное поле температурный диапазон перемещения астианакса находится в пределах 27–32 °С с наибольшей частотой встречаемости рыб при температуре 29–31 °С. Через 24 ч после начала опыта диапазон перемещения слепой формы астианакса в термоградиентном поле лежит в пределах 26–33 °С с пиком частоты встречаемости рыб при 30–31 °С.

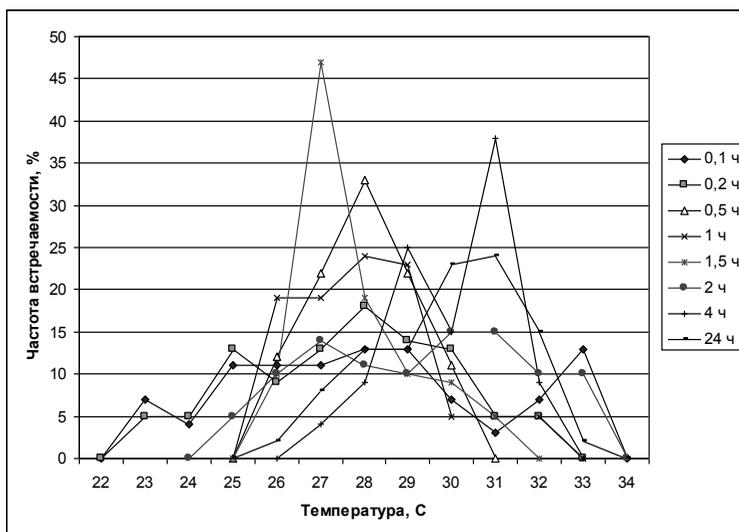


Рис. 1. Частота встречаемости слепой формы астианакса при разной температуре в термоградиентном лотке в зависимости от времени с начала эксперимента

Анализ кривых частоты встречаемости рыб при разных температурах в термоградиентном пространстве через разные промежутки времени после помещения рыб в термоградиентный лоток показывает наличие у слепой формы астианакса терморегуляционного поведения. Рыбы в течение первых 4-х часов после их пересадки из постоянной температуры 22 °С в термоградиентное поле фактически достигли температурной зоны, близкой к избираемой. Полная стабилизация диапазона предпочитаемых температур слепой формой астианакса наблюдалась через 24 ч после помещения

рыб в термоградиентный лоток. Полученные результаты хорошо согласуются с данными, полученными на других видах рыб (мозамбикская тилапия, карп, белый толстолоб, белый амур, русский осетр, кижуч, атлантический лосось), у которых полная стабилизация диапазона предпочитаемых температур наблюдалась через 12–32 ч после помещения рыб в термоградиентное пространство (Бугров, 1986; Константинов, Зданович, 1993; Зданович, 2001).

Во второй серии экспериментов исследовали влияние степени накормленности на терморегуляционное поведение слепой формы астианакса (Рис. 2).

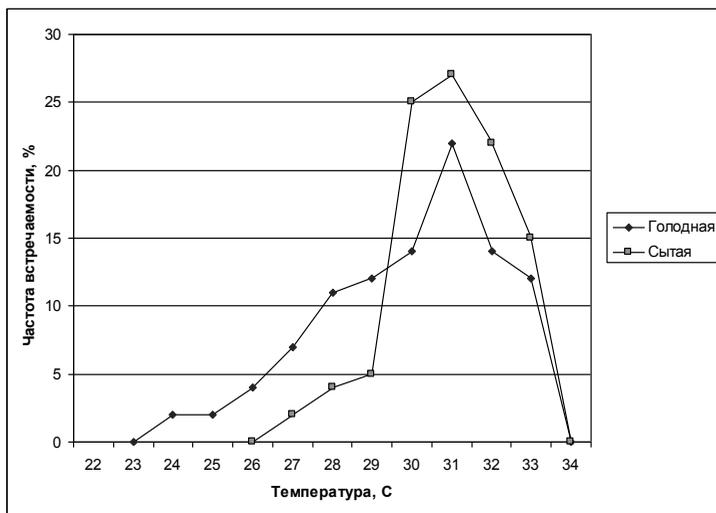


Рис. 2. Частота встречаемости голодных и сытых особей слепой формы астианакса при разной температуре в термоградиентном лотке.

На рисунке видно, что температурный диапазон перемещения голодных рыб на 3 °C шире (24–33° C), чем температурный диапазон сытых рыб (27–33 °C). При этом у накормленных рыб нижняя граница предпочитаемого температурного диапазона, по сравнению с голодными, смещается в сторону более высоких значений (с 24 до 27 °C), тогда как верхняя граница остается у голодных и сытых рыб одинаковой – 33 °C. Наибольшая частота встречаемости голодных рыб в термоградиентном поле наблюдается

при 31 °С (22%) и при изменении температуры на один градус в сторону повышения или понижения она резко снижается (в 1.57 раза). У сытых рыб наибольшая частота встречаемости в условиях термоградиента отмечается при температуре 30–32 °С (74%) и отклонение температуры на один градус в сторону понижения и повышения от этого уровня вызывает снижение частоты встречаемости астианакса соответственно в 5.0 и 1.46 раза. Обращает на себя внимание резкое различие в величине снижения частоты встречаемости сытых рыб при отклонении температуры в сторону более низких значений по сравнению с ее повышением в сторону больших значений.

Наблюдаемые различия особенностей терморегуляционного поведения голодной и сытой слепой формы астианакса в термоградиентном поле хорошо согласуются с данными, полученными на других видах рыб. При голодании в течение 1–3 сут. достоверно снижался уровень средней предпочитаемой температуры у карпа, белого амура, леща, плотвы, окуня и др. видов рыб (Голованов, Базаров, 1981; Константинов, Зданович, 1993).

Таким образом, у голодных рыб в термоградиенте наблюдается расширение границ температурного диапазона перемещения в сторону более низких значений температуры и уменьшается частота встречаемости рыб при модальной преферендной температуре в результате чего голодные рыбы предпочитают более низкие значения температуры. У накормленной слепой формы астианакса диапазон предпочитаемых температур сдвигается в сторону более высоких ее значений, также значительно повышается частота встречаемости сытых рыб в области модальной преферендной температуры в результате чего накормленные рыбы предпочитают более высокие значения температуры по сравнению с голодными. Несмотря на столь длительное обитание пещерной слепой формы астианакса в гомотермных условиях, рыбы не утратили способность к терморегуляционному поведению при их перемещении в гетеротермальные условия среды.

АСИММЕТРИЯ ЗАЩИТНЫХ РЕАКЦИЙ РЫБ: МЕЖВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ

Е.И. Извеков, В.А. Непомнящих

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Борок, Россия, eiizvekov@gmail.com

В последнее десятилетие наблюдается значительный интерес к проблеме возникновения функциональной асимметрии в ходе эволюции и конкретным проявлениям поведенческой латерализации у рыб (Bisazza et al., 2000; Malashichev, Wassersug, 2004). Особое внимание исследователей привлекает латерализация защитных реакций, которая связана с асимметрией зрительного анализатора и моторных функций (Lippolis et al., 2009).

Обход барьера. Наиболее подробные данные получены при исследовании оборонительных реакций, связанных с асимметрией зрительного анализатора. Например, в работе (Bisazza et al., 2000) у 20 видов рыб авторы изучили направление обхода полупрозрачного барьера, за которым находилась модель крупной рыбы. Опыты проводились на представителях 13 семейств, относящихся к 5 отрядам. У пяти видов наблюдалась тенденция обходить барьер справа, рассматривая опасный объект левым глазом, у девяти видов – слева, а рыбы остальных шести видов с одинаковой частотой обходили барьер с обеих сторон. При этом у видов, относящихся к одному и тому же семейству, направление асимметрии совпадало чаще, чем у видов, относящихся к разным семействам (Bisazza et al., 2000). У плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) в аналогичных опытах также обнаружена групповая асимметрия обхода барьера, причем в том же направлении, что и у других видов карповых рыб (Извеков, Непомнящих, 2013).

С-старт. Еще более интенсивно в последние годы изучается моторная асимметрия быстрой защитной реакции, называемой С-стартом. На приближение хищника или неожиданную стимуляцию рыбы отвечают С-образным изгибом туловища в горизонтальной плоскости и последующим броском, уводящим их от источника опасности. С-старт вызывается парными маутнеровскими нейронами, симметрично расположенными в продолговатом мозге. Нейрон

в правой половине мозга рыб вызывает сокращение мышц на левой стороне тела и наоборот (Domenici, Blake, 1997). Об асимметрии С-старта говорят, если в повторных экспериментах особь изгибается преимущественно в одну и ту же сторону – вправо или влево.

подавляющее большинство исследований асимметрии С-старта проведено на представителях костистых рыб, из которых сравнительно подробно изучены представители лишь трех семейств: Cyprinidae (Heuts, 1999; Извеков, Непомнящих, 2008, 2010; Крылов и др., 2008;), Poeciliidae (Cantalupo et al., 1995; Bisazza et al., 2005) и Anablepidae (Bisazza et al., 1997).

Об асимметрии представителей более древних таксономических групп известно гораздо меньше. В частности, проведено исследование поведенческой асимметрии баррамунды, или рогозуба *Neoceratodus forsteri* – австралийской двоякодышащей рыбы (кл. Sarcopterygii). Обнаружено, что у этого вида рыб С-образный изгиб тела, вызванный ударом по воде, как правило, направлен влево. При питании те же особи демонстрировали легкий изгиб в противоположную сторону.

Вместе с тем, при исследовании С-старта, вызываемого низкочастотными звуковыми колебаниями, у представителей базальных групп лучеперых рыб – стерляди *Acipenser ruthenus* (п/кл. Chondrostei) и сенегальского многопера *Polypterus senegalus* (п/кл. Cladistia) – устойчивой асимметрии не выявлено, причем ни на групповом, ни на индивидуальном уровне (Izvekov et al., 2014). У ряда видов костистых рыб (4 вида цихловых и 1 вид пецилиевых) обнаружить асимметрию С-старта также не удалось (Heuts, 1999).

Монофилия или полифилия? Существуют различные точки зрения по поводу происхождения функциональной асимметрии в ходе эволюции. Разные таксоны позвоночных могли унаследовать асимметрию от общего предка, или же она независимо возникала в разных систематических группах (Bisazza et al., 2000). Так, по утверждению Леутина и Николаевой (2005), функциональная асимметрия неоднократно появлялась в ходе эволюции в результате параллельных процессов и поэтому к настоящему времени обнаруживается почти у всех билатеральных животных. Однако, значительное сходство в характере латерализации у позвоночных, относящихся к разным крупным таксонам, дало многим исследователям основание полагать, что существует общий стереотип

специализации мозговых полушарий, остающийся относительно неизменным в процессе эволюции (Andrew, Rogers, 2002; Malashichev, Wassersug, 2004; Vallortigara, Rogers, 2005; MacNeilage et al., 2009). Левое полушарие категоризирует информацию и контролирует повседневные, рутинные формы поведения, а правое полушарие реагирует на новизну, управляя поведением в экстренных ситуациях, а также отвечает за проявления сильных эмоций. Наиболее типичным примером такой специализации левого полушария считается пищевое поведение, в то время как бегство от хищников и поведение при актах агрессии по отношению к представителям своего вида рассматриваются как примеры специализации правого полушария (MacNeilage et al., 2009).

Действительно, у рыб в ряде опытов была обнаружена левосторонняя групповая асимметрия С-старта. В частности, такая асимметрия наблюдалась у молоди плотвы при внезапном действии электрического тока (Извеков, Непомнящих, 2008) и звука (Извеков и др., 2010). Это совпадает с предпочитаемым направлением С-старта у представителя класса *Sarcopterygii* – баррамунды (Lippolis et al., 2009) и соответствует концепции общего стереотипа латерализации позвоночных (т.е. ведущей роли правой половины мозга в оборонительных реакциях). В то же время, данное направление противоположно тому, что наблюдалось у других изученных в этом отношении представителей сем. карповых: *Carassius auratus* и *Danio rerio* (Heuts, 1999). Кроме того, спонтанные повороты золотых рыбок в узком канале, которые, как и С-старт, предположительно, осуществляются при участии маутнеровских нейронов, также чаще были направлены не влево, а вправо (Михайлова и др., 2005). Таким образом, далеко не все результаты исследований защитных реакций рыб согласуются с приведенной выше схемой. Причины наблюдаемого несоответствия могут быть различными.

Возможные причины расхождений. Существует предположение, что сдвиг функциональной асимметрии в определенную сторону на групповом уровне может быть связан с социальными взаимоотношениями животных. При этом групповая асимметрия поворотов чаще отмечается у стайных видов рыб (Bisazza et al., 2000), что объясняется необходимостью координировать движения особей, в том числе их согласованные маневры, в то время как у

рыб, ведущих одиночный образ жизни, наблюдается только индивидуальная асимметрия. Возможно, именно этими факторами может определяться наличие групповой асимметрии избегания у одних видов рыб и ее отсутствие у других.

Возможно также, что проявление асимметрии С-старта зависит от условий выращивания тестируемых рыб. Например, пецилиевые рыбы *Brachyraphis episcopi* из местообитаний с разным уровнем хищничества различаются по наличию у них зрительной асимметрии. Особи из местообитаний с высоким уровнем хищничества чаще рассматривают хищника правым глазом, тогда как у особей из местообитаний с низким уровнем хищничества не наблюдается предпочтения правого или левого глаза (Brown et al., 2004). Поскольку молодь стерляди для экспериментов была получена из рыборазводного хозяйства, а многоперы – из аквариумной культуры, отсутствие асимметрии С-старта может объясняться отсутствием опыта взаимодействия с хищниками, как и в случае зрительной асимметрии. Вероятно, таким же образом можно истолковать и отсутствие групповой асимметрии изгиба тела при электростимуляции у одной из групп молоди плотвы, выращенной в пруду (Крылов и др., 2008). Об этом же свидетельствует и тот факт, что групповой асимметрии реакции избегания при вибрационной стимуляции не отмечено у аквариумных рыб нескольких видов, а именно, у гуппи *Poecilia reticulata* (Poeciliidae) и четырех видов цихлид (Heuts, 1999).

В целом же, круг видов, у которых исследована поведенческая асимметрия защитных реакций, пока слишком узок для понимания путей ее эволюции. Чтобы проследить эволюцию функциональной асимметрии у рыб необходимо более подробно проанализировать ее проявления не только у представителей базальных групп лучеперых рыб, но и у рыб, принадлежащих к другим эволюционно древним таксонам. В этом отношении особенно актуальными представляются исследования поведенческой асимметрии у представителей базальных групп новоперых рыб (п/кл. Neopterygii) – амии и панцирной щуки (отр. Amiiformes и Lepisosteiformes), а также у представителей класса хрящевых рыб (Chondrichthyes) – акул и скатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (код проекта 12-04-01160-а).

Список литературы

- Извеков Е.И., Непомнящих В.А.* Асимметрия начальной стадии реакции избегания у плотвы (*Rutilus rutilus*) при воздействии переменным электрическим током // Известия РАН. Сер. биол. 2008. № 1. С. 39–45.
- Извеков Е.И., Непомнящих В.А.* Сравнение двух видов функциональной асимметрии у плотвы *Rutilus rutilus* (Teleostei: Cyprinidae) // Журн. эвол. биохим. физиол. 2010. Т. 46. № 1. С. 59–65.
- Извеков Е.И., Непомнящих В.А.* Асимметрия поведенческой реакции плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Teleostei: Cyprinidae) на незнакомый объект // Биология внутр. вод. 2013. № 4. С. 68–73.
- Извеков Е.И., Непомнящих В.А., Кутерницкая Е.А.* Связь между асимметрией разных поведенческих реакций у плотвы // Поведение рыб. Материалы докладов IV Всероссийской конференции с международным участием. 19–21 октября 2010 г., Борок, Россия. М: АКВАРОС, 2010. С. 91–95.
- Крылов В.В., Непомнящих В.А., Извеков Е.И., Изюмов Ю.Г., Чеботарева Ю.В.* Асимметрия реакции избегания у плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniiformes): корреляция с морфологической асимметрией // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 5. С. 573–577.
- Леутин В.П., Николаева Е.И.* Функциональная асимметрия мозга: мифы и действительность. СПб.: Речь, 2005. 368 с.
- Михайлова Г.З., Арутюнян А.В., Санталова И.М. и др.* Асимметрия моторного поведения золотой рыбки в узком канале // Нейрофизиология. 2005. Т. 37. С. 52–60.
- Andrew R. J., Rogers, L.J.* The nature of lateralization in Tetrapods // Comparative Vertebrate Lateralization. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. P. 94–125.
- Bisazza A., Cantalupo C., Capocchiano M., Vallortigara G.* Population lateralisation and social behaviour: A study with 16 species of fish // Laterality. 2000. V. 5. P. 269–284.
- Bisazza A., Cantalupo C., Vallortigara G.* Lateral asymmetries during escape behaviour in a species of teleost fish (*Jenynsia lineata*) // Physiol. Behav. 1997. V. 61. P. 31–35.
- Bisazza A., Dadda M., Cantalupo C.* Further evidence for mirror-reversed laterality in lines of fish selected for leftward or rightward

- turning when facing a predator model // *Behav. Brain Res.* 2005. V. 156. P. 165–171.
- Brown C., Gardner C., Braithwaite V.A.* Population variation in lateralized eye use in the poeciliid *Brachyrhaphis episcopi* // *Proc. Roy. Soc. B.* 2004. V. 271. Suppl. 6. P. S455–S457.
- Cantalupo C., Bisazza A., Vallortigara G.* Lateralization of predator-evasion response in a teleost fish (*Girardinus falcatus*) // *Neuropsychologia.* 1995. V. 33. P. 1637–1646.
- Domenici P., Blake R.W.* The kinematics and performance of fish fast-start swimming. *J. Exp. Biol.* 1997. V. 200. P. 1165–1178.
- Heuts B.A.* Lateralization of trunk muscle volume, and lateralization of swimming turns of fish responding to external stimuli // *Behav. Processes.* 1999. V. 47. P. 113–124.
- Izvekov E.I., Kuternitskaya E.A., Pankova N.A., Malashichev Y.B., Nepomnyashchikh V.A.* Lateralisation of rotational swimming but not fast escape response in the juvenile sterlet sturgeon, *Acipenser ruthenus* (Chondrostei: Acipenseridae) // *Laterality.* 2014. V. 19. № 3. P. 302–324.
- Lippolis G., Joss J.M.P., Rogers L.J.* Australian lungfish (*Neoceratodus forsteri*): A missing link in the evolution of complementary side biases for predator avoidance and prey capture // *Brain Behav. Evol.* 2009. V. 73. P. 295–304.
- MacNeilage P.F., Rogers L.J., Vallortigara G.* Origins of the left and right brain // *Sci. Amer.* 2009. V. 301. № 1. P. 60–67.
- Malashichev Y.B., Wassersug R.J.* Left and right in the amphibian world: which way to develop and where to turn? // *BioEssays.* 2004. V. 26. P. 512–522.
- Vallortigara G., Rogers L.J.* Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization // *Behav. Brain Sci.* 2005. V. 28. P. 575–589.

ИЗУЧЕНИЕ РЕАКЦИИ НА ИСКУССТВЕННЫЕ ПИЩЕВЫЕ ОБЪЕКТЫ РАЗНОГО ВКУСОВОГО КАЧЕСТВА У ГОРЧАКА *RHODEAU SERICEUS AMARUS* ДЛЯ УПРАВЛЕНИЯ ЕГО ПОВЕДЕНИЕМ

О.М. Исаева¹, А.О. Касумян²

¹ ФГБНУ «Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов», Красноярск, Россия, olisa24@bk.ru

² Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия, alex_kasumyan@mail.ru

У рыб в обеспечении пищевого поведения принимают участие все органы чувств, при этом роль и значение отдельных систем резко различается на разных фазах пищевого поведения. Вкусовая рецепция и тактильное чувство являются, по-существу, единственными сенсорными системами, регулирующими финальную фазу пищевого поведения. Отвергание уже схваченной добычи, т.е. прошедшей предварительную оценку с помощью разнообразных сенсорных систем по многим диагностическим признакам (запах, размер, форма, окраска, яркость, цвет, подвижность и пр.), наблюдается в природе и в искусственных условиях. Эта особенность указывает на важные контрольные функции внутриротовых рецепторов в обеспечении селективного потребления рыбами адекватных пищевых организмов, свойственных особям определенного вида, возраста и физиологического состояния. Зная эти особенности вкусовой рецепции можно управлять или корректировать пищевое поведение рыб.

Цель наших исследований состояла в том, чтобы определить вкусовую привлекательность для горчака *Rhodeus sericeus amarus* классических вкусовых веществ и свободных аминокислот; выяснить вкусовую чувствительность горчака к различным типам вкусовых стимулов; изучить особенности пищевого поведения, регулируемого оросенсорными системами.

Опыты выполнены на взрослых горчаках (*TL* 5.3 см и 1.2 г). Вкусовые предпочтения оценивали по поведенческому ответу одиночных особей на искусственные агар-агаровые (2%) гранулы, содержащие одно испытываемое вещество и краситель (Ponceau 4R, 0.0005 М). Тестированию подвергнуты свободные аминокис-

лоты (L-стереоизомеры) и классические вкусовые вещества высокой степени химической чистоты.

В ходе опыта регистрировали поведенческую реакцию рыб на вносимую в аквариум гранулу: 1) число актов схватывания внешней гранулы до момента заглатывания или окончательного отвергания; 2) продолжительность удержания гранулы (в секундах) при первом схватывании и в течение всего опыта; 3) поедаемость гранулы, т.е. была ли она съедена или отвергнута после схватывания. Число опытов с гранулами одного типа на разных подопытных особях было близким или совпадало. Используемая методика позволяет оценивать интраоральную вкусовую рецепцию, поскольку аносмирование рыб не приводит к изменениям характера или интенсивности поведенческого ответа на гранулы, содержащие тестируемые вещества, и не отражается на уровне чувствительности рыб к ним (Касумян, Морси, 1996). Для количественной оценки вкусового предпочтения веществ рассчитывали долю заглоченных гранул в процентах, а также индекс вкусовой привлекательности. Общее число опытов 4340.

Классические вкусовые вещества. Из классических вкусовых веществ эффективным раздражителем для горчака была только лимонная кислота, вызывавшая резкое снижение потребления гранул (табл. 1).

Сахароза, хлорид кальция и хлорид натрия были индифферентными вкусовыми стимулами. Гранулы с экстрактом мотыля поедались наиболее охотно. Среднее число актов схватывания гранулы в опытах было от 1.3–1.9 (экстракт мотыля и индифферентные стимулы) до 2.3–2.1 (контроль и лимонная кислота). Время удержания гранулы было наибольшим только в опытах с экстрактом мотыля, а наименьшим – в опытах с лимонной кислотой, во всех остальных случаях продолжительность удержания гранулы достоверно не отличалась от контроля. Время удержания рыбами непривлекательных гранул (содержащих лимонную кислоту) было рекордно малым – 0.6 с при первом схватывании, и 1.4 с в течение всего опыта.

Свободные аминокислоты. В экспериментах с аминокислотами все использованные вещества разделились на три группы: стимулирующие (19%), индифферентные (38%) и детеррентные (43%) (рис. 1).

Таблица 1.

**Вкусовые ответы горчака на экстракт мотыля
и классические вкусовые вещества**

Раздражитель	Концентрация, М	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности, %	Число актов схватывания	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
Экстракт мотыля	75.0	93.6***	44.0	1.3***	5.9***	6.8**	140
Сахароза	0.29	40.7	5.6	1.7*	4.0	5.2	140
Хлористый натрий	1.73	32.1	-6.3	1.9	3.6	4.9	140
Хлористый кальций	0.9	31.4	-3.5	1.9	2.6**	4.2**	140
Лимонная кислота	0.26	2.1***	-3.4	2.1	0.6***	1.4***	140
Контроль	—	36.4	—	2.3	3.9	5.6	140

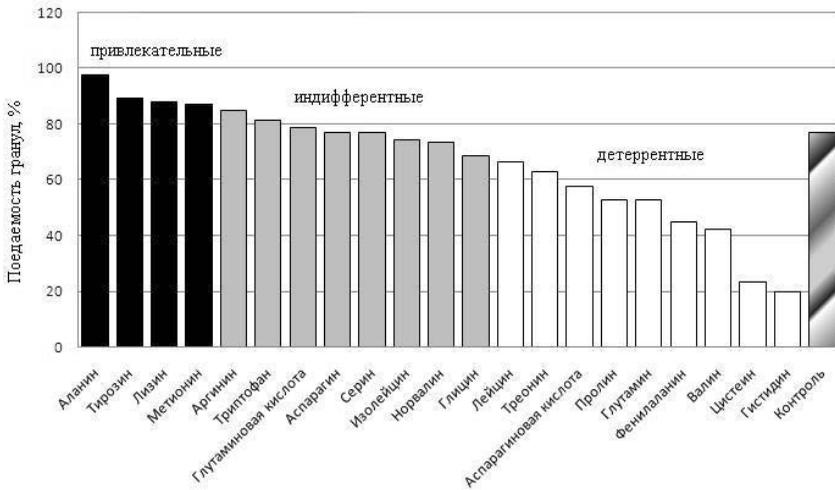


Рис. 1. Вкусовые предпочтения свободных аминокислот у горчака.

Из 21 аминокислоты четыре (аланин, тирозин, лизин, метионин) обладали стимулирующим эффектом. Негативные вкусовые ответы вызывали 9 аминокислот, которые по мере усиления эффективности располагались в следующем порядке: лейцин, треонин, аспарагиновая кислота, пролин, глутамин, фенилаланин, валин, цистеин, гистидин. Остальные 8 аминокислот (аргинин, тиртофан, глутаминовая кислота, аспарагин, серин, изолейцин, норвалин и глицин) не влияли на потребление гранул. Количество актов схватывания гранул с детеррентными аминокислотами было наибольшим (1.7–2.7) по сравнению с привлекательными и индифферентными аминокислотами, и достоверно отличалось от числа схватываний контрольных гранул. Время удержания гранулы зависело от степени ее привлекательности. Между этими параметрами вкусового ответа обнаружена достоверная положительная связь. Отрицательная корреляция выявлена между уровнем потребления и числом повторных актов схватывания гранул.

Уровень чувствительности к вкусовым стимулам. Эксперименты по определению уровня вкусовой чувствительности горчачка к аминокислотам выполнены на примере детеррентной аминокислоты цистеина. В опытах по выяснению пороговой концентрации было установлено, что по мере снижения концентрации цистеина, вкусовая привлекательность гранул закономерно повышалась до уровня потребления контрольных гранул. Если при концентрации 0.1 М цистеин является детеррентным стимулом (поедаемость гранул – 19.1%, $p < 0.01$), то при снижении концентрации до 0.001 М потребление становится даже несколько выше, чем в контрольных опытах, но эти различия достоверного уровня не достигают ($p > 0.05$). Такой же характер взаимосвязи прослеживается и для других параметров ответа (число схватываний, продолжительность удержания гранулы).

Величина пороговой концентрации детеррентного для горчачка цистеина равна 10^{-1} М близка или совпадает с соответствующими величинами, полученными ранее для многих других видов рыб (Kasumyan, Døving, 2003) но ниже, чем у радужной форели (Sutterlin, Sutterlin 1970). Следует, однако отметить, что эксперименты с радужной форелью были выполнены с использованием методики, отличающейся от использованной нами не только по

способу предъявления вкусового вещества, но и по оценке поведенческого ответа подопытных рыб.

Расчеты показывают, что при пороговой для горчака концентрации одна гранула содержит 17.3 мкг цистеина. Реально действующее количество вещества, приводящее к достоверному усилению потребления рыбами гранул ниже, поскольку с вкусовыми рецепторами взаимодействует лишь та часть содержащихся в грануле молекул, которая находится в ее поверхностном слое. Необходимо также отметить, что величина пороговой концентрации не всегда совпадает при использовании в качестве критерия реагирования рыб разных параметров вкусового ответа. Полученные значения пороговых концентраций также как и ответы рыб на все использованные в настоящей работе вкусовые стимулы, по-видимому, отражают функцию интраоральной вкусовой рецепции. Об этом свидетельствуют эксперименты, выполненные ранее на карпе с использованием аналогичной методики, показавшие, что аносмирование рыб не приводит к каким-либо изменениям характера или интенсивности поведенческого ответа на гранулы, содержащие вкусовое вещество, не снижает уровень чувствительности рыб к нему (Касумян, Морси, 1996).

Работа осуществлена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 13-04-00711) и Программы «Ведущие научные школы» (контракт НШ-2666.20144).

Список литературы

- Касумян А.О., Морси А.М.Х.* 1996. Вкусовая чувствительность карпа к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // *Вопр. ихтиологии*. Т. 36. № 3. С. 386–399.
- Kasumyan A.O., Døving K.B.* 2003. Taste preferences in fish // *Fish and Fisheries*. V. 4. P. 289-347.
- Sutterlin A.M., Sutterlin N.* 1970. Taste responses in Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // *J. Fish. Res. Board of Canada*. № 27. P. 1927–1942.

ВЛИЯНИЕ ПИЩЕВОГО ЗАПАХА И ФЕРОМОНА ТРЕВОГИ НА ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ КОИ *CYPRINUS CARPIO*

А. О. Касумян, Е.А. Марусов

*Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия; alex_kasumyan@mail.ru*

Пищевое поведение вызывается стимулами различной модальности у особей, испытывающих пищевую мотивацию, возникающую при голодании или недостаточном насыщении пищей. Разнообразные экзогенные и эндогенные факторы действуют не изолированно, а влияют на пищевую мотивацию животных совместно, усиливая или снижая эффект каждого из них. Трофические отношения наиболее тесно сопряжены с оборонительным поведением. Формируемый на их основе оборонительно-пищевой комплекс поведения (триотроф) регулируется соотношением пищевой и оборонительной мотиваций и рассматривается в качестве важной и универсальной адаптационной системы (Мантейфель, 1987).

Оборонительная и пищевая мотивации оказывают значительное влияние на питание рыб. Настороженность и испуг, обусловленные риском появления или реальным присутствием хищника, приводят к серьезным нарушениям питания, резко подавляют его интенсивность, продолжительность и результативность. Вместе с тем, нарастающее чувство голода, наличие рядом питающихся особей и производимые ими сигналы питания повышают пищевое возбуждение рыб и стимулируют потребление корма. По мере насыщения интенсивность питания рыб падает, а избирательность потребления корма растет (Ивлев, 1955). Действие факторов, меняющих мотивационное состояние рыб, оценено главным образом по их влиянию на количественные характеристики питания. Каким образом изменяется при этом качественный состав потребляемой пищи и способность рыб к селективному выбору кормовых объектов изучено намного слабее, в основном на примере разных по размеру жертв одного типа.

Известно, что многие запахи обладают праймерным эффектом и изменяют мотивационное состояние и физиологические функции. В какой мере мотивации, вызванные запахами сигналами,

вливают на вкусовые предпочтения и пищевое поведение и на способность рыб выбирать и избирательно потреблять корм, остается мало изученным. Цель настоящей работы заключалась в оценке влияния пищевой и оборонительной мотиваций, вызываемых натуральными обонятельными сигналами (запах пищи, феромон тревоги), на выбор и потребление рыбами пищевых объектов, различающихся по вкусу и цвету, и проявление пищевого поведения.

Работа выполнена на кои *Cyprinus carpio* (6 экз., TL 9–11 см, масса 17–23 г). Рыб содержали по одиночке в аквариумах (7.2 л) без грунта с постоянной циркуляцией воды через биофильтр. Чистую воду в контрольных опытах и запах подавали в аквариум в течение 3 мин (75 мл). Рыб кормили личинками хирономид ежедневно по окончании опытов до полного потребления в течение 20–40 мин.

В опытах использовали агар-агаровые (2%) гранулы зеленого (Ст₂ О₃; 0.3%) и красного (Ponceau 4R; 5 мкМ) цвета, содержащие экстракт личинок хирономид (175 г/л) или одну из аминокислот. Длина гранул с аминокислотами 3.5 мм, гранул с экстрактом хирономид – 7.0 мм, диаметр всех гранул 2.0 мм. Запахами служили водные экстракты личинок хирономид (10⁻³ г/л) или кожи кои (10⁻³ г/л).

В первой серии рыбам подавали одновременно 2 гранулы одного цвета с экстрактом хирономид на фоне протока чистой воды, поступающей из биофильтра. Подачу гранул разного цвета чередовали случайным образом. В течение опыта, продолжавшегося не более 1 мин, визуально регистрировали число схватываний гранул и потребление. Несъеденные гранулы удаляли.

Во второй серии гранулы вносили через 15 с после начала подачи чистой воды (контроль) или одного из запахов. В опыте одновременно вносили по 2 гранулы красного и зеленого цвета, при этом гранулы разного цвета содержали разные аминокислоты – L-пролин или глицин (0.1 М). В опыте (1 мин) регистрировали число схватываний рыбой гранул каждого цвета. После опыта не съеденные гранулы подсчитывали и удаляли. Опыты в чистой воде и на фоне экстракта хирономид проводили дважды в день с интервалом не менее 3 ч. В каждой следующем предъявлении красные и зеленые гранулы содержали в себе другую аминокислоту – аланин вместо пролина или пролин вместо аланина (варианты опыта 1 и 2). В течение 3 мин подачи чистой воды или запаха на каждой

особи выполняли последовательно от 1 до 3 опытов (чаще 2). После завершения опытов с экстрактом хириноmid были выполнены две сессии опытов с экстрактом кожи с интервалом в 7 дней.

Всего было проведено 259 опытов. Статистическая обработка данных выполнена с использованием непараметрического критерия χ^2 и U-критерия Манна-Уитни.

В первой серии, выполненной только в воде без запаха, кои схватили около 90% поданных гранул с экстрактом хириноmid, большинство схваченных гранул (97%) было потреблено. Схватывания и потребление гранул разного цвета было сходным ($p>0.05$).

Во второй серии кои в воде без запаха (контроль) также схватили большинство предъявленных гранул, причем число схваченных гранул и число схватываний и потребленных гранул не зависело от их типа (сочетание цвета и аминокислоты) ($p>0.05$). Однако, потребление гранул с глицином в одном из вариантов предъявления и суммарно для обоих цветов было выше, чем с пролином ($p<0.05$).

В опытах, выполненных на фоне подаваемого в аквариум пищевого запаха, каких-либо проявлений рыбами поисковой активности не выявлено, поскольку кои начинают реагировать на гранулы сразу же после их внесения в аквариум. Рыбами схвачено сходное число гранул каждого из четырех типов ($p>0.05$), этот показатель по сравнению с контролем (чистая вода) повысился незначительно ($p>0.05$). Однако в одном из двух вариантов опыта рыбы совершили больше схватываний гранул красного цвета, чем зеленого ($p<0.05$) и в обоих вариантах лучше потребляли гранулы с глицином, чем с пролином ($p<0.001$). Значительно усилились различия между оросенсорным поведением, предвещающим потребление гранулы или ее отвергания.

Подача в аквариум экстракта кожи вызывала существенные изменения в поведении кои. Уже через 15–20 с рыбы начинали возбужденно плавать, совершать короткие броски, резкие смены направления движения и повороты, неожиданные остановки, затаивались в углах аквариума или у дна, значительно повышался ритм дыхательных движений жаберными крышками. Интенсивность реакции на экстракт кожи в разных опытах и у разных особей варьировала от почти полного отсутствия видимых изменений в поведении до сильно выраженных ответов, когда после короткого возбуждения и беспорядочного метания, рыба затаивалась в уг-

лу аквариума и оставалась почти неподвижной в течение длительного времени – до нескольких минут или десятков минут после завершения опыта. В течение нескольких часов у всех рыб сохранялась повышенная настороженность, стандартная процедура кормления вызывала у них беспокойство, внесенный привычный корм – живые личинки хирономид, схватывался неохотно. На фоне феромона тревоги число схваченных гранул было меньше в 2–3 раза, чем в чистой воде. Чем сильнее в опыте рыба проявляла реакцию на экстракт кожи, тем меньше было число схваченных гранул. Даже в тех опытах, когда заметные изменения в поведении рыб в ответ на подачу экстракта кожи почти не наблюдались, рыбы схватывали гранулы с осторожностью и с задержкой по времени по сравнению с опытами в чистой воде. Если реакция на экстракт кожи была хорошо выраженной, то в таких опытах рыбы не схватывали гранулу вовсе. Достоверные отличия между реакцией рыб на гранулы, одновременно подаваемые в аквариум, отсутствовали по числу схваченных, по числу схватываний и по числу проглоченных ($p > 0.05$). Потребление большинства типов гранул было предельно низким.

Сравнение ответов на гранулы одного типа (одинаковых по цвету и по составу), но проявляемых рыбами в разных условиях опыта, обнаружило, что в чистой воде и на фоне экстракта хирономид рыбы схватывали сходное число таких гранул, кроме красных гранул с глицином ($p = 0.044$). На фоне экстракта кожи этот показатель реакции достоверно ниже, чем в чистой воде или в воде с экстрактом хирономид для всех типов гранул. Потребление одинаковых гранул в чистой воде и на фоне пищевого запаха сходное, за исключением красных гранул с пролином, которые потребляются достоверно хуже в присутствии экстракта хирономид. На фоне экстракта кожи все гранулы, за исключением зеленых с глицином, потребляются хуже, чем в чистой воде. При сравнении питания рыб на фоне экстракта хирономид и экстракта кожи, достоверные отличия выявлены только для красных гранул с глицином.

Известно из литературы, что использованные в нашей работе запахи влияют на мотивационное состояние рыб. Содержащийся в коже феромон тревоги наряду с сильным релизерным эффектом приводит к длительной настороженности и пугливости – типичным проявлениям оборонительной мотивации. Запахи корма сти-

мулируют у рыб поиск и другие формы пищевого возбуждения, влияют на групповое поведение, изменяют реакции на различные внешние раздражители. Поэтому изменения в пищевой избирательности, выявленные у кои на фоне феромона тревоги и пищевого запаха можно связать со сдвигами в их мотивационном состоянии, в предрасположенности к совершению действий, направленных на удовлетворение возникшей потребности.

Выполненные нами эксперименты показали, что стимуляция пищевым запахом повышает интерес кои к пищевым объектам. Кои схватывают предьявляемые гранулы любого цвета чаще, чем в чистой воде, что указывает на усилившуюся у них пищевую мотивацию. Аналогичные результаты получены нами ранее на других рыбах (Касумян и др., 2009). Однако, как выяснилось, несмотря на рост пищевой мотивации и повышение абсолютного числа схватываемых потенциальных объектов питания их относительное потребление снижается. Эта важная особенность пищевого поведения обусловлена противоречием между одновременно получаемой рыбой обонятельной и вкусовой информацией. Усиливающаяся под действием запаха корма пищевая мотивация приводит к более частым отказам от потребления малопривлекательных по вкусу гранул и стимулирует рыб к поиску нового, более подходящего корма, в большей мере соответствующего личинкам хирономид – корма хорошо знакомого и охотно потребляемого подопытными рыбами.

Таким образом, натуральные запахи, изменяя мотивационное состояние рыб, влияют на их пищедобывательную деятельность и пищевую избирательность. Разные запахи приводят к разным последствиям. Запах корма усиливает исследовательскую активность рыб, стимулирует схватывание и тестирование большего числа потенциальных кормовых объектов, обостряет пищевую избирательность как при выборе объекта питания по его внешним признакам (цвет), так и на этапе финальной оценки качества (вкус). Становится более контрастным проявление стереотипов внутриротового тестирования пищи. Запахи, предупреждающие о возникновении опасности (феромон тревоги), подавляют пищевую мотивацию и пищедобывательную активность рыб, но не влияют на их вкусовые предпочтения. В целом, вопросы, связанные с оценкой поведенческих и сенсорных ответов при многофакторных воздействиях, слабо изучены не только у рыб, но и у других животных

(Павлов и др., 1997). В то же время, в природной среде именно в таких условиях формируется поведенческий ответ, результирующий воздействие сложной комбинации многих внешних факторов и внутреннего состояния животного.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (13-04-00711).

Список литературы

- Ивлев В.С.* 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 242 с.
- Касумян А.О., Марусов Е.А., Сидоров С.С.* 2009. Влияние запахового фона на вкусовые предпочтения и вкусовое поведение карпа *Cyprinus carpio* и трески *Gadus morhua* // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 4. С. 528–540.
- Мантейфель Б.П.* 1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных // М.: Наука. 270 с.
- Павлов Д.С., Садковский Р.В., Костин В.В., Лупандин А.И.* 1997. Влияние фото-, баро- и термоградиентов на поведение и вертикальное распределение молоди карповых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 72–77.

ВКУСОВАЯ ДЕТЕРРЕНТНОСТЬ У МОРСКИХ ТРОПИЧЕСКИХ ГИДРОБИОНТОВ ДЛЯ ХИМИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ ОТ РЫБ

А.О. Касумян¹, Т.В. Тинькова¹, О.М. Исаева²,
Т.А. Бритаев³, П.Ю. Дгебуадзе³, Л.Т.К.Оань⁴

¹ Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, alex_kasumyan@mail.ru

² ФГБНУ Научно-исследовательский институт экологии
рыбохозяйственных водоемов, Красноярск, Россия, olisa24@bk.ru

³ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН,
Москва, Россия, britayev@yandex.ru

⁴ Южное отделение Российско-Вьетнамского Тропического науч-
но-исследовательского и технологического центра, Нячанг,
Вьетнам, lethikieuoanhmt@yahoo.com

Вкусовая система, и, возможно, внутривидовая механорецепция, являются основными сенсорными барьерами, блокирующими у рыб и других животных потребление неадекватного корма, даже после прохождения им предварительного контроля с помощью других органов чувств (Павлов, Касумян, 1998). Объекты, обладающие отталкивающими вкусовыми свойствами, животными не потребляются вовсе или потребляются, но значительно слабее и эпизодически. На этом базируется один из широко распространенных среди наземных и водных растений и животных способ химической защиты – накопление в органах и тканях детеррентных веществ, поступающих с пищей или синтезируемых в организме жертвы. Эти вещества, называемые натуральными вкусовыми детеррентами, обеспечивают защиту от хищников, эффективность которой по существующим оценкам выше, чем токсичность – другой распространенный способ химической защиты.

Среди гидробионтов детеррентные свойства обнаружены у представителей большинства крупных таксонов – у цианобактерий, водорослей, губок, иглокожих, кораллов, моллюсков, асцидий, рыб, амфибий и других. Наибольшее внимание исследователей привлекают обитатели коралловых рифов в связи с выяснением роли природных детеррентов в регуляции трофических отношений в этих сложных и больших по масштабу прибрежных эко-

системах. Основной целью настоящей работы была оценка распространения детеррентности как способа химической защиты у гидробионтов коралловых рифов Южного Вьетнама (Южно-Китайское море).

Работа выполнена в 2012–2014 гг на базе Приморского отделения Совместного Российско-Вьетнамского тропического центра (г. Нячанг). Тестированию подвергнуты морские растения и животные, собранные на коралловых рифах и в других участках залива Нячанг. Живые организмы гомогенизировали в морской воде и центрифугировали, супернатант смешивали с раствором агар-агара, приготовленного на морской воде, и с красителем Ronseau 4R (5 μM). Концентрация агар-агара в геле 2%, большинства экстрактов – 300 мг/мл. Цилиндрические гранулы имели диаметр 2 мм и длину 4 мм. Контрольные гранулы вырезали из геля, содержащего только краситель.

Тестирование гранул проводили на взрослых особях абудефдуфа *Abudedefduf vaigiensis* (Pomacentridae) (TL 7–13 см, масса 10–40 г), рассаженных по одиночке в стандартные аквариумы (15 л). Температура воды 29 ± 1 °С. опыты проводили ежедневно с 8 до 11 ч и с 14 до 18 ч. После опытов рыб кормили креветкой *Litopenaeus vannamei*.

В каждом опыте в аквариум вносили одну гранулу и регистрировали число ее схватываний рыбой, потребление или отвергание гранулы после схватывания, длительность удержания во рту при первом схватывании и суммарно за все время опыта (2 мин). Гранулы, отличающиеся по составу, подавали рыбам в случайном порядке с интервалом не менее 10–15 мин. Всего выполнено свыше 5000 опытов. Для статистического анализа использовали критерий χ^2 . После завершения работы рыбы возвращены в места их отлова.

Водоросли. Проведено тестирование зеленых (3 вида), бурых (4 вида) и красных (1 вид) морских водорослей. Большинство из них имеют для абудефдуфа индифферентный вкус – *Halimeda discoidea*, *Boodlea sp.* (зеленые водоросли), *Colpomenia sinuosa*, *Sargassum sp.* и *Turbinaria sp.* (бурые водоросли), *Amphiroa fragilissima* (красные водоросли) и только два вида – *Caulerpa serrulata* (зеленая водоросль) и *Padina sp.* (бурая водоросль) умеренно привлекательны. Водоросли с детеррентным вкусом не выявлены. Отсутствие детеррентности у водорослей прибрежья

Вьетнама предполагает наличие у них механической защищенности, например, кальцифицированности, либо может быть связано с недостаточно высоким давлением растительоядных животных (рыбы, моллюски, морские ежи) в местных прибрежных экосистемах.

Губки. Губки *Axinyssa sp.* и *Clathria reinwardti* высоко детергентны, губки *Cribrochalina olemda* и губка № 2014–2 имеют индифферентный вкус, губка № 2014–1 привлекательный. Известно, что многим губкам присуща высокая токсичность и/или детергентность. Губки № 2014–1 и № 2014–2, в отличие от других исследованных нами, находят убежище глубоко между ветвями колонии кораллов или гидроидов. Безусловно, что именно особенностями расположения на субстрате может быть объяснена их относительно высокая вкусовая привлекательность.

Кораллы. Все 5 исследованных нами видов мягких кораллов обладали отталкивающим вкусом, тогда как вкус всех 3 видов склерактиниевых кораллов был индифферентным. Это хорошо отражает обратную связь между химической и структурной (жесткостью) защищенностью кораллов (Касумян, Тинькова, 2014).

Полихеты. Вкус полихет *Nereis sp.* и *Perinereis nuntia* был высоко привлекательным, сабеллиды *Protula bispiralis* индифферентный. Вкус венчика и тела другой сабеллиды (вид не установлен), живущей в мягкой эластичной трубке детергентный, особенно у венчика.

Брюхоногие моллюски. Вкус *Nerita ocellata* и *Haliotis asinina* высоко привлекательный.

Двустворчатые моллюски. Вкус гребешка *Comptopallium radula* и мидии *Perna viridis* высоко привлекательный, тридакн *Tridacna squamosa* и *T.crocea* индифферентный и детергентный соответственно.

Голожаберные моллюски. Лишь некоторые виды из 8 исследованных голожаберных моллюсков обладают детергентностью – это *Phyllidiella pustulosa*, *Phyllidia varicosa*, *Chromodoris reticulate* и *Hypselodoris apolegma*, причем мантия и нога моллюсков не различаются по вкусовым свойствам. Ни один из моллюсков «детергентной» группы не имеет предельно высокой детергентности. Остальные 4 вида – *Ceratosoma trilobatum*, *Discodoris boholiensis*, *Halgerda willey* и *Chromodoris michaeli* индифферентны по вкусу. Большинство моллюсков «детергентной» группы ярко окрашены,

тогда как моллюски «индифферентной» группы окрашены более сдержано, хотя и в этой группе есть моллюски, окраску которых нельзя признать камуфлирующей (*Chromodoris michaeli*). Полученные результаты могут подтверждать наличие связи между химической защищенностью и выраженностью у голожаберных моллюсков апосематической окраски.

Ракообразные. Все ракообразные, подвергшиеся тестированию, обладают высокой вкусовой привлекательностью: зоопланктон разных размерных фракций (с доминированием по численности Copepoda и личинки Decapoda, присутствовали также икра и личинки рыб и Polychaeta), 2 вида раков-отшельников (виды не установлены), креветка *Litopenaeus vannamei*, langoust *Palinurus vulgaris*.

Иглокожие. Голотурии *Pseudocolochirus violaceus* и *Holothuria atra* обладают крайне высокой детеррентностью, гранулы, содержащие их экстракты, рыбы отвергают в 100% случаев. Высокой детеррентностью характеризуются голотурии *Colohirus robustus*, однако голотурия *Synapta maculate*, обитающая в тех же биотопах, имеет привлекательный вкус.

Столь же неоднородные результаты дало тестирование морских звезд. Экстракт морской звезды *Fromia milleporella* вызывает отвергание схваченных гранул во всех опытах, близкой детеррентностью характеризуется *Fromia monilis*. Тестирование *F.monilis* было проведено дважды, с интервалом в 4 недели. Несмотря на то, что подопытные рыбы во второй серии были более чем на половину заменены новыми, экстракт *F.monilis* в обеих сериях был сходным по эффективности, что подчеркивает стабильность его действия. Морские звезды *Culcita novaeguineae* и *Linckia laevigata* детеррентными качествами не обладают, они имеют индифферентный вкус. Возможно, их защита от истребления хищниками достигается благодаря другим адаптациям, например механической защищенностью или высоким темпом роста и, соответственно, быстрым выходом из под пресса хищников.

Специальному сравнению были подвергнуты 8 видов бесстельчатых морских лилий (Comatulida), различающихся по образу жизни. Два вида морских лилий из 8 исследованных, обладают индифферентным вкусом, остальные 6 видов по силе аверсивного эффекта условно разделены на группу умеренно детеррентных и

высоко детеррентных (4 и 2 вида соответственно). Отчетливая связь между детеррентностью морских лилий и их доступностью для рыб не выявлена. Предположено, что способность морских лилий выживать связана не только с детеррентностью, но и с другими защитными адаптациями, такими как размер, форма, компактность и густота кроны, жесткость скелета, присутствие твердых шипов, колючек и выростов, накопление токсинов и веществ раздражающего или репеллентного действия, способность к перемещениям и к аутомии.

Симбиотические беспозвоночные. Оценке подвергнуты 6 видов симбионтов морских лилий. Вкусовая привлекательность большинства из них высокая (галатеида *Allogalatea elegans*, полихета *Paradyte crinoidicola*, креветки *Synalpheus stimpsoni* и *S. demani*), либо умеренная (мизостомида *Notopharyngoides aruensis*). Офиура *Gymnolophus obscura* индифферентна по вкусу, детеррентные симбионты не выявлены. Поскольку большинство морских лилий в той или иной степени детеррентны (Тинькова и др., 2014), это позволяет заключить, что симбионты, поселяясь на морских лилиях, не только находят субстрат и механическую защиту, но и создают дополнительные риски для хозяев, привлекая к ним хищников (рыб). Охотясь на симбионтов, рыбы могут потреблять или повреждать морские лилии. Считать, что симбиотические организмы способствуют химической защищенности морских лилий, нет оснований. В то же время, детеррентность хозяев способствует успешному выживанию симбиотических животных.

Рыбы. Исследованы кантигастер *Canthigaster valentini* (Tetraodontidae), *Grammistes sexlineatus* (Serranidae) и паралутер *Paraluteres prionurus* (Monocanthidae). Первые два вида токсичны, что позволяет выяснить связь токсичности и детеррентности. У кантигастера тетродотоксин накапливается во многих тканях и органах, у граммистеса граммистин аккумулируется преимущественно в коже. Паралутер не токсичен, его выбор связан с тем, что он мимикрирует под кантигастера не только внешне, но и по поведению: оба вида рыб часто встречаются в составе единых групп или стай. Для исследования были взяты кожа и мышцы этих рыб, а также кожная слизь (граммистес).

Признаки детеррентности не обнаружены у всех трех видов. Мышцы и кожа имеют привлекательный вкус. Отсутствие детер-

рентности у кантигастера и граммистеса подтверждает, что токсичность и детеррентность гидробионтов обеспечиваются разными веществами.

Таким образом, среди исследованных 65 видов морских организмов, принадлежащих к разным типам и классам растений и животных, 19 видов имеют привлекательный вкус, 21 вид – индифферентный и 25 видов детеррентный. Эти результаты свидетельствует о широком распространении в сообществах коралловых рифов химического способа защиты, основанного на накоплении детеррентных веществ.

Работа поддержана РФФИ (гранты №№ 13-04-00711, 12-05-00239, 14-04-32153) и Совместным Российско-Вьетнамским тропическим центром.

Список литературы

- Касумян А.О., Тинькова Т.В.* 2014. Распространение детеррентности как способа химической защиты у гидробионтов коралловых рифов Вьетнама // ДАН. Т. 454. №2. С. 237–240.
- Павлов Д.С., Касумян А.О.* 1998. Структура пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- Тинькова Т.В., Касумян А.О., Дгебуадзе П.Ю., Оань Л.Т.К., Бритаев. Т.А.* 2014. Детеррентность морских лилий (Comatulida) Южного Вьетнама для помацентровой рыбы *Abudefduf vaigiensis* // ДАН. Т. 456. № 3. С.370–373.

ОСОБЕННОСТИ МИГРАЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* В ПЕРИОД ЗАХОДА ИЗ МОРЯ В РЕКУ

Е.А. Кириллова¹, П.И. Кириллов¹, Ф.Г. Черешкевич

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
РАН, Москва, Россия, ekirillova@sevin.ru*

В основе жизненного цикла тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* лежат миграции различного назначения и направления: нагульные и нерестовые. Разнообразные аспекты нагульных миграций, в том числе особенности поведения рыб в соответствующий период, хорошо изучены (Смирнов, 1975; Шунтов, Темных, 2008; Каев, 2011 и др.). Сведений о поведении тихоокеанских лососей в период нерестовых миграций значительно меньше, несмотря на то, что они могут быть весьма полезны в решении вопросов регулирования промысла и организации пропуска рыб на нерестилища (Шунтов, Темных, 2008).

Реки о-ва Сахалин оказались хорошим полигоном для изучения особенностей поведения производителей в критический период захода из моря в реки. Соответствующие наблюдения проведены нами в августе 2014 г. На северо-востоке Сахалина в низовье реки Большая Хузи (рис. 1).

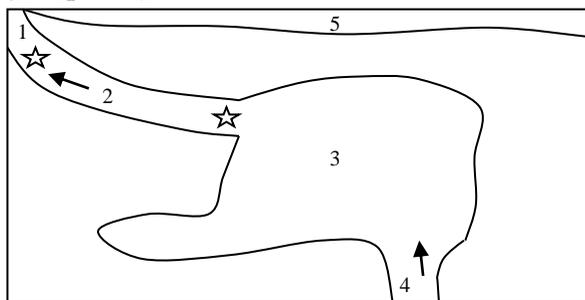


Рис. 1. Схема участка реки Большая Хузи в нижнем течении, где проводили наблюдения. 1 – устье реки, 2 – канал между устьем и эстуарием, 3 – эстуарий, 4 – основное русло, 5 – Охотское море. Звездочками обозначены места проведения учётов; стрелками – направление течения.

Особенности геоморфологии русла в низовье реки (мелководный узкий канал с прозрачной водой) и моновидовой состав (помимо горбуши среди заходящих из моря производителей встречались отдельные особи кунджи и мальмы) позволили оценить суточный ритм и интенсивность хода горбуши в естественных условиях и описать её поведение в данный период.

Наблюдения проводили в вечерне-ночные часы (8 августа) и круглосуточно (19–20 августа). Визуально учитывали заходящих в реку производителей, отмечали направление перемещений и характер движения. В ночное время для наблюдений применяли прибор ночного видения Pulsar Recon 750. Освещённость измеряли люксметром PCE-174.

Ночи, когда проводили наблюдения, отличались условиями освещённости. Если 8 августа, несмотря на туман, ночь была светлой из-за полной луны, то 20 августа убывающая луна и плотные облака обусловили почти полную темноту.

В 2014 г. нерестовый ход горбуши в реки северо-востока Сахалина начался в первой декаде июля, однако в значимых количествах производители горбуши появились в низовьях рек, в т.ч. Большой Хузи только в первой декаде августа. Перед заходом в реку, рыба скапливалась в море в распреснённой зоне вблизи устьев рек. От этих скоплений отделялись небольшие группы рыб и последовательно заходили в реку. Зайдя в пресную воду, горбуша не сразу поднималась на нерестилища, а проводила первое время (до полутора-двух недель) в низовье, на участке с замедленным течением, зачастую подверженном подпору во время прилива, при котором солёность не менялась (эстуарии).

В Большую Хузи горбуша в массе начала заходить 3–4 августа и в значительных количествах зарегистрирована в эстуарии реки 5 августа. Наблюдения за суточным ходом миграции горбуши из моря в реку показали, что его интенсивность неодинакова в зависимости от освещённости и плотности производителей в реке и в море.

Первая серия наблюдений (8 августа) пришлась на начальную фазу массового нерестового хода. В этот период продолжалось накопление рыбы в эстуарной части реки.

В светлое время суток до наступления сумерек находящаяся в эстуарии рыба была активна, о чём свидетельствовали многочисленные всплески. Отдельные особи выпрыгивали из воды на 1–2

длины тела. При снижении освещённости ниже 10 лк движения рыб в эстуарии прекращались – всплески на поверхности воды исчезали.

Производители горбуши заходили из моря в реку небольшими группами по 3–10 рыб, либо поодиночке. Заход из моря в реку не приостанавливался со снижением освещённости. Снижалась лишь интенсивность хода, в том числе за счёт увеличения временных интервалов между заходами из моря в реку очередных групп рыб или отдельных особей. Если в светлое время суток этот интервал составлял 10–20 сек, то в тёмное время суток – 30–60 сек.

При освещенности свыше 500 лк интенсивность захода в реку была постоянной и составляла 500–600 экз. в час. При снижении освещенности ниже 500 лк интенсивность хода снижалась до 320–350 экз. в час. При дальнейшем снижении освещенности ниже 1 лк и с наступлением темноты (0.1–0.01 лк) рыбы продолжали заходить из моря в реку с интенсивностью 230–240 экз. в час (рис. 2).

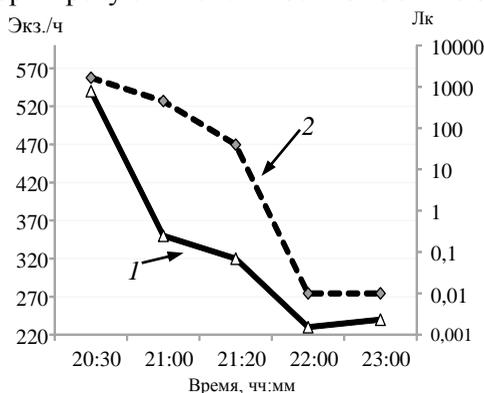


Рис. 2. Динамика интенсивности хода (1) горбуши из моря в реку в период снижения освещённости (2). 08.082014. г

Несмотря на то, что в тёмное время суток заход рыб из моря не прекращался, менялся характер их продвижения: непрерывное направленное перемещение вверх по течению сменялось прерывистым. В сумерках и в темноте, миновав отрезок пути в 5–10 длин тела, рыбы останавливались на 10–25 сек.

Отдельные особи или группы особей (2–4 рыбы) при низкой освещённости (менее 1 лк) сплывали вниз по течению, почти до самого устья канала, затем возвращались вверх. В сумерках и тем

более в светлое время суток движения рыб из эстуария к устью не регистрировали.

Интересно отметить, что подсветка фонариком вызывала ускорение движения рыб вверх по течению и привлекала рыб, находящиеся ниже по течению.

Ко времени проведения *второй серии наблюдений* (20 августа) в эстуарии Большой Хузи плотность производителей горбуши достигла критических значений и начался массовый ход из эстуария реки в её основное русло на нерестилища. Заход рыб из моря в эстуарий реки продолжался, но был менее интенсивен (не более 60 экз. в час), что указывает на снижение плотности рыб в море, в предустьевой зоне.

Следует заметить, что на уменьшение числа рыб, готовящихся к заходу в реку, косвенно указывает число и распределение охотящихся на горбушу морских млекопитающих (нерпы). Если во время наблюдений 8 августа до полутора десятков нерп находились на значительном удалении от берега (30–50 метров), то 20 августа лишь отдельные особи оставались вблизи устья реки и охотились в светлое время суток в удалении от берега (20–30 метров), а в сумеречное время (и утром и вечером) – в непосредственной близости к берегу (1–10 метров). Такое поведение нерпы в этот период, несомненно, могло влиять на заход горбуши в реку, который прекращался в сумеречное время: охота возле устья канала отпугивала рыб и приостанавливала их заход в реки.

Круглосуточные наблюдения 20 августа позволили уточнить суточный ритм миграции производителей горбуши из моря в реку. Периоды наиболее интенсивного хода были приурочены к светлому времени суток и времени минимальной освещённости, когда прекращалась охота нерпы (рис. 3). Интенсивность хода снижалась в вечерние и утренние сумерки практически до его полного прекращения. Именно в эти периоды резкой смены освещённости (как в сторону снижения, так и увеличения) направленное продвижение вверх по течению сменялось перемещениями вниз и вверх. В отличие от первой серии наблюдений, рыбы во множестве выходили из эстуария в канал. Совершая такие перемещения, рыбы были ориентированы головой в направлении движения, все их перемещения были активными. При высокой плотности горбуши в эстуарии эти сумеречные перемещения выглядели хаотичными:

рыбы не плавно сплывали вниз по течению и возвращались вверх (как мы отмечали при первой серии наблюдений), а перемещались бросками. Зачастую бросок одной особи провоцировал бросковые движения находящихся рядом особей в разные стороны. Эта реакция передавалась «по цепочке» десяткам и сотням рыб. Рыбы в массе выходили из эстуария в канал, связывающий эстуарий с морем. Не доходя до устья 100–200 метров, они разворачивались и прекращали перемещение на несколько минут. Далее очень медленно (со скоростью 5–10 см/сек) они возвращались в эстуарий. Отдельные особи останавливались в 10–20 см от уреза воды и по 2–3 часа оставались неподвижными. Вечером при снижении освещённости ниже 1 лк и утром при подъёме освещённости выше 10 лк упорядоченность движения восстанавливалась.

Значительное снижение интенсивности хода отмечено в период максимальной дневной освещённости (70 тыс. лк), в ясный солнечный день. При высокой освещённости рыбы перемещались по каналу медленно, и заход с моря был почти в 2 раза менее интенсивным, чем в периоды с более низкой дневной освещённостью (15–20 тыс. лк) или ночное время (> 0.1 лк).

Обобщая результаты наблюдений, можно сделать вывод, что нерестовая миграция производителей горбуши на этапе захода из моря в реку имеет чёткий ритм. Очевидно, суточный ритм миграции и особенности поведения горбуши в этот период определяются как условиями среды, так и физиологическим состоянием рыб.

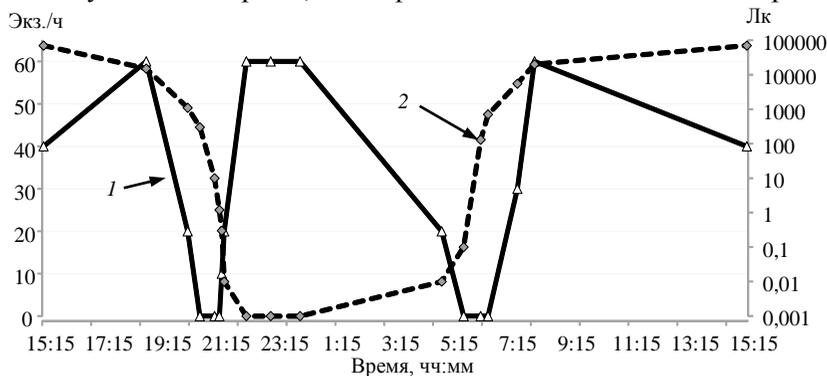


Рис. 3. Суточная динамика хода (I) горбуши из моря в реку и изменения освещённости (2). 20.08.2014 г.

Очевидна связь интенсивности миграции с освещённостью: интенсивность хода снижается во время резких направленных изменений освещённости. Большое значение в формировании суточной динамики миграции и поведения рыб имеют биотические факторы среды, такие как присутствие хищника (нерпы)

Полевые работы выполнены при финансовой поддержке НО «Ассоциация рыбопромышленников Смирныховского района» (договор 04.2/14); Программы Президента РФ «Господдержка молодых российских ученых» (МК-6298.20134); Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа». Анализ материала и написание работы проведены при поддержке гранта РФФ № 14-14-01171.

Список литературы

- Смирнов А.И.* 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ. 333 с.
- Шунтов В.П., О.С. Темных.* 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Владивосток: ТИНРО-центр. Т. 1. 481 с.
- Каев А.М.* 2011. Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 51. № 6. С. 1–10.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ ИЗЪЯТИЯ СТОКА И СКАТ РЫБ ЧЕРЕЗ ЦИМЛЯНСКУЮ ГЭС

В.В. Костин

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, kostin@sevin.ru*

В наших исследованиях (Павлов и др., 1999) было показано, что экологическая зональность изъятия стока¹ в большей степени, чем другие факторы, определяет многие качественные характеристики покатной миграции (ската) рыб из водоёмов с замедленным водообменом: видовой, возрастной и размерный состав мигрантов, сезонную и суточную динамику их ската. В то же время количественный состав мигрантов (масштабы ската) в большей мере зависит от проточности водохранилища. Она была учтена в модели покатной миграции молоди рыб в водохранилище, которая оценивает долю мигрантов через водозабор от общей численности вида в водоёме.

В 2005 г. было проведено исследование ската рыб из наиболее рыбопродуктивного водохранилища России – Цимлянского. Полученные результаты позволили верифицировать как концепцию ЭЗИС, так и предложенную модель ската молоди рыб на новом водоёме со специфическим видовым составом ихтиофауны.

Указанная верификация и явилась целью настоящей работы.

Исследования ската рыб проведены на водозаборе Цимлянской ГЭС с 25 мая по 18 октября – в период наиболее массового ската рыб. Методика изучения покатной миграции и расчётов (ЭЗИС и модель ската молоди) была стандартной (Павлов и др., 1999).

Средний годовой сток Цимлянского водохранилища – 22 300 млн. м³, за половодье – 15 100 млн. м³ или 67.7%. Полная вместимость составляет 23 860 млн. м³. Среднегодовой коэффициент водообмена 0.93 На площадь мелководий с глубинами до 5 м приходится две трети водохранилища, причём только 13.4% площади имеют глубину 10 м и более. В Цимлянском водохранилище обитает 53–55 видов рыб. Из них наиболее основными промысловыми видами являются лещ *Abramis brama*, синец *Abramis ballerus*, че-

¹ Экологическая зональность изъятия стока (ЭЗИС) количественно характеризует в какой мере район изъятия стока распространяется на экологические зоны водоёма.

хонь *Pelecus cultratus*, судак *Stizostedion lucioperca*, густера *Blicca bjoerkna*. В последние годы к ним относят плотву *Rutilus rutilus* (L) и серебрянного карася *Carassius auratus* (L). Фактическая промысловая рыбопродуктивность снизилась с 42.1 кг/га (1962 г.) до 25–30 кг/га (2000–2004 гг.). Судя по косвенным данным, браконьерский вылов существенно увеличился и превышает официальные уловы. Из не промысловых видов многочисленны тюлька (килька) *Clupeonella cultriventris caspia*, укляя *Alburnus alburnus* и сельдь *Alosa pontica*. Для 5 видов (подчёркнуты) известна их численность в водохранилище (Биологическое обоснование..., 2003).

Анализ ЭЗИС водозабора Цимлянской ГЭС показал, что она забирает воду только из трех экологических зон водоема – батипелагиали, батиали и эпипелагиали, а на сублиторальную и литоральную экологические зоны влияние водозабора не распространяется (рис. 1). При такой ЭЗИС через ГЭС должны скатываться в основном обитатели пелагиали и батиали – тюлька, сельдь, судак, бычки (*Knipowitschia longicaudata* и *Neogobius fluviatilis*) и сом.



Рис. 1. Спектр ЭЗИС для водозабора ГЭС (а) и схема Цимлянского водохранилища (б).

1 – плотина ГЭС; 2 – граница области сброса.

Расчет области сброса² за период с 25.05 по 18.10 показал, что в неё входит не более 15% объёма водохранилища, а площадь литоральной и сублиторальной зон в ней не превышает 0.1% от всей площади этих зон. Основные нерестилища промысловых видов рыб и уклей находятся за пределами области сброса. Из этого следует, что даже без учета поведения рыб в зоне влияния водозабора, через ГЭС могут скатиться не более 0.1% обитателей литоральной и сублиторальной зон – личинок и мальков леща, плотвы, густеры и уклей; и не более 15% обитателей пелагиали – личинок и мальков чехони, судака.

Рассмотрим выявленные особенности покатной миграции рыб через водозабор Цимлянской ГЭС.

Видовой состав. Среди покатников через Цимлянскую ГЭС зафиксированы рыбы 15 видов принадлежащие к 5 семействам. Из них массовой оказалась тюлька (84%), часто встречаемыми (11–11%) – сельдь, бычки и укля. В единичных количествах (43–14 экз.) отлавливали плотву, чехонь, леща и судака (табл. 1).

Таблица 1.

Видовой и возрастной состав покатников из Цимлянского водохранилища в период с 25 мая по 18 октября 2005 г.

Вид рыб	Поймано рыб		
	всего, экз.	0+, %	1+, %
Тюлька	14990	9.9	90.1
Сельдь	1927	0.1	99.9
Укля	491	0.4	99.6
Бычки	248	87.5	22.5
Плотва	43	11.6	89.4
Лещ	25	0.0	100.0
Чехонь	21	0.0	100.0
Судак	14	7.1	92.9
Прочие	57	10.5	89.5
Всего	17816	9.6	90.4

² Область сброса – примыкающая к водозабору часть водохранилища, с ее проточными заливами и притоками, которая по своему объёму равновелика объёму сброшенной воды за определенный период.

Как и предполагалось наиболее массовым покатником была тюлька – постоянный обитатель пелагиали. На порядок меньше скачивалось сельди, нерестилища которой расположены дальше от ГЭС, чем у тюльки. Уклеи (обитателя сублиторальной зоны) было поймано в 30 раз меньше, чем тюльки. Для видов с единичной встречаемостью (отловлено менее 45 экз. за 5.5 месяца) сделать какие-либо выводы невозможно. Таким образом, соотношение численности видов среди покатников соответствуют прогнозу, составленному по особенностям ЭЗИС водозабора Цимлянской ГЭС.

Возрастной состав мигрантов из Цимлянского водохранилища существенно отличается от ранее исследованных водохранилищ. За исключением бычков, у остальных видов 90–100% покатников представлены особями старше года. Это связано с двумя факторами. Во первых водозабор ГЭС не забирает воду из литоральной и сублиторальной зон – основного места обитания молодежи фитофильных видов. Во вторых нерестилища рым, молодь которых длительное время обитает в пелагиали, удалены от ГЭС и практически отсутствуют в области сброса. Поэтому молодь рыб, для которой характерно пассивная форма покатной миграции, просто не успевает достигнуть водозабора ГЭС. Даже у такого пелагического вида как тюлька основные места обитания приурочены к заливам водоёмов, которые почти отсутствуют в области сброса. Следовательно в область сброса рыбы попадают в основном за счёт активных кочевков (миграций) – характерных для особей старших возрастных групп.

Анализ **сезонной динамики** покатной миграции подтверждает последнее. Больше половины мигрантов карповых зафиксированы в конце августа – в период отхода рыб от побережья водоёмов. Максимальная концентрация покатников сельди и тюльки отмечена в начале октября. У сельди подобное увеличение интенсивности ската наблюдалось и на Волгоградском водохранилище, и, вероятно, связано с миграцией молодежи и производителей в море. В октябре отмечено и снижение уровня водохранилища, что уменьшило объем пелагиали в заливах (основного места обитания тюльки). Активная миграция тюльки из заливов и обусловила её попадание в область сброса и скат.

Бычки обитали на откосах плотины и дне непосредственно в зоне влияния водозабора ГЭС. Они оказались единственными ви-

дами Цимлянского водохранилища с "классической" сезонной динамикой ската – максимальным скатом личинок летом и постепенное снижение концентрации покатников к осени.

Для **суточной динамики ската** был характерен преимущественный скат в темный период суток. Для тюльки это совпадает с её вертикальными суточными миграциями – ночью она из эпипелагиали опускается в батипелагиаль, то есть экологическую зону наиболее подверженную влиянию водозабора ГЭС. Кроме того, при сближении горизонтов обитания рыб и изъятия стока прекращает работать гидростатический механизм ориентации и тем самым снижается способность рыб сопротивляться стоковым течениям в тёмное время суток.

* * *

Таким образом, приведённые материалы соответствуют прогнозу характеристик покатной миграции рыб, основанному на механизме влияния ЭЗИС на показатели ската рыб из водоёмов. Тем самым подтверждена адекватность концепции экологической зональности изъятия стока на примере водохранилища, не входящего в число водоёмов, использованных при её формировании.

Масштабы покатной миграции. Для 5 видов ГОСНИОРХ выполнил оценку их численности в водохранилище. Сравнение этих оценок с численностью покатников из водоёма и даёт необходимые данные для верификации модели пассивной покатной миграции молоди рыб из водохранилищ. Как показано в табл. 2. только у плотвы наблюдалось удовлетворительное совпадение расчётных и фактических данных. Миграция 4-х видов отличается от её модели. Основная причина этого в том, что в модели заложено равномерное распределение молоди по экологической зоне обитания. А в Цимлянском водохранилище основные нерестилища этих видов расположены в верховьях водоёма. В результате реальная плотность рыб в области сброса оказывается ниже, чем в среднем по водоёму. Естественно, что чем меньше область сброса по отношению ко всему водохранилищу, тем большую ошибку вносит в расчёты постулат равномерной плотности рыб в экологической зоне. В Цимлянском водохранилище это отношение было 0.15, а в исследованных ранее водоёмах 0.68–0.76

Таблица 2.

Результаты моделирования покатной миграции рыб через водозабор Цимлянской ГЭС

Вид рыб	Численность рыб, тыс. экз.		Доля покатников от числа обитателей, %	
	обитателей	покатников	Расчет	Факт
Судак	3750	35	7.50	0.93
Чехонь	11790	8	6.70	0.07
Плотва	9971	42	0.41	0.42
Лещ	25994	15	0.52	0.06
Густера	23259	0.3	0.33	0.001

* * *

Таким образом, проверка модели на водохранилище, не входящем в число водоёмов, использованных для создания и настройки модели, показала, что при малой величине отношения области сброса к площади водоёма возникает ошибка, связанная с постулатом о равномерной плотности рыб в экологической зоне обитания. Для обеспечения точности результатов необходима разработка способов учёта неравномерности распределения рыб внутри одной экологической зоны.

Список литературы

- Биологическое обоснование к прогнозу на 2005 г. по основным рыбохозяйственным подведомственного региона объектам промысла и рыбоводства. (ГосНИОРХ) Волгоградское отделение. Волгоград. 2004. 187 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука. 1999. 255 с.

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ВНЕШНЕГО МАГНИТНОГО ПОЛЯ НА ПОВЕДЕНИЕ *DANIO RERIO*

В.В. Крылов, Е.А. Осипова, В.В. Павлова, В.А. Непомнящих

Институт биологии внутренних вод им И.Д. Папанина РАН

152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, Борок, 109

e-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru

Данио рерио (*Danio rerio* (Hamilton)) является одним из наиболее распространенных модельных организмов для биологических исследований. Поведение данио широко используется в качестве диагностического показателя при оценке влияния разнообразных факторов, включая лекарственные препараты, на животных (Stewart et al., 2011; Stewart et al., 2012). Однако до сих пор крайне мало сведений о влиянии магнитных полей на поведение этих рыб. В лабораториях могут присутствовать магнитные поля с различными параметрами: переменные поля промышленной частоты, генерируемые приборами, и постоянные поля, связанные с использованием намагничивающихся металлических конструкций и постоянных магнитов в оборудовании. Влияние изменений геомагнитного фона на *D. rerio* может привести к искажению экспериментальных данных, получаемых исследователями в различных лабораториях.

Исходя из вышесказанного, целью данной работы было изучить влияние изменений геомагнитного поля (ГМП) на двигательную активность и преимущественное направление движения *D. rerio* в крестообразном лабиринте.

Материалы и методы. Для экспериментов использовали самцов *D. rerio* в возрасте 8 месяцев из линии, которая длительное время культивируется в ИБВВ РАН. Рыбы содержались при температуре 24–26 °С и световом режиме 14 часов день / 10 часов ночь. За три дня до опытов 20 особей *D. rerio* поместили в индивидуальные пластиковые контейнеры, в которых каждая рыба содержалась на протяжении всех экспериментов.

Для генерации магнитных полей использовали три пары взаимно ортогональных колец Гельмгольца диаметром 0.5 м, подключенных к трем источникам постоянного тока АКІР-1103 (Manson Engineering Industrial Limited, Гонконг, Китай). Контроль парамет-

ров ГМП и магнитного поля внутри колец Гельмгольца осуществляли при помощи трехкомпонентного феррозондового магнитометра NV0302A (НПО «ЭНТ», Санкт-Петербург, Россия). В качестве действующих факторов были использованы следующие магнитные условия: 1) инверсия вертикальной компоненты ГМП; 2) инверсия горизонтальной компоненты ГМП; 3) инверсия вертикальной и горизонтальной компонент ГМП (полная инверсия вектора ГМП); 4) поворот горизонтальной компоненты ГМП на 90° по часовой стрелке. Контролем было не модифицированное ГМП.

Опыты проводили в крестообразном лабиринте из белого пластика размером 15×15 см. Длина каждого коридора от его торца до выхода на центральную площадку составляла 6 см, а ширина – 3 см. Лабиринт размещали в центре системы колец Гельмгольца. Коридоры лабиринта ориентировали по сторонам света и равномерно освещали рассеянным светом. В четырех сериях экспериментов исследовали реакцию одних и тех же рыб на предъявление вышеуказанных магнитных условий. Опыты проводились с сентября 2013 г. по март 2014 года. Рыбу помещали в коридор, ориентированный на север, и закрывали выход в лабиринт шторкой из белого пластика. В предварительных экспериментах было установлено, что ориентация коридора, в который помещали рыбу до выхода в лабиринт, не влияет на её поведение в лабиринте. Спустя минуту шторку поднимали, и рыба могла свободно передвигаться. Первые 5 минут данио находились в лабиринте в контрольных условиях, затем с 6-ой по 15-ую минуту рыбам предъявляли один из исследуемых факторов, далее с 16-ой по 25-ю минуту данио снова находилась в лабиринте в контрольных условиях. Для того чтобы в каждой серии экспериментов был синхронный контроль, работали по следующей схеме. В первые сутки десяти рыбам с нечетным порядковым номером из двадцати исследованных с 6-ой по 15-ую минуту предъявляли исследуемый фактор, а рыбы с четными номерами в этот период находились в контрольных условиях. Во вторые сутки наоборот: десять рыб с нечетным порядковым номером с 6-ой по 15-ую минуту находились в контрольных условиях, а рыбам с четными номерами предъявляли исследуемый фактор.

Каждая серия экспериментов длилась 2 дня. Перерыв между сериями экспериментов составлял как минимум 3 дня. Передвиже-

ния рыб фиксировались с помощью видеокамеры Panasonic-НС-Х900М (Япония). Внешние ориентиры были скрыты ширмой из белого пластика. После каждого эксперимента воду в лабиринте заменяли на новую.

При анализе видеозаписи передвижения рыб в крестообразном лабиринте регистрировали общие число и частоту посещений каждого из четырех коридоров. Для оценки влияния магнитных условий на предпочтение посещать отдельные коридоры использовали дисперсионный анализ. Двигательная активность каждой особи данию была индивидуальна. Однако для всех рыб прослеживалась общая тенденция. Максимальная частота посещений различных коридоров наблюдалась в первые 5 минут после помещения рыбы в лабиринт и затем снижалась со временем. Для оценки общей двигательной активности использовали такой показатель как относительная частота посещений различных коридоров в крестообразном лабиринте. Для каждой рыбы определяли частоту посещения различных коридоров в первые 5 минут после помещения в лабиринт и принимали эту величину за 100%. Частоту посещений различных коридоров каждой рыбой в следующие временные промежутки (во время действия фактора в экспериментальных условиях – с шестой по пятнадцатую минуту теста – и на протяжении десятиминутного периода, следующего за предъявлением исследуемого фактора) соотносили с этим индивидуальным показателем. Для оценки достоверности различий в относительной частоте посещений различных коридоров между контрольными и опытными вариантами использовали непараметрический критерий Манна-Уитни.

Результаты. В естественном ГМП рыбы посещали коридоры, расположенные в западно-восточном направлении, чаще, чем те, которые располагались в северно-южном направлении. Статистическим подтверждением этому являются результаты дисперсионного анализа с повторными измерениями, проведенного для контрольных измерений из всех четырех серий экспериментов ($F_{3,76} = 6.97$; $p < 0.001$). При этом предпочтение коридоров рыбами не менялось от теста к тесту. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что инверсия вертикальной компоненты ГМП ($F_{3,15} = 0.76$; $p > 0.05$), инверсия горизонтальной компоненты ГМП ($F_{3,15} = 0.70$; $p > 0.05$) и инверсия горизонтальной и вертикальной компонент

ГМП ($F_{3,15} = 0.70$; $p > 0.05$) не изменяли предпочтение данио посещать коридоры, расположенные в западно-восточном направлении. Однако, во время экспозиции в условиях поворота горизонтальной компоненты ГМП на 90° по часовой стрелке ($F_{3,15} = 4.55$; $p < 0.01$) рыбы предпочитали северный и южный коридоры.

Число посещений различных коридоров каждой рыбой варьировало от 0.8 до 28 за минуту и составляло в среднем 11.94 ± 0.22 . Этот показатель был индивидуален для каждой особи и отражал общий уровень исследовательской активности. Почти во всех вариантах наблюдалось закономерное снижение относительной частоты посещения коридоров со временем. Единственный вариант, который выбивается из этой тенденции – это поворот горизонтальной компоненты ГМП на 90° по часовой стрелке. При экспозиции в таких условиях (с шестой по пятнадцатую минуту теста) частота посещений различных коридоров увеличилась и составила $101 \pm 5.81\%$ по сравнению с этим показателем в первые пять минут теста, тогда как экспозиция рыб во время этого же промежутка в контрольных условиях сопровождалась снижением относительной частоты посещений различных коридоров до $82.33 \pm 3.20\%$ относительно первых пяти минут (различия достоверны при уровне значимости $p < 0.01$, $Z = 3.08$). После экспозиции в ГМП с развернутой на 90° по часовой стрелке горизонтальной компонентой (с шестнадцатой по двадцать пятую минуты теста) частота посещений различных коридоров оставалась довольно высокой ($97.77 \pm 5.24\%$) по сравнению с контролем ($67.03 \pm 3.88\%$). Различия между контролем и опытом были достоверны при уровне значимости $p < 0.001$ ($Z = 3.95$).

Обсуждение. Многие животные в различных ситуациях могут использовать ГМП для определения преимущественного направления движения (Крылов и др., 2014). При этом большое число видов из различных таксонов выбирают посредством магниторецепции единственное направление движения. Среди рыб встречаются примеры предпочтения двух противоположных направлений в различных магнитных условиях. Так в экспериментах Куина и Брэннона годовики нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в условиях закрытого обзора неба ориентировались, используя ГМП. При этом распределение предпочитаемого направления движений, как в ГМП, так и в условиях поворота го-

горизонтальной компоненты ГМП на 90° было бимодальным, а разница между осями этих бимодальных распределений составила 56° (Quinn, Brannon, 1982). Известно также, что эмбрионы кумжи *Salmo trutta* L. (Salmonidae) и радужной форели при инкубации в ГМП после закрытия бластопора перед началом движения обычно ориентированы в направлении северо-запад – юго-восток. Если на естественное поле наложить искусственное того же направления с величиной индукции 0.5 или 1 мТл, то эмбрионы ориентируются в направлении север – юг и северо-восток – юго-запад. Такая же переориентация происходит в случае поворота искусственного магнитного поля на 90° по отношению к ГМП (Formicki et al., 1997). В приведенных примерах, как и в наших экспериментах, рыбы, вероятнее всего, ориентировались относительно горизонтальной компоненты ГМП, не учитывая её направления. Полученные нами результаты указывают на то, что *D. rerio* предпочитали двигаться как в одну, так и в другую сторону перпендикулярно направлению вектора горизонтальной компоненты.

В результате проведенных экспериментов установлено влияние ГМП на ориентационное поведение *D. rerio*. Известно, что многие костистые рыбы используют для магниторецепции специализированные клетки, содержащие магнетит (Крылов и др., 2013). Это соединение было недавно обнаружено и у *D. rerio* (Dixon, 2012). Магнетит, используемый для магниторецепции, накапливается в течение жизни, и магниточувствительность у молодых особей слабее, чем у взрослых рыб (Mann et al., 1988). Вероятно, на данном этапе развития магниточувствительность *D. rerio* обеспечивает лишь осевое восприятие горизонтальной компоненты ГМП. В таких случаях в дополнение к магниточувствительности рыбы используют дополнительную информацию при ориентации. Так, например, годовики нерки выбирали одно преимущественное направление, если кроме восприятия ГМП могли видеть солнце и звезды (Quinn, Brannon, 1982).

Изменение ГМП приводило также к повышению тревожности у рыб в наших опытах, что выражалось в увеличении относительной частоты посещений коридоров в лабиринте при повороте горизонтальной компоненты ГМП на 90° . На основании полученных результатов считаем необходимым предложить исследователям учи-

тывать параметры магнитного фона при планировании поведенческих экспериментов с *D. rerio*.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 14-04-31157-мол_а.

Список литературы

- Крылов В.В., Изюмов Ю.Г., Извеков Е.И., Непомнящих В.А.* 2013. Магнитные поля и поведение рыб // Журнал Общей Биологии, т. 74. № 5. С. 354–365.
- Крылов В.В., Осипова Е.А., Изюмов Ю.Г.* 2014. Ориентационное поведение животных в геомагнитном поле и механизмы магниторецепции // Геофизические Процессы и Биосфера, т. 13. № 4 (в печати).
- Dixson A.* 2012. Zebrafish magnetite and long-lived rohon-beard neurons: expanding our view of two zebrafish sensory systems in development and adulthood // Ph.D., California Institute of Technology, 145 pp.
- Formicki K., Bonislavska M., Jasinski M.* 1997. Spatial orientation of trout (*Salmo trutta* L.) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walb.) embryos in natural and artificial magnetic fields // Acta Ichthyologica et Piscatoria, V. 27. № 2. P. 29–40.
- Mann S., Sparks N.H., Walker M.M., Kirschvink J.L.* 1988. Ultrastructure morphology and organization of biogenic magnetite from sockeye salmon, *Onchorhynchus nerka*: implications for magnetoreception // Journal of Experimental Biology, V. 140. P. 35–49.
- Quinn T.P., Brannon E.L.* 1982. The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts // Journal of Comparative Physiology A, V. 147. P. 547–552.
- Stewart A., Gaikwad S., Kyzar E., Green J., Roth A., Kalueff A.V.* 2012. Modeling anxiety using adult zebrafish: A conceptual review // Neuropharmacology, V. 62. P. 135–143.
- Stewart A., Wong K., Cachat J., Gaikwad S., Kyzar E., Wu N., Hart P., Piet V., Utterback E., Elegante M., Tien D., Kalueff A.V.* 2011. Zebrafish models to study drug abuse-related phenotypes // Reviews in the Neurosciences, V. 22. P. 95–105.

РОЛЬ СЕРТОНИНА И ХОЛЕЦИСТОКИНИНА В РЕГУЛЯЦИИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ РЫБ. ВЛИЯНИЕ БИОТИЧЕСКИХ И АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

В.В. Кузьмина

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, Борок, Ярославская обл.

E-mail: vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru

Пищевое поведение рыб является сложным процессом последовательной смены ряда фаз: рецептивной (фаза готовности к проявлению пищевого поведения), пищевого возбуждения, поиска пищи, консуматорной и фазы покоя (Павлов, Касумян, 1998). Реализация различных фаз пищевого поведения рыб невозможна без участия нервной и эндокринной систем. Твердо установлено, что пищевое поведение рыб, как и других позвоночных, регулируется многоканальной системой, включающей все известные механизмы нервного и гуморального контроля, интеграция которых осуществляется в гипоталамусе при участии других структур мозга. Интеграция сигналов из внешней и внутренней среды организма также осуществляется в гипоталамусе. У млекопитающих потребление пищи стимулируют норадреналин, γ -аминомасляная кислота, галанин и меланинконцентрирующий гормон, а ингибируют серотонин, дофамин, гистамин, кортиколиберин, α -меланоцитстимулирующий гормон, пептид YY, холецистокинин, бомбезин и другие пептиды и амины (обзор: Кузьмина, 2005). При исследовании нейротрансмиттеров, участвующих в центральной регуляции потребления пищи у рыб, также выявлены стимуляторы и ингибиторы. При этом значительное внимание уделяется исследованию ингибиторов питания. Наибольший интерес для понимания механизмов регуляции пищевого поведения рыб представляют серотонин (5-НТ) и холецистокинин (ССК), поскольку и тот, и другой синтезируется как в мозге, так и в кишечнике. Первый по химическому строению относится к биогенным аминам, второй – к нейропептидам. При исследовании рыб доказано ингибирующее влияние на аппетит серотонина (5-НТ), введенного интрацеребровентрикулярно (de Pedro et al., 1998). Есть сведения о том, что ин-

трацеревровентрикулярные инъекции ССК у линя *Tinca tinca* и серебряного карася *Carassius gibelio* уменьшают потребление пищи (Himick, Peter, 1993). Вместе с тем ранее подчеркивалось, что понимание закономерностей пищевого поведения рыб невозможно без анализа взаимодействия всего комплекса центральных и периферических регуляторных механизмов (Kasumyan, Doving, 2003). Исследование влияния введенного внутривентрикулярно и внутримышечно 5-НТ на интенсивность питания и двигательные реакции карпа *Cyprinus carpio* показало, что периферические инъекции этого моноамина вызывают не только уменьшение рациона, но и изменение скорости двигательных реакций рыб (Кузьмина, Гарина, 2013). Цель работы – исследование влияния биотических и абиотических факторов на эффекты серотонина и холецистокинина, участвующих в регуляции пищевого поведения рыб.

Материалы и методы исследования. Проведено 4 серии экспериментов в период 2009–2014 г.г. на сеголетках, годовиках и двухлетках карпа *Cyprinus carpio* L. Масса рыб в первой серии 9.2 ± 0.4 г, во второй серии – 19.4 ± 0.8 г, в третьей серии – 19.4 ± 0.8 г, в четвертой серии – 8.5 ± 0.5 г. После поимки и транспортировки карпов вплоть до начала экспериментов содержали в аквариуме объемом 200 л, с принудительной аэрацией. Температура воды 18–20 °С, освещение естественное. Рыб два раза в неделю (5% от массы тела) кормили желированным кормом с преобладанием белковых компонентов (17.3% белка, 1.7% жира и 0.1% углеводов в расчете на сырую массу). Во второй серии опытов рыб предварительно в течение 2-х мес. в том же режиме содержали на углеводной диете (желированный корм с преобладанием углеводных компонентов: 2.6, 0.3 и 17.2%). Во всех экспериментах формировались группы рыб, по 5 особей. Каждую группу помещали в отдельный непроточный 40-литровый аквариум (площадь дна 30×60 см) с принудительной аэрацией. Температура воды 20 ± 2 °С, режим освещения – 6 ч «свет» (450 лк), 18 ч «темнота» (0.08 лк). В опытах по влиянию освещенности экспериментальных рыб в течение разного времени (до 6 мес.) содержали в условиях «темноты». В четвертой серии опытов в корм рыб вводили ртуть в метилированной форме (0.66 мг /кг), а также добавляли в воду ионы меди и цинка ($ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ и $CuSO_4 \cdot 5H_2O$) в концентрации 1 мкмоль/л. За два дня до опыта рыб переставали кормить.

Регистрировали время нахождения рыб в стартовом отсеке после подъема передней стенки камеры (t_1), время, необходимое для достижения рыбами кормового пятна (t_2) и рацион (R). Условия экспериментов подробно описаны ранее (Кузьмина, Гарина, 2013).

Данные обработаны статистически с использованием приложения EXCEL программы MS Office XP, а также в программе STATISTICA 6.0 Достоверность результатов оценивали по критерию Стьюдента и критерию Фишера (однофакторный дисперсионный анализ) при $p \leq 0.05 - p \leq 0.001$

Результаты. Влияние серотонина и холецистокинина на пищевое поведение карпов. Внутрив брюшинные инъекции 5-НТ и ССК вызывают значительно изменение скорости двигательных реакций и уменьшение рациона. Из-за специфической реакции рыб на введение 5-НТ регистрация параметров их пищевого поведения всегда начиналась через 1 ч после введения 5-НТ. При этом двигательные характеристики рыб под влиянием 5-НТ и ССК изменяются разнонаправленно. Так, время пребывания рыб в стартовом отсеке через 1 ч после введения 5-НТ достоверно увеличивается по сравнению с интактными особями на 55–60%, время достижения кормового пятна – на 80%. После введения ССК величины этих показателей достоверно снижаются на 40–50% и 60% соответственно. Рацион после введения 5-НТ уменьшается на 50–55%, после введения ССК – на 35% по сравнению с интактными рыбами. Важно отметить, что уменьшение рациона в обоих случаях кратковременно и, как правило, через сутки возвращается к норме. Изменение двигательных характеристик во времени носит колебательный характер, что свидетельствует о вовлечении в регуляцию пищевого поведения рыб ряда гормонов, в частности инсулина.

Влияние серотонина на пищевое поведение карпов, содержащихся на белковой и углеводной диетах. Показано, что у рыб, содержащихся на углеводной диете, в большинстве случаев наблюдаются меньшие величины показателей локомоторной активности и большие рациона по сравнению с таковыми рыб, содержащихся на белковой диете. После инъекции 5-НТ значения t_1 у рыб, содержащихся на разных диетах, в большинстве случаев достоверно не различаются. Значения t_2 , напротив, у рыб, содержащихся на углеводной диете, в течение почти всего эксперимента достоверно ниже ($p \leq 0.05 - p \leq 0.001$) по сравнению с рыбами,

содержавшимися на белковой диете. Особенно большие различия наблюдаются через 1 и 5 ч после инъекции: 31.5 ± 9.9 и 28.5 ± 5.7 , а также 6.5 ± 0.9 и 5.0 ± 1.0 с. у первых и вторых соответственно. При этом рацион, как правило, выше у рыб, получавших корм, более богатый углеводами, чем белками: через 24 ч – 22.6 ± 2.2 и 27.8 ± 2.2 , через 29 ч – 18.6 ± 2.8 и 23.0 ± 4.4 экз. личинок хирономид. Максимальные различия ($p < 0.05$) у рыб тех же групп отмечены в конце опыта: через 53 ч – 13.6 ± 3.4 и 25.8 ± 1.7 , через 72 ч – 20.8 ± 3.2 и 29.4 ± 0.4 экз. личинок хирономид. Важно отметить, что эффекты 5-НТ сильнее проявляются у рыб, получавших длительное время корм, содержащий в 6.6 и в 5.7 раз больше белка и жира, но в 172 раза меньше углеводов, чем у рыб, содержавшихся на углеводной диете. При этом 5-НТ в большей степени влияет на величину и динамику двигательных реакций, чем на рацион. Выявленные различия, по-видимому, обусловлены тем, что в пище рыб, получавших белковый корм, выше уровень предшественника 5-НТ триптофана, что способствует увеличению концентрации 5-НТ и уменьшению концентрации кортизола. При этом уровень кортизола также может снижаться за счет более высокого уровня в корме рыб этой группы арахидоновой кислоты. Одновременно за счет триацилглицеринов может повышаться уровень инсулина.

Влияние серотонина и холецистокинина на пищевое поведение карпов в условиях разной освещенности. Освещенность также оказывает значительное влияние на эффекты 5-НТ. Показано, что весной при освещенности 450 лк (контроль) значения t_2 после инъекции 5-НТ в той же концентрации через 1 ч достоверно ($p < 0.05$) увеличиваются (скорость пищевой реакции уменьшается) в 4.5 раза, рацион уменьшается в 1.5 раза. Пребывание рыб в условиях более слабой освещенности (0.08 лк) в течение 1 мес. вызывает ослабление эффектов 5-НТ: скорость пищевой реакции замедляется в 1.8 раза, рацион уменьшается в 1.3 раза. Летом у той же группы рыб при освещенности 450 лк скорость пищевой реакции через 1 ч после инъекции 5-НТ время их пребывания в камере увеличивается в 1.7 раза, скорость пищевой реакции уменьшается – в 12.4 раза, рацион – в 5.8 раза. Пребывание рыб в условиях темноты в течение 6 мес. практически не сказывается на величине t_2 (снижение в 13.5 раза). Вместе с тем t_1 увеличивается в 3.9 раза, а R уменьшается только в 2.5 раза. Под влиянием ССК у контроль-

ных рыб значения t_1 и t_2 достоверно не изменяются (увеличивается или уменьшаются в 1.2 раза соответственно), R увеличивается в 1.4 раза. Пребывание рыб в условиях темноты в течение 6 мес. приводит к увеличению величины t_1 в 4.5, а также уменьшению t_2 и рациона в 1.3 и в 1.2 раза соответственно. Механизмы действия ССК не вполне ясны. Ослабление эффектов 5-НТ, по всей вероятности, обусловлено уменьшением его концентрации в результате синтеза из него мелатонина. Ведущую роль при этом, по-видимому, играют взаимоотношения аналога эпифиза парафиза, обладающего фоточувствительными клетками, и гипоталамо-гипофизарной системы.

Влияние серотонина и холецистокинина на пищевое поведение карпов, в условиях повышенного содержания металлов в пище и воде. Наиболее подробно исследовано влияние на эффекты 5-НТ и ССК тяжелых металлов (ТМ). При изучении воздействия на их эффекты Zn^{+2} , растворенного в воде и действующего в первую очередь на экстракорпоральные сенсорные системы, метилртути (MeHg), входящей в состав пищи, и действующей интракорпорально, а также сочетанного влияния этих ТМ, впервые выявлены существенные различия в их модификаторном действии. Так, в контроле (только 5-НТ) время пребывания рыб в стартовом отсеке в течение 1-х сут. снижается почти в 2 раза, в опыте (при сочетанном действии 5-НТ и MeHg) практически не изменяется. Время достижения кормового пятна у первых увеличивается на 15%, у вторых снижается на 30%. Рацион уменьшается в меньшей степени – на 25 и 15% соответственно. При сочетанном действии 5-НТ и Zn^{+2} значительно увеличивается величина первого параметра (на 50% и более), в то время как значения двух других снижаются на 10 и 15%. При сочетанном действии 5-НТ, MeHg и Zn^{+2} эффекты гормона выражены слабее. Первый параметр увеличивается лишь на 25%, в то время как два вторых снижаются на 10%. Влияние ТМ на эффекты ССК менее значительны по сравнению с таковыми 5-НТ. Негативное влияние ТМ на эффекты 5-НТ и ССК может быть обусловлено снижением их синтеза, что подтверждается данными литературы.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют не только об участии 5-НТ и ССК в регуляции пищевого поведения рыб, опосредованном вовлечением различных систем организма,

но и о значительной зависимости их эффектов от таких биотических и абиотических факторов, как состав пищи, освещенность, а также наличие тяжелых металлов в пище и воде. При этом эффекты 5-HT на пищевое поведение рыб выражены сильнее, чем эффекты ССК.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 13-04-00248).

Список литературы

- Кузьмина В.В. 2005. Физиолого-биохимические основы экзотрофии рыб. М.: Наука. 300 с.
- Кузьмина В.В., Гарина Д.В. Влияние периферически введенного серотонина на пищевую и двигательную активность карпа *Cyprinus carpio* L. // Биол. Внутр. Вод. №1. С. 73–81.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. Структура пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- de Pedro N., Pinillos M.L., Valenciano A.I., Alonso-Bedate M., Delgado M.J. Inhibitory effect of serotonin on feeding behavior in goldfish: Involvement of CRF // Peptides. 1998. V. 19. N 3. P. 505–511.
- Himick B.A., Peter R.E. ССК/gastrin-like immunoreactivity in brain and gut, and ССК supression of feeding in goldfish // Am. J. Physiol. 1993. V. 267. P. 841–851.
- Kasumyan A. O., Doving K.B. Taste preferences in fishes // Fish&Fisheries. 2003. V. 4. № 4. P. 289–347.

АЛГОРИТМЫ КОЛИЧЕСТВЕННОГО АНАЛИЗА ПОВЕДЕНИЯ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТА

**В.А. Куликов¹, Ю.П. Сапожникова², С.В. Кирильчик²,
Л.В. Суханова², О.Ю. Глызина², В.М. Яхненко²**

*¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт автоматики и электрометрии Сибирского отделения
РАН, Новосибирск, Россия;*

*² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Лимнологический институт Сибирского отделения РАН, Ир-
кутск, Россия, jsap@mail.ru*

Основной целью работы явилась адаптация имеющегося программного комплекса регистрации поведения EthoStudio для качественного анализа поведения единичной особи байкальского омуля (ориентации рыб и траектории движения) и количественного анализа (перемещение стаи, средняя скорость в стае) поведения стаи байкальского омуля в аквариумах и садках для изучения поведения, обусловленного действием сигналов различного происхождения. Тестовые эксперименты проводили с одиночными половозрелыми особями байкальского омуля посольской популяции, а также группой особей (по 5–10 штук), содержащихся в течение 3 месяцев на Большереченском рыбоводном заводе при средней температуре 4.2 °С и нормальном кислородном режиме. В опытах использовали чугунные ванны размером 1x5x1.3 м, ограничивая исследуемую плоскость до видимой в объективе видеокамеры – 1x1.7 м. Рыб содержали в опыте при ежедневной стимуляции разночастотным звуком до 1.5 месяцев.

Эксперимент сводится к тесту открытого поля. Тестирование проводится на ярко освещенной арене белого цвета. Объект помещается на эту арену и в течение определенного времени измеряется его двигательная активность после подачи звукового сигнала разной частоты, на который ранее у рыб был воспитан условный рефлекс. Задача систем автоматизации этологического эксперимента заключается в измерении пройденного пути и нахождении областей предпочтения рыб, по которым можно

судить о его чувствительности к звуковому сигналу определенной частоты и интенсивности.

В ходе работы был разработан ряд алгоритмов, позволяющих получить оценку стайного поведения особей байкальского омуля. Алгоритмы можно разделить на три группы: общие алгоритмы, алгоритмы количественного анализа поведения и алгоритмы качественного анализа поведения. В данной статье приводятся данные об алгоритмах количественного анализа поведения байкальского омуля в условиях эксперимента, которые позволяют вычислять грубые показатели, не зависящие от поведения единичных особей, а описывающие все стаю как один большой объект. Предложенные алгоритмы работают как с одной особью, так и с множеством особей, находящихся в стае.

Быстрый алгоритм выделения граничных точек на изображениях. В качестве предварительной фильтрации во многих алгоритмах обнаружения объектов лежит анализ высокочастотных компонент изображения. Данные области соответствуют границам объектов, поэтому разработка быстрого и помехоустойчивого алгоритма выделения границ является актуальной задачей. Был предложен метод выделения граничных точек на яркостных изображениях, основанный на субпиксельном вычислении перепада яркости. На фрагмент 4×4 пикселя метод дает возможность вычисления 12 направлений перепада, при этом трудоемкость алгоритма составляет $\sim 34 * N$ атомарных операций.

Если полагать, что состоящие из граничных точек контуры на изображениях допускают кусочно-линейную аппроксимацию и в некоторой области Ω контур может быть аппроксимирован прямой линией, проходящей через центр области. Если не вводится предположение о характере поведения сигнала между отсчетами, то число возможных направлений разделяющей прямой определяется числом возможных разбиений области Ω на две подобласти Ω_1 и Ω_2 .

Пусть изображение $d(i,j)$ задано в узлах прямоугольной решетки (i,j) и область Ω представляет собой квадратный фрагмент изображения $d(i,j)$, $i,j=1,\dots,n$ с длиной стороны n . Прямая проходит через центр области с координатами $((n+1)/2, (n+1)/2)$ и разбивает Ω на две подобласти Ω_1 и Ω_2 с равным количеством точек. Необходимо в этих подобластях рассчитать заданные

статистические характеристики. Поскольку ориентация прямой неизвестна, то необходимо произвести расчет для всех возможных разбиений области Ω .

Предполагая, что каждая точка изображения может быть граничной точкой, определяем область Ω каждой точки и рассчитываем максимальное значение критерия отличия для всех возможных разбиений области Ω на Ω_1 и Ω_2 . Если при вращении разделительной прямой вокруг центра прямая проходит через точку изображения, то изменяется разбиение подобластей и вновь получившиеся подобласти Ω_1 и Ω_2 отличаются только на две точки, которые перемещаются из Ω_1 и Ω_2 в подобласти Ω_1 и Ω_2 . На этом принципе строится алгоритм.

Рассмотрим, например, множество Ω , которое состоит из 4×4 точек $d(i,j)$, $i,j = 1, \dots, 4$, а разделяющая прямая проходит через центр $(2.5, 2.5)$ (Рис. 1).

d11	d12	d13	d14
S11		S12	
d21	d22	d23	d24
X			
d31	d32	d33	d34
S21		S22	
d41	d42	d43	d44

Рис. 1. Структурный элемент оператора. X – точка, в которой происходит поиск перепада, S11, S12, S21, S22 – суммы элементов в областях 2×2 пикселя.

Для такой области возможны 6 вариантов разбиения Ω на подобласти Ω_1 и Ω_2 и, следовательно, возможно расположение разделительной прямой в 6 секторах. Если контур находится в множестве Ω и критерием его наличия является перепад яркости, то его значение будет равно максимальной разности между суммами значений яркостей подобластей Ω_1 и Ω_2 . Вычисление значений разбиений области Ω на подобласти Ω_1 и Ω_2

осуществляется в два этапа: предварительное суммирование и вычисление изменений.

Этап предварительного суммирования заключается в измерении яркости элементов с размером 2×2 :

$$\begin{aligned} S_{11} &= \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 d(i,j) & S_{12} &= \sum_{i=1}^2 \sum_{j=3}^4 d(i,j) \\ S_{21} &= \sum_{i=3}^4 \sum_{j=1}^2 d(i,j) & S_{22} &= \sum_{i=3}^4 \sum_{j=3}^4 d(i,j) \end{aligned} \quad (1)$$

Этап предварительного суммирования (1) по четырем фрагментам требует 12 операций сложения. Используя полученные предварительные суммы, вычисляются значения разности между яркостями подобластей Ω_1 и Ω_2 для шести направлений разделяющей прямой:

$$\begin{aligned} J_1 &= S_{11} + S_{21} - S_{12} - S_{22} \\ J_2 &= J_1 + 2(d(4,3) - d(1,2)) \\ J_3 &= J_1 + 2(d(1,3) - d(4,2)) \\ J_4 &= S_{12} + S_{11} - S_{22} - S_{21} \\ J_5 &= J_4 + 2(d(3,4) - d(2,1)) \\ J_6 &= J_4 + 2(d(3,1) - d(2,4)) \end{aligned} \quad (2)$$

Расчет значения разницы для каждого направления состоит из двух операций сложения (вычитания) и одной операции умножения, что составляет в общей сумме 18 операций. Из полученных значений критериев яркости J_1, \dots, J_6 , выбирается направление с наибольшей абсолютной величиной критерия:

$$\begin{aligned} J(k) &= J_k \\ l &= \underset{k=1, \dots, 6}{\operatorname{argmax}} (|J(k)|), \end{aligned} \quad (3)$$

а значения критерия будет равно:

$$X = |J_l| \quad (4)$$

Направления перепада вычисляется по формуле:

$$D = l * \operatorname{sign}(J_l) \quad (5)$$

Было рассмотрено нахождение контуров по яркостям, однако, если необходимо определять контуры по локальным дисперсиям, то, рассчитывая по аналогии с формулами (1), (2) суммы квадратов величин, можно получить критерий перепада локальных дисперсий.

Аналогичным образом можно создать алгоритм для любого размера локальной окрестности. Например, для фрагмента 6×6 точек получаем возможность определения 14 направлений элемента контура. Дальнейший анализ полученного поля критериев и направлений строится на пороговой обработке.

Проведено сравнение с существующими методами выделения граничных точек на изображении, показано, что предложенный алгоритм более устойчив к шуму «соль и перец», стабильнее определяет направление перепада и имеет больший отклик на сигнал.

Использование данного алгоритма позволило с большей достоверностью определять граничные точки на изображениях экспериментов с целью автоматического обнаружения границ арены и объектов на ней.

Для автоматизации измерения параметров поведения группы ее можно рассматривать как один большой объект со своей скоростью, дисперсией, центром масс. Основной задачей был выбор критериев, адекватно отражающий изменение в поведении стадии на внешний раздражитель и показателей позволяющих обобщенно описывать параметры поведения за все время эксперимента.

Описание стайного поведения с помощью межкадровой разности. Критерий основан на исследовании изменений силуэта изображения объекта исследования. Пусть имеется последовательность двуградационных (бинаризованных) изображений арены с находящимся на ней рыбами, построенная по порогу θ . Выбранный порог максимальным образом дискриминирует пиксели, ассоциированные с телом животного, от пикселей, ассоциированных с фоном:

$B(\theta, x, y, t) = \begin{cases} 1 & \in \text{объект} \\ 0 & - \text{иначе} \end{cases},$	(6)
---	-----

где θ – порог бинаризации, x и y – координаты пикселя на изображении. Параметр t обозначает номер текущего кадра.

Для заданной области степень изменения силуэта объекта в моменты времени t_1 и t_2 может быть оценена как:

$M(\theta, t_1, t_2) = \sum_x \sum_y B(\theta, x, y, t_1) \otimes B(\theta, x, y, t_2),$	(7)
--	-----

где \otimes – исключающее «или».

Измеряя изменение силуэта группы, в последовательных кадрах мы можем оценить динамику активности:

$A(\theta, t) = M(\theta, t, t - 1),$	(8)
---------------------------------------	-----

Если показатель активности (8) просуммировать по всем кадрам и нормировать на их число, то получим общую оценку активности стаи за весь эксперимент:

$T(\theta) = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^N A(\theta, t),$	(9)
--	-----

Работа по изучению поведенческих механизмов адаптации сиговых рыб является отдельным блоком в рамках бюджетной темы ЛИН СО РАН № VI.50.14 «Молекулярная экология и эволюция живых систем Центральной Азии на примере рыб, губок и ассоциированной с ними микрофлоры». Работа выполнена благодаря программе РАН «Виварии и коллекции клеточных культур, уникальных штаммов бактерий, микроорганизмов, коллекций растений» и гранта РФФИ № 14-04-01242 «Изучение наследственно обусловленных адаптаций симпатрических популяций сиговых рыб с использованием молекулярно-генетических, биохимических и поведенческих методов исследования».

МЕХАНИЗМЫ ПРЕОДОЛЕНИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ У МИНОГ

А.В. Кучерявый

*Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург, Россия
scolopendra@bk.ru*

Возобновившийся в последние пятнадцать лет интерес к полевым исследованиям биологии миног, вкупе с современными молекулярными и биохимическими методами, в значительной степени пошатнули преобладавшие на протяжении второй половины XX века взгляды на систематику миног, которая базируется на теории сателлитных видов. В данной работе невозможно обсудить все неразрешимые проблемы, с которыми она сталкивается, поэтому мы остановимся только на одной, возможно, наиболее значимой. О нересте миног многие исследователи (Савваитова, Максимов, 1978; Cochran et al., 2008; Lasne et al., 2010; Hume, 2013; Кучерявый и др., 2007 и мн. др.). Авторы выделяют две формы нерестового поведения: парный и групповой нерест. Мы определили восемь механизмов, приводящих к выметыванию половых продуктов, а также несколько поведенческих паттернов, снижающих отбор половых партнеров по размерному критерию (Кучерявый и др., 2010). Мы также высказывали предположение, что резидентные ♀♀ могут подкладывать икру во время группового нереста.

В 2014 году мы провели наблюдения за нерестовым поведением тихоокеанской миноги *Le. camtschaticum* и серию экспериментов по искусственному оплодотворению на протоке Радуга (Биостанция Радуга, ИБВ РАН, р. Камчатка), которые значительно расширили наши знания.

Результаты и обсуждение полевых наблюдений. Сроки нереста. Производители на выбранном нерестилище были отмечены 28.06, изначально были представлены только мелкими резидентными ♀♀. Формирование преднерестовых групп началось 04.07 С 06.07 по 17.07 были проведены ежедневные наблюдения. 19, 21 и 24 были проведены съемки, позволившие установить время завершения нереста.

Численность и соотношение полов на нерестилище. Начало активного нерестового поведения было связано с выравниванием соотношения полов на нерестилище. С 04.07 до 08.07 соотношение полов колебалось в пределах 1:1–2:1 (в пользу ♀♀). Вероятно, ♂♂ подходят к нерестилищу, проверяя готовность ♀♀ к нересту, в то время как ♀♀ постоянно находятся на нерестилище, подготавливая грунт для будущих гнезд. Начиная с 09.07 соотношение полов относительно выравнилось. Для исследованного нерестилища было отмечено два пика нерестовой активности особей – 09.07 и 15.07. Второй пик был связан с появлением на нерестилище крупных паразитических производителей. Несмотря на их незначительную долю на нерестилище (до пяти особей за день наблюдений на несколько десятков резидентных миног), их аттрактивность довольно высока. К завершению нерестового периода на нерестилище увеличилась доля ♀♀.

Нерестовые группы: динамика и распределение. Как и на изученных ранее нерестилищах, нерест был представлен двумя этологическими типами – парный и групповой. Парный нерест был зафиксирован только для мелких непаразитических производителей, проходил на мелководье. Доля особей нерестующих в паре составляла от 0 до 10–20% от нерестовых групп за день наблюдений. Чаще парный нерест наблюдали в начале нерестового периода, когда численность особей была не столь высока. Он происходил в прибрежных участках, которые с понижением уровня воды большей частью оголились. В то же время, с понижением уровня наблюдали смещение нерестовой массы в направлении стрежня и увеличение числа особей в преднерестовых нерестовых группах и числа самих групп.

Начало группового нереста было зафиксировано одновременно с парным. Число групп за день наблюдений постоянно изменялось, так как миноги постоянно перемещались, разрушая одну группу, присоединяясь к другим или образуя новые. В среднем в начале и в конце нереста число особей в преднерестовой группе составляло около семи экземпляров, в его пики – 17–20. Клубки при групповом нересте формировали 2–4 особи. Наблюдаемый нерестовый участок постоянно перекапывался вновь подходящими производителями.

Новые паттерны нерестового поведения. В отличие от наблюдений на р. Колкавеем, миноги на протоке Радуга помимо типич-

ных грунтов, нерестились среди затопленной древесной растительности, коряг – в тени от других объектов, несмотря на то, что нерест проходил в ранние часы (с 06.00 до 15.00, с пиком около 08.00) и часто при высокой облачности. Несмотря на ранние часы наблюдений (и ежедневный высокий процент отбора особей с нерестилища), подавляющее число самых мелких непаразитических ♀♀ были выбиты, что позволяет сделать заключение об однопорционном икрометании. У миног также вероятно возможно подкладывание икры ♀♀. Подобное явление было замечено и в ходе проведенных наблюдений. Некоторые особи выбирают места впереди преднерестовой группы, на расстоянии примерно половины – одной длины тела. Если у них есть возможность прикрепиться к довольно крупному камню, то в момент формирования другими особями клубка, они совершают конвульсивные движения телом, подобные тем, что характерны для особей участвующих в выметывании половых продуктов. Мы не можем однозначно утверждать, что в этот момент у них также происходит вымет, но подобное явление было зафиксировано не однократно.

Аттрактивность полов оценить затруднительно. Однако, исследуя распределения полов в преднерестовых группах, можно с осторожностью заключить, что ♀♀ играют определяющую роль в формировании преднерестовых групп (особенно в начале нереста). Преднерестовые группы, состоящие исключительно из ♂♂ составляют от 0 до 7% от исследованных за день наблюдений (исключительно в начале нерестового цикла). Смещение соотношения полов в преднерестовой группе может достигать соотношения 1:7 (в пользу ♀♀) независимо от начала, середины или конца периода активного нереста. Как уже отмечалось, до начала нереста и по его завершении на нерестилище представлены в основном ♀♀.

Экспериментальные работы. Параллельно с полевыми работами мы проводили эксперименты по искусственному оплодотворению миног, установлению характеристик икры, выживанию потомства. В зависимости от эксперимента, икру оплодотворяли одним из способов.

1. Оплодотворение *большого количества икры*. Часть икры или икру от одной или нескольких ♀♀ сцеживали в стальную чашку, активировали в 250–300 мл речной воды в течение 3–5 минут, постоянно раскачивая, так, чтобы икры распределилась в один

слоей по дну и стенкам чашки. После этого воду из чашки сливали, и в активированную икру сцеживали сперму от одного или нескольких ♂♂. Раскачивая чашку в течение 1–3 минут, распределяли сперму по всей поверхности слоя икры. Затем снова наливали воду, и оставляли чашку на 7–10 минут. Оплодотворенную икру промывали 2–3 раза и распределяли по чашкам Петри.

2. В том случае, если необходимо было оплодотворить *малое количество икры* (до 200 штук), сперму сцеживали в сухую чашку Петри, добавляли икру и 7 мл воды. Через 10 минут половые продукты аккуратно промывали с помощью пипетки и заполняли чашки речной водой на 2/3.

Изменения некоторых характеристик икры. Неоплодотворенные икринки миног имели грушевидную форму, были клейкими. При активации водой, у них отделялась прозрачная оболочка, сам ооцит чаще (но не всегда) приобретал округлую форму. После оплодотворения икра теряла клейкость. Икринки или оставались на дне, или флотировали в толще. При соприкосновении с предметами опускались на дно.

Скрещивание разных форм. Возможность скрещивания между разными «видами» миног ставится под сомнение. Мы провели ряд скрещиваний и искусственную инкубацию икры. Инкубацию проводили в затемненном помещении при температуре 12–18 °С (суточные колебания). Икру (59 скрещиваний) раз в сутки промывали, отбирали отход, сменяли воду. Т.к. большее количества материала, начиная со ст. 10 (нейрула) было зафиксировано для последующих биохимических экспериментов (исследования по экспрессии генов у эмбрионов), здесь можно только сказать, что независимо от того, какие формы миног и их комбинаций подверглись скрещиванию был получен положительный результат. При всех скрещиваниях эмбрионы довольно успешно развивались до ст. 15–16 (вылупление и прорыв жаберных щелей).

Жизнеспособность половых клеток. Эксперименты показали, что активированная водой сперма теряет свою жизнеспособность уже через 10 минут. Для того чтобы понять, как долго сохраняется фертильность икры, была поставлена серия скрещиваний (икру от одной резидентной самки оплодотворяли спермой резидентных самцов) через разные промежутки времени после активации. Оплодотворение проводили по схеме 2. Личинки развивались в

течение 14 дней, после чего была определена их итоговая выживаемость (табл. 1).

Таблица 1.

Результаты эксперимента по оплодотворению икры через разные промежутки времени после активации

Время активации, мин	n	Концентрация, шт/см ²	Выживаемость, %
O ₀	174	4.51	73.6
O ₅	194	5.04	16.0
O ₁₀	191	4.96	13.6
O ₁₅	150	3.90	34.7
O ₂₀	140	3.63	21.4
O ₂₅	121	3.14	38.0
O ₃₀	138	3.58	15.2
O ₄₀	162	4.21	11.7
O ₆₀	125	3.25	3.2

Статистический анализ не выявил достоверной корреляции между плотностью посадки икры, но выявил обратную связь со временем задержки оплодотворения в 61% случаев ($p=0.01$).

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы:

1. Предпочтение миногами группового типа нереста и пространственная организация особей на нерестилище могут обеспечивать снижение репродуктивной изоляции и отбор против парного типа нерестового поведения, так как икра отложенная на мелких участках погибает с их обсыханием.

2. Высокая аттрактивность крупных особей и большая привлекательность самок, предопределяют формирование группового типа нерестового поведения.

3. Поведение самок, особенности и довольно долго сохраняющаяся фертильность икры также приводят к снижению потенциальной репродуктивной изоляции между формами.

Список литературы

Кучерявый А.В., Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2010. Нерестовое поведение у тихоокеанской миноги. Гетерогамия как фактор сохранения эволюционного стазиса. Материалы IV Всерос.

- конференции с международным участием «Поведение рыб». Борок. М.: Акварос. С. 195–202.
- Кучерявый А.В., Савваитова К.А., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2007. Половой диморфизм и некоторые особенности нерестового поведения тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* // Вопросы ихтиологии. т. 47. № 4. с. 462–466.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1978. О нересте тихоокеанских миног рода *Lampetra* в связи с проблемой таксономического статуса мелких форм // Вопросы ихтиологии. т. 18. вып. 4. с. 636–641.
- Cochran P.A. 2008. Observation on giant American brook lampreys (*Lampetra appendix*) // Journal of Freshwater Ecology. v. 23. No. 1. p. 161–164.
- Hume J.B., Adams C.E., Mable B., Bean C.W. 2013b. Sneak male mating tactics between lampreys (Petromyzontiformes) exhibiting alternative life-history strategies // Journal of Fish Biology. v. 82. p. 1093–1100.
- Lasne E., Sabatier M.-R., Evanno G. 2010. Communal spawning of brook and river lampreys (*Lampetra planeri* and *L. fluviatilis*) is common in the Oir River (France) // Ecology of Freshwater Fish. v. 19. p. 323–325.

СЕНСОРНОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ МРАМОРНОГО ГУРАМИ *TRICHOPODUS TRICHOPTERUS*

Е.А. Марусов

*Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, emarus44@mail.ru*

Пищевое поведение рыб имеет сложную структуру и регулируется всеми органами чувств (Павлов, Касумян, 1998; Pavlov, Kasumyan, 2002). Степень участия различных рецепторных систем в обеспечении пищедобывательного поведения определяется уровнем их функционального развития и особенностями экологии данного вида рыб. Роль зрения и химической рецепции достаточно хорошо исследованы. Другие сенсорные системы изучены не так детально и на меньшем количестве видов. В этом плане представляют определенный интерес рыбы, имеющие усы и другие выросты на теле, такие как удлинённые плавники, снабженные многочисленными наружными вкусовыми почками и хорошо развитыми тактильными органами (Kasumyan, 2011). Длинные нитевидные брюшные плавники являются характерным признаком гурами рода *Trichopodus*. Целью нашей работы было оценить степень участия и роль различных рецепторных систем в пищевом поведении мраморного гурами *T. trichopterus*.

Наблюдения за питанием сухим плавающим кормом и живыми личинками хирономид проводили при дневном освещении в аквариумах при групповом содержании рыб. Реакцию на водный экстракт личинок и оценку скорости потребления определенного числа живых или обездвиженных личинок проводили на одиночных интактных, зрительно депривированных особях и рыбах с удаленными лучами брюшных плавников. В каждой группе было по 6 рыб (TL 80–95 мм). Зрительную депривацию (удаление роговицы, стекловидного тела и хрусталика) и ампутацию брюшных плавников проводили при холодовой анестезии. Работу на одиночных рыбах проводили в слабопроточных аквариумах объемом 7.2 л (площадь дна 30×20 см) с замкнутой циркуляцией воды через угольно-гравийный биофильтр. Грунт в аквариумах отсутствовал. Температура воды поддерживалась в пределах 24–25 °С. Пищевые экстракты поступали в аквариум по трубке со скоростью 0.025

л/мин в течение 5 мин. В качестве контроля вводили с той же скоростью чистую воду, взятую из биофилтра, перед каждым опытом с экстрактом. Регистрировали количество поклевки и суммарное время пищевой поисковой реакции на 1/3 площади дна аквариума вблизи от подающей трубки. Для статистического анализа использовали t-тест Стьюдента и критерий Вилкоксона.

При питании плавающим на поверхности воды сухим кормом рыбы выставляют брюшные плавники вперед и в стороны, как бы контролируя пространство вблизи себя, но не поднимают их вверх к корму. Касаний плавниками корма не происходит и при прицельном схватывании под контролем зрения личинок хирономид в толще воды или со дна. Гурами, лишены зрения, плавают медленнее, брюшные плавники направляют вперед и двигают ими в разные стороны, как бы проверяя пространство перед собой. Отыскивая живых личинок хирономид рыбы, наклонившись, касаются дна плавниками, а также губами и нижней поверхностью головы. Схватывание пищевого объекта происходит только после случайного прикосновения губами. Касания брюшными плавниками не стимулируют схватывание, но могут усилить поисковую активность. Удаление брюшных плавников у незрячих рыб приводит в первые сутки к случайным столкновениям с препятствиями, но затем ориентация, поисковое поведение и обнаружение корма восстанавливаются.

Введение в аквариумы с одиночными интактными гурами экстракта личинок хирономид (0.1 г/л) вызывает только у некоторых рыб кратковременное привлечение, слабый придонный поиск и редкие единичные тестирующие поклевки без прикосновений брюшными плавниками к поверхности дна. Зрительно депривированные рыбы после восстановительного периода проявляют на пищевой экстракт с исходной концентрацией 0.01 г/л статистически достоверное увеличение времени поисковой реакции. Те же рыбы после удаления брюшных плавников увеличивают по сравнению с контролем количество тестирующих поклевки и время пищевого поиска на вводимые экстракты концентрацией 0.01 и 0.001 г/л (Таблица 1).

Таблица 1.

Продолжительность пищевого поиска и число тестирующих поклевок, проявляемых зрительно депривированными мраморными гурами с интактными и удаленными свободными лучами брюшных плавников на растворы экстракта личинок хирономид и чистой воду (контроль) за 5 минут стимуляции ($M \pm m$).

Рыбы	Экстракт личинок, г/л	Пищевой поиск, сек	Тестирующие поклевки	Число опытов
Зрительная депривация, 2 мес	контроль 0.01	0.83±0.25	2.00±0.65	24
		1.71±0.35*	3.88±0.92	24
Зрительная депривация, 4 мес и удаление плавников, 1.5 мес	контроль 0.01	1.77±0.43	2.20±0.69	30
		5.57±0.84***	9.50±1.71***	30
	контроль 0.001	2.13±0.41	2.40±0.60	30
		3.20±0.34*	6.40±0.96***	30

Примечание: $M \pm m$ – средняя, ошибка средней; отличия от контроля достоверны при p : * – < 0.05 , *** – < 0.001

Одиночным зрительно депривированным рыбам до и после удаления брюшных плавников вносили в аквариумы по 3 крупных живых личинок хирономид компактной группой. Рыбам с удаленными плавниками предлагали таким же образом и обездвиженных кратковременным помещением в горячую воду личинок. В каждом опыте продолжительностью 5 минут регистрировали время потребления каждой личинки. В каждом из трех вариантов было проведено по 48 опытов. Было показано, что рыбы, лишённые зрения за 2.5 месяца до начала опытов, не успевали найти и съесть всех личинок (среднее число потребленных – 1.43). Те же рыбы через 1 месяц после удаления у них брюшных плавников (3.5 месяца после лишения зрения) потребляли в среднем 2.0 живых личинки (35.3% опытов с потреблением всех 3 личинок) и 2.4 обездвиженных (63.3% опытов с потреблением всех). Среднее время потребления первой личинки снижалось в каждом следующем варианте опытов (147.1, 101.8 и 66.2 сек у зрительно депривированных рыб с интактными плавниками – живые личинки, у тех же рыб с удаленными брюшными плавниками – живые и обездвиженные личинки соответственно). Время потребления 3-ей личинки также

было меньше в последнем варианте (--, 166.7 и 151.3 сек). Однако все эти различия не достигали порога достоверности из-за большого разброса данных.

Проведенные эксперименты показывают, что при высокой прозрачности воды и достаточной освещенности ведущей сенсорной системой в пищевом поведении является зрение. Полная зрительная депривация рыб исключает возможность точной дистантной локализации объекта питания. Это приводит к изменению стереотипа пищедобывательного поведения с «броскового» на «придонно-поисковый», вынуждая использовать для схватывания корма контактные сенсорные системы. Характер поискового поведения таких особей изменяется. Они чаще опускаются ко дну, совершают пищевые поисковые проплывы с касанием субстрата нижней поверхностью головы и тестирующими поклевками. Колебания воды, вызванные внесением в аквариум порции корма, иногда активируют спонтанный придонный поиск. Направленный придонный поиск у зрительно депривированных рыб, основанный главным образом на функции обоняния, проявляется у мраморных гурами очень слабо из-за сравнительно низкой, как показали наши опыты, обонятельной чувствительности. Оказавшись в месте нахождения корма рыбы, случайно коснувшись его губами, обнаруживают пищевой объект и схватывают его после предварительной оценки сенсорных качеств наружным вкусом и, возможно, тактильными рецепторами, расположенными на поверхности кожи головы. Зрительно депривированные особи с интактными и удаленными брюшными плавниками не отличаются по характеру пищевого поиска, что свидетельствует о незначительной роли удлинённых лучей плавников при обнаружении и тестировании пищевых объектов.

После зрительной депривации пищевое поведение восстанавливается сравнительно медленно. Одновременно происходит снижение пороговых концентраций пищевого запаха, вызывающего пищевое поисковое поведение, и увеличение числа тестирующих поклевок. Вероятно, это связано с компенсаторными процессами усиления роли других рецепторных систем после выпадения функций ведущей (Марусов, 1997; Касумян, Марусов, 2002, 2007). Удаление брюшных плавников, возможно, также вносит дополнительные эффекты в протекающее динамическое замещение одной афферентации другими. С увеличением продолжительности сен-

сорной депривации наблюдается тенденция к улучшению и других показателей интенсивности питания – увеличению скорости отыскания и потребления каждого следующего кормового объекта и их количества за определенное время опыта.

Скорость потребления живых и обездвиженных личинок примерно равна, что может свидетельствовать о незначительной роли сейсмодативной чувствительности в ориентации на подвижные кормовые организмы. Несколько меньшее время, затрачиваемое рыбами на потребление обездвиженного корма, вероятно связано с тем обстоятельством, что живые личинки быстро расползаются в разные стороны и часто оказываются в углах аквариума, становясь менее доступны рыбам, осуществляющим случайные, не направленные поисковые проплывы. В случае нахождения группы неподвижных личинок в одном и том же месте повышается вероятность контакта с ними и их обнаружения. Ускоренному поеданию следующего объекта также способствует часто наблюдаемое усиление локальной поисковой активности незрячих рыб в зоне обнаружения и схватывания корма.

Таким образом, зрение является ведущей рецепцией в пищедобывательном поведении мраморных гурами. Роль обоняния в отыскании корма гораздо менее значима в связи с относительно невысокой чувствительностью этих рыб к пищевым запахам. Слуховая и сейсмодативная рецепции не позволяют гурами точно определять местоположение подвижного кормового объекта, однако возможно могут стимулировать спонтанный поиск при внесении корма в аквариум. Сенсорное оснащение удлинённых лучей брюшных плавников не используется рыбами для отыскания и определения пригодности объектов для пищевого потребления. Для оценки качества корма оказывается достаточным контакт губами и тестирующие поклевки с участием вкусовой и тактильной рецепции.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 12-04-00389)

Список литературы

Касумян А.О., Марусов Е.А. 2002. Поведенческие ответы гольяна *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) на химические сигналы в норме и после острой и хронической аносмии // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 684–696.

- Касумян А.О., Марусов Е.А.* 2007. Хеморецепция у хронически аносмированных рыб: феномен компенсаторного развития вкусовой системы // *Вопр. ихтиологии*. Т. 47. № 5. С. 684–693.
- Марусов Е.А.* 1997. Особенности реагирования беломорской трески и молоди беломорской кумжи на корм и пищевые химические стимулы // *Вопр. ихтиологии*. Т. 37. № 1. С. 138–142.
- Павлов Д.С., Касумян А.О.* 1998. Структура пищевого поведения рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- Kasumyan A.O.* 2011. Tactile reception and fish behaviour // *J. Ichthyol.* V. 51. № 11. P. 1035–1103.
- Pavlov D.S., Kasumyan A.O.* 2002. Feeding diversity in fishes: trophic classification of fish // *J. Ichthyol.* V. 42. Suppl. 2. P. S137-S159.

ПРИВЛЕКАТЕЛЬНОСТЬ ЗАПАХОВ КОРМОВЫХ ОРГАНИЗМОВ ДЛЯ РЫБ

Е.А. Марусов

Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, emarus44@mail.ru

Объекты питания рыб могут быть источником химических сигналов – пищевых запахов, вызывающих поисковую реакцию. Хемосенсорные свойства кормовых организмов мало изучены, что не позволяет оценить значение обонятельной рецепции рыб в обеспечении пищевого выбора. Задачей работы было исследование обонятельной привлекательности для рыб различных гидробионтов (беспозвоночных животных и растений), являющихся потенциальными объектами питания, а также оценка особенности пищевого поведения рыб, интенсивности ответов, вызываемых водными экстрактами различных кормовых организмов, и возможных различий в силе реакции.

Эксперименты были выполнены на лишенной зрения плотве *Rutilus rutilus* в возрасте 1+ (TL 75–85 мм). Ослепление проводили путем каутеризации роговицы, хрусталика и стекловидного тела под холодовым наркозом за 3.5 мес до опытов. Использовались также слепые пещерные рыбы *Astyanax fasciatus* (TL 55–62 мм). Рыб каждого вида поодиночке размещали в 6 одинаковых слабопроточных аквариумах (30.5×20.5×14.5 см, уровень воды 12 см) с замкнутой циркуляцией воды через угольно-гравийный биофильтр. Грунт в аквариумах отсутствовал. Пищевые экстракты поступали в аквариум по трубке со скоростью 0.025 л/мин в течение 3-х минут в общий постоянный проток воды в аквариуме (0.075 л/мин). В качестве контроля вводили с той же скоростью чистую воду, взятую из биофильтра. Период акклимации к условиям опыта составлял 2 недели. В ходе эксперимента каждой рыбе сначала подавали чистую воду (контроль), а затем водный раствор экстракта определенного корма. Все растворы использовали не более чем через 3 ч после приготовления. В течение одного экспериментального дня проводили на одной и той же особи не более двух предъявлений раствора экстракта, интервал между опытами составлял не менее 3 ч. Каждый стимул подавали в 4-х повторно-

стях в разные экспериментальные дни. После опытов часть воды в аквариумах заменяли свежей. Рыб кормили живыми личинками комаров один раз в сутки до насыщения, в экспериментальные дни – по окончании опытов.

В качестве пищевых стимулов использовали разные концентрации (0.001 и 0.00001 г/л) водного экстракта мотыля – живых личинок комаров (сем. Chironomidae), а также экстракты замороженных личинок комаров, нитчатки (*Cladophora sp.*) и коммерческих мороженных кормов для рыб – дафнии (монокультура *Daphnia magna*), артемии (*Artemia salina*) и циклопа (*Hemidiaptomus sp.*). Поведенческий ответ рыб оценивали количественно по суммарному времени проявления пищевого поискового поведения (поиск с характерным плаванием в наклонном положении с касанием субстрата передней частью головы, тестирующие поклевки) вблизи источника химического стимула (1/4 площади дна аквариума) с помощью ручного секундомера в течение всего периода подачи стимульного раствора. Для статистической обработки данных использовали критерий Вилкоксона для сопряженных пар (T).

Выяснено, что водные экстракты личинок хирономид вызывают выраженный пищевой поиск у зрительно депривированной плотвы и слепых пещерных рыб – привлечение к источнику химического стимула, значительное увеличение двигательной активности, зигзагообразные проплывы, «круги» и «восьмерки» с малым радиусом поворотов и с наклоном тела под углом 30–40° и больше и касанием дна губами и нижней челюстью, спонтанные частые хватательные движения ртом у дна. Достоверно отличающиеся от контроля ответы рыбы обоих видов проявляли на все предъявленные концентрации экстракта живых и мороженных личинок комаров ($p < 0.001$). Плотва проявляла пищевые реакции на экстракты дафний ($p < 0.001$) и циклопов ($p < 0.01$). Экстракты артемии и нитчатки не вызывали достоверного увеличения продолжительности реагирования рыб по сравнению с контролем (чистая вода) ($p > 0.05$) (Рисунок 1). Слепые пещерные рыбы не проявляли пищевых реакций, отличных от контроля, на экстракты дафний, циклопов и артемии ($p > 0.05$) (Рисунок 2).

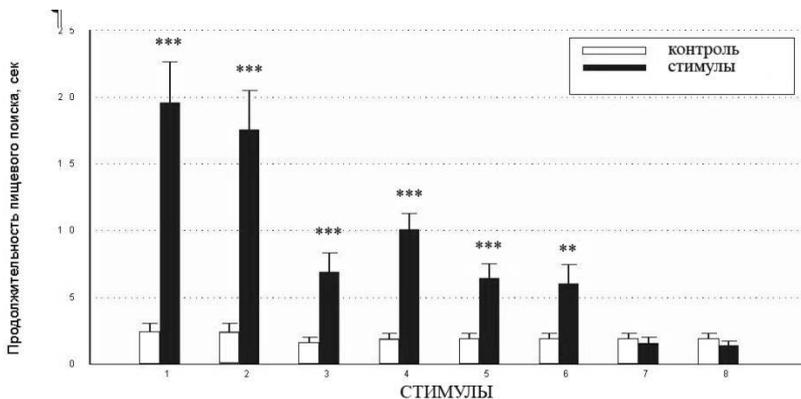


Рис. 1. Средняя продолжительность пищевого поиска (сек за 3 мин стимуляции) одиночной ослепленной плотвы на экстракты разных кормовых организмов и чистую воду (контроль) ($M \pm m$). Стимулы: Экстракты: 1, 2, 3 и 4 – Мотыль. 5 – Дафния. 6 – Циклоп. 7 – Артемия. 8 – Нитчатка. (1, 2 и 3 – живой корм. 4, 5, 6, 7 и 8 – мороженный корм). Концентрация экстракта: 1 – 10^{-3} г/л; 2, 4, 5, 6, 7 и 8 – 10^{-4} г/л; 3 – 10^{-5} г/л. Отличия достоверны относительно контроля при p : ** - < 0.01 , *** – < 0.001

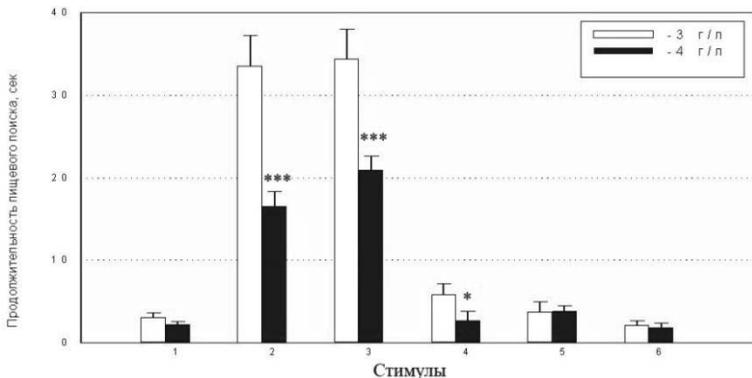


Рис. 2. Средняя продолжительность пищевого поиска (сек за 3 мин стимуляции) одиночной слепой пещерной рыбы на экстракты разных кормовых организмов и чистую воду (контроль) ($M \pm m$). Стимулы: 1 – Контроль. Экстракты: 2 и 3 – Мотыль. 4 – Дафния. 5 – Циклоп. 6 – Артемия. (2 – живой корм. 3, 4, 5, 6 – мороженный корм). Отличия относительно концентрации 10^{-3} г/л достоверны при p : * – < 0.05 , *** - < 0.001

У плотвы различия по интенсивности ответов отсутствовали ($p > 0.05$) в следующих парах стимулов: экстракты живых личинок комаров в концентрации 0.001 и 0.0001 г/л; живых личинок комаров (0.00001) и дафний; живых личинок комаров (0.00001) и циклопов; мороженных личинок комаров и циклопов; дафний и циклопов; артемии и нитчатки. Минимальные различия в реакциях ($p < 0.05$) были выявлены между запахами мороженных личинок комаров и дафний; циклопов и артемий; циклопов и нитчатки. Во всех остальных вариантах сравнений достоверность различий имела второй или третий уровень значимости (Таблица 1)

Таблица 1.

Достоверность отличий среднего времени пищевого поиска одиночной ослепленной плотвы на экстракты кормовых организмов

	Мотыль живой, 10 ⁻⁴ г/л	Мотыль живой, 10 ⁻⁵ г/л	Мотыль мороз. 10 ⁻⁴ г/л	Дафния мороз. 10 ⁻⁴ г/л	Циклоп мороз. 10 ⁻⁴ г/л	Артемия мороз. 10 ⁻⁴ г/л	Нитчатка мороз. 10 ⁻⁴ г/л
Мотыль, 10 ⁻³ г/л	--	***	**	***	**	***	***
Мотыль, 10 ⁻⁴ г/л		***	**	**	**	***	***
Мотыль, 10 ⁻⁵ г/л			**	--	--	***	***
Мот. мороз. 10 ⁻⁴ г/л				*	--	***	***
Дафния, 10 ⁻⁴ г/л					--	***	***
Циклоп, 10 ⁻⁴ г/л						*	*
Артемия, 10 ⁻⁴ г/л							--

Примечание: отличия достоверны при p : * – < 0.05 , ** – < 0.01 , *** – < 0.001 ¹ – мотыль мороженный

Слепые пещерные рыбы проявляли пищевые реакции только на экстракты живых и мороженных личинок комаров. Экстракты других объектов, являющихся потенциальными кормовыми организмами и вызывающих ответы у плотвы, для пещерных рыб оказались не эффективны. На все использованные пищевые стимулы при попарном сравнении (кроме пары дафния – циклоп) рыбы проявили достоверные отличия в интенсивности реакций на обе из использованных концентраций или хотя бы на одну из них (Таблица 2).

Таблица 2.

Достоверность отличий среднего времени пищевого поиска одиночной слепой пещерной рыбы при действии экстрактов разных кормовых организмов

	Мотыль морож.	Дафния морож.	Циклоп морож.	Артемия морож.
Мотыль живой	--/*	***/**	***/**	***/**
Мотыль морож.		***/**	***/**	***/**
Дафния морож.			--/--	***/--
Циклоп морож.				--/**

Примечание: отличия достоверны при $p: * - < 0.05$, $** - < 0.01$, $*** - < 0.001$ До косой черты – концентрация экстрактов 10^{-3} г/л; после косой черты – концентрация экстрактов 10^{-4} г/л.

Как показали наши опыты, характер пищевого поискового поведения не претерпевает существенных изменений при использовании экстрактов различных потенциальных кормовых организмов. Однако интенсивность ответов, которую оценивали по суммарному времени проявления реакции, менялась при изменении концентрации одного и того же пищевого экстракта. Время реагирования на запахи разных пищевых объектов при использовании одинаковых концентраций экстрактов также в большинстве случаев достоверно различалось. Это может свидетельствовать о вероятном различии в восприятии разных использованных в опытах запахов. Плотва с высоким уровнем достоверности различает почти все предъявленные экстракты. Слепые пещерные рыбы также с различной интенсивностью отвечают на разные запахи, включая экстракты циклопов и артемии, хотя интенсивность реакций на них не достигала уровня достоверных отличий от контроля.

Таким образом, экстракты разных гидробионтов, являющихся потенциальными объектами питания плотвы и слепой пещерной рыбы, вызывают различные по интенсивности поисковые пищевые реакции. Привлекательность запахов и продолжительность вызываемого ими пищевого поиска зависят от концентрации стимула и, возможно, от качественных характеристик его источника. Такие различия могут обеспечивать пищевой выбор и являться одним из механизмов избирательности питания у рыб, основанном на обонятельном восприятии кормовых объектов и плотности их кормовых пятен.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 13-04-00711)

ОЦЕНКА ВКУСОВОЙ ПРИВЛЕКАТЕЛЬНОСТИ ИСКУССТВЕННЫХ И НАТУРАЛЬНЫХ СТИМУЛОВ И ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ АСТИАНАКСА *ASTYANAX FASCIATUS*

Е.С. Михайлова, М.И. Виноградская, А.О. Касумян

*Московский Государственный Университет им. М.В.Ломоносова,
Москва, Россия, elena_mikhailova@mail.ru*

Вкусовая система рыб обладает большой структурной и функциональной пластичностью, способностью к компенсаторному развитию у особей после искусственно вызванной хронической сенсорной депривации. Однако каких-либо изменений в проявлении вкусовых ответов, опосредуемых внутриротовой вкусовой рецепцией, у сенсорно депривированных рыб не выявлено (Касумян, Сидоров, 2012). Возможно, что для возникновения таких изменений требуется время, соизмеримое с длительностью жизни не отдельных особей, а многих поколений. В связи с этим объектом нашего исследования была выбрана слепая форма пресноводной пещерной рыбы астианакса *Astyanax fasciatus*, у которой в результате эволюционного регресса, вызванного существованием в пещерах на протяжении более 500000 лет, в раннем онтогенезе происходит редукция глаз и полная потеря зрения.

Опыты проведены на 14 половозрелых особях слепой формы астианакса (L = 5.9 см, 4.8 г). Во время эксперимента рыбы содержались поодиночке в небольших аквариумах (5л) при температуре 25°C. В каждом эксперименте фиксировали продолжительность поиска рыбой гранулы, удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта, определяли число схватываний гранулы и потребление. Вкусовыми стимулами были сахароза, CaCl₂, NaCl, лимонная кислота (0.1 М), 21 свободная аминокислота (Рис. 1), 18 органических кислот (0.1 М) (Рис. 2), а также водные экстракты различных гидробионтов (Рис. 3). Тестируемые вещества, вместе с красителем (Ронсеау 4R, 5 мкМ) вносились в агар-агаровый (2%) гель. Выполнено 3187 опытов.

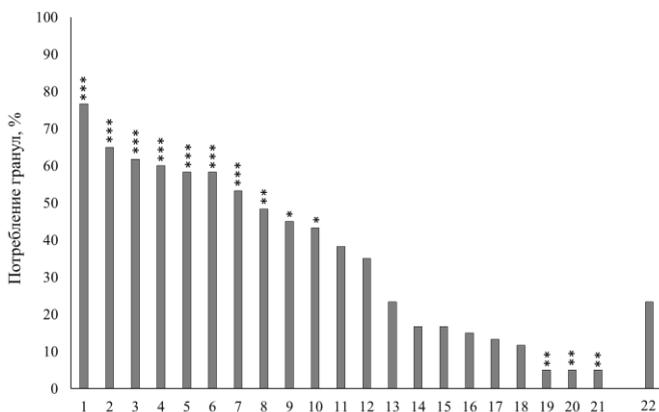


Рис. 1. Вкусовая привлекательность свободных аминокислот для астианакса *Astyanax fasciatus*. 1 – глутамин (0.1 М), 2 – аланин (0.1 М), 3 – цистеин (0.1 М), 4 – пролин (0.1 М), 5 – метионин (0.1 М), 6 – валин (0.1 М), 7 – глицин (0.1 М), 8 – аспарагин (0.1 М), 9 – глутаминовая кислота (0.01 М), 10 – аспарагиновая кислота (0.01 М), 11 – норвалин (0.1 М), 12 – треонин (0.1 М), 13 – аргинин (0.1 М), 14 – лизин (0.1 М), 15 – серин (0.1 М), 16 – гистидин (0.1 М), 17 – лейцин (0.01 М), 18 – тирозин (0.001 М), 19 – фенилаланин (0.1 М), 20 – триптофан (0.01 М), 21 – изолейцин (0.01 М), 22 – контроль. *, **, *** – достоверность отличия от контроля $p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.001$

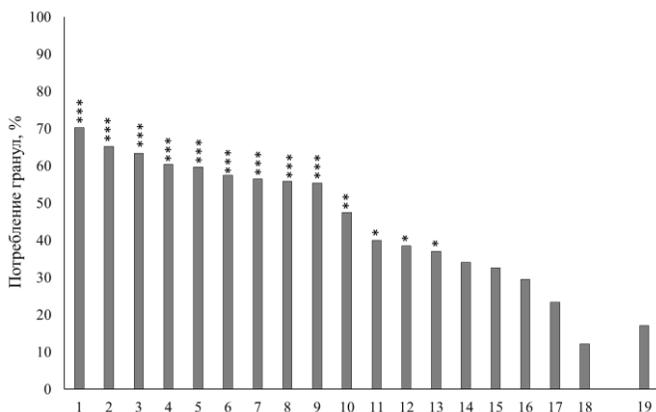


Рис. 2. Вкусовая привлекательность органических кислот для астианакса *Astyanax fasciatus*. 1 – малеиновая, 2 – малоновая, 3 – аскорбиновая, 4 – гликолевая, 5 – α -кетоглутаровая, 6 – яблочная, 7 – адипиновая, 8 –

лимонная, 9 – щавелевая, 10 – винная, 11 – капроновая, 12 – янтарная, 13 – пропионовая, 14 – муравьиная, 15 – борная, 16 – уксусная, 17 – масляная, 18 – валериановая, 19 – контроль. *, **, *** – см. Рис. 1.

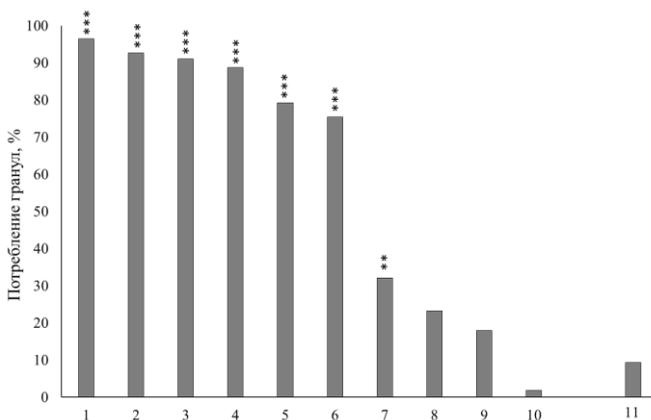


Рис. 3. Вкусовая привлекательность экстрактов гидробионтов для астианакса *Astyanax fasciatus*. 1 – коретра *Chaoborus sp.*, 2 – каланида *Hemidiaptomus sp.*, 3 – артемия *Artemia salina*, 4 – дафния *Daphnia magna*, 5 – трубочник *Tubifex sp.*, 6 – личинки хирономид *Chironomidae* – 175г/л, 7 – морская звезда *Fromia milleporella*, 8 – голотурия *Holothuria atra*, 9 – голотурия *Pseudocolochirus violaceus*, 10 – серая жаба *Bufo bufo* (кожа) – лиофилизат, 10г/л, 11 – контроль. **, *** – см. Рис. 1.

До внесения гранулы рыбы спокойно плавают, перемещаясь по всему аквариуму, часто двигаются вдоль стенок, задерживаясь около распылителя воздуха и обогревателя. Траектории движения обычно эллипсовидные и ∞-образные. После попадания гранулы в аквариум, поведение рыбы в течение некоторого времени сохраняется. И только через 15–20 с происходит обнаружение гранулы: рыба уходит с привычной траектории, прямолинейно направляется в зону падения гранулы, опускается ко дну. Дальнейшее поведение обычно протекает по одному из двух сценариев и зависит от индивидуальных особенностей каждой особи. Одни рыбы (≈85%) наклонялись под углом 55° ко дну и начинали «простукивать» (делать выпады, открывая при этом рот) выбранную зону дна. Двигаются рыбы по круговым и эллипсовидным траекториям небольшого диаметра (до 5 см) или зигзагами. Другие особи (≈15%) дно не «простукивали», а двигались по дну по все уменьшающимся кру-

говым траекториям иногда совершая прямолинейные выпадения в сторону. Период поиска наиболее привлекательных по вкусу гранул был короче, чем контрольных, но отличие недостоверно. Натываясь на гранулу, и те, и другие рыбы схватывали ее целиком. Среди классических вкусовых веществ, только лимонная кислота повышала потребление гранул – почти в 3 раза относительно контроля (70.8% и 24.0%). Гранулы с лимонной кислотой схватывались рыбами большее число раз и дольше удерживались во рту. Среди аминокислот 10 были привлекательными по вкусу, 8 индифферентными и 3 детеррентными (Рис. 1).

Гранулы с аминокислотами (исключение валин) рыбы достоверно реже, чем контрольные схватывали повторно. Наиболее часто потребление или окончательный отказ от гранулы происходил после первого схватывания. Гранулы с привлекательными аминокислотами достоверно дольше удерживались рыбами, с детеррентными аминокислотами – меньшее время, однако относительно контроля это отличие не всегда было достоверным. Значимо отличалось удержание гранул с триптофаном после первого схватывания, и гранул с триптофаном и изолейцином в течение всего опыта.

Большинство органических кислот (13) обладает привлекательным вкусом для астианакса, 5 кислот имеют индифферентный вкус. Детеррентные органические кислоты не обнаружены (Рис. 2). Гранулы с органическими кислотами рыбы подвергали более длительному тестированию, чем контрольные, как после первого схватывания, так и в течение всего опыта. Число повторных схватываний гранул с органическими кислотами было таким же, что и контрольных.

Все водные экстракты гидробионтов, являющихся потенциальными пищевыми объектами для различных видов рыб, обладали высокопривлекательными свойствами для астианакса и повышали потребление гранул в 8–10 раз относительно контроля (Рис. 3). Следует отметить, что гранулы с этими экстрактами потреблялись лучше, чем гранулы с наиболее привлекательной для астианакса аминокислотой – глутамином (76.7%). Экстракт морской звезды *Fromia milleporella* также обладал привлекательным вкусом. Экстракты обоих видов голотурий (*Holothuria atra* и *Pseudocolochirus violaceus*) и экстракт серой жабы *Bufo bufo*, обладающие для многих видов рыб сильным детеррентным действием (Мантейфель,

Решетников, 2001; Касумян, Тинькова, 2014), имеют индифферентный вкус для астианакса. Однако экстракт кожи жабы был единственным стимулом в этой серии опытов, который приводил к снижению потребления гранул относительно контроля, хотя и недостоверному. При сравнении потребления гранул с экстрактом кожи жабы и с экстрактами голотурий обнаруживаются достоверные отличия (*Holothuria atra*, $p < 0.001$ и *Pseudocolochirus violaceus*, $p < 0.01$). В наших опытах из 55 предъявлений рыбам гранул с экстрактом кожи серой жабы отмечен лишь один случай потребления, который скорее всего был случайным. Поэтому мы предполагаем, что данный экстракт все же обладает детеррентными свойствами и для астианакса.

Широкий спектр привлекательных по своим свойствам стимулов из разных групп используемых веществ по-видимому может быть объяснен обитанием рыб в олиготрофных пещерах, где количество кормовых объектов имеет сезонный характер, а также связано с тем, что астианакс обладает очень хорошим аппетитом и потребляет даже незнакомый корм, который отвергается другими харациновыми рыбами (Hubbs, Innes, 1936).

Работа осуществлена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 13-04-00711).

Список литературы

- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2012. Влияние длительной аносмии, совмещенной с зрительной депривацией, на вкусовую чувствительность и пищевое поведение радужной форели *Oncorhynchus mykiss* // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 116–126.
- Касумян А.О., Тинькова Т.В. 2014. Распространение детеррентности как способа химической защиты у гидробионтов коралловых рифов Вьетнама // ДАН. Т. 454. №2. С. 237–240.
- Мантейфель Ю.Б., Решетников А.Н. 2001. Избирательность потребления хищниками головастика трех видов бесхвостых амфибий // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 2. С. 150–156.
- Hubbs C. L., Innes W. T. 1936. The first known blind fish of the family Characidae: A new genus from Mexico // Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. V. 342. P. 1–7.

ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЗВУКОГЕНЕРАЦИЯ У ГУРАМИ РОДА *TRICHOPODUS*

Е.С. Михайлова, А.О. Касумян, М.И. Виноградская
Московский Государственный Университет им. М.В.Ломоносова,
Москва, Россия, elena_mikhailova@mail.ru

Поведение рыб, связанное с обнаружением и потреблением пищевых объектов разнообразно по своему проявлению и имеет сложную структуру. Оно регулируется всеми органами чувств, однако окончательное решение о заглатывании или отвергании пищи рыба принимает, основываясь на внутриротовой вкусовой рецепции (Павлов, Касумян, 1998). Целью настоящей работы было исследование пищевого поведения и определение вкусовых предпочтений к некоторым веществам и натуральным стимулам у гурами рода *Trichopodus*. Гурами представляют интерес в связи с тем, что в отличие от многих других изученных рыб имеют хорошо развитые тактильные органы – удлинённые свободные лучи в грудных плавниках, а также способны к звукогенерации.

Работа выполнена на мраморном *T. trichopterus* (TL 75–95 мм, 28 экз.) и жемчужном гурами *T. leerii* (TL 50–55 мм, 15 экз.). В опытах использовали гранулы из агар-агарового геля (2%), содержащего краситель Ронсеау 4R (5 мкМ) и одно из тестируемых веществ: классические вкусовые вещества (сахароза, CaCl₂, NaCl – 10%, лимонная кислота – 5%), 21 свободную аминокислоту (L-изомеры, 0.1–0.001 М) или один из комплексных стимулов (водный экстракт личинок хирономид, *Chironomidae sp.* – 175г/л, лиофилизаты морской звезды *Fromia milleporella*, двух видов голотурий, *Pseudocolochirus violaceus* и *Holothuria atra* и кожи серой жабы *Bufo bufo* – 10г/л). Контрольные гранулы содержали только краситель. Размер гранул – длина 4 мм, диаметр 1.35 мм. В опытах регистрировали число схватываний, продолжительность удержания гранулы как при первом схватывании, так и суммарно за все время опыта. Рыб содержали в аквариумах объемом 5л (*T. leerii*) или 10 л (*T. trichopterus*) при температуре воды 26 °С. Всего выполнено 2592 опыта на мраморном гурами и 1626 опытов на жемчужном гурами. Для статистического анализа использованы кри-

терии χ^2 и U -критерий Манна-Уитни. Индекс вкусовой привлекательности веществ вычисляли по формуле:

$$\text{Ind}_{\text{pal}} = \frac{R - C}{R + C} \times 100$$

где Ind_{pal} – индекс вкусовой привлекательности вещества, R- потребление гранул с веществом,%, C – потребление контрольных гранул, %.

Гранулы, подаваемые поштучно одиночным особям, схватываются во время медленного оседания ко дну, при этом рыбы часто касаются гранулы губами по несколько раз, не беря ее в рот. Заглатывание или окончательный отказ от потребления происходят часто после нескольких быстрых повторных опробований, тестирований, схватываний гранулы. Во время этих действий изо рта и жаберных отверстий рыб могут выходить пузырьки воздуха. Частичная потеря воздуха, необходимого гурами для дыхания, может приводить к более частым подъемам питающихся рыб к поверхности воды и таким образом делать рыб более заметными и доступными для хищников. При манипуляциях с гранулами, а также при питании живыми личинками хирономид гурами обоих видов издают хорошо слышимые отрывистые звуки – щелчки. Они возникают, когда рыбы совершают резкие короткие движения вперед-назад за счет взмахов грудными плавниками, прикосновении к объекту и схватывании его со дна. Звуки от единичных до нескольких десятков в течение отдельного опыта издают все подопытные рыбы, но по числу производимых звуков особи могут различаться в 2–3 раза. Способность гурами генерировать звуки при питании обнаружена впервые. Известно, что звуки у этих рыб возникают благодаря «струнному механизму» – вибрации сухожилий при взмахах грудными плавниками. Такие звуки обычно регистрируются при агрессивно-иерархических взаимодействиях (Ladich et al., 1992) и нересте (Ladich, 2007). Можно предположить, что диапазон звуковой коммуникации у гурами шире, чем считалось ранее, и включает также взаимоотношения при питании, как у некоторых других видов рыб.

У обоих видов лимонная кислота, NaCl и CaCl₂ не влияют на потребление гранул рыбами, тогда как экстракт личинок хирономид усиливает потребление. Сахароза повышает потребление гранул у жемчужного гурами, но снижает у мраморного (Рис. 1). С

повышением потребления гранул увеличивается число их повторных схватываний и длительность удержания во рту.

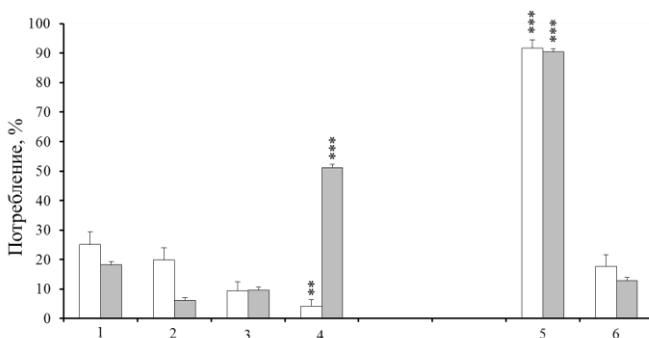


Рис. 1. Вкусовая привлекательность классических вкусовых веществ для мраморного гурами *Trichogaster trichopterus sumatranus* (белые столбцы) и жемчужного гурами *Trichogaster leeri* (серые столбцы). 1 – лимонная кислота, 2 – CaCl_2 , 3 – NaCl , 4 – сахароза, 5 – экстракт мотыля, 6 – контроль. ** и *** – достоверность отличия от контроля $p < 0.01$ и $p < 0.001$

Свободные аминокислоты по вкусовым свойствам для обоих видов могут быть разделены на привлекательные, индифферентные и детеррентные. Однако доля аминокислот разного вкусового качества у двух видов гурами сильно различается. Так для мраморного гурами большинство аминокислот (14 из 21) принадлежат к группе высокопривлекательных, 6 – к группе индифферентных и только одна аминокислота достоверно снижает потребление гранул в сравнении с контролем (Рис. 2). У жемчужного гурами наблюдается противоположная ситуация. Только 2 аминокислоты достоверно увеличивают потребление гранул, 6 не оказывают значимого влияния на потребление, а 13 достоверно снижают потребление гранул (Рис. 2). Совпадает отношение этих видов рыб только к вкусу двух аминокислот – серину и аланину, которые для обоих видов являются высокопривлекательными. Все аминокисло-

ты, индифферентные для мраморного гурами, для жемчужного гурами являются детеррентными, а среди 6 индифферентных для жемчужного гурами аминокислот 5 являются высокопривлекательными для мраморного гурами, а одна (тирозин) – единственной для этого вида детеррентной по вкусу аминокислотой.

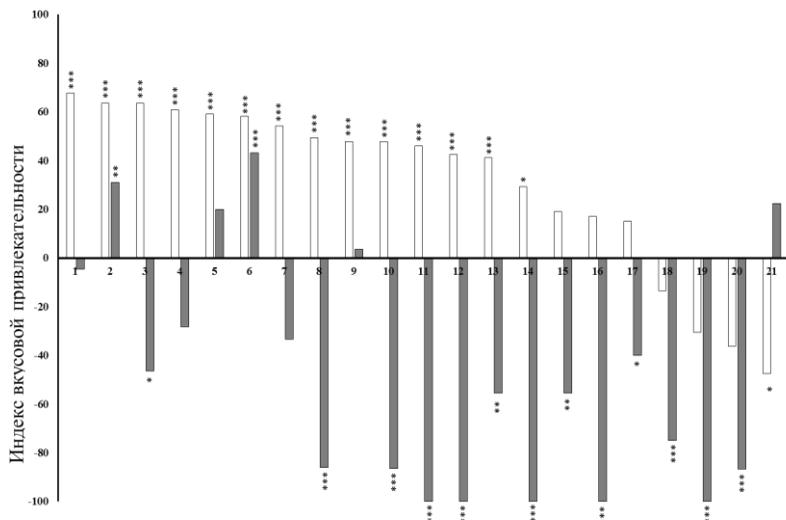


Рис. 2. Индекс вкусовой привлекательности свободных аминокислот у мраморного гурами *Trichogaster trichopterus sumatranus* (белые столбцы), и жемчужного гурами *Trichogaster leeri* (серые столбцы). 1 – пролин (0.1 M), 2 – серин (0.1 M), 3 – треонин (0.1 M), 4 – цистеин (0.1 M), 5 – глицин (0.1 M), 6 – аланин (0.1 M), 7 – норвалин (0.1 M), 8 – фенилаланин (0.1 M), 9 – валин (0.1 M), 10 – метионин (0.1 M), 11 – гистидин (0.1 M), 12 – аспарагиновая к-та (0.01 M), 13 – глутамин (0.1 M), 14 – аспарагин (0.1 M), 15 – лизин (0.1 M), 16 – глутаминовая к-та (0.01 M), 17 – изолейцин (0.01 M), 18 – лейцин (0.01 M), 19 – аргинин (0.1 M), 20 – триптофан (0.01 M), 21 – тирозин (0.001 M). *, **, *** – достоверность отличия от контроля $p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.001$

Для жемчужного гурами связь между потреблением гранул и числом их повторных тестирований не выявлена, тогда как у мраморного гурами такая связь хорошо выражена – наиболее привлекательные гранулы мраморным гурами реже подвергаются повторным тестированиям. Общим в поведении тестирования гранул

у обоих видов является то, что привлекательные гранулы рыбы достоверно дольше удерживают в ротовой полости как после первого схватывания, так и суммарно за все время опыта.

Если же рассматривать опыты, завершившиеся потреблением гранулы, отдельно от опытов, завершившихся отказом от потребления, то для обоих видов для всех использованных в работе веществ можно отметить общие закономерности. Так потребляемые гранулы в 2–3 раза чаще подвергаются повторным тестированиям и в 3–4 раза более длительному удержанию за все время опыта, чем отвергнутые.

Кроме химически чистых веществ в работе были использованы натуральные экстракты гидробионтов, накапливающие в себе естественные детергенты (Мантейфель, Решетников, 2001; Касумян, Тинькова, 2013, 2014). Проведенные опыты показали, что водные экстракты кожи серой жабы (потребление гранул – 0%; $p < 0.001$) и обоих видов морских тропических голотурий *Holothuria atra* (потребление гранул – 0%; $p < 0.001$), *Pseudocolochirus violaceus* (потребление гранул – $9.7 \pm 5.4\%$; $p < 0.05$) обладают для гурами отталкивающими свойствами, а присутствие в гранулах экстракта морской звезды значимо не влияет на их потребление ($23.3 \pm 7.9\%$; $p > 0.05$). Все гранулы с детергентными по вкусовым свойствам экстрактами рыбы реже подвергали повторным тестированиям, продолжительность которых была короче, чем при тестировании контрольных гранул. Полученные данные подтверждают гипотезу о широкой межвидовой эффективности естественных детергентов для рыб.

Работа осуществлена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 13-04-00711) и Программы «Ведущие научные школы» (контракт НШ–2666.20144).

Список литературы

- Мантейфель Ю.Б., Решетников А.Н. 2001. Избирательность потребления хищниками головастика трех видов бесхвостых амфибий // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 2. С. 150–156.
- Касумян А.О., Тинькова Т.В. 2013. Вкусовая привлекательность различных гидробионтов для плотвы *Rutilus rutilus*, горчача *Rhodeus sericeus amarus* и радужной форели *Oncorhynchus mykiss* // Вопр. ихтиологии. Т. 53, № 4, с. 479–489.

- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1998. Структура пищевого поведения рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- Ladich F. 2007. Females whisper briefly during sex: context- and sex-specific differences in sounds made by croaking gouramis // *Animal Behav.* V. 73. P. 379–387.
- Ladich F., Brittinger W., Kratochvil H. 1992. Significance of Agonistic Vocalization in the Croaking Gourami (*Trichopsis vittatus*, Teleostei) // *Ethology*. V. 90. № 4. P. 307–314.
- Касумян А.О., Тинькова Т.В. 2014. Распространение детеррентности как способа химической защиты у гидробионтов коралловых рифов Вьетнама // *ДАН*. Т. 454. №2. С. 237–240.

ПОВЕДЕНИЕ, ВЕНТИЛЯЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ И РИСК ЗАРАЖЕНИЯ ПАРАЗИТАМИ У РЫБ

В.Н. Михеев¹, А.Ф. Пастернак²

¹ Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия,
vicnikmik@gmail.com

² Учреждение Российской академии наук Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия,
pasternakanna@hotmail.com

Основная задача свободно плавающего в толще воды паразита – найти хозяина. Она включает поиск, выбор подходящего хозяина, прикрепление к нему или проникновение в него, если речь идет об эндопаразитах. Если хозяином служит рыба, то угнаться за ней и преодолеть многослойный барьер покровов большинству паразитов необычайно трудно. Даже такие хорошие пловцы как эктопаразитические ракообразные сем. Argulidae не преследуют рыб, а «зависают» в толще воды и делают резкий бросок, когда рыба находится не дальше 10–15 см от них (Mikheev et al., 2000). Парящие в воде церкарии трематод *Diplostomum pseudospathaceum* реагируют на рыбу (второй промежуточный хозяин) лишь с расстояния в несколько миллиметров (Naas et al., 2002), но и в этом случае они могут прикрепиться к слизистой поверхности, лишь если рыба движется не слишком быстро. Другими словами, тактика активного преследования хозяина для церкарий диплостомума, как и для большинства паразитов рыб, мало пригодна.

Довольно давно было обнаружено, что основная часть церкарий *D. pseudospathaceum* проникает в рыбу через переднюю часть тела (White et al., 1991). С помощью микрорадиографии обнаружена высокая концентрация диплостомул в жабрах (Höglund, 1991). Удивительно, что эти важные факты не привлекли внимания исследователей в области экологической паразитологии, которых интересуют поведенческие и физиологические аспекты взаимодействий в системе паразит-хозяин. Проверив результаты Уайта с соавторами (White et al., 1991) (они использовали рыб, подвергавшихся перед тестом наркозу), мы в опытах без применения наркоза получили в точности такие же результаты – около 80% церка-

рий попадает в рыбу через переднюю часть тела. Мы предположили, что вентиляционная активность рыб может служить важнейшим фактором, регулирующим поступление церкарий в рыбу, где паразиты окончательно локализуются в хрусталиках глаз. Скорость прокачивания воды (СПВ) через жабры очень изменчива и зависит от многих факторов биотической и абиотической природы (Graham, 2006). Будут ли эти факторы влиять на интенсивность заражения рыб паразитами, меняя СПВ, и каков характер такого влияния?

В качестве основного фактора, регулирующего СПВ, мы выбрали концентрацию кислорода в воде (30, 60 и 90% насыщения). На одиночных рыбах (сеголетки микижи, *Oncorhynchus mykiss*) с помощью фото- и видеосъемки регистрировали частоту движений жаберных крышек (число в минуту) и максимальную ширину их раскрытия (мм) при разной концентрации кислорода до и после добавления в экспериментальную емкость церкарий *D. pseudospathaceum*. Через 2 сут. в глазах рыб подсчитывали число метацеркарий. Сильнее всего были заражены рыбы из экспериментов с самой низкой концентрацией O_2 . С ростом концентрации O_2 зараженность падала: недостоверно (на 5–10%) при увеличении от 30 до 60% и достоверно (почти вдвое) при увеличении от 60 до 90% (Mikheev et al., 2014). Интенсивность заражения рыб дипломумом положительно коррелировала с раскрытием жаберных крышек и, соответственно, с объемом воды, поступающей в жаберную полость за один цикл. Частота движений жаберных крышек оставалась постоянной при разной концентрации O_2 и не влияла на интенсивность заражения. Процент паразитов, попавших в глаза рыбы (от числа, прошедших через жаберную полость), снижался с увеличением скорости прокачивания воды, что позволяет предполагать диапазон оптимальной (для паразита) СПВ.

Использование церкариями токов воды, создаваемых вентиляционной активностью рыбы, служит одной из важнейших адаптаций этих паразитов, позволяющих преодолевать вязкую среду и попадать к той части тела рыбы, которая, судя по всему, наиболее пригодна для их проникновения в хозяина. Всего лишь кратковременное (10 мин) снижение уровня O_2 от 90 до 60% приводило к значительному (в 1.63 раза) возрастанию зараженности рыб дипломумом. Учитывая, что влияние этого паразита на поведение

рыбы (манипулирование поведением хозяина) зависит от его численности в хозяине (Mikheev et al., 2010; Seppälä et al., 2011), знание факторов, повышающих зараженность, крайне важно для понимания отношений в системе паразит-хозяин. Завершается жизненный цикл *D. pseudospathaceum* в рыбоядных птицах, заражение которых зависит как от интенсивности заражения рыб, так и от доли зараженных рыб в популяции (экстенсивность). Какие биотические и абиотические факторы, влияющие на вентиляционную активность рыб, влияют на интенсивность заражения отдельных особей и распределение паразитов в пределах популяции?

Даже в стандартных лабораторных условиях (особи примерно равного размера, после одинаковой продолжительности акклимации, в одинаковом объеме воды при стандартной концентрации паразитов и продолжительности экспозиции) индивидуальная зараженность значительно варьировала (от 10 до 40 экз/рыбу). Вероятно, наиболее существенный фактор этой изменчивости – «темперамент» рыб. Более решительные/смелые особи (раньше начинали обследование новой обстановки) в среднем заражались диплостомумом меньше, чем нерешительные/трусливые рыбы. Это, вероятно, связано с более быстрой акклимацией первых к условиям теста, что может выражаться в их более низкой вентиляционной активности. Повторное заражение давало сходные результаты, что указывает на устойчивость индивидуальных различий. Такая устойчивость может служить основой для формирования агрегированного распределения паразитов в популяции.

Еще более значительные различия в зараженности диплостомумом (от 0 до 120 экз/рыбу) наблюдались среди рыб, взаимодействующих друг с другом в гетерогенной среде (наличие убежищ, ориентиров) при неоднородном размещении паразитов. В однородной среде (без убежищ и ориентиров) одиночные особи были заражены сильнее, чем рыбы в группе. По-видимому, одиночные особи испытывали больший стресс в условиях новизны экспериментальной обстановки, что приводило к повышению интенсивности вентиляции и попаданию большего числа паразитов в рыбу. В присутствии укрытий одиночные рыбы оказывались менее зараженными, чем рыбы в опытах без укрытий. Как физическое убежище (укрытие), так и «социальное убежище» (объединение в

группу) давало сходный эффект – снижение зараженности паразитами, попадающими в основном через жабры.

Другая картина наблюдается в условиях конкуренции рыб за убежище. В целом, в условиях борьбы за территорию, сопровождающейся агрессивными взаимодействиями, рыбы заражались сильнее, чем в однородной среде. При этом доминанты (более агрессивные особи, обычно захватывающие убежище) оказывались заметно менее зараженными, чем субдоминанты. Причиной различий, вероятно, служила меньшая устойчивость последних к стрессу, что приводило к более высокой СПВ и частоте контактов паразитов с рыбой.

На среднюю зараженность рыб в популяции и неравномерность размещения паразитов по хозяевам влияет не только физическая неоднородность среды, усиливающая индивидуальные различия в поведении рыб, но и неоднородность распределения паразитов в среде. Частота контактов рыб с паразитами зависит от расположения скоплений паразитов относительно убежищ. В экспериментах с имитацией структурированных биотопов и неоднородным распределением церкарий *D. pseudospathaceum* самый высокий средний уровень зараженности наблюдался, если скопление паразитов оказывалось вблизи убежища, за которое конкурировали рыбы. Если скопление было далеко от убежища, то зараженными оказывались лишь отдельные особи, а большинство рыб заражалось мало, или вовсе было свободно от паразитов.

Избегание участков с высокой концентрацией паразитов было гораздо более успешным, если рыбы были в группе (Mikheev et al., 2013). По сравнению с одиночными рыбами, они быстрее прекращали посещения участка с высокой концентрацией паразитов и были в среднем менее зараженными; значительная часть группы не заражалась вовсе. Групповое поведение рыб служит не только эффективным средством защиты от хищников, но и помогает избежать сильного заражения паразитами. В основе этого лежат два механизма: а) обмен информацией между членами группы об угрозе заражения при неоднородного размещения паразитов в среде и б) снижение вентиляционной активности при объединении рыб в группу, что уменьшает поток паразитов, поступающих через жабры.

Эффекты мелкомасштабной гетерогенности среды и неравномерного размещения угроз, которые удается наблюдать даже в ла-

бораторных экспериментах, в естественных условиях могут проявляться в разных масштабах, что может приводить к значительному биотопическому перераспределению популяции рыб. Мы предположили, что высокая численность и разнообразие паразитов и хищников в прибрежной зоне озер и водохранилищ может быть серьезной угрозой для молоди рыб с их слабо развитым иммунитетом и способностью избегать угроз. Угроза заразиться опасными паразитами вроде диплостомума возрастает многократно, когда рыбы вынуждены прятаться от хищников в укрытиях, где снижение концентрации кислорода ускоряет вентиляцию и повышает риск заражения. Миграция части популяции производителей в верховья притоков позволяет ранней молоди частично избегать этих угроз (Михеев и др., 2013).

В условиях неоднородной среды не только ресурсы, но и риски размещены неравномерно. Это в полной мере относится к риску заражения паразитами. Агрегированность распределения паразитов между хозяевами не является простым отражением неравномерного распределения паразитов в среде. Даже первые паразиты, проникая в рыбу, могут служить раздражителем, ускоряющим поток паразитов и способствующим их агрегированному распределению. Для паразитов, проникающих в рыб через жабры, важной промежуточной переменной служит интенсивность вентиляции, которая, меняясь под влиянием поведения и стрессоров, сильно влияет на поступление паразитов в организм хозяина.

Работа поддержана проектами РФФИ (№14-04-00090а – ВНИ и №13-04-00613а – АФП).

Список литературы

- Михеев В.Н., Жохов А.Е., Слишко В.М. 2013. Может ли риск заражения паразитами служить причиной экологической дифференциации в популяции плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae)? Вопр. ихтиологии. 53: 1–7.
- Graham J.B. 2006. Aquatic and aerial respiration. In *The physiology of fishes*. 3rd edition. Ed. Evans DH, Claiborne JB. London-NY: Taylor&Francis:85–117.
- Haas W, Stiegeler P, Keating A. et al. 2002. *Diplostomum spathaceum* cercariae respond to a unique profile of cues during recognition of their fish host. Int. J. Parasitol. 32:1145–1154.

- Höglund J. 1991. Ultrastructural observations and radiometric assay on cercarial penetration and migration of the digenean *Diplostomum spathaceum* in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. Parasitol. Res. 77: 283–289.
- Mikheev V.N., Mikheev A.V., Pasternak A.F. and Valtonen E.T. 2000. Light-mediated host searching strategies in a fish ectoparasite, *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura). Parasitology. 120: 409–416.
- Mikheev VN, Pasternak AF, Taskinen J, Valtonen E.T. 2013. Grouping facilitates avoidance of parasites by fish. Parasites & Vectors. 6: 301.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T. 2014. Increased ventilation by fish leads to a higher risk of parasitism. Parasites & Vectors. 7:281. DOI: 10.1186/1756–3305-7–281
- Seppälä O, Karvonen A, Valtonen E.T. 2011. Eye fluke-induced cataracts in natural fish populations: is there potential for host manipulation? Parasitology, 138:209–214.
- Whyte S.K, Secombes C.J, Chappell L.H. 1991. Studies on the infectivity of *Diplostomum spathaceum* in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). J. Helminthol. 65:169–178.

ГИДРОАКУСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ В ПОЙМЕННОЙ ПРОТОКЕ И РУСЛЕ РЕКИ ИРТЫША

Мочек А.Д.¹, Борисенко Э.С.¹, Павлов Д.С.¹,
Чемагин А.А.², Будаев С.В.¹

¹Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия,
esborisenko@gmail.com

²Учреждение Российской академии наук Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, г. Тобольск

Распределение рыб является континуальным процессом разномасштабного перемещения особей во времени и пространстве (Павлов, Мочек, 2009). Предшествующие исследования в нижней части бассейна Иртыша выявили динамичный характер распределения рыб на различных участках пойменно-руслового комплекса, в том числе массовую покатную миграцию молоди в пойменных и магистральных водотоках. Известно, что интенсивность покатной миграции рыб в значительной степени определяется суточным ходом освещенности (Павлов, 1970). Относительно кратковременное изучение суточной динамики покатной миграции в пойменной протоке показало, что бассейн Иртыша не представляет в этом аспекте исключения – массовый скат молоди происходит здесь в сумеречно-ночное время (Борисенко и др., 2013). Вместе с тем, очевидно, что суточная смена освещенности не является единственно определяющим фактором покатной миграции молоди. Априори на этот процесс оказывает влияние падение уровня паводковых вод. Однако, до настоящего времени влияние уровня воды на интенсивность перемещений рыб ската молоди от падения уровня воды количественно не получило количественной характеристики. Кроме того, остаются неизвестными особенности распределения молоди в сопряженных с поймой участках основного водотока. Такие материалы имеют особое значение, т.к. пойменные водоемы и прибрежные биотопы реки представляют собой излюбленные места обитания рыб всех возрастов. Цель работы – выявить динамику распределения рыб, включая их размещение и перемещения, в пойменной протоке и в основном русле Иртыша при падении

уровня паводковых вод. Задачи работы: провести многосуточный мониторинг перемещений рыб в пойменной протоке Варпак с определением интенсивности и направления перемещений рыб в зависимости от времени суток и уровня воды; определить суточную динамику размещения рыб в магистральном русле Иртыша.

Материал и методика. Полевые исследования выполнены в районе расположения Горнослинкинской русловой ямы р. Иртыш, акватория которой достигает 50 га, а глубина до 50 м. Река Иртыш представляет собой здесь мощную водную артерию при ширине русла до 500 м средней глубине по фарватеру 7–10 м, скорость течения колеблется в среднем от 0.45 до 1.1 м/с. По правому берегу, выше Горнослинкинской русловой ямы, Иртыш сопряжен с пойменной протокой Варпак. Длина этого водотока составляет 14 км, а ширина в нижнем течении около 20 м, глубина на большей части составляет около 1 м. Скорость течения при максимальном уровне воды (в начале июня) минимальна – в пределах ветрового воздействия, а в период завершения паводка (конец июля) максимальна – до 1 м/сек. В летнюю межень (август) протока Варпак существенно пересыхает.

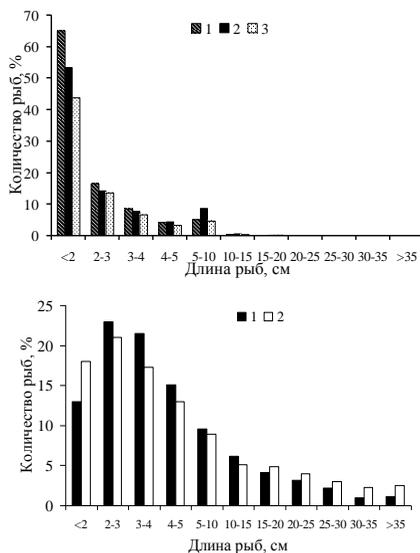
Работа выполнена в период интенсивного схода паводковых вод: от максимального уровня воды (начало июня) до его стабилизации (начало июля). Замеры падения уровня воды проводили ежедневно с помощью водомерной рейки, установленной в нижнем течении протоки Варпак – русло Иртыша. Для изучения распределения рыб на глубоководных участках русла реки Иртыша использовался модифицированный двухчастотный, научно-исследовательский гидроакустический комплекс «Аскор» вертикального зондирования. Рабочие частоты комплекса «Аскор» – 50 и 200 кГц, максимальная глубина зондирования – 100 м. Распределение рыб на мелководье – в прибрежье основного русла Иртыша и пойменных водоемах исследовали с помощью сканирующего многолучевого комплекса горизонтального зондирования «Панкор». Рабочая частота этого комплекса составляет 455 кГц, максимальная дальность горизонтального зондирования – 20 м. Всего было выполнено 8 гидроакустических съемок, продолжительностью до 3х часов каждая. Дистанционное определение рыб (на уровне семейств) осуществляли с помощью специальной компьютерной программы, разработанной на основе анализа огибающей

отраженных от рыб эхосигналов на частоте 50 кГц и расчета статистических характеристик рассеяния.

Для оценки численности и размеров рыб, проходящих через контролируемое сечение пойменной протоки Варпак, использовали гидроакустический комплекс «Неткор». Этот комплекс был установлен в нижнем течении протоки Варпак и включал плавающую платформу с высокочастотным многолучевым гидролокатором горизонтального действия, связанным по радиоканалу с береговой компьютеризированной контрольно-измерительной системой. Рабочая частота гидролокатора – 455 кГц, максимальная дальность действия – 20 м, ширина характеристики направленности одного луча 6дБ – 10°. Акустическое зондирование сечения протоки проводили в горизонтальной плоскости в сторону обрывистого и глубокого правого берега. Общая ширина протоки в месте установки гидроакустической платформы не превышала 12 м. Запись гидроакустической информации по перемещению рыб выполняли круглосуточно в течение месяца – с 06.06 по 07.07.2012

Программное обеспечение примененных гидроакустических комплексов состоит из двух частей: программ сбора информации в реальном времени и камеральной обработки с использованием геоинформационных продуктов – «MapInfo», «MapViewer» и «Surfer 8».

Результаты. Состав скоплений рыб В пойменной протоке Варпак безусловно доминирует ранняя молодь (длина: 2–3 см) – их доля в общей совокупности, зарегистрированных рыб, приближалась к 70%. По мере завершения половодья доля рыб минимальных размеров существенно уменьшается, и, соответственно, представительность молоди более крупных размеров возрастает (рис. 1а). В прибрежье Иртыша по мере схода паводковых вод, напротив, наблюдается очевидная тенденция увеличения доли малоразмерных особей в общей совокупности зарегистрированных рыб (рис. 1б). Постепенное, по датам наблюдений, возрастание размеров молоди в Варпаке объясняется ее естественным ростом, а противоположная тенденция, наблюдаемая в Иртыше (увеличение доли малоразмерных особей) определяется, по-видимому, интенсификацией выноса ранней молоди из поймы по мере падения уровня воды.



а)

б)

Рис. 1. Размерный состав рыб: а) в низовьях протоки Варпак (1 – с 09.06 по 18.06; 2 – с 19.06 по 28.06 г.; 3 – с 29.06 по 09.07.2012); б) вдоль берегов р. Иртыш (1 – 15.06; 2 – 05.07.2012)

По данным дистанционного эхометрического зондирования основная часть рыбного населения на исследованных водотоках была представлена молодью карповых (Ciprinidae) – более 80%. Доля остальных рыб, преимущественно из числа окуневых (Percidae), сиговых (Coregonidae), щуковых (Esocidae), всегда составляла менее 20% от зарегистрированной совокупности.

Распределение рыб в русле Иртыша. Характеристика плотностей скоплений рыб (экз./га) в верхнем слое воды русла Иртыша и на акватории русловой ямы при различных уровнях половодья, днем и в ночное время суток представлены в таблице 1. При относительно высоком уровне воды (15.06.12) дневные скопления рыб в прибрежье Иртыша имеют несколько большую плотность у левого берега, а ночные – у правого берега. При снижении уровня воды на 10 см (05.07.12), наблюдалась иная картина – максимальная плотность скоплений рыб постоянно, как днем, так и ночью, регистрировались у правого берега. Кроме того, плотность скоплений по-

всеместно меняется по периодам суток – ночные концентрации рыб в Иртыше характеризовались большей плотностью, чем дневные. Эта особенность, по-видимому, связана с ночным выходом молоди из укрытий и прослеживается на всех исследованных участках – в прибрежье левого и правого берегов, а также на русловой яме.

Таблица 1.

Плотность скоплений рыб при различном уровне половодья

Локализация скоплений	Высокий уровень паводка 15 июня 2012		Снижение уровня паводка 05.072012	
	день	ночь	день	ночь
	Левый берег	7210	14042	12508
Правый берег	5275	15815	15205	44469
Русловая яма	5783	30286	30211	65542

Гидроакустические материалы, характеризующие состав и плотность скоплений молоди рыб на акватории ямы, в верхних горизонтах водной толщи (до глубин 2м), свидетельствуют, что эти участки Иртыша являются весьма благоприятными для концентрации рыб. Именно здесь, у поверхности воды, формируется своеобразное основание турбулентной воронки над резким свалом глубин, гидравлическое воздействие которой буквально втягивает массу молоди. Особенно большое число рыб концентрируется в толще воды над русловой ямой при «низкой воде», в темное время суток, здесь, на акватории ямы, отмечены скопления молоди рыб максимальной плотности.

Перемещения рыб в пойменной протоке Варпак. На графике, составленном по результатам круглосуточного лоцирования контрольного сечения протоки, продолжавшегося в течение месяца (рис. 2), показана суточная динамика интенсивности перемещений рыб в различные периоды суток, в зависимости от изменения величины освещенности. Столь длительное прослеживание суточной динамики перемещений рыб в пойменной протоке проведено впервые.

Как показали проведенные исследования, миграция рыб вниз по течению протоки в р. Иртыш, носит не абсолютный характер, а сопряжена с движением определенной их части против течения –

на пойменные участки. При этом движение рыб против течения происходит преимущественно вблизи от берегов, а их скат по течению наблюдается, главным образом, в стреленовой части потока.

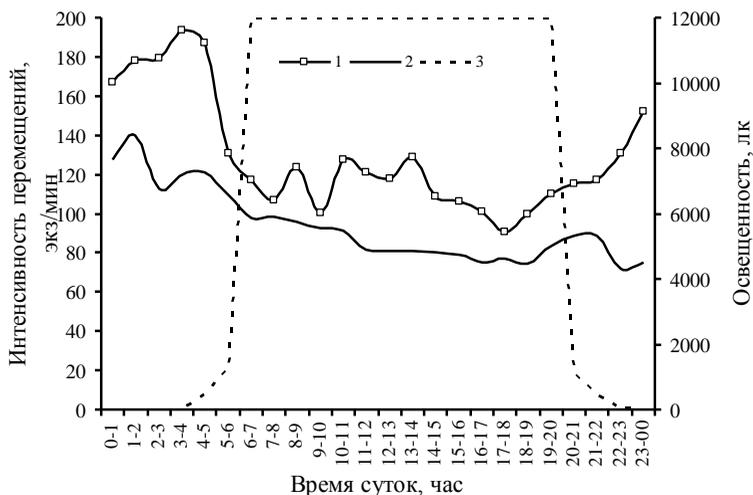


Рис. 2. Суточная динамика перемещений рыб в протоке Варпак. 1 – интенсивность выхода рыб из поймы; 2 – интенсивность прохода рыб в пойму; 3 – величина освещенности.

Согласно представленным материалам, максимум перемещений рыб по Варпаку, как вверх, так и вниз относительно течения, наблюдается в сумеречно-ночной период: от вечерних сумерек (22–23 часа) до рассвета (4–5 часов). Интенсивность перемещений рыб в протоке четко синхронизирована с освещенностью – вечером, при падении освещенности, миграция рыб в протоке существенно усиливается, а утром, по мере возрастания освещенности, количество мигрантов, напротив, уменьшается.

Изменение уровня воды оказывает заметное влияние как на численность рыб в пойменном водотоке, так и на интенсивность их перемещений (рис. 3). В период падения паводкового уровня происходит общее снижение численности рыб, перемещающихся по водотоку. В начале июля, по достижении минимального уровня воды, численность рыб, зарегистрированных гидроакустической системой, уменьшилась в несколько раз, по сравнению с началом июня.

На протяжении всего периода гидроакустического мониторинга количество особей двигавшихся по течению – т.н. покатников, существенно превышало число рыб, поднимающихся против течения. В целом, на протяжении месяца из поймы спустились по течению в Иртыш 5674 тысяч экз. рыб, а поднялись против течения на пойменные акватории – 4387 тысяч экз. рыб. Таким образом, в итоге, за месяц непрерывных наблюдений пойму покинули 1287 тысяч экз. рыб.

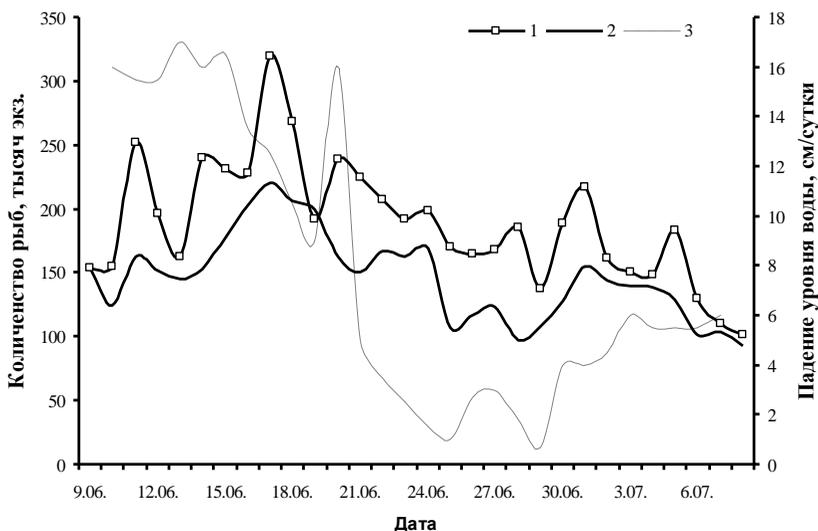


Рис. 3. Количество и направление перемещений рыб в протоке Варпак (с 9.06.12 по 8.07.12 г.) в зависимости от падения уровня воды 1 – по течению; 2 – против течения; 3 – падение уровня воды

Обсуждение. Речная система представляет собой динамичную совокупность постоянных и временных водоемов. При наступлении паводка происходят коренные изменения условий обитания рыб. Так, в половодье меняется биотопическая мозаика водоемов (Stenford et al., 2005), возрастает скорость течения в водотоках (Павлов, 1979), многократно увеличивается площадь водного зеркала речной системы (Мочек и др., 2011) главным образом за счет пойменных водоемов. Пойменные акватории имеют для рыб суще-

ственное и многоплановое значение – это места нереста, развития молоди и откорма. В период половодья наглядно проявляется сезонная смена экологических функций биотопов речной системы – если в начале паводка взрослые особи устремляются на пойму для размножения и откорма, то по завершении половодья все рыбы, как подросшая молодежь, так и взрослые особи, пытаются покинуть обсыхающие водоемы.

Речное русло играет в жизни рыб несколько иную роль – по магистральному водотоку происходят: кормовая и репродуктивная миграции, расселение молоди, перенос биогенных веществ (Welcomme, 1985). В пределах русла реки многие рыбы, в качестве постоянных местообитаний, используют прибрежную зону и русловые ямы (Мочек и др., 1981; Поддубный, Малинин, 1988; Pavlov et al., 2006).

Согласно данным настоящей работы, а также материалам предшествующих исследований основу численности рыбного населения в пойменно-русловых водоемах Нижнего Иртыша составляет молодежь. Известно, что важнейшим динамичным компонентом их распределения является покатная миграция (Павлов, 1979). Вследствие покатной миграции подросшая молодежь рыб покидает пойму и по протокам устремляется в русло Иртыша. Вследствие дифференцированной покатной миграции разновозрастных рыб, ко времени завершения половодья, формируются различия их размерного состава в пойменной протоке и прибрежье Иртыша. Так, относительная численность ранней (малоразмерной) молоди в пойменной протоке существенно уменьшается, а в прибрежье основной реки, напротив, увеличивается. Очевидно, что возрастание численности малоразмерной молоди вдоль правого берега Иртыша представляет собой результат миграции этих рыб из нескольких правобережных пойменных протоков, в том числе: Миссиинка, Варпак, Уки. Вместе с тем, на участке наших исследований по левому берегу, расположена лишь одна относительно крупная пойменная протока, соединяющая оз. Летнее с Иртышом.

Явление массовой покатной миграции молоди в сумеречно-ночное время, наблюдаемое на большинстве водотоков, хорошо известно (Павлов, 1979). Было показано, что в сумерки молодежь с повышенным гормональным статусом («мигранты») увеличивает свою двигательную активность, покидает прибрежье, выходит на

течение, теряет зрительную ориентацию и пассивно сносится по течению. В тоже время, молодь с пониженным гормональным статусом («резиденты») не выходит на поток и сохраняет за собой местообитание в прибрежном мелководье.

Примененные нами гидроакустические методы исследования распределения рыб позволили обнаружить новую форму поведения молоди в период покатной миграции. Показано, что параллельно пассивному сносу часть молоди, располагающаяся в основном у берегов, активно движется против течения.

Такой ход молоди против течения удалось инструментально зафиксировать и количественно изучить впервые. Максимальная интенсивность перемещений рыб как вниз, так и вверх относительно течения приурочена к сумеречно-ночному времени суток. Итоговое соотношение рыб при этих перемещениях четко указывает на преобладание в протоке Варпак процесса покатной миграции молоди из поймы в русло реки Иртыш.

В экологическом аспекте, преимущественно ночное перемещение «мигрантов» имеет для них оборонительное значение – в темноте успешность охоты многочисленных дневных хищников снижается, соответственно, «мигранты» получают при расселении оборонительные преимущества.

Вместе с тем, наши исследования показали, что изменение освещенности является отнюдь не единственным фактором, определяющим интенсивность перемещений рыб. Заметную роль в этом процессе играет уровень воды. Так, падение уровня в пойменной протоке вызывает интенсификацию ската молоди – количество рыб, пересекавших контрольное сечение, в это время заметно возрастало. В прибрежье и верхних слоях водной толщи Иртыша наибольшее число рыб также регистрировалось при сравнительно низком уровне воды в реке.

Список литературы

- Борисенко Э.С., Мочек А.Д., Павлов Д.С., Чемагин А.А.* Распределение рыб в речной системе Нижнего Иртыша // Вопросы ихтиологии. 2013. Т. 53. № 1. С. 31–43.
- Мочек А.Д., Павлов Д.С., Капустин С.Н.* Особенности распределения рыб в реке // Вопросы ихтиологии. 1981. Т. 21. № 1. С.177–178.

- Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Павлов Д.С.* Распределение рыб в пойменных водоемах бассейна Нижнего Иртыша // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. 2011. Т. 2. «Акварос» М. 2011. С. 554–562.
- Павлов Д.С.* Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. Изд-во «Наука». 1979. М. 319 с.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д.* Распределение рыб в речных системах как динамичное явление // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 6. С. 528–537.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.* Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. 2007. М. Наука. 212 с.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К.* Миграции рыб во внутренних водоемах. 1988. М. «Агропромиздат». 223 с.
- Pavlov D. S., Mochek A.D., Borisenko E. S., Degtev A. I., Shakirov R. R.* Biological Significance of the Gornoslinkinskaya Riverbed Depression in the Irtysh // Journal of Ichthyology; 2006. Vol. 46, Suppl. 2. P. S125-S133.
- Stanford J.A., Lorang M.S., Hauer F.R.* The shifting habitat mosaic of river ecosystems // Verh. Internat. Verein. Limnol. 2005. 29. P. 1–14.
- Welcomme, R.L.* River fisheries. FAO Fish. Tech. Pap. 1985. (262). 330 p

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РАННИХ ЛИЧИНОК РЕЧНОЙ МИНОГИ *LAMPETRA FLUVIATILIS* В БАССЕЙНЕ РЕКИ ЧЕРНАЯ

Д.Ю. Назаров, А.О. Звездин, А.В. Кучерявый, Д.С. Павлов
Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия, d.u.nazarov@gmail.com

Миграции на ранних этапах развития характерны для многих видов животных. Их адаптивное значение связано с расселением особей и освоением трофической части ареала. Расселение молоди водных животных происходит, как правило, в форме покатной миграции благодаря транспортной силе потока воды. Покатной миграции рыб посвящено множество работ, в которых подробно рассмотрены закономерности и механизмы этого процесса (Павлов Д.С. и др., 2007). Подобные исследования, касающиеся многообразных (отр. *Petromyzontiformes*), проведены только для тихоокеанской миноги (*Lethenteron camtschaticum*) из рек северо-западного побережья полуострова Камчатка (Павлов Д.С. и др., 2013; Kirillova et al., 2011). Для европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* такие исследования нам не известны. Целью данной работы было выявление наличия и особенностей покатной миграции личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* в бассейне реки Черная.

Работа выполнена в мае – сентябре 2014 г. на притоках р. Черная, впадающей в Финский залив Балтийского моря, – реках Гладышевка, Рощинка и Великая. Отлов сеголеток миноги проводили по стандартной методике (Павлов Д.С. и др., 1981) с использованием пассивного орудия лова – ихтиопланктонной конусной сети (ИКС). Площадь входного отверстия сети (0.4 м × 0.4 м) составляла 0.16 м²; сеть была выполнена из мельничного газа № 30. Продолжительность взятия проб составляла от 3 до 10 мин. Концентрацию скатывающихся личинок миноги пересчитывали на 100 м³ воды по формуле:

$$C = \frac{n}{tVS} \times 100$$

где C – концентрация личинок, n – количество пойманных личинок (шт.) за время лова t (с), V – скорость течения, входящего в устье ИКС (м/с), S – площадь входного отверстия ИКС (м²).

Одновременно с работами по исследованию покатной миграции проводили поиск мест обитания пескороек. Их отлов вели с помощью двух сетей Киналёва – для сеголеток использовали сеть размером 0.5 м × 0.7 м, выполненную из мельничного газа №14, для пескороек возраста 1+ и старше – 0.4 м × 0.7 м из безузловой дели с ячейей 3 мм.

Наблюдение за поведением сеголеток миноги проводили в прямоугольных контейнерах, размером 39 × 30 × 20.5 см, с разными характеристиками покрытия дна: с илистым грунтом, с мелким гравием и без грунта. Толщина слоя грунта в контейнерах составляла 5.5 см. Наблюдения осуществляли как в проточных (скорость потока воды составляла 0.03–0.04 м/с), так и в непроточных контейнерах. Фотореакцию личинок изучали в канале длиной 1.5 м и сечением 10 × 10 см. На одном из его концов был расположен источник искусственного света. Освещённость между торцами установки менялась от 2500 до 0.03 люкс (лк). Фиксировали распределение личинок по длине канала в зависимости от освещённости.

Основные исследования проведены на реке Гладышевка, где наблюдения начались 18 мая. Общая характеристика материала по покатной миграции личинок миноги в исследованных водотоках представлена в табл. 1.

Таблица 1.

Общая характеристика собранного материала

Места взятия проб	Дата/п проб, шт	п покатынков, шт.	Концентрация, экз./100 м ³
р. Гладышевка (р-н истока)	19.0614/2	0	0.0
р. Гладышевка (р-н слияния с р. Рощинка)	18–21.0514/14	0	0.0
	16–17.0614/12	232	52.1
	18.0614/6	156	68.5
	19.0614/3	21	28.7
	20.0614/3	145	108.3
	21.0614/2	76	104.2
	8–12.0714/14	0	0.0
	7–12.0814/6	0	0.0
	25–27.0914/8	0	0.0
р. Рощинка	20–21.0614/4	11	13.0
р. Черная	19–20.0614/2	41	-
р. Великая	20–21.0614/3	0	0.0
	11–12.0714/3	0	0.0

Пробы, взятые в р. Гладышевка в период с 18 по 21 мая, показали отсутствие покатной миграции личинок миноги. Скот сеголеток в р. Гладышевка был зафиксирован 16 июня, когда происходил выход личинок из грунта. Длина личинок варьировала от 6.2 до 7.8 мм (в среднем 6.9 мм, SD = 0.45).

Суточная динамика покатной миграции показана на рис. 1. В вечерние сумерки при понижении освещенности до 150 лк было отмечено первое попадание в ловушки личинок миноги. При уменьшении освещенности до значения единицы люкс, наблюдали увеличение концентрации личинок в потоке. Пик ската приходился на самое темное время суток – с 1:30 до 3:00 часов ночи (десятые и сотые доли лк). При утреннем увеличении освещенности до 1.5 лк, интенсивность покатной миграции начала падать, а при достижении 30 лк скат практически прекратился. В период проведения работ (с 16 по 21 июня) концентрация покатников увеличивалась с 52.1 экз./100 м³ до 108.3 экз./100 м³.

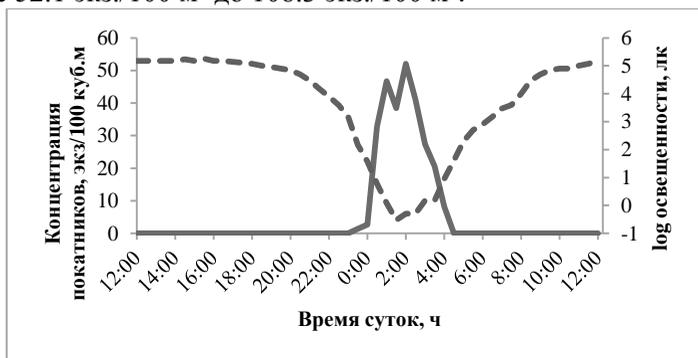


Рис. 1. Суточная динамика покатной миграции ранних личинок миноги в р. Гладышевка 16–17.06.14. Сплошной линией показана концентрация скатывающихся личинок, экз./100 куб. м; прерывистой линией показан log освещенности, лк

Одновременно с покатной миграцией в р. Гладышевка происходила покатная миграция личинок миноги в р. Рошинка. Здесь контрольные отловы были выполнены 21 июня. Они показали, что интенсивность ската в р. Рошинка значительно ниже, чем в р. Гладышевка. В р. Рошинка в период с 00:00 до 2:00 она достигала 13 экз./100 м³, а в р. Гладышевка в это же время 104.2 экз./100 м³. Кроме того, в реке Черная на приустьевом участке также происхо-

дил скат сеголеток. За все время наблюдений ската в р. Великая отмечено не было.

Покатная миграция ранних личинок миноги завершилась в первой декаде июля – в пробах, взятых в р. Гладышевка, с 8 по 12 июля, а также в августе и сентябре, личинки уже отсутствовали.

Распределение ранних личинок миноги в реке было изучено в период после завершения покатной миграции (08–15.0714). В р. Гладышевка их находили повсеместно от верховьев до приустьевого участка. Длина личинок варьировала от 8.2 до 13.0, в среднем 10.0 (SD = 1.07). Следует заметить, что сеголетки и пескоройки более старших возрастных классов обитают совместно. Вместе с тем, места, где они достигают наибольших концентраций, различаются. Пескоройки всех возрастных классов придерживаются участков с медленным течением, как правило, вдоль берегов, где происходит накопление иловых наносов и органического мусора – за песчаными косами, стволами упавших деревьев, крупными валунами в русле реки и др. Однако плотность сеголеток по сравнению со старшими возрастными группами пескороек здесь невелика (10 экз./м² против 60 экз./м²). Наибольших концентраций (до 100 экз./м²) сеголетки достигают в иных, как правило, соседних, биотопах, где пескороек старших возрастных групп почти не встречается – на песчаных грунтах с небольшим слоем иловых наносов. Такие участки расположены чуть дальше от берега на глубине до 1.2 м.

Данные о покатной миграции, полученные при помощи ИКС, были дополнены наблюдениями за поведением сеголеток миноги в экспериментальных условиях. Круглосуточные наблюдения в контейнерах с чистым дном показали, что покатники почти всё время находятся в движении. Характер их перемещений был беспорядочным: личинки плавали, наклонившись головой вниз, пытаясь зарыться в отсутствующий грунт. Все движения происходили у дна, подъёмов личинок в толщу или к поверхности воды (свечек) отмечено не было. Личинки миноги, завершившие скат, в контейнерах с чистым дном большую часть времени лежали на дне, периодически совершая короткие перемещения. Все сеголетки, посаженные в контейнеры с илом или мелким гравием, сразу зарывались в предложенный грунт.

В условиях равномерного освещения и покатники, и немигрирующие личинки были более активны при высокой освещённости – днём или в луче искусственного источника света. В условиях

градиента освещённости покатники и личинки, завершившие скат, различались по фотореакции. Покатники активно перемещались по фотоградиентной установке, переходя из ярко освещённых участков в затемнённые и обратно. При высоких значениях освещённости (2500–150 лк) находилось 14% от общего количества особей участвовавших в эксперименте ($n = 43$), при 150 – 1 лк – 41% особей, а при освещённости менее 1 лк – 45% особей. Личинки, окончившие покатную миграцию, предпочитали лежать на дне в затемнённом конце установки – при освещённости ниже 1 лк находилось 92% особей ($n = 42$); при освещённостях 2500–150 лк и 150–1 лк отмечено 5% и 3% особей соответственно.

Можно предположить, что отмеченные особенности поведения покатников, а именно повышенная двигательная активность и отсутствие четкой отрицательной фотореакции способствуют осуществлению их покатной миграции. И напротив, малая двигательная активность и резко отрицательная фотореакция личинок, завершивших скат, способствуют прекращению покатной миграции и их обитанию в грунте.

Таким образом, впервые установлена массовая покатная миграция сеголеток европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis*. Она сходна с таковой у тихоокеанской миноги – *Lethenteron camtschaticum* (Павлов Д.С. и др., 2013; Kirillova et al., 2011). Миграция происходила во второй – третьей декаде июня и носила кратковременный характер. Пик миграционной активности сеголеток приходился на самое темное время суток. После завершения первичного расселения у личинок снижается двигательная активность и меняется отношение к освещённости – фотореакция становится отрицательной.

Список литературы

- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 2007. 213 с.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. Покатная миграция пескороек тихоокеанской миноги и молоди трехиглой колюшки и ее сходство с покатной миграцией молоди лососевых. // История изучения и современное биоразнообразие Камчатки. с. 83 – 86
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kucheryavyu A.V., Pavlov D.S. // J. Ichthyol. 2011. V. 51. No 11. P. 1117–1125.
- Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П. и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.

ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ТАКТИК У КАРПОВЫХ РЫБ В НЕЗНАКОМОЙ ОБСТАНОВКЕ

В.А. Непомнящих, Е.А. Осипова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Борок, Россия, nepom@ibiw.yaroslavl.ru; osipova@ibiw.yaroslavl.ru

Исследовательское поведение рыб, оказавшихся в незнакомой обстановке, имеет важное адаптивное значение и поэтому активно исследуется. К настоящему времени наиболее значимые результаты получены для карповых рыб, в первую очередь для данио-рерио *Danio rerio*. Изучены изменение уровня двигательной активности в ходе исследования, зависимость этой активности от воздействия стрессовых факторов и от наличия ориентиров, влияющих на распределение исследовательской активности в пространстве. Показано, что в сложной среде, например в различных лабиринтах, в поведении данио-рерио значительную роль играет пространственная память (Sison, Gerlai, 2010). В результате исследования лабиринта у данио-рерио формируется его «когнитивная карта»: рыбы запоминают взаимное расположение коридоров, даже если те не различаются по цвету или другим признакам (Grossman et al., 2011). Наличие такой карты позволяет быстрее обучаться в уже знакомой среде, например, запоминать путь в лабиринте к источнику пищи (Sison, Gerlai, 2010).

В то же время, гораздо меньше известно о детальной организации исследовательского поведения, в частности о закономерностях, определяющих последовательность посещения коридоров лабиринта. Ранее было показано, что у карповых рыб в лабиринтах формируются стереотипные последовательности посещений (Никольская, 2010; Непомнящих, 2014). Чтобы подробнее изучить эту организацию, мы провели эксперименты с тремя представителями сем. карповых: данио-рерио *D. rerio*, расборой звездной *Danio margaritatus* и плотвой *Rutilus rutilus*.

Материал и методика. Расбора звездная. Рыбы были получены из икры в ИББВ РАН и выращивались в аквариуме при комнатной температуре. Не менее чем за два дня до начала экспериментов каждую рыбу помещали в отдельный контейнер с водой объемом 700 мл, кормили сухим кормом, содержали при световом

режиме 12 ч света, 12 ч темноты и температуре 24 °С. Эксперименты проводили при такой же температуре. Ко времени проведения экспериментов рыбы достигли возраста 2–3 месяцев (длина тела около 20 мм). Всего в экспериментах использовано 20 самцов и 28 самок.

Все эксперименты проводились в крестообразном лабиринте (Рис. 1). Длина коридора от его торца до выхода на центральную площадку составляла 60 мм, а ширина – 30 мм. Лабиринт находился внутри белого цилиндра и равномерно освещался сверху рассеянным белым светом. Каждую особь помещали в лабиринт по отдельности, в один из коридоров, закрытый загородкой. Через две минуты загородку поднимали и вели видеозапись передвижений рыбы в течение 25 мин.

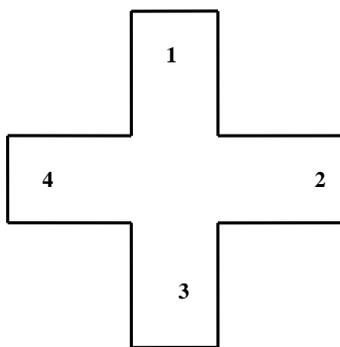


Рис. 1. Схематическое изображение крестообразного лабиринта. Коридоры лабиринта пронумерованы по часовой стрелке.

С каждой особью проведено три эксперимента с промежутком не менее двух дней. Между экспериментами рыбы содержались в индивидуальных контейнерах. В первом и третьем экспериментах лабиринт был однородно белого цвета, а во втором верхняя кромка стенок каждого коридора имела разный цвет: красный, синий, зеленый и желтый. Эта схема проведения экспериментов служила для того, чтобы выяснить, насколько цветные ориентиры влияют на порядок посещения коридоров рыбами.

При анализе видеозаписей отмечали последовательность посещения коридоров. Считалось, что рыба посетила коридор, если её голова пересекала условную линию, отделяющую центральную площадку от коридора. Выясняли, как переход в тот или иной кори-

дор зависит от того, какие коридоры рыба посетила ранее. Наконец, вычисляли асимметрию направления движения каждой рыбы – её предпочтение при выходе из коридора поворачивать в коридор, находящийся справа (R) или слева (L). Для этого вычисляли индивидуальный показатель асимметрии, равный $100 \cdot (R - L) / (R + L)$.

Данио-рерио. Рыбы были приобретены у частного производителя и содержались в аквариуме 3 месяца. Не менее чем за два дня до начала экспериментов рыб переносили в такие же условия как и расбору. Температура до и во время экспериментов составляла 28 °С. Эксперименты проведены с 10 самками в возрасте около 8 месяцев (длина тела около 40 мм). Длина коридора лабиринта составляла 110 мм, а ширина – 95 мм. Коридор был равномерно белого цвета. Каждую самку помещали в коридор только один раз, на 25 мин.

Плотва. Рыбы были получены из прудового хозяйства Сунога ИБВ РАН и содержались в аквариуме около 9 месяцев при 19–22 °С. За пять дней до начала экспериментов каждую рыбу помещали в аэрируемый контейнер с 3 л. воды. Эксперименты проведены с 20 рыбами в возрасте 1 года (длина тела 60–80 мм) в таких же условиях, как и с данио-рерио, но при 19–22 °С.

Результаты. Расбора звездная. После подъема перегородки рыбы начинали активно передвигаться по коридорам лабиринта. В течение пяти минут частота их переходов из коридора в коридор снижалась, а затем оставалась постоянной. За редкими исключениями, рыбы никогда не возвращались в тот же коридор, из которого только что вышли на центральную площадку лабиринта. В передвижениях рыб можно было выделить типичные последовательности посещения коридоров:

1. Челночные передвижения между двумя смежными коридорами, например 12121212... или 42424242... .
2. Такие же передвижения между противоположными коридорами: 13131313... и 24242424... .
3. Обходы коридоров по часовой стрелке или против неё, например, 1234123412... .
4. Последовательности, в которых не удалось выявить какого-либо порядка, например 2432314... .

Типичный фрагмент записи посещения коридоров выглядел следующим образом:

4343434123412341231212121243213421424242424242324142432143214321

(челночные передвижения выделены жирным шрифтом, обходы подчеркнуты, а беспорядочные последовательности показаны обычным шрифтом). Челночные передвижения и обходы подчинялись определенной закономерности. Практически у всех самцов и самок вслед за последовательностью 1212 вероятность возвращения в коридор 1 оказывалась статистически значимо выше 0.33 – величины, ожидаемой при случайном выборе коридоров рыбой ($p < 0.05$, критерий точной вероятности Фишера). Такие же неслучайные возвращения были характерны для всех челночных передвижений, например, после 4343 возрастала вероятность возвращения в коридор 4. Другими словами, челночные передвижения имели тенденцию повторяться неслучайным образом. Аналогичная закономерность наблюдалась при обходах. Например, вслед за последовательностью 321 вероятность перехода в коридор 4 была выше случайной величины 0.33 ($p < 0.05$). Вслед за 432 так же повышалась вероятность перехода в коридор 1. Это означает, что начавшийся обход проявлял тенденцию продолжаться.

Этот результат означает, что у расборы имеются по крайней мере две разные тактики исследовательского поведения: челночные передвижения и обходы. Челночные передвижения заключаются в возвращении из коридора в тот, который посещался непосредственно перед ним. Обходы вызваны тем, что выйдя из очередного коридора, рыба поворачивает всегда в одну и ту же сторону: вправо или влево.

Не обнаружено сколько-нибудь значимых различий в поведении рыб в однородном белом лабиринте и таком, где коридоры были помечены разными цветами. Это означает, что выбирая очередной коридор, рыбы руководствуются не внешними ориентирами, а запоминают последовательность своих предыдущих посещений коридоров.

Помимо памяти о посещениях, на выбор коридора расборами влияла и асимметрия направления поворотов. Большинство самцов и самок при выходе из коридора чаще поворачивали в определенную сторону, причем одни особи предпочитали поворачивать в коридор слева, а другие – справа. Это индивидуальное предпочтение сохранялось при повторении эксперимента: коэффициент корреляции Спирмена индивидуальных показателей асимметрии

между первым и вторым экспериментом был равен 0.66, а между вторым и третьим 0.62 ($p < 0.05$ в обоих случаях).

Данио-рерио и плотва. Как и у расборы, активность данио-рерио быстро снижалась в течение первых пяти минут пребывания в лабиринте, а затем оставалась на постоянном уровне. Плотва, напротив, мало перемещалась в течение первых 10–15 минут, часто оставаясь в одном и том же коридоре. Однако, несмотря на различия в уровне двигательной активности, в последовательности переходов между коридорами у обоих видов обнаружены такие же тактики, как у расборы: челночные передвижения и обходы, перемежающиеся с неупорядоченными последовательностями. У большинства особей обоих видов вероятность повторения челночных перемещений и обходов стистически значимо превышала случайный уровень ($p < 0.05$).

Заключение. У всех трех изученных видов карповых рыб имеются по крайней мере две разные тактики исследовательского поведения в лабиринте: челночные перемещения и обходы. Челночные перемещения заключаются в возвращении из коридора в тот, который посещался перед ним. Обходы вызваны тем, что выйдя из очередного коридора, рыба поворачивает всегда в одну и ту же сторону: вправо или влево. Очевидно, что эти тактики сменяют одна другую спонтанно, так как коридоры лабиринта были абсолютно одинаковы и в экспериментальной установке отсутствовали внешние стимулы, которые могли бы вызывать смену тактик. Такой же спонтанной является асимметрия поворотов, обнаруженная у расборы. Подобная асимметрия, вызванная асимметрией ЦНС, хорошо известна и может иметь определенную функцию: систематический обход радиальных лабиринтов в одном направлении позволяет рыбам избегать посещения уже исследованных коридоров (Hughes, Blight, 1999). Однако чередование челночных передвижений и обходов обнаружено нами впервые и природа этого явления неизвестна. Во-первых, остается неясным, какого рода механизм отвечает за спонтанное переключение между тактиками. Во-вторых, неизвестна функция этого переключения. Возможно, эти тактики и их чередование в сочетании с асимметрией поворотов позволяют рыбам быстрее построить когнитивную карту новой среды и быстрее находить в этой среде пищу или другие ресурсы. Это предположение нуждается в экспериментальной проверке.

Список литературы

- Непомнящих В.А.* Связь между автономным и адаптивным поведением у искусственных агентов и животных // Подходы к моделированию мышления (под ред. В.Г. Редько). М.: УРСС, 2014. С. 9–28.
- Никольская К.А.* Системно-информационные аспекты познавательной деятельности позвоночных // Автореф. дисс. докт. биол. наук. М.: МГУ, 2010.
- Grossman L., Stewart A., Gaikwad S., et al.* Effects of piracetam on behavior and memory in adult zebrafish // Brain Research Bulletin. 2011. V.85. P.58–63.
- Hughes R.N., Blight Ch.M.* Algorithmic behaviour and spatial memory are used by two intertidal fish species to solve the radial maze // Anim. Behav. 1999. V.58. P.601 – 613.
- Sison M., Gerlai R.* Associative learning in zebrafish (*Danio rerio*) in the plus maze // Behavioural Brain Research. 2010. V.207. P. 99–104.

СИНХРОНИЗАЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ НЕРЕСТА У КЛАРИЕВЫХ СОМОВ

В.М. Ольшанский

ИПЭЭ РАН, vmolsh@yandex.ru

Методика исследования и результаты регистрации особенностей спаривания клариевых сомов были подробно описаны как в материалах предыдущей конференции по поведению рыб (Ольшанский и др., 2010), так и в других публикациях нашего коллектива исследователей (Ольшанский и др., 2009, 2011, Ольшанский, 2013, 2014, Olshanskii, 2009). В процессе экспериментальных исследований, проводившихся во Вьетнаме в 2005–2011 гг., искусственно вызывался, наблюдался и фиксировался нерест у более чем 20 пар двух видов клариевых сомов (*Clarias macrocephalus* и *Clarias fuscus*). При этом за время каждого нереста сомы спаривались в лабораторных условиях десятки (некоторые пары более сотни) раз, так что общее число наблюдавшихся спариваний составило не менее 1000. Такое большое количество наблюдений позволило убедиться в том, насколько стереотипно в мельчайших деталях разными особями повторяется один и тот же ритуал.

Очевидно, что эта стереотипность является следствием естественного отбора – те особи, которые отклонялись от этого ритуала, в конечном счете не оставили жизнеспособного потомства. Например, если мы не наблюдали ни одного спаривания без генерации серии электрических разрядов, то, видимо, те самки, которые не генерировали такие серии, проиграли конкурентную борьбу самкам «с искоркой».

Поскольку мы имеем дело со столь очевидным результатом действия естественного отбора, то мы можем попытаться найти рациональное объяснение всем особенностям этого ритуала исходя из Дарвиновской доктрины утилитарности. Согласно доктрине утилитарности «каждая деталь строения выработалась на пользу своего обладателя» (Дарвин, 1939). Хотя в данном случае Дарвин говорит о морфологических особенностях, очевидно, что область применения доктрины утилитарности гораздо шире, в частности, охватывает и особенности поведения, если эти особенности сформировались под действием естественного отбора.

На первый взгляд кажется невозможным дать рациональное объяснение частных особенностей нерестового ритуала. Приведенное Дарвиным мнение противников доктрины утилитарности, что «многие черты строения созданы ради их красоты, для услаждения человека или самого Творца (это последнее предположение выходит за предел научного обсуждения), или же просто ради разнообразия» (Дарвин, 1939) кажется более убедительным, чем предположение об обязательной полезности каждой мелкой детали, получившей устойчивость в результате естественного отбора. Более того, можем ли мы оценить эту полезность, если речь идет не о человеке, а о рыбе? Попытаемся, однако, сделать это.

Внешние проявления ритуала были подробно описаны в литературе (Van der Waal, 1974, Bruton, 1979). В начале спаривания самец изгибается дугой, охватывая телом голову самки (рис. 1А).

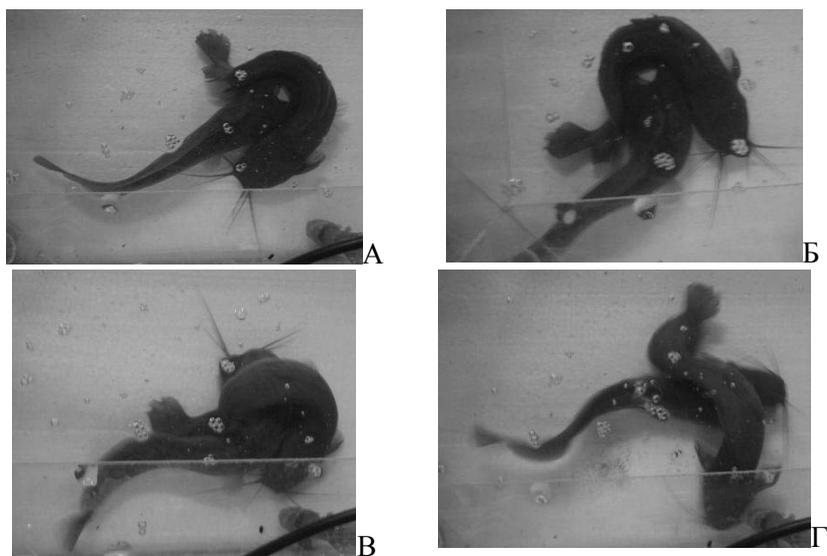


Рис. 1. Основные позы *Clarias macrocephalus* при спариваниях.

На несколько секунд рыбы замирают вместе, при этом самка разводит усы в стороны и обратно. Затем самка резко поворачивается передней частью тела, причем направление, в котором она делает этот поворот, жестко определяется тем, в какую сторону

относительно самки ориентирована голова самца (рис. 1Б). Затем рыбы очень медленно смещаются друг относительно друга, не нарушая плотного контакта. В результате область контакта живота самца и головы самки перемещается за затылочную часть черепа. К концу этого взаимного смещения усы самки вытягиваются вперед (рис. 1В). В этот момент самка начинает генерировать серию электрических разрядов, состоящую из 5–8 импульсов в большинстве наблюдавшихся нами нерестов у *C. macrocephalus*. Сразу после выброса икры рыбы расходятся, причем с этого момента стереотипность в поведении не сохраняется – самец может отплыть от самки в любую сторону независимо от направления, в котором выброшена икра (рис. 1Г).

Чтобы дать рациональное объяснение особенностям ритуала спаривания в свете доктрины утилитарности, крайне важным было установить момент выброса спермы. Это удалось сделать путем съемки через прозрачное дно аквариума. На видеозаписи капелька спермы, движущаяся и расширяющаяся на фоне неподвижных тел, была отчетливо различима.

Зафиксированные выбросы спермы наблюдались за 3 секунды до поворота передней частью тела, за 4.5 секунды до начала генерации пачки разрядов и за 5 секунд до выброса икры. Из заметно больше половины икринок, помещенных после экспериментов в хорошо аэрируемые условия, через несколько часов вылупились эмбрионы, успешно достигшие затем малькового возраста, что свидетельствует о высоком проценте осеменения икры.

Для понимания особенностей нерестового ритуала представляется значимым знание скорости движения спермиев и длительности их жизни. Скорость можно оценить по увеличению диаметра капельки спермы на видеозаписи. Это дает величину не более 2 мм/сек в первые секунды после выброса спермы. Кроме того, скорость плавания и время активности сперматозоидов *C. macrocephalus* исследовалась под микроскопом. В этом случае через несколько секунд после активации водой эта скорость составляла около 0.1 мм/сек. Это существенно меньше, чем мы видим на видеозаписи в воде, что может быть связано с различием скоростей в реальных условиях и в тонком слое воды в чашечке под микроскопом. Через 2 минуты почти все наблюдавшиеся сперматозоиды утрачивали двигательную активность.

Теперь попробуем ответить исходя из доктрины утилитарности на нижеследующие вопросы:

- почему самка упирается в самца, а самец при этом изогнут дугой?
- почему они замирают на несколько секунд, причем самка в это время проводит усами в стороны и обратно?
- почему после выброса спермы самец остается в тесном контакте с самкой, в то время как самка сначала поворачивается передней частью тела в сторону, а потом возвращается в прямое положение?
- почему и в какую сторону самка поворачивает переднюю часть тела?
- почему самец очень медленно переползает животом через ее голову за затылочный выступ?
- зачем самка генерирует особую серию электрических разрядов?
- почему во время генерации пачки разрядов самец своим телом, согнутым в кольцо, плотно сжимает тело самки?

Прежде чем ответить на эти конкретные вопросы, несколько слов об особенностях нереста клариевых сомов в натуральных условиях. И по литературным данным (Van der Waal, 1974), и по результатам наших экспериментов в течение одного нереста одной пары рыб наблюдаются десятки, иногда больше сотни спариваний, причем интервал между первым и последним спариванием, как правило, превышает 10 часов, а иногда больше двух суток. При этом речь идет о наблюдениях в лабораторных условиях. В очень подробной статье М. Брутона (Bruton, 1979), посвященной нерестовому поведению африканских сомов *Clarias gariepinus* в естественных условиях, описывается полный цикл от преднерестового, когда сомы собираются вместе и идет выбор партнеров, до поиска нерестилищ, спариваний и пост-нерестового поведения. Комментируя результаты Ван дер Ваала, Брутон полагает, что наблюдаемое в аквариумных условиях большое число спариваний не соответствует тому, что имеет место в природе, а именно 1–2 спаривания, во время которых самки мечут обильное количество икры. При вымете самки энергично машут хвостом, рассеивая икринки по широкой площади. Отчасти эти рассуждения кажутся убедительными. Мы специально провели эксперимент в аквариуме с песком на дне и имитацией растительности (это сделало невоз-

можным видеосъемку снизу). Осталось впечатление, что в этих условиях спариваний было меньше, а выбросы икры обильнее, но количественными данными в пользу этого мы не располагаем. Что же касается ощущения большей обильности икры, то на фоне светлого песка икринки гораздо заметнее, чем на фоне прозрачного дна. Других существенных отличий мы не заметили. Ни в одном из проведенных нами экспериментов мы не наблюдали не только интенсивных, но и просто заметных движений самки хвостом в стороны. Также как и Ван дер Ваал, мы наблюдали, что после первых спариваний самки выбрасывают не икринки, а пузырьки газа. Только после 8–10-го спаривания начинают наблюдаться выбросы икры, и с каждым новым выбросом они становятся все обильнее. А ближе к концу нереста, наоборот, последние спаривания сопровождаются малым количеством икринок, или выбросы икры вообще не наблюдаются.

Согласно данным названных авторов, нерест в природе происходит на мелководье в тихих местах, поросших водной растительностью. В таких местах меньше хищников, и им труднее найти все икринки. И Ван дер Ваал и Брутон подчеркивают, что для успеха нерестовой стратегии, т.е. для выживания большего числа икринок, они должны быть разметаны по большой площади, отдельно друг от друга. Если несколько икринок склеиваются вместе, то они погибают, в том числе от нехватки кислорода. Естественно, важно, чтобы подавляющее большинство икринок было оплодотворено. После вымета половых продуктов рыбы ведут себя индифферентно по отношению к икринкам (в экспериментах на *Clarias fuscus* самец поедал икринки после нереста; на сомах *C. macrocephalus* такого мы не наблюдали).

Вернемся к особенностям ритуала спаривания клариевых сомов. Зачем самка упирается в согнутого дугой самца и водит усами? С учетом факта, что именно в этот момент происходит выброс спермы наиболее рациональным представляется ответ – чтобы убедиться в выбросе спермы. Икра – гораздо более «дорогостоящий» ресурс, чем сперма, и самка должна быть уверена, что мечет её не впустую. Такая гипотеза, конечно требует обоснования с позиций сенсорной физиологии с указанием какие конкретно рецепторы могли бы участвовать в контроле выброса спермы. Если движения усом во всех наблюдавшихся экспериментах были на

этой фазе спаривания одинаковы, то это должно иметь функциональное значение.

Зачем после выброса спермы рыбы еще 3 секунды остаются неподвижными? Чтобы ответить на этот вопрос, сравним взаимные позиции рыб в момент выброса спермы и в момент выброса икры относительно неподвижной камеры (рис. 2.).

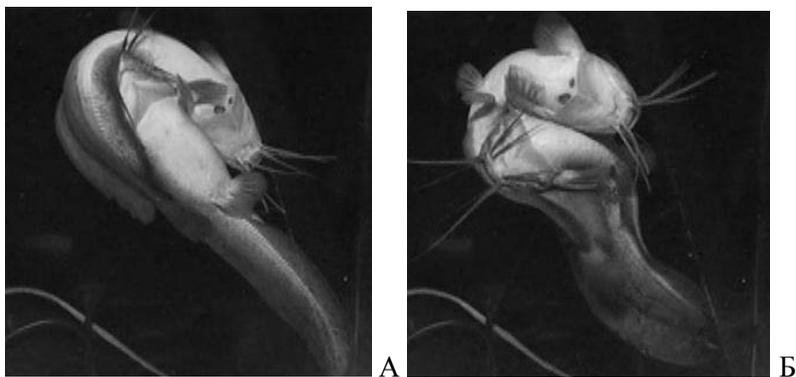


Рис. 2. Положение сомов *C. macrocephalus* в момент выброса спермы (А) и икры (Б).

Исходя из размеров рыб, видно, что спермиям от места их выброса до места вымета икры надо преодолеть не менее 6 см. При этом с учетом их собственной скорости и времени жизни они могли бы проплыть не более 1–2 см. У рыб остается возможность организовать потоки воды таким образом, чтобы вода доставила спермии к икринкам. При этом сначала нужно, чтобы вода была неподвижна или малоподвижна. Соответственно этому и сами рыбы практически неподвижны. За 3 секунды после выброса капельки спермы сперматозоиды интенсивно разбегаются друг от друга. Кроме того, на их удалении друг от друга способствует диффузия воды. Добавление капельки красителя в этот интервал времени показывает, что за несколько секунд окрашивается область воды, соизмеримая с размерами рыб.

Резкий поворот передней части тела самки вызывает в воде, окружающей рыбу, вихрь, подобный изображению галактики. В этот вихрь спермиев самка мечет икру, причем с самого начала выброс икринок осуществляется энергично в разные стороны.

А зачем при этом самка генерирует пачку электрических разрядов? Если у какого-нибудь вида в ходе естественного отбора возникла способность генерировать слабые электрические разряды, то у них должна быть утилитарная функция (Барон, 1994). Для объяснения возможной утилитарной функции электрических разрядов при спариваниях клариевых сомов можно высказать по меньшей мере три не исключающих друг друга предположения.

Во-первых, поскольку обе рыбы должны остаться неподвижными, чтобы не нарушить структуру водяного вихря со спермой, самец должен сначала дожидаться какого-то надежного сигнала, что сейчас будет выброс икры и только после этого можно отплывать от самки. Электрический сигнал, полученный самцом от самки, уникален и очень надежен. Однако, поскольку начало такого сигнала не сопровождается отплытием самца, то это не сигнал, что можно отплывать, а сигнал, что нужно что-то важное еще сделать.

Во-вторых, для того чтобы самке осуществить мощный выброс, надо за что-то держаться. Переползший через голову самки самец сжимает её мягкий живот жестким кольцом, протиснувшись через которое самка выбрасывает икру. Если попытаться назвать словесный аналог пачки разрядов, то это крик: «Жми!». Время, в течение которого самец сжимает самку, и длительность пачки электрических разрядов соизмеримы, то есть это крик «Еще сильнее жми! Еще сильнее!».

В-третьих, ощущения, испытываемые самцом при протекании через все его тело тока, превышающего в десятки тысяч раз пороговые значения его электрорецепторов, несомненно следует отнести к числу очень сильных. Можно ли предположить рациональное объяснение такому сильному воздействию?

Изучение динамики нереста *Clarias macrocephalus* в лабораторных условиях (Ольшанский, 2014) показывает, что сначала после первых спариваний мы не видим икры на дне аквариума. Только после 10–15 первых спариваний мы начинаем видеть икру на дне, причем самка мечет маленькие порции икры, не различимые на видеозаписях. Затем выбросы становятся все более обильными, особенно во время 30–50 спариваний. Далее выбросы становятся все меньше, спаривания все реже, самец начинает проявлять к самке заметную агрессивность и нерест заканчивается.

Можно предположить, что в первых спариваниях самка проверяет самца на «серьезность намерений». Если, не смотря на электрический шок, самец удерживается в плотном контакте с самкой, то намерения его серьезны и можно метать икру. Те самцы, которые не выдержали испытания, были отбракованы и самками и естественным отбором. А самцы, выдержавшие этот экзамен, научились испытывать удовольствие, стимулирующее к новым спариваниям.

Возможность дать рациональное объяснение таким мелким деталям поведения можно рассматривать как один из аргументов в пользу доктрины утилитарности, которую Дарвин обосновывал множеством других примеров. Насколько широко и оправдано мы можем пользоваться доктриной утилитарности как инструментом для получения ответов на вопросы типа «Зачем?».

Очевидно, что как и вся теория естественного отбора, доктрина утилитарности применима только по отношению к статистически значимым явлениям. В частности, мы можем пытаться объяснить роль движения усов самки при спариваниях, поскольку эти движения одинаково наблюдались во всех экспериментах. А вот, например, в какую сторону самец отплывает от самки после окончания спаривания – это уже вне жесткого ритуала. Даже если статистика покажет, что самец предпочитает отплывать в большинстве случаев налево, а не направо, у нас нет оснований считать, что это предпочтение значимо и полезно для его репродуктивного успеха.

Интересно отметить, что на связь теории Дарвина со статистикой указал не сам Дарвин, в тексте которого слова «статистика» нет, а Людвиг Больцман. Постоянная Больцмана, введенная для описания статистического поведения большого количества молекул, является одной из самых важных мировых констант. Людвиг Больцман утверждал, что ввел дарвинизм в физику. Известный бельгийский химик и физик, лауреат Нобелевской премии И.Р.Пригожин (Пригожин, Стенгерс, 1986) рассматривает дарвинизм как мировоззрение альтернативное физическим воззрениям Ньютона-Эйнштейна. Вслед за Больцманом, на которого в книге дается много ссылок, Пригожин полагает, что естественный отбор исходно свойственен всему материальному миру. Эта идея нашла множество сторонников. В частности, большинство современных космологических теорий строится с учетом антропного принципа,

что мировые константы наблюдаются такими, как они есть потому, что таковы условия существования наблюдателя. Более того, немало сторонников у сильного антропного принципа – вселенная должна иметь свойства, позволяющая развиваться разумной жизни. К числу таких свойств должна относиться возможность реализации механизма естественного отбора.

Интересен вопрос – а могут ли аналогичные рассуждения быть распространены и на доктрину утилитарности?

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 13-04-00162).

Список литературы

- Дарвин Ч., 1939. О происхождении видов путем естественного отбора или сохранении благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь // Ч. Дарвин. Соч. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР. С. 253–666.
- Барон В.Д., 1994. Возможная роль электрорецепции в поведении морских слабоэлектрических скатов *Raja clavata* (Rajidae) // Сенсорные системы. Т. 8. № 3–4. С. 147–161.
- Ольшанский В.М. Дарвиновская доктрина утилитарности как основа взаимопонимания очень непохожих друг на друга существ // В сб.: Эволюционная и сравнительная психология в России: традиции и перспективы., М., Институт психологии РАН, ISBN 978-5-9270-0274-0, 2013, С. 161–169
- Ольшанский В.М. Исследования электрической активности клариевых сомов Вьетнама // Коллективная монография «Экология внутренних вод Вьетнама» под редакцией Д.С. Павлова и Д.Д. Зворыкина. // Москва, Товарищество научных изданий КМК. 2014, С.331–353
- Ольшанский В.М., Солдатова О.А., Моршнев К.С., Нгуен Тху Нга (2009) Электрогенераторная активность сомов *Clarias macrocephalus* (Clariidae, Siluriformes) при нерестовом поведении // ДАН. Т. 429. №. 5. С. 705–709.
- Ольшанский В.М., Солдатова О.А., Нгуен Тху Нга (2010) Ритуал спаривания клариевого сома *Clarias macrocephalus*. // Материалы международной конференции «Поведение рыб». М.: Акварос. С. 316–320.
- Ольшанский В.М., Солдатова О.А., Нгуен Тху Нга (2011) Эпизодические электрические разряды при социальных взаимоотноше-

- ниях: пример азиатских клариевых сомов // Журнал общей биологии, том 72, № 3, С. 198–213.
- Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой М., Прогресс, 1986, 432 с.
- Bruton M.N.* 1979. The Breeding biology and early development of *Clarias gariepinus* (Pisces: Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with a review of breeding in species of the subgenus *Clarias* (Clarias) // Trans. Zool. Soc. London. V. 35. P. 1–45.
- Olshanskii V.M.* (2010) Elaboration of equipment and methods of continuous recording of electric activity of clariid catfish (Clariidae, Siluriformes) in social and reproductive behavior // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 1077–1091.
- Van der Waal., B.C.W.,* 1974. Observations on the breeding habits of *Clarias gariepinus* (Burchell). J. Fish Biol. 6: 23–27

ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ КЛАРИЕВОГО СОМА *CLARIAS MACROCEPHALUS* В ТЕМНОТЕ И НА СВЕТУ

Ольшанский В.М.¹, Касумян А.О.², Павлов Д.С.¹

¹ ИПТЭ РАН vmolsh@yandex.ru;

² МГУ им. М.В.Ломоносова

Характерной особенностью клариевых сомов является их способность генерировать специализированные электрические разряды при активных двигательных реакциях – агрессивно-оборонительных, пищевых, нерестовых и т.п. (Baron et al., 1994, Ольшанский, 2014). Когда рыбы малоподвижны, электрических разрядов они не генерируют. Таким образом, по интенсивности электрогенерации можно оценивать динамику поведения клариевых, например, при нересте (Ольшанский, 2014).

Разработанная нами методика регистрации электрических разрядов (Olshanskii, 2010) позволяет фиксировать все разряды при любом расположении рыб в аквариуме. Регистрация осуществляется бесконтактно и не требует закрепления на рыбах внешних устройств, нанесения меток или создания в аквариуме каких-либо физических полей, которые могли бы рыбами восприниматься. Регистрация может эффективно осуществляться в темноте и на свету, при различной прозрачности или различном химическом составе воды, при разном акустическом фоне. Длительность автономной непрерывной регистрации может составлять несколько суток и ограничивается не столько аппаратными или программными факторами (объем внутренней памяти, емкость питающих аккумуляторов), а целями и схемой эксперимента.

Таким образом, регистрация электрической активности представляет собой удобный инструмент исследования поведения рыб, способных генерировать электрические разряды. Этот подход был применен нами для оценки реакции клариевых сомов на резкие перепады освещенности (Касумян и др., 2013), их нерестового поведения, дыхания, питания одиночными подвижными жертвами (Ольшанский и др., 2011а,б).

Опыты выполнены на взрослых особях сома *Clarias macrocephalus* длиной 27–33 см (TL) и массой 160–270 г, отловленных в естественных водоемах Вьетнама и привезенных в лабо-

раторию (Приморское отделение Совместного Российско-Вьетнамского тропического центра, г. Нячанг). Двух сомов, случайно взятых из группы, рассаживали по-одиночке, затем через сутки ссаживали вместе в аквариум, расположенный в светоизолированном помещении. Для освещения аквариума (800 лк на уровне воды) использовали светодиодную матрицу, управляющуюся автономным микропроцессорным устройством.

Каждый опыт продолжался не менее 25 часов. По истечении первых 10 мин светодиодная матрица плавно гасла, все последующие включения /выключения матрицы (световой/темновой периоды) происходили каждые 30 мин. Электрическую активность регистрировали с помощью двухканальных автономных микропроцессорных устройств (Olshanskii, 2010). Аквариум и регистрирующую аппаратуру помещали в экранированную камеру. Регистрирующими электродами были угольные стержни, обернутые поролоном и закрепленные в углах и на стенках аквариума.

После окончания опыта рыб из аквариума высаживали, определяли их длину, массу и пол. Обработка данных заключалась в сортировке всех электрических событий на разряды, миограммы, респираторные залпы, неидентифицированные электрические проявления от рыб и низкочастотные помехи. Затем строили 5-минутные гистограммы электрической активности и 30-минутные гистограммы «свет-темнота». Данные по всем экспериментам приводили к единому шаблону.

Свет-темнота. Всего выполнено 10 опытов на 10 различных парах рыб, из которых 8 пар состояли из самки и самца, по одному опыту выполнено на парах самец-самец и самка-самка. Во всех парах размеры рыб были практически одинаковыми. Выявлена четкая приуроченность электрической активности сомов к темновому периоду. В большинстве опытов (7 из 10) суммарное число разрядов в темноте было больше, чем на свету, причем в некоторых опытах превышение было в 10 и даже в 60 раз! (рис. 1).

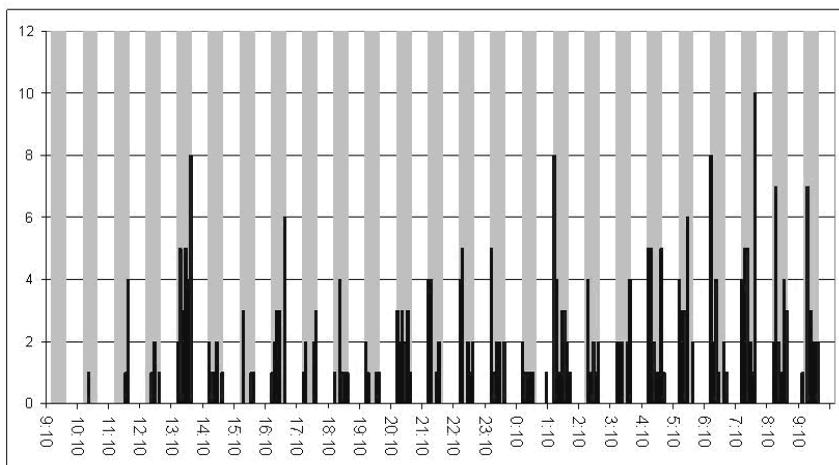


Рис. 1. Гистограмма электрической активности пары *C. macrocephalus* на свету (светлый фон) и в темноте (серый фон). По вертикали число разрядов за 5 минутный интервал. По горизонтали – время опыта.

Число всех разрядов, зарегистрированных у разных пар, варьировало от 147 до 1122. В некоторых опытах первые разряды после ссаживания рыб регистрируются не ранее, чем через 1–2 ч. В большинстве опытов электрические разряды зарегистрированы уже в первый темновой период, т.е. электрическая активность у сомов не подавлялась манипуляционным стрессом. Это согласуется с нашими данными, что генерация нерестовых пачек электрических разрядов у клариевых сомов сохраняется при сильных стрессовых воздействиях (каутеризация обонятельной розетки, ампутация усов).

С увеличением длительности нахождения рыб в аквариуме наблюдалось отчетливое снижение электрической активности. В некоторых опытах после всплеска электрической активности в начале опыта происходил спад активности и затем ее нарастание и возвращение к исходному уровню к концу опыта. Во многих опытах в первые 5 мин после переключения света суммарное число разрядов значительно выше, чем в последующие 5 минутные интервалы. Особенно это заметно после включения матрицы, а также в первые часы опыта.

Межвидовые взаимоотношение. Исследовали генерацию клариевым сомом электрических разрядов при ссаживании с равным по размерам змееголовом *Channa striata*. В первые 6–7 ч опыта регистрируется большое число миограмм в темноте и на свету в равной мере, что указывает на высокую двигательную активность рыб. К сожалению, возможность различать миограммы змееголова и сома отсутствует, а прямые синхронные наблюдения за рыбами не проводили. Специализированные электрические разряды, которые способен генерировать только сом, но не змееголов, в начале опытов практически отсутствовали, они возникали значительно позднее, в последние 6 ч опыта, причем почти исключительно в темноте. Однако, при продолжении наблюдения за рыбами после завершения первых 24 ч, специализированные электрические разряды возникали практически сразу же после продолжения регистрации, причем исключительно в темноте и сопровождалась миограммами. На основании этих данных возможна следующая реконструкция происходивших в опыте взаимодействий между рыбами. В первые часы рыбы проявляют исследовательскую активность и, возможно, агрессию по отношению к друг другу (многочисленные миограммы). К концу опыта усиливается агрессия сома и он начинает доминировать (нарастание числа электрических разрядов). У прошедших «ознакомительный» период партнеров электрические разряды регистрируются сразу же после продления наблюдения за ними. Наблюдение за другой парой сом-змееголов подтвердило полученные данные.

Охотничье поведение. Электрическую активность у одиночного сома регистрировали после внесения в аквариум 10 жертв (молодь гуппи *Poecilia reticulata* или золотой рыбки *Carassius auratus gibelio*) на фоне чередующихся 30-мин периодов свет/темнота (8 опытов по 24 ч).

Первых жертв сом поедает уже после первого часа опыта. В одном из опытов во время первого темного периода было съедено 3 жертвы, а за первые 3 ч – 6 жертв. Истребление более половины жертв спустя 5–6 ч происходило во многих опытах. В большинстве опытов к концу экспозиции почти все (7–9) или даже все жертвы (10) хищником истреблялись. На темновые периоды в большинстве опытов приходилось свыше 80% от суммарного числа зарегистрированных в опыте электрических событий (в отдель-

ных опытах – 100%). Среднее число электрических событий на 1 потребленную жертву в большинстве опытов составляло от 1.4 до 4.4, что может указывать на высокую эффективность охотничьего поведения сома. При высокой освещенности, как показали ранее выполненные опыты, атаки сома на жертву малоэффективны (Ольшанский и др., 2011б). Прямые наблюдения за подопытными рыбами в световые периоды показали, что молодь гуппи в основном держится у поверхности воды в противоположном от хищника углу аквариума, постоянно перемещается, обычно группой и согласованно, напоминая по поведению стайных рыб, иногда опускается ко дну аквариума.

Таким образом, регистрация электрической активности у клариевых сомов может служить удобным методическим приемом не только для количественных оценок поведения, но и для исследования слабо изученных или ранее неизвестных особенностей биологии этих рыб. Полученные результаты показывают, что проявление клариевым сомом различных форм поведения приурочено к условиям, когда зрительная рецепция рыб ограничена (мутность, густые заросли водных растений и т.п.) или полностью невозможно (темное время суток). Именно на темновые периоды приходится специализированная электрогенераторная активность сомов при парных внутривидовых и межвидовых взаимодействиях, включая отношения хищник-жертва. Многие сенсорные системы, такие как обоняние, боковая линия, вкус, тактильное чувство у клариевых сомов хорошо развиты. Какова роль и комплементарность электрорецепции в этом сенсорном комплексе, регулирующем поведение клариевых сомов, до конца не ясна. Вполне возможно, что генерируемые клариевыми сомами специализированные электрические разряды используются этими рыбами для внутривидовой коммуникации при внутривидовых или внутривидовых контактах и для активной электролокации при взаимодействии с рыбами других видов или при поиске и охоте на жертв.

Работа поддержана РФФИ (гранты №13-04-00162 и №12-04-00389) и Совместным Российско-Вьетнамским тропическим центром.

Список литературы

- Касумян А.О., Ольшанский В.М., Павлов Д.С., Подарин А.В., Нгуен Тху Нга, Во Тху Ха. 2013. Электрическая активность клариевого сома *Clarias macrocephalus* при парных агрессивно-оборонительных взаимодействиях: влияние освещенности и химического сигнала опасности // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 96–112.
- Ольшанский В.М., Солдатова О.А., Нгуен Тху Нга. 2011 а. Эпизодические электрические разряды при социальных взаимоотношениях: пример азиатских клариевых сомов // Ж. общей биологии. Т. 72. № 3. С. 198–213.
- Ольшанский В.М., Касумян А.О., Павлов Д.С., Подарин А.В., Нгуен Тху Нга, Во Тху Ха. 2011 б. Генерация специализированных электрических разрядов при преследовании жертвы и неспециализированная электрическая активность в связи с респираторным поведением у клариевого сома *Clarias macrocephalus* (Clariidae, Siluriformes) // ДАН. Т. 438. № 2. С. 282–285.
- Ольшанский В.М. 2014. Исследования электрической активности клариевых сомов Вьетнама // Экология внутренних вод Вьетнама (ред. Д.С. Павлов и Д.Д. Зворыкин). Москва, Товарищество научных изданий КМК. С.331–353
- Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. 1994. African Catfish: The New Group of Weakly Electric Fish // Experientia. V.50. P.644–647.
- Olshanskii V.M. 2010. Elaboration of equipment and methods of continuous recording of electric activity of clariid catfish (Clariidae, Siluriformes) in social and reproductive behavior // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 1077–1091.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДВУХ АНАДРОМНЫХ ПАЗАРИТИЧЕСКИХ МИНОГ В СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКЕ

А.М. Орлов¹, А.А. Байталоук²

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия, orlov@vniro.ru

²Тихоокеанский научный рыбохозяйственный центр, Владивосток, Россия, aleksei.baitaliuk@tinro-center.ru

Введение. В северной части Тихого океана наиболее обычными и многочисленными видами паразитических круглоротых являются тихоокеанская *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811) и трёхзубая *Enthosphenus tridentatus* (Richardson, 1836) миноги (Парин и др., 2014). Тихоокеанская минога является анадромным паразитическим видом круглоротых, широко распространенным в Арктике и северной части Тихого океана. Её современный ареал включает воды арктических морей от Варангер-фьорда в Баренцевом море до моря Бофорта, а в северной Пацифике – от Берингова пролива до южной части Корейского полуострова в Японском море и центральной части о. Хонсю в тихоокеанских водах по азиатскому побережью и до полуострова Кеннай в зал. Аляска по американскому побережью (Renaud, 2011). Она служит пищей различным животным и рассматривается в качестве основного источника травматизма тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp. как в морской (Бирман, 1950; Bugaev, Shevlyakov, 2007), так и пресноводный (Шевляков, Паренский, 2010) период их жизни. Кроме того, тихоокеанская минога играет важную роль в поддержании естественного фона заражения лососевых рыб нематодами: она служит промежуточным и резервуарным хозяином паразитов и является основным источником заражения молоди, жилых и проходных лососей (Буторина, 1988).

Трёхзубая минога – эндемичный для северной части Тихого океана вид анадромных паразитических миног с широким ареалом, который включает тихоокеанские воды от центральной части Хонсю (префектура Точиги) и Мексики на юге до северной части Берингова моря на севере (Renaud, 2011). Она признается наиболее многочисленным видом паразитических миног западного побережья Канады (Richards et al., 1982). На разных стадиях своего жизненного цикла служит пищей различным водным животным (Scott,

Crossman, 1973; Beamish, 1980) и среди всех северотихоокеанских видов миног представляет наиболее серьезную угрозу для других рыб (Richards et al., 1982).

Сведения о морском периоде жизни тихоокеанской и трёхзубой миног, когда они ведут паразитический образ жизни, разрозненны, ограничены и фрагментарны. Не смотря на опубликованные недавно материалы по распределению рассматриваемых видов миног в северной части Тихого океана (Орлов и др., 2008, 2014), до сих пор сравнительного анализа особенностей распределения наиболее многочисленных видов паразитических миног в Северной Пацифике не проводилось, что не позволяет выявить с достаточной определенностью круг жертв каждого из рассматриваемых видов и определить их место и роль в экосистемах северной части Тихого океана.

Материал и методы. Материалом для настоящего обзора послужили данные траловых съемок и промысловых тралений донными и разноглубинными тралами в различных районах северной части Тихого океана в период с 1975 по 2009 г., выполненных сотрудниками ТИНРО-центра (Владивосток), Аляскинского рыбохозяйственного научного центра (AFSC, Сиэтл, США), ВНИРО (Москва), СахНИРО (Южно-Сахалинск), КамчатНИРО (Петропавловск-Камчатский) и ЧукотТИНРО (Анадырь). Использованные материалы представляли собой выборки из вышеназванных баз данных и включали сведения только о тех ловах, в которых были отмечены тихоокеанская или трёхзубая миноги.

Всего проанализированы данные 469 поимок донными и разноглубинными тралами тихоокеанской миноги (все с указанием глубины места и горизонта траления) и 3832 – трёхзубой миноги, в том числе 3818 с указанием глубины. Все поимки с известной глубиной места и горизонта траления были условно разделены на донные, если глубина места и горизонт траления совпадали, и пелагические, если глубина места и горизонт траления различались на 10 м и более. Таким образом, количество поимок у дна и в пелагиали обоих видов составило, соответственно, 40 и 429, 700 и 3118.

Результаты и обсуждение. Тихоокеанская минога встречается преимущественно на акватории окраинных дальневосточных морей (Японское, Охотское и Берингово) и лишь единичными поимками отмечается в тихоокеанских водах о. Хоккайдо, Курильских островов и восточного побережья Камчатки. Максимальные по плотности

концентрации она формировала в центральной части Японского моря к юго-востоку от зал. Петра Великого, у юго-западного и северо-восточного побережий Сахалина и в северной части Берингова моря. В большинстве остальных районов ее уловы были незначительны.

Наибольшей численности трёхзубая минога достигает в Беринговом море, где встречается практически повсеместно за исключением ограниченной акватории в центральной южной части. Достаточно редки находки трёхзубой миноги в мелководной восточной части Берингова моря. В пределах российских вод максимальные по величине уловы отмечались в Беринговом море в районе м. Наварин и центральной части Корякского побережья, в восточной части Берингова моря – в восточной части Алеутских о-вов, а в водах западного побережья США и Канады – от южной части о. Ванкувер до Сан-Франциско (данными по уловам к северу от о. Ванкувер до зал. Аляска мы не располагаем). На юге данный вид отмечен до побережья центрального Хонсю (Япония) и вод южной Калифорнии.

Подавляющее большинство особей тихоокеанских миног выловлено на значительном удалении от дна, что свидетельствует о преимущественном обитании данного вида в толще воды.

Трёхзубая минога распространена в пелагиали весьма широко. При этом многочисленные его поимки зафиксированы на достаточном удалении от побережий, например, в центральной части Берингова моря и у камчатского побережья, что подтверждает выводы (Beamish, 1980) о способности данного вида мигрировать далеко в открытые воды. Вместе с тем, наши данные свидетельствуют о встречаемости трёхзубой миноги в восточной части Охотского моря у юго-западного побережья Камчатки, где ранее она была известна лишь единичными находками (Свиридов, 2006).

У дна тихоокеанская минога встречается гораздо реже, а наиболее часто в придонных горизонтах обнаружена у восточного побережья Сахалина и в западной части Берингова моря от м. Олюторский до м. Наварин.

Трёхзубая минога у дна встречается преимущественно в Беринговом море вдоль материкового склона от м. Африка до восточной части Алеутского архипелага, а также у западного побережья Северной Америки к югу от о. Ванкувер. Подавляющее большинство ее поимок приурочено к водам шельфа и верхней части материкового склона. Отсутствие находок рассматриваемого вида в водах

Британской Колумбии объясняется отсутствием у нас данных траловых съёмок из канадских вод, а редкость его находок в зал. Аляска (как в пелагиали, так и у дна) пока не находит каких-либо разумных объяснений. Хотя не исключено, что такой разрыв в распределении связан с существованием двух подвидов трёхзубой миноги – северного и южного (Hubbs, 1967).

Сравнение представленных нами данных по пространственному распределению тихоокеанской и трёхзубой миног позволяет сделать некоторые заключения о характере распределения этих двух видов в рассматриваемом регионе. Прежде всего, следует сказать о том, что районом их совместного обитания является преимущественно Берингово море, поскольку тихоокеанская минога практически не встречается в тихоокеанских водах северо-восточной Пацифики (воды Алеутских островов, зал. Аляска и западного побережья США и Канады). В тоже время трёхзубая минога не встречается в Японском море, крайне малочисленна в Охотском море (чаще всего она отмечается у юго-западной Камчатки), но в больших количествах в сравнении с тихоокеанской миногой встречается в тихоокеанских водах Курильских островов и восточного побережья Камчатки. В Беринговом море оба вида распространены практически повсеместно, но в характере их распределения обнаруживаются некоторые различия. Трёхзубая минога весьма немногочисленна в шельфовых водах северной и восточной части Берингова моря к востоку от м. Наварин, где замещается тихоокеанской миногой, которая, в отличие от предыдущего вида, практически отсутствует в районе, прилегающем к материковому склону, отделяющему восточную часть Берингова моря от глубоководной Алеутской котловины. В западной части Берингова моря характер распределения обоих видов довольно сходен с повышенными концентрациями к юго-востоку от м. Наварин и в центральной части Корякского шельфа. Тихоокеанская минога, кроме того, формирует повышенные скопления в центральной части Берингова моря, а трёхзубая – в юго-западной части Бристольского залива. Считается (Murphy et al., 2003), что тихоокеанская минога встречается ближе к берегу в сравнении с трёхзубой, которая распространена на большем удалении от берегов. Результаты недавних исследований (Орлов и др., 2008, 2014) не подтверждают эти выводы. Таким образом, только в северо-западной части Берингова моря оба вида могут совместно встречаться в больших количествах, составляя друг другу конкурен-

цию в поиске жертв, однако особенности их вертикального распределения, вероятно, в немалой степени нивелируют остроту конкурентных отношений между ними.

Сведения по вертикальному распределению рассматриваемых видов миног Северной Пацифике весьма ограничены (Mecklenburg et al., 2002). Указывается, что тихоокеанская минога населяет верхний 50-метровый слой. Наши данные значительно меняют существующие представления об особенностях вертикального распределения данного вида в море. Учитывая крайне редкую встречаемость его в придонных горизонтах и преимущественное обитание в верхнем 100-метровом слое, следует заключить, что основными объектами, на которых он паразитирует в морской период жизни, являются тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus*.

Несмотря на то, что трёхзубая минога, как и тихоокеанская, преимущественно обитает в пелагиали, характер распределения обоих видов в толще воды существенно различается. Если у последнего в верхнем 100-метровом слое отмечается 82.1% поимок, то у первого – только 51.3%, а в диапазонах 100–200 м и 400–500 м – 22.5% и 13.1% поимок, соответственно (Орлов и др., 2008, 2014). Учитывая существенно более высокую относительную численность в северной Пацифике трёхзубой миноги в сравнении с тихоокеанской (число поимок за сравнимый период более чем в 8 раз выше) и особенности вертикального распределения, можно заключить, что для первого вида в качестве жертв, помимо тихоокеанских лососей, большое значение имеют демерсальные рыбы, обитающие глубже 100 м – минтай *Theragra chalcogramma*, треска *Gadus macrocephalus*, сельдь *Clupea pallasii*, палтусы *Hippoglossus stenolepis*, *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*, *Atheresthes* spp., морские окуни *Sebastes* spp. и др.

Список литературы

- Бирман И.Б. 1950. О паразитизме тихоокеанской миноги на лососях рода *Oncorhynchus* // Изв. ТИНРО. Т. 32. С. 158–160.
- Буторина Т.Е. 1988. О роли миног в жизненном цикле нематод лососевых рыб на Камчатке // Биол. моря. № 4. С. 66–67.
- Орлов А.М., Савиных В.Ф., Пеленев Д.В. 2008а. Особенности странственного распределения и размерного состава трёхзубой миноги *Lampetra tridentata* в Северной Пацифике // Биол. моря. Т. 34. № 5. С. 324–335.

- Орлов А.М., Байталюк А.А., Пеленев Д.В. 2014. Особенности распределения и размерный состав тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* в Северной Пацифике // *Океанология*. Т. 54. № 2. С. 200–215.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Товарищество научных изданий КМК, 733 с.
- Свиридов В.В. 2006. Пространственно-временная изменчивость распределения основных видов хищных рыб и рыбообразных – потребителей тихоокеанских лососей в дальневосточных морях // *Бюллетень реализации "Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей"*. № 1. С. 266–276.
- Шевляков В.А., Паренский В.А. 2010. Травмирование тихоокеанских лососей миногами в реке Камчатка // *Биол. моря*. Т. 36. № 5. С. 390–394.
- Beamish R.J. 1980. Adult biology of the river lamprey (*Lampetra ayresi*) and Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) from the Pacific coast of Canada // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 37. P. 1906–1923.
- Bugaev A.V., Shevlyakov E.A. 2007. Wounding of Pacific salmon by predators in gillnet catches in the Russian economic zone in 2004. NPAFC Bull. No. 4. P. 145–154.
- Hubbs C.L. 1967. Occurrence of the Pacific lamprey, *Entosphenus tridentatus*, off Baja California and in streams of Southern California, with remarks on its nomenclature // *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* V. 20. P. 303–311.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, MD: Am. Fish. Soc., 1037 p.
- Murphy J., Davis N., Ivanov O. et al. 2003. Cruise report of the 2002 F/V Northwest Explorer BASIS survey in the Bering Sea, September–October. NPAFC Doc. 676, Rev. 1. Vancouver: NPAFC Headquarters, 23 p.
- Renaud C.B. 2011. Lampreys of the world. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date // *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*. V. 5. P. 1–109.
- Richards J.E., Beamish R.J., Beamish F.W.H. 1982. Descriptions and keys for ammocoetes of lampreys from British Columbia, Canada // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 39. P. 1484–1495.
- Scott W.B., Crossman E.J. 1973. Freshwater fishes of Canada // *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* No. 184. P. 1–966.

РЕОРЕАКЦИЯ И УПРАВЛЕНИЕ ПОВЕДЕНИЕМ РЫБ В ПОТОКЕ В СВЯЗИ С ПРИМЕНЕНИЕМ РЫБОПРОПУСКНЫХ СООРУЖЕНИЙ

Д.С. Павлов

*(Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, director@sevin.ru)*

Создание и применение рыбопропускных сооружений во многом представляет собой задачу по управлению поведением рыб, решение которой связано с использованием знаний по широкому кругу вопросов биологии рыб, таких как нерестовые миграции, поведение в зоне действия плотин, ориентация в потоке, скорость плавания, реакция на течение (реореакция). В данной публикации дается краткий обзор результатов наших исследований по этим вопросам.

Миграционное поведение рыб во внутренних водоемах схематично может быть представлено в виде «миграционных колец», которые накладываются на существующую систему течений. В отличие от понятия «миграционный цикл», этот термин подразумевает замкнутость миграций не во времени, а в пространстве. В пределах миграционных колец, наряду с активными миграциями против течения, существуют пассивные или активно-пассивные миграции молоди и отнерестившихся производителей вниз по течению.

Само явление миграций может быть выражено в разной степени, но оно характерно как для проходных, полупроходных, так и для туводных рыб. Протяженность нерестовых и покатных миграций у проходных рыб может достигать нескольких тысяч километров, а у полупроходных и реодромных – нескольких сотен километров. У туводных – жилых рыб – протяженность миграций обычно не превышает десятков километров. В масштабе реки у таких рыб наблюдается популяционный континуум и соответственно формируется цепочка из нескольких миграционных колец.

Некоторые виды рыб, в зависимости от условий существования, демонстрирует потрясающую вариабельность экологических форм, для которых характерны различные миграционные (жизненные) стратегии – проходная, туводная и/или транзитивная (эстуарная, полупроходная). Масштаб миграций у отдельных форм может

различаться и составлять от нескольких километров до нескольких тысяч километров.

Возведение плотин, регулирование стока рек и безвозвратное водоизъятие нарушают веками сложившиеся миграционные кольца. Анадромные нерестовые миграции заканчиваются перед первыми плотинами, а покатные – массовой гибелью в турбинах ГЭС, а также в искусственных «реках» – ирригационных каналах и водозаборных сооружениях.

Обеспечение миграций в условиях зарегулирования стока во многом определяется управлением реореакцией рыб и их поведением в потоке воды. Реореакция – это врожденная реакция. Находясь в потоке воды, рыбы, как правило, плывут против течения, и все другие особенности поведения в потоке развиваются на фоне этой специфической реакции. Реореакция включает в себя ориентационную и локомоторную компоненты поведения. Ориентация рыб в потоке определяется работой в основном трех органов чувств – зрения, осязания и органов равновесия (горизонтальные каналы лабиринта, улавливают инерционные стимулы, возникающие при пульсациях и ускорениях потока). Участие в ориентации органов боковой линии ограничено.

Локомоторными показателями реореакции являются пороговые скорости, критические скорости течения и плавательная способность рыб. Пороговые скорости ($V_{пр}$) – минимальные скорости потока, при которых возникает ориентация рыб против течения. Критические скорости (V_K) – минимальные скорости течения, при которых рыб сносит потоком воды. Плавательная способность (T_V) – характеризует продолжительность движения рыб на всем возможном для них диапазоне скоростей (бросковые – максимальные – крейсерские). Локомоторные показатели различны у рыб разных видов, изменяются в онтогенезе и зависят от большого числа абиотических (температура, освещенность, турбулентность, гидростатическое давление, наносы и др.) и биотических факторов (число рыб в группе, накормленность и др.), а также от физиологического состояния рыб (например, от стадии зрелости половых продуктов).

В процессе эволюции у рыб сложились два основных стереотипа поведения в потоке воды – стереотипы поведения пелагических и донных рыб. У первых – ведущим является зрительный механизм ориентации, для них характерны низкие пороговые и высо-

кие критические скорости течения. У вторых – в основном тактильный механизм ориентации, высокие пороговые и низкие критические скорости течения.

В равномерном потоке при скоростях течения ниже критических все рыбы неукоснительно проявляют реореакцию и плывут против течения. При этом их распределение по ширине потока достаточно равномерно. Совсем другими оказываются реакции рыб на течение и характер их распределения в потоке в случае реоградиентных условий. В зависимости от экологии вида и мотивационного состояния, рыбы в реоградиенте проявляют два основных типа поведения. Первый – четкая ориентация против течения, постоянное движение против течения, избираемая скорость составляет $0.3-0.95 V_k$. Второй – дезориентация по отношению к направлению основного потока, часто движение по кругу и нахождение в той зоне потока, где скорость течения менее $0.3 V_k$.

В условиях равномерного потока с увеличением скорости потока (V_n) растет не только скорость движения рыб, но и величина превышения рыбой скорости потока. В реоградиенте рыбы поддерживают стабильным абсолютное превышение скорости потока. Это делает их менее зависимыми от гидравлических условий и дает возможность выбора скорости движения, соответствующей физиологическому состоянию.

Весьма важными для характеристики поведения рыб в реоградиенте являются показатели градиента скоростей течения по ширине потока (dV/dy). Существует два характерных значения этих градиентов: пороговый – $(dV/dy)_{пр}$, и критический – $(dV/dy)_к$. Только в пределах между ними – пороговым и критическим градиентами – наблюдается направленное продвижение рыб против течения.

Рыбы выбирают зоны потока с определенным уровнем турбулентности. При соотношении турбулентности в двух соседних каналах $K_1/K_2 = 1.0$ выбора не происходит. Выбор предпочитаемой зоны потока начинается при соотношении турбулентности 1.2, а заканчивается при соотношении 1.8–2.4, когда рыбы начинают избегать зону с повышенной турбулентностью. Анализ показал, что это происходит тогда, когда средний размер вихря оказывается соизмеримым с длиной тела рыб, тогда нарушается их равновесие.

Расход воды в реке и связанная с ним скорость течения определяют привлечение физиологически подготовленных производителей

лей из моря в реку, и также влияют на особенности поведения рыб в реке. Соответственно, и расход воды в рыбопропускном сооружении (РПС), и скорость привлекающего потока определяют количество привлеченных рыб.

Выбор оптимального периода работы РПС должен совпадать с сезонной динамикой нерестовых миграций рыб, которая разнообразна и различается не только у рыб разных видов, но часто и у рыб одного вида – яровые и озимые расы.

По суточному ритму нерестовые миграции рыб в реке можно разделить на четыре типа: дневные, ночные, сумеречные (сумеречно-дневные и сумеречно-ночные) и круглосуточные. При этом у дневных и сумеречных рыб ведущий механизм ориентации в потоке – зрительный, они мигрируют в основном в пелагиали или по мелководью. Ночные и круглосуточные мигранты двигаются против течения у дна. Ведущий механизм их ориентации – тактильный. Этим типам нерестовой миграции в реке соответствуют и типы суточных ритмов захода рыб в РПС, что позволяет определять оптимальные часы работы этих сооружений для тех или иных мигрантов. Например, дневное время оптимально для привлечения и пропуска через РПС сельдевых, леща, чехони; сумеречное – атлантического лосося, судака; ночное – осетровых, сома. При повышенной мутности круглосуточно мигрируют осетр, севрюга, рыб-бег и ряд других видов.

Миграция рыб идет обычно в режиме крейсерских и реже максимальных скоростей. Донные рыбы, особенно такие, как осетровые, имеют значительно меньшие скорости миграции (0.5–1.0 длина тела – l/c), чем пелагические (3.0–4.5 l/c). Однако скорость их миграции относительно берега отличается не так резко и вполне сравнима с таковой для пелагических рыб. Это связано с тем, что донные рыбы мигрируют в зоне потока с пониженными скоростями течения.

Гидравлические условия, главным образом, скорости течения, играют большую роль и в горизонтальном распределении рыб в русле реки. Если скорости течения по стрежню реки или в нижнем бьефе плотин превышают плавательную способность рыб (T_v), то рыбы перемещаются ближе к берегам в зоны с меньшими скоростям течения. В распределении донных рыб помимо скоростей течения, особенно при их низких значениях ($V_p < 0,5V_k$), большую

роль играет рельеф дна, т.е. тактильные стимулы.

Подход анадромных мигрантов к гидроузлам осуществляется на участках наибольшего сброса воды. Траектории их движения определяются плавательной способностью, особенностями ориентации рыб и гидравлической структурой потока в нижнем бьефе. При увеличении скорости течения по центру основного потока, рыбы плывут по границе транзитного потока или вдоль берегов или откосов бетонной стенки отводящего канала ГЭС. Именно этот элемент поведения – движение по границе транзитного потока – имеет исключительно важное значение для выбора участка размещения РПС.

Перед плотиной в нижнем бьефе мигранты скапливаются в так называемой «зоне поиска». В нижнем бьефе скорости течения в районе верхней границы зоны поиска соответствуют максимальным скоростям движения рыб. Вход в РПС должен лежать в районе этой границы.

Регулируя гидравлические условия, можно активно управлять распределением рыб в нижних бьефах гидроузлов. Наиболее мощным и четким инструментом для управления поведением рыб в нижнем бьефе является скорость течения (V_n), превышающая V_k . Создавая такие скорости по фронту основного сброса воды гидроузла, можно добиться концентрации рыб в «зоне подхода» к РПС.

Картина распределения рыб в нижнем бьефе качественно, а при использовании показателя V_n/V_k отчасти и количественно может быть смоделирована в лабораторных условиях путем подбора и применения в опытах мелких рыб. В связи с развитием подобного подхода следует обратить особое внимание на то, что в качестве модельных рыб необходимо брать рыб с первым типом поведения в реоградиентных условиях, а их особенности ориентации должны соответствовать таковым у пропускаемых производителей. Метод биогидравлического моделирования позволяет находить местоположение РПС в системе гидроузла.

Скорости привлекающего потока по трассе движения рыб должны лежать в зоне максимальных скоростей (ниже V_k), но не превышать плавательной способности рыб (T_v). Однако средние скорости привлекающего потока могут быть выше критической, так как мигранты при повышенных скоростях потока плывут у дна

и в пристеночном слое, где реальные скорости течения значительно меньше, чем средние скорости привлекающего потока.

Для увеличения района привлечения рыб можно применять режим «подтягивания», при котором скорость течения в начальный период привлечения выше критической для рыб, а затем скорость потока постепенно снижается, или можно использовать системы дополнительного питания на входе в РПС. Так как плавательная способность различна у рыб разных видов и в течение сезона меняется в зависимости от их физиологического состояния и температуры воды, то при проектировании РПС необходимо предусматривать возможность широкого маневрирования скоростью привлекающего потока в пределах от 0,4 до 2 м/с в горизонте плавания рыб.

Для отыскания рыбами входа в РПС привлекающий рыб поток (рыбопривлекающий шлейф) должен выделяться из общего потока гидроузла. Мигранты реагируют на изменение турбулентности и выбирают определенные участки потока, если интенсивность турбулентности отличается более чем на 20%, поэтому необходимо, чтобы рыбопривлекающий шлейф выделялся не только по скорости течения, но и по интенсивности турбулентности. При этом он должен достигать участков концентрации рыб или трасс их движения в нижнем бьефе гидроузла. Кроме того, для привлечения мигрантов обязательным является сопряжение привлекающего потока с основным потоком. Необходимо отметить, что привлекающий поток должен быть направлен параллельно или под небольшим углом (не более 30°) к основному потоку. В случае привлечения донных рыб весьма важно сопряжение привлекающего потока с дном реки.

Эффективность привлечения рыб может быть увеличена с помощью рыбозаградительных и рыбонаправляющих устройств, которые должны располагаться под острым углом к потоку воды – не более чем на 30–40°.

При управлении поведением рыб в потоке воды можно выделить два основных подхода: первый – использование уже реально имеющих в природе закономерностей поведения – пассивный принцип управления; второй – стимуляция рыб к проявлению какой-либо из поведенческих реакций, имеющих в арсенале их адаптаций – активный принцип управления. Второй подход включает: различные способы усиления или ослабления условий ориен-

тации рыб в потоке; регулирование соотношения между плавательной способностью рыб и скоростью потока; создание определенных реоградиентных условий для привлечения и концентрации рыб; формирование физиологического состояния рыб, приводящего к проявлению необходимых поведенческих реакций в потоке; расположение под острым углом к потоку различных раздражителей для управления движением рыб и др.

Таким образом, успех в создании эффективных рыбопропускных сооружений определяется управлением поведением мигрантов в потоке с использованием оптимального взаимодействия биологических и гидравлических факторов.

УРОВЕНЬ ТИРЕОИДНЫХ И ПОЛОВЫХ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ У СЕГОЛЕТОК ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ ИЗ ДВУХ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ГРУППИРОВОК

Е.Д. Павлов, Е.В. Ганжа

ФГБУН Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, p-a-v@nxt.ru

У молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* визуальная внутрипопуляционная дифференциация на жилую и проходную формы, как правило, происходит в возрасте 1+ (Pavlov et al., 2010). Известно, что в этом возрасте молодь кумжи различается по морфологии, миграционному поведению и гормональному состоянию, в частности по уровню гормона роста, некоторых катехоламинов, тиреоидных и половых стероидных гормонов (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2014).

Различия, характеризующие предпосылки выбора жизненной стратегии у молоди черноморской кумжи, отмечены и в более ранний период её онтогенеза, примерно за год до фактического формообразования (Павлов и др., 2010б). В условиях заводского выращивания при высокой плотности посадки и недостатке территории сеголетки кумжи разделяются на две пространственные группировки – донную (основное местообитание на дне) и пелагическую (основное местообитание в толще воды). При переводе рыб в миграционное состояние посредством продолжительного голодания донные особи проявляют преимущественно поведение, свойственное резидентам, а пелагические – мигрантам. Оценку гормонального состояния сеголеток кумжи в этот период не проводили.

Данная работа является продолжением многолетних исследований миграционного поведения и физиологии молоди черноморской кумжи. В ней сделана попытка определить, в какой период онтогенеза у молоди черноморской кумжи закладываются гормональные предпосылки выбора той или иной жизненной стратегии. Определены концентрации одних из основных гормонов-индикаторов миграционного поведения (трийодтиронина, тироксина, эстрадиола-17 β и тестостерона) (Павлов и др., 2014) у донной и пелагической группировок черноморской кумжи в возрасте 5.5 мес., находящихся в миграционном состоянии.

Материал и методика. Работа проведена в сентябре 2013 г. на ФГУП Федерального селекционно-генетического центра рыбоводства «Ропша» (Ленинградская область). Сеголеток черноморской кумжи с возраста 2.5 мес. содержали в открытом пластиковом проточном лотке при плотности посадки 2000 экз./м³ и кормлении кормом фирмы BioMag 3 раза в течение суток. При достижении рыбами возраста 5.5 мес., за 10–11 сут. до отбора проб на иммуноферментный анализ (ИФА), особой донной и пелагической группировок отсаживали отдельно в два садка размерами 0.4×0.4×0.4 м и прекращали их кормление. Таким образом, отбор крови проводили на рыбах, переведённых в миграционное состояние посредством продолжительного голодания. Опыты проведены на рыбах в миграционном состоянии, различающихся степенью его проявления. ИФА проведён на 31 экз. донной группировки и 40 экз. пелагической.

Кровь объёмом 10–50 мкл. прижизненно отбирали у рыб из хвостовой вены автоматической пипеткой, предварительно подрезая ножницами хвостовой стебель в районе анального плавника. Плазму крови получали стандартным способом. Для проведения ИФА использовали тест-наборы производства DRG (ФРГ). На полуавтоматическом планшетном фотометре Mindray MR 96A (КНР) определяли концентрацию тироксина (Т4) и трийодтиронина (Т3), а также тестостерона и эстрадиола-17β в объединённой пробе плазмы крови (от четырёх до десяти особей, имеющих сходные длину и массу). Объём плазмы крови в объединённых пробах составлял от 75 до 300 мкл. Каждая проба была исследована на содержание тиреоидных и половых стероидных гормонов в двух – трёх аналитических повторностях. После отбора крови у черноморской кумжи измеряли длину тела по Смитту (АС) и полную массу тела (М).

Статистическая обработка материала выполнена с использованием дисперсионного анализа и t-критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение. Размерные и массовые показатели пелагических рыб достоверно выше ($p < 0.001$), чем у донных. Так, длина и масса донной группировки черноморской кумжи в возрасте 5.5 мес. составляют 6.8 ± 0.08 (5.9–7.8) см и 2.6 ± 0.10 (1.8–4.3) г соответственно, а пелагической – 7.6 ± 0.09 (6.2–8.7) см и 3.6 ± 0.14 (1.7–5.9) г соответственно. Аналогичные результаты были получены ранее (Павлов и др., 2012).

Методом двухфакторного неортогонального дисперсионного анализа показано, что содержание каждого из изученных гормонов достоверно зависит ($p < 0.01$) от принадлежности особей к пространственной группировке.

Значения концентрации в крови тиреоидных гормонов у рыб из пелагической группировки были более, чем в три раза выше ($p < 0.001$), чем у донных особей (рис. 1).

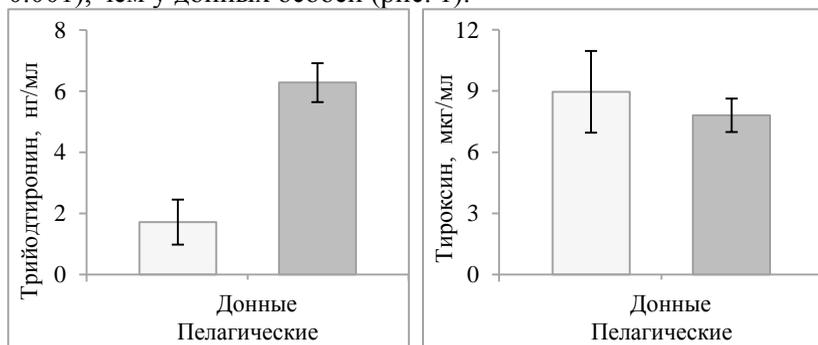


Рис. 1. Уровень тиреоидных гормонов в крови сеголеток черноморской кумжи из двух пространственных группировок.

Среднее содержание тироксина в крови у донной молодежи, напротив, было несколько выше, чем у пелагической.

Средний уровень тестостерона в крови пелагических рыб несколько выше, чем у донных (рис. 2).

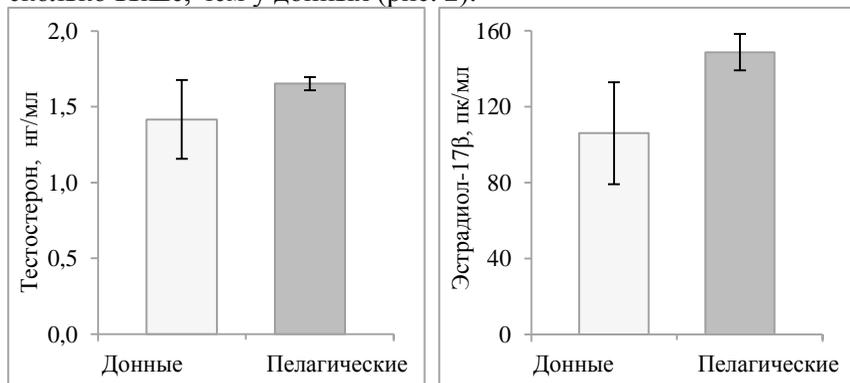


Рис. 2. Уровень половых стероидных гормонов в крови сеголеток черноморской кумжи из двух пространственных группировок.

Концентрация эстрадиола-17 β у пелагических рыб также была примерно в 1.4 раза выше чем, у донных.

Таким образом, пелагическая группировка в отличие от донной характеризуется более высокими уровнями трийодтиронина и половых стероидных гормонов и низким значением концентрации тироксина. При этом, у особей из пелагической группировки содержание трийодтиронина в крови значительно превышает концентрацию данного гормона у донных. Это подтверждает выявленный на годовиках кумжи факт (Павлов и др., 2014), заключающийся в том, что в качестве основного гормона-индикатора миграционного поведения следует использовать трийодтиронин – именно он в большей степени отражает имеющиеся различия между группировками. Такие же различия по трийодтирону обнаружены ранее у годовиков черноморской кумжи в возрасте 1+, т.е. после выбора ими жизненной стратегии – уровень трийодтиронина выше у проходной формы по сравнению с жилой (Павлов и др., 2014). В соответствии с поведенческими опытами, проведенными ранее на сеголетках черноморской кумжи того же возраста (Павлов и др., 2010), пелагические особи в основном предпочитают анадромную жизненную стратегию, а донные – резидентную. Следовательно, выявленные гормональные различия по трийодтирону соответствуют различиям между проходной и жилой группировками. Похожие результаты имеются и в литературе по другим видам лососей, например по американскому голецу *Salvelinus fontinalis* – смолты характеризуются высоким уровнем трийодтиронина и низким уровнем тироксина в крови, противоположная картина наблюдается у жилой формы (резидентов) (Boula et al., 2002). В соответствии с вышеизложенным можно заключить, что при оценке миграционного поведения черноморской кумжи в возрасте 5.5 и 15 мес. достаточно анализировать только один тиреоидный гормон – трийодтиронин.

Стоит обратить внимание и на различия в вариабельности концентраций гормона у черноморской кумжи, относящейся к разным пространственным группировкам. Такая вариабельность у пелагических рыб по всем изученным гормонам ниже, чем у донных. При этом по тироксину и эстрадиолу-17 β она ниже более, чем в два раза, а по тестостерону – более, чем в 6 раз. Не исключено, что изменение вариабельности уровня гормонов является ещё одним свиде-

тельством различной физиологии рыб, относящихся к разным пространственным группировкам.

Очевидно, что выявленные различия в размерах и массе пелагических и донных особей свидетельствуют о различном характере метаболизма у этих рыб. В свою очередь, реакция молоди черноморской кумжи на стресс, которым является продолжительное голодание, также различается. Тиреоидные гормоны контролируют энергетические и ростовые процессы в организме, обладают выраженным морфогенетическим эффектом, регулируя рост, развитие и дифференцировку тканей в организме. Их синтез во многом определяется кормовыми условиями. На определённых этапах онтогенеза тиреоидные гормоны коррелируют с половыми стероидными, регулируют функционирование репродуктивной системы, в том числе участвуют в развитии половых желёз. Поэтому, обнаруженные гормональные различия отражают не только предпосылки выбора особями жизненной стратегии, но и характеризуют различный гормональный «ответ» пелагической и донной молоди на неблагоприятные условия среды.

Список литературы

- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиол. 2010а. Т. 50. № 2. С. 251–261.
- Павлов Д.С., Веселов А.Е., Костин В.В. и др. Покатная миграция молоди лососевых, закономерности и механизмы // Отчёт РФФИ по гранту № 08–04–00927. 2010б. http://www.rfbr.ru/rffi/ru/annotated_project_reports.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Различия размерных и весовых показателей и особенностей питания заводской молоди черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* Pall.) из двух пространственных группировок // ДАН. 2012. Т. 445. № 4. С. 479–481.
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у двух фенотипических форм молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Вопр. ихтиол. 2014. В печати.

- Boula D.V., Bernatchez C.L., Audet C.* 2002. Physiological, endocrine, and genetic bases of anadromy in the brook charr, *Salvelinus fontinalis*, of the Laval River (Quebec, Canada) // Environ. Biol. Fish. V. 64. P. 229–242.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V., Yankovskaya V.A., Shindavina N.N., Nikandrov V.Ya., Moiseeva E.V., Kondratenko Ya.V.* Hormonal status in different phenotypic forms of Black Sea trout *Salmo trutta labrax* // J. of Ichth. 2010. V. 50. № 11. P. 985–996.

ПАЗАРТЫ РЫБ РАСШИРЯЮТ ВОЗМОЖНОСТИ СВОЕГО ПОВЕДЕНИЯ ЗА СЧЕТ ХОЗЯЕВ: ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ И МАНИПУЛИРОВАНИЕ

А.Ф. Пастернак¹, В.Н. Михеев²

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия,
pasternakanna@hotmail.com

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия; *vicnikmik@gmail.com*

Паразит, попав на/в хозяина, получает от него все необходимое: пищу, убежище, стабильную среду. Как паразиты рыб, животные гораздо более мелкие и менее подвижные, чем рыбы, находят хозяев? Минимизировать траты энергии и повысить успех поиска помогают а) хорошо развитые органы чувств, обеспечивающие получение адекватной информации о потенциальном хозяине; б) эффективная локомоция; в) «подгонка» поведения паразита под поведение хозяина, увеличивающая вероятность их встречи; г) модификации поведения хозяев, направленные на повышение их доступности для паразитов.

Большинство паразитов обладают комплексом морфологических и физиологических адаптаций, облегчающих обнаружение, попадание и закрепление на/в хозяине. Идея адаптивного манипулирования поведением хозяина (*host manipulation*) паразитами была высказана во второй половине 20 века (Dobben, 1952) и получила широкое распространение после работы (Holmes, Bethel, 1972), обнаружившей, что зараженные личинками скребня амфиподы р. *Gammarus* вместо того, чтобы прятаться от хищника, выбирают на свет, прикрепляясь к плавающей растительности. Цестоды и трематоды, передаваемые по трофической цепи, часто манипулируют своими хозяевами.

Цель работы – выявить, могут ли паразиты рыб расширить возможности своего поведения за счет использования поведения хозяев, и если да, то насколько жестко закрепленными или относительно гибкими могут быть эти адаптации. Как изменяются они в онтогенезе, в связи с внешними и внутренними факторами? Свойственно ли манипулирование лишь гетероксенным паразитам, или моноксенные паразиты также могут манипулировать поведением хозяев?

Паразиты «подстраивают» свое поведение под поведение хозяев. Даже такие эндопаразиты рыб как церкарии трематод, поведенческий репертуар которых весьма ограничен, осуществляют поиск хозяев неслучайным образом. Они реагируют на стимулы, поступающие от рыб, чаще поднимаясь к поверхности и увеличивая активность (Haas, 1994).

Эктопаразиты рыб *Argulus spp.* сохраняют способность к плаванию в течение всей жизни. Они обладают замечательным сенсорным оснащением, включающим органы зрения, хеморецепции, тактильной и гидромеханической рецепции. Совместно обитающие в озерах Финляндии *A. foliaceus* и *A. coregoni*, оказавшись вне рыбы, ищут нового хозяина днем и ночью. При этом используются две тактики поиска: днем – пелагического засадчика, ночью – преследователя (Mikheev et al., 2000). Это значит, что двигательная активность и поведение аргулюса на свету и в темноте резко различаются: на свету паразит «зависает в воде», скорость его перемещений невысока, важнейшую роль играет зрение; в темноте средняя скорость движения резко возрастает, основную роль играют механо- и хеморецепция. В течение суток аргулюсы по-разному реагируют на обычных представителей ихтиофауны озер, плотву и окуня. Днем число атак на плотву и зараженность ее выше, что можно объяснить большей рефлективностью плотвы и большей ее заметностью для паразитов. Однако максимальная интенсивность заражения рачками *A. foliaceus* была зарегистрирована ночью, причем зараженность окуней была выше, чем плотвы (Mikheev et al., 2000). Причина в суточных изменениях плавания окуня. В темное время окунь часто замирал неподвижно на несколько минут. Такой характер плавания облегчает аргулюсам атаку на хозяина. У плотвы характер и скорость плавания днем и ночью существенно не различались, а в темноте большая яркость плотвы не играла роли. *A. foliaceus* предпочитает медленнотекущие или стоячие воды и встречается на всех массовых видах рыб. Более крупный *A. coregoni* предпочитает лососевых рыб и биотопы с течением. Максимальная интенсивность заражения подопытных рыб рачками *A. coregoni*, в отличие от *A. foliaceus*, была отмечена в светлое время суток. Очевидно, использование химических и гидромеханических стимулов, приносящее такой успех *A. foliaceus* ночью, малопригодно на течении. На первый план выходит зрение,

наиболее эффективное днем. К тому же, более крупный размер *A. coregoni* и большая по сравнению с *A. foliaceus* скорость плавания дают ему преимущество при атаке на хозяина. Таким образом, оба вида подстраивают свое поведение под поведение хозяев в соответствии с условиями обитания, распределяя усилия по поиску и атакам на рыб в течение суток наиболее эффективным образом. Поисковое поведение аргулюсов также модифицируется под влиянием внутренних стимулов, таких как состояние голода (Mikheev et al., 2000).

Специализация *A. coregoni* на лососевых рыбах не связана с биохимической или физиологической несовместимостью рачка с другими рыбами, более того, в эксперименте показано, что паразит способен завершить свой жизненный цикл и дать потомство при содержании на плотве (Pasternak et al., 2004). Появившиеся из яиц личинки, как и *A. foliaceus*, в светлое время предпочитают атаковать плотву, а не форель (Mikheev et al., 2007). При достижении определенного возраста и размера (“pre-adult”) интенсивность заражения плотвы *A. coregoni* снижается, зато резко увеличивается предпочтение форели (Mikheev et al., 2007). Взрослые рачки *A. coregoni* гораздо чаще покидают хозяина-плотву, чем форель (Pasternak et al., 2004). После выклева из яиц аргулюсы могут прожить вне хозяина лишь 2–3 дня, поэтому они не могут быть разборчивы в выборе и успешнее прикрепляются к наиболее заметной плотве. С началом размножения рачки покидают плотву и ищут лососевых рыб. Это связано с предпочтением лососевыми рыбами хорошо аэрированных быстротекущих вод. Карповые, напротив, часто оказываются в прибрежных застойных биотопах с пониженным содержанием кислорода. Крупные *A. coregoni* из-за низкого соотношения поверхности к объему тела плохо переносят снижение кислорода (Mikheev et al., 2007). Поэтому лососевые рыбы, тесно связанные с хорошо аэрированными водами, служат наиболее подходящими хозяевами для *A. coregoni*. «Подгонка» своего поведения под предпочитаемого хозяина происходит по мере роста и развития паразита.

Паразиты рыб тонко подстраивают свое поведение под поведение хозяев, применяя все сенсорные возможности и даже меняя тактики поиска в соответствии с условиями среды и поведением

хозяев. Такие поведенческие адаптации наиболее развиты у паразитов со сложным собственным поведением.

Паразиты модифицируют поведение хозяев в своих целях.

Помимо использования естественного поведения раб, паразит может модифицировать поведение хозяина в нужную для себя сторону. Паразитам, передаваемым по трофической цепи, выгодно сделать промежуточного хозяина более доступным для хищника – окончательного хозяина. Поведение экспериментально зараженных трематодами *D. pseudospathaceum* сеголетков радужной форели изменялось по мере развития паразитов. Когда метацеркарии стали инфективными, зараженные рыбы стали подвижнее и агрессивнее, но проигрывала конкуренцию за убежища незараженным рыбам (Mikheev et al., 2010). Модифицированное поведение делало зараженных рыб более заметными для хищников, а спрятаться в убежище им не удавалось. Напротив, сразу после заражения рыбы-хозяева были неагрессивны, держались в плотной группе над темным участком дна, демонстрируя крайне низкую двигательную активность. Можно полагать, что незрелые метацеркарии также манипулируют рыбами, снижая их заметность.

В литературе есть отдельные упоминания о повышении плотности стай рыб в присутствии эктопаразитов (Poulin, FitzGerald, 1989). В отличие от эндопаразитов в промежуточном хозяине, эктопаразит не заинтересован в том, чтобы его хозяин стал жертвой хищника, поэтому целью манипулирования в данном случае должно стать повышение доступности хозяина не для хищника, а для паразита. Реакции рыбы на прикрепление аргулюсов можно разделить на две группы: быстрый ответ и отложенные реакции (Михеев, Пастернак, 2010). При атаке аргулюса на молодь микижи наблюдались короткие всплески двигательной активности рыб сразу после того, как к ним прикреплялся паразит. После пика двигательной активности рыба замедляла движение. Такое поведение привлекало других рачков, что приводило к концентрации паразитов на данной особи (Poulin et al., 1991). К «отложенным реакциям» мы относим наблюдавшиеся в эксперименте уменьшение среднего расстояния между рыбами (почти в 2 раза), многократное снижение средней скорости плавания рыб и частоты агонистических взаимодействий. Эти приводит к уплотнению стай, что чрезвычайно выгодно для паразитов, облегчая им поиск хозяев.

Направление манипулирования у эндопаразитов со сложным циклом и эктопаразитов с прямым циклом различно: первые должны повысить доступность своего промежуточного хозяина для хищника, дефинитивного хозяина, а вторые должны повысить агрегированность хозяина. Разница заключается и в том, что эндопаразиты, передаваемые по трофической цепи, при манипулировании хозяином повышают вероятность успешного завершения **своего** цикла, а манипулирование эктопаразитами с прямым циклом имеет «альтруистическую» основу, так как облегчает **другим** особям вида поиск хозяина. Однако это выгодно всей популяции, так как агрегированное распределение паразитов необходимо для успешного размножения (облегчается поиск полового партнера). Несмотря на отмеченные различия, очевидно, что паразиты и со сложным, и с прямым жизненным циклом могут воздействовать на поведение рыб-хозяев, «подгоняя» его под свои нужды.

Паразиты рыб используют поведение хозяев, расширяя этим возможности собственного поведения. Свое поведение адаптировано так, чтобы максимально облегчить поиск хозяина в каждый момент времени в данном месте. Факторы среды (освещенность, температура, течение) и внутреннее состояние (голод) модифицируют эти адаптации. Тонкая «подстройка» под хозяина может изменяться в онтогенезе паразита. Кроме использования поведения хозяев, паразиты способны и модифицировать его в нужную для себя сторону. Можно предположить, что поведенческие адаптации играют большую роль у паразитов с более сложным собственным поведением, а манипулирование поведением хозяев – у паразитов с ограниченным поведенческим репертуаром.

Работа поддержана проектами РФФИ (№13-04-00613а – АФП и 14-04-00090а – ВНМ).

Список литературы

- Мухеев В.Н., Пастернак А.Ф.* 2010. Паразитические ракообразные влияют на социальные отношения у рыб. ДАН, Биология, 432(11): 1–3.
- Dobben van W.H.* 1952. The food of the cormorant in the Netherlands. *Ardea*, 40: 1–63.

- Haas W. 1994. Physiological analyses of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success. *Parasitology*, 109: S15–S29.
- Holmes J.C., Bethel W.M. 1972. Modification of intermediate host behaviour by parasites. Eds: Canning E.U., Wright C.A. *Behavioural Aspects of Parasite Transmission*. L.: Acad. Press. Pp. 123–149.
- Mikheev V.N., Mikheev A.V., Pasternak A.F., Valtonen E.T. 2000. Light-mediated host searching strategies in a fish ectoparasite *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura). *Parasitology*, 120: 409–416.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Valtonen E.T. 2007. Host specificity of *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura) increases at maturation. *Parasitology*, 134: 1767–1774.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T. 2010. Parasite-induced aggression and impaired contest ability in a fish host. *Parasites & Vectors*, 3: 17–23.
- Pasternak A.F., Mikheev V.N., Valtonen E.T. 2004. Growth and development of *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura) on salmonid and cyprinid hosts. *Diseases Aquat Organisms*, 58: 203–207.
- Poulin R., FitzGerald G.J., 1989. Shoaling as an anti-ectoparasite mechanism in juvenile stickleback (*Gasterosteus* spp.). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24: 251–255.
- Poulin R., Rau M.E., Curtis M.A. 1991. Infection of brook trout fry, *Salvelinus fontinalis*, by ectoparasitic copepods: the role of host behaviour and initial parasite load. *Anim. Behav.*, 41: 467–476.

**ИССЛЕДОВАНИЕ МАКРОМОРФОЛОГИИ ОРГАНА
ОБОНЯНИЯ ПОМАЦЕНТРОВОЙ РЫБЫ АБУДЕФДУФА
ABUDEFDUF VAIGIENSIS (ПОМАЦЕНТРИДАЕ)
КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ ВЬЕТНАМА**

Н.И. Пащенко, А.О. Касумян

*Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия, : visitgrusha@gmail.com*

В последние годы значительно возрос интерес к изучению различных сторон биологии морских тропических рыб, особенно видов, входящих в состав коралловых сообществ, характеризующихся крайне высоким разнообразием и структурной сложностью. Особое внимание уделяется выяснению механизмов пространственной ориентации обитающих здесь рыб, взрослых и молоди, в связи с обнаруженной у них способностью к хомингу (Døving et al., 2006), а также изучению процессов, лежащих в основе расселения ранней молоди, выноса ее в открытый океан и последующей миграции к родным участкам береговой зоны (Gerlach et al., 2007). Считается, что ключевое значение в определении направления миграции ранней молоди и в выборе биотопов для поселения и перехода к территориальному образу жизни принадлежит таким дистантным сенсорным системам, как обонятельная (Atema et al., 2002). Морские прибрежные тропические сообщества отличаются крайне высоким разнообразием входящих в их состав рыб, однако исследования структурных и функциональных особенностей обонятельной системы у этих рыб проводятся крайне эпизодически. Цель настоящей работы состояла в изучении макроморфологии органа обоняния у абудефдуфа *Abudefduf vaigiensis*, принадлежащего к семейству помацентровых (Pomacentridae, отряд Perciformes). В непосредственные задачи нашей работы входило получение данных о расположении и размерах основных структур органа обоняния у абудефдуфа, типе обонятельной розетки, числе обонятельных складок и связи этого показателя с длиной тела рыб. Помацентровые рыбы являются типичными и одними из наиболее массовых обитателей коралловых рифов тропической и субтропической зоны Мирового океана. Ареал *A. vaigiensis* охватывает Индо-Тихоокеанский бассейн от берегов Японии на севере до Новой

Зеландии на юге, от берегов Африки на западе до Французской Полинезии на востоке. В Южном Вьетнаме он обычный представитель ихтиофауны коралловых рифов. Достигает 20 см, но обычно меньше, встречается на глубинах до 10–15 м. Абудефдуф бентопелагофаг, в рацион входят зоопланктон (копеподы, икра и личинки рыб, личинки медуз и гидроидов), донные водоросли и высшие растения, мелкие ракообразные, полихеты, моллюски и другие беспозвоночные животные.

Рыбы для исследования отловлены на коралловых рифах залива Нячанг (Южно-Китайское море), доставлены живыми в лабораторию (г. Нячанг), измерены и зафиксированы в 10% формалине. Препарирование органа обоняния и рисунки выполнены в Москве. Всего исследована 71 особь длиной тела (*TL*) от 3.6 до 15 см.

Органы обоняния у абудефдуфа расположены впереди и несколько медиальной глаз, в непосредственной к ним близости (рис. 1).

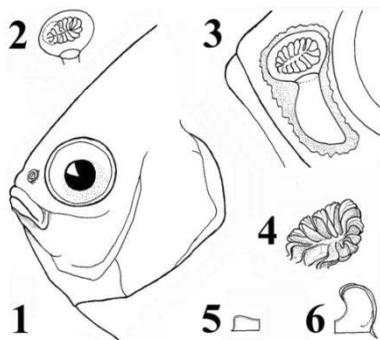


Рис. 1. Орган обоняния абудефдуфа. 1 – голова абудефдуфа; 2 – обонятельный мешок с обонятельной розеткой, пунктиром обозначено входное отверстие; 3 – расположение дополнительного обонятельного мешка относительно обонятельной розетки; 4 – обонятельная розетка; 5 и 6 – ростральная и каудальная обонятельные складки.

Каждый из органов представляет собой округлой формы носовой мешок, окруженный скелетной капсулой, перекрытой эпидермальной крышей. Наружу обонятельный мешок открывается одним обонятельным отверстием – ноздрей. Ноздря округлая по форме, несколько вытянута в каудальном направлении и слегка расширена в ростральной части. Тонкие края ноздри приподняты над окружающей ее поверхностью головы и образуют короткую

234 | Поведение рыб

трубку. Отверстие ноздри находится над центром переднего края обонятельной розетки, расположенной на медиальной поверхности дна носового мешка.

Обонятельная розетка относится к стреловидному типу и состоит из центральной складки и простых симметрично отходящих от нее боковых складок. Вторичная складчатость отсутствует. Форма и размеры боковых складок закономерно изменяются в rostroкаудальном направлении. Новообразование складок происходит парами в ростральной части розетки, по одной с левой и правой стороны центральной складки. Здесь они наиболее мелкие, имеют вид плоских лепестков, отходящих от дна обонятельной полости, вначале почти прямоугольных, а в дальнейшем с закругленным дистальным свободным концом. Ростральный край центральной складки имеет такую же форму. Чем каудальнее расположены складки, тем они крупнее и тем длиннее их дистальный языкообразный вырост, и тем больше он загнут вверх в направлении центра розетки, и тем сильнее развита у них дистальная часть, в виде симметричного треугольного пилона, перпендикулярного плоскости складки, прикрепленного ко дну носового мешка, острой вершиной обращенного вверх. Симметричные крылья пилона расположены перпендикулярно плоскости складки и прикреплены ко дну носового мешка.

Толщина всех складок одинакова и составляет порядка 50 мкм. Гребень складок слегка утолщен. Центральная складка в месте прикрепления боковых складок несколько расширена. Число складок в розетке по мере роста рыбы закономерно увеличивается (таблица). У самых мелких исследованных рыб складок 5, у более крупных рыб 15, максимальное число складок – 19. У двух самых крупных особей (самцы), складок по 15 в каждой розетке. Число складок в левом и правом органе у рыб чаще всего совпадает.

От центра латеральной части дна основного обонятельного мешка отходит крупный дополнительный обонятельный мешок. Размер овального входного отверстия в него такой же, как и у ноздри. Дополнительный мешок обеспечивает принудительную вентиляцию обонятельной полости: за счет увеличения и сокращения объема дополнительного мешка в такт с дыхательными движениями челюстей вода ритмично втягивается и выбрасывает из обонятельной полости.

Таблица 1.

Некоторые морфологические параметры абудефдуфа

Длина тела, мм	Диаметр глаза, мм	Длина обонятельного отверстия, мм	Ширина обонятельного отверстия, мм	Длина обонятельной розетки, мм	Ширина обонятельной розетки, мм	Число складок в розетке	Число рыб
36–43	4,2	0,26	0,20	0,75	0,60	5–9	7
51–59	5,4	0,45	0,30	0,93	0,76	9–13	13
62–70	5,9	0,52	0,35	1,10	0,88	9–13	10
75–85	6,5	0,61	0,44	1,22	0,94	11–13	11
90–100	7,0	0,71	0,52	1,34	1,07	13–15*	10
105–125	7,9	0,95	0,67	1,40	1,21	13–17	9
130–140	8,7	1,06	0,88	1,80	1,53	15–19	8
145–150	9,4	1,17	1,07	1,73	1,50	15–17	3

* У одной особи число складок в правом органе обоняния было 15, в левом 19.

Исследование показало, что орган обоняния у абудефдуфа имеет наряду с обычными для рыб признаками, также и мало распространенные или специфические особенности. По сравнению с карповыми, у абудефдуфа розетка мельче относительно размеров носового мешка, т.е. располагается в более просторном объеме, что вероятно связано с особенностями вентиляции органа. Стреловидный тип розетки и закономерное увеличение в каудальном направлении размеров обонятельных складок присуще многим группам рыб, например, карповым и лососевым. Также как и у карповых рыб, у абудефдуфа число складок в розетке коррелирует с длиной тела, что указывает на постоянное увеличение числа складок на протяжении всего онтогенеза у этих рыб. Это приводит к увеличению площади обонятельного эпителия, несущего рецепторные клетки. У лососевых рыб, в отличие от абудефдуфа и карповых, рост числа первичных складок розетке завершается в ювенильном возрасте, а увеличение площади обонятельного эпителия происходит за счет вторичной складчатости.

Абудефдуфа отличает наличие только одного обонятельного отверстия (монотремия). У большинства рыб в каждом органе обоняния имеется по два отверстия – переднее входное и заднее выходное, а на мостике между ними располагается парусовидный

вырост, направляющий воду внутрь органа. Наличие этих структур существенно облегчает вентиляцию обонятельного мешка у рыб, активно плавающих или обитающих в потоке. У абудефдуфа вентиляция обеспечивается крупным дополнительным обонятельным мешком (цикломатия).

У рыб потоки воды, попадающие в орган обоняния через одну и относительно небольшую ноздрю, обычно хорошо упорядочены за счет морфологии внутренних структур обонятельного мешка (пример – пятнадцатииглая колюшка *Spinachia spinachia*). У абудефдуфа такая упорядоченность потоков воды в органе создается благодаря особой структуре обонятельных складок. Дистальные пилоны складок, когда свежая порция воды, несущая запах, втягивается в полость органа, несколько задерживают ее, подпруживая поток внутри розетки и расправляя складки. На выдохе, воду, прошедшую вдоль обонятельного эпителия на боковых поверхностях складок и уже использованную в качестве субстанции принесшей запаха, пилоны, напротив, выводят из полости дополнительного носового мешка мимо поверхности обонятельных складок сквозь ноздрю наружу.

Чем обусловлен такой способ вентиляции органа обоняния не ясно. Его трудно было ожидать у таких довольно подвижных рыб, как абудефдуфы. Возможно, этот способ является адаптацией, позволяющей этим рыбам использовать обоняние при пребывании в укрытиях среди коралловых колоний, где они могут скрываться при опасности или находиться в темное время суток.

Работа поддержана РФФИ (грант № 13-04-00711) и Совместным Российско-Вьетнамским тропическим центром.

Список литературы

- Atema J., Kingsford M.J., Gerlach G.* 2002. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 241. P. 151–160.
- Døving K.B., Stabell O.B., Östlund-Nilsson S., Fisher R.* 2006. Site fidelity and homing in tropical coral reef cardinalfish: Are they using olfactory cues? // *Chem. Senses.* V. 31. P. 265–272.
- Gerlach G., Atema J., Kingsford M.J., Black K.P., Miller-Sims V.* 2007. Smelling home can prevent dispersal of reef fish larvae // *PNAS.* V. 104. P.858–863.

ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ И РАССЕЛЕНИЕ ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ ОХОТСКОГО МОРЯ НА ОСНОВЕ МОЛЕКУЛЯРНО- ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

М.А. Рабчун^{1,2}, С.Ю. Орлова¹, А.М. Орлов¹, Н.С. Мюге¹

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГУП «ВНИРО»), Москва, Россия, mrabchun@gmail.com, kordicheva@rambler.ru, orlov@vniro.ru, migue@mail.ru

²АНО «АВТех» (Аналитика и высокие технологии), Москва, Россия, mrabchun@gmail.com

Введение. Тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* широко распространена в прибрежных водах Северной Пацифики от Берингова пролива на севере до залива Санта Моника (Калифорния) вдоль американского побережья и Желтого моря вдоль азиатского побережья на юге (Линдберг, Легеза, 1965; Марти, 1971; Никольский, 1971; Bakkala et al., 1984; Борец, 1997; Богданов, 2006). Она является одним из важнейших промысловых видов рыб в морях Дальнего Востока и входит в первую десятку по объемам вылова.

На протяжении истории исследований тихоокеанской трески с использованием различных методов исследователями выделялось различное количество группировок, что говорит о существовании на протяжении видового ареала определенного их разнообразия, определяемого историей расселения, условиями обитания, биологическими характеристиками и миграционными особенностями вида в различных частях его обширного ареала.

Одним из первых регионов обитания тихоокеанской трески, на который было направлено внимание ученых в современных исследованиях, является Охотское море.

Несмотря на то, что Охотское море является полузамкнутым, считается, что снижение его связи с тихоокеанской акваторией в период регрессии океана позднеплиоценово-плейстоценового периода могло послужить поводом для обособления здесь отдельных группировок рыб, в частности, тихоокеанской трески (Canino et al., 2010). По результатам недавних исследований изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК в 9 выборках тихооке-

анской трески из различных акваторий Северной Пацифики выборка из южной части Охотского моря достоверно отличалась от таковых из вод Японского моря, центральных и восточных Алеутских островов (пролив Уникама) (Liu et al., 2010). Сравнение уровня генетической дифференциации по 5 микросателлитным локусам достоверно выявило наличие двух кластеров, в один из которых входят выборки из Охотского и Берингова морей, а также прибрежных вод о. Ванкувер (Строганов и др., 2009а, 2009б, 2010).

Проведенные сравнения биологических показателей трески из районов северной части Охотского моря позволили также выявить и существенные различия между популяциями, обитающими в прибрежье и морских акваториях (Орлов и др., 2001; Белый и др., 2011).

Цель настоящего исследования – изучение популяционной структуры и путей расселения тихоокеанской трески Охотского моря с использованием микросателлитных и митохондриальных маркеров.

Материал и методы. Материалом исследования послужили пробы 5 выборок тихоокеанской трески для генетических исследований собранные в Охотском море с 2005 по 2010 годы из уловов донных тралений. Районы взятия выборок: воды западной Камчатки, Тауйской губы (магаданское побережье), северо-западной части моря, северных Курил и о. Итуруп.

Для генетического анализа брали кусочек мышечной ткани или плавника. Образцы фиксировали в 96% этаноле, либо высушивали.

Микросателлитные маркеры. Для ПЦР-амплификации использовали наборы Gene Park PCR Core (ООО «ИзоГен», Россия), к которым добавляли 5 мкл смеси праймеров (конечная концентрация каждого 0.5 мкМ) и 5 мкл исследуемой ДНК. Амплификацию микросателлитных локусов проводили в термоциклере «MJ Research PTC-100» при следующем режиме: реакцию начинали процессом денатурации в течение 2 мин. при 95 °С, затем проводили 8 циклов, включающих 1 минуту денатурации ДНК-матрицы при температуре 94 °С, 30 секунд отжига праймеров при 65 °С и синтез новых цепей в течение 30 секунд при 72 °С; затем следовал 21 цикл, включающий 30 секунд при 94 °С, 30 секунд при 65 °С и 15 секунд при 72 °С; элонгация 3 мин. при 72 °С.

В качестве маркёров микросателлитного полиморфизма были выбраны локусы, первоначально секвенированные на атлантиче-

ской треске *Gadus morhua* и обработанные на ней: *Gmo3*, *Gmo34*, *Gmo19*, *Gmo8*, *PGmo 32*, а также собственный локус тихоокеанской трески – *Gma106*.

Расчет частот аллелей, оценки межпопуляционной дифференциации (*Theta-P*), коэффициентов попарного сходства популяций (coancestry identity) и бутстрэп-интервала для *Theta-P* осуществляли с помощью программы GDA.

Митохондриальные маркеры. Для проведения ПЦР гена цитохрома *b* на образцах трески из трех регионов Охотского моря были использованы новые универсальные праймеры, сконструированные специально для данной работы (*CytB2407-F*, *CytB2407-R*). После проведения ПЦР полученный продукт в объеме 2 мкл очищали от примесей методом этанол-преципитации. Реакцию секвенирования проводили с набором реактивов BigDye v1.1 (ABI) со следующими условиями амплификации: 1) денатурация – 94 °С, 2 мин; 2) денатурация – 90 °С, 30 сек; 3) отжиг праймеров и элонгация – 60 °С, 4 мин. Шаги 2 и 3 повторяли 45 циклов. Продукт очищали осаждением с этанолом и растворяли образец в 12 мкл формамида (Hi-Di), денатурировали при температуре 95 °С в течение 5 мин. Полученный очищенный продукт секвенировали на генном анализаторе ABI3130.

Всю обработку полученных нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* производили при помощи пакета программ Geneious 6.1

Результаты и обсуждение. Микросателлитные маркеры. Исследованные локусы характеризуются три- и тетра-нуклеотидными повторами. Наблюдается высокий полиморфизм изученных популяций трески по исследованным локусам: в целом по всем выборкам среднее число аллелей на локус составило 22 аллеля.

Наибольшей дифференцирующей способностью характеризовался локус *pGmo 32*, число обнаруженных аллелей для которого составило 9. Наименьшую дифференцирующую способность показал локус *Gmo 19*, число обнаруженных аллелей этого локуса составило 30. Зависимости между числом обнаруженных аллелей и дифференцирующей способностью локусов отмечено не было. Среднее значение *Theta-P* по всем локусам 0.031 с доверительным интервалом при $\alpha=0.05$: нижним = 0.005; верхним = 0.056.

Сравнение попарных значений *Theta-P* показало, что за исключением двух пар выборок (Магадан/северо-западная часть моря и северные Курилы/западная Камчатка), между исследованными выборками существует достоверная дифференциация. Согласно полученным нами данным группировки трески северных Курил и западной Камчатки являются единой популяцией и достоверно не отличаются, такой же результат получен для группировок трески северо-западной части моря и Тауйской губы.

На основе значений коэффициентов попарного сходства популяций (coancestry identity) в программе SplitsTree нами была построена безкорневая полигенетическая сеть, демонстрирующая популяционную организацию исследованных нами выборок. Наиболее близкими являются выборки северо-западной части моря и магаданского побережья, достоверно не отличающиеся друг от друга. Также относительно близко расположены выборки из вод западной Камчатки и северных Курил. Наиболее удаленно друг от друга расположены выборки из вод о. Итуруп и северо-западной части моря, имеющие и наибольшее попарное значение *Theta-P*. Таким образом, согласно полученным нами результатам, треска Охотского моря неоднородна и может быть подразделена как минимум на три крупных группировки – это треска северной и северо-западной, восточной и южной частей Охотского моря.

Митохондриальные маркеры. В результате исследований трех выборок трески из Охотского моря по гену цитохрома *b* обнаружена высокая полиморфность данного маркера. Обработка полученных нуклеотидных последовательностей и их выравнивание в программе Geneious 6.1 позволило провести анализ множественного выравнивания размером 1010 пар нуклеотидов. Проанализирован 71 образец из трех регионов Охотского моря и выявлено 47 гаплотипов. Обнаружено 9 гаплотипов, которые встречаются более чем у одной рыбы. Все остальные гаплотипы представлены единично, то есть являются уникальными.

В результате проделанного анализа обнаружено, что наибольшее число уникальных гаплотипов присуще выборке из вод о. Итуруп – 75%, а наименьшее – выборке из Тауйской губы – 42%.

Доля уникальных гаплотипов возрастает с юга на север и, вероятно, свидетельствует о том, что распространение трески шло также в направлении с юга на север. В выборке из Тауйской губы вы-

явлен гаплотип, характерный только для данной акватории и представленный у 28% экземпляров. У рыб из вод северных Курил также обнаружен характерный и массовый только для данной выборки гаплотип, представленный у 19% особей.

Заключение. Дальнейшие молекулярно-генетические исследования с расширенным набором генетических маркеров и анализом выборок из других регионов Северной Пацифики послужат основой для получения полноценных знаний о популяционной структуре и расселении тихоокеанской трески в пределах ее видового ареала.

Список литературы

- Белый М.Н., Изергин И.Л., Каика А.И. 2011. Нерест тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* на прибрежных мелководьях Тауйской губы // Вопр. рыболовства. Т. 12. № 2. С. 261–273.
- Богданов Г.А. 2006. Тихоокеанская треска. Вопросы биологии и запасы. М.: ИПФ «Сашко», 136 с.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: ТИНРО-центр, 217 с.
- Линдберг Г.У., Легеца М.И. 1965. Рыбы Японского моря и сопредельных и частей Охотского и Желтого морей. Ч. 2. М.-Л.: Наука, 392с.
- Марти Ю.Ю. 1971. Трескоподобные // Жизнь животных. Том 4. Рыбы (под ред. Т.С. Расса). М.: Просвещение, С. 377–387.
- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 472 с.
- Орлов А.М., Питрук Д.Л., Ровнина О.А. 2001. Заметки по биологии североохотоморской трески // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 4. С. 697–707.
- Строганов А.Н., Орлов А.М., Афанасьев К.И. и др. 2009а. Предварительные данные по изменчивости трех микросателлитных локусов у тихоокеанской *Gadus macrocephalus* и атлантической *G. morhua* трески (Gadidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 191–199.
- Строганов А.Н., Орлов А.М., Бурякова М.Е., Афанасьев К.И. 2009б. О генетической дифференциации тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810 (Gadiformes: Gadidae) // Биол. моря. Т. 35. № 6. С. 436–439.

- Строганов А.Н., Орлов А.М., Афанасьев К.И., Бурякова М.Е. 2010. Изменчивость микросателлитных локусов в популяциях тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Tilesius (Gadidae) // Вест. МГУ. Сер. 16. Биол. № 2. С. 35–39.
- Bakkala R.G., Mishima S., Westrheim S.J. et al. 1984. Distribution of Pacific cod in the North Pacific Ocean // Int. North Pac. Fish. Comm. Bull. № 42. P. 111–115.
- Canino M.F., Spies I.B., Cunningham K.M. et al., 2010. Multiple ice-age refugia in Pacific cod, *Gadus macrocephalus* // Mol. Ecol. V. 19. № 19. P. 4339–4351.
- Liu M., Lu Z.C., Gao T.X. et al. 2010. Remarkably low mtDNA control-region diversity and shallow population structure in Pacific cod *Gadus macrocephalus* // J. Fish Biol. V. 77. P. 1071–1082.

АКУСТИЧЕСКАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

**Ю.П. Сапожникова¹, А.А. Белоус¹, И.В. Клименков¹,
В.А. Куликов², Л.В. Суханова¹, О.Ю. Глызина¹, В.М. Яхненко¹**

¹*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Лимнологический институт Сибирского отделения Российской
академии наук, Иркутск, Россия, jsap@mail.ru;*

²*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт автоматики и электрометрии Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск, Россия*

Для рыб характерно удивительное разнообразие функциональных способностей слухового аппарата, выражающееся в цитологических особенностях (Porper et al, 1993, 2005). Однако, до сих пор лишь немногие исследователи связывали описание ультра- и макроструктуры слухового эпителия с его функциональными возможностями (Salem, 2001; Ricci, 2002; Xue, 2006). Кроме того, в последнее время все большую роль в выявлении функциональных и причинно-следственных связей между генотипом, фенотипом и естественным отбором в этом отношении играют немодельные виды, изучаемые в их экологическом контексте. Цель данной работы – изучение особенностей акустической чувствительности и морфо-функциональных особенностей строения сенсорной слуховой системы у разных морфо-экологических групп байкальского омуля (*Coregonus migratorius* Georgi).

Эксперименты по определению абсолютной акустической чувствительности байкальского омуля проводили с одиночными половозрелыми особями байкальского омуля посольской (придонно-глубоководной) и селенгинской (пелагической) популяций (возраст – 7.5 лет), а также группой особей (по 10–13 штук), содержащихся в течение 3 месяцев на Большереченском рыбоводном заводе при средней температуре 4.2 °С и нормальном кислородном режиме. В опытах использовали ванны размером 1 x 5×1.3 м, ограничивая исследуемую плоскость до видимой в объективе видеокамеры – 1×1.7 м. Благодаря регулярной смене воды, кормлению и чистке аквариумов рыб содержали в опыте при

ежедневной стимуляции разночастотным звуком до 1.5 месяцев (октябрь – ноябрь).

В работе по определению абсолютной акустической чувствительности сиговых рыб применен поведенческий метод исследования как наиболее адекватный для наблюдения ответа всего организма и выяснения взаимосвязи сенсорных способностей с условиями обитания животных. Кроме того, авторами использовались уникальные экспериментальные аквариумные установки, в условиях которых возможно осуществлять контроль условий среды (температура, состав воды, освещение) обитания гидробионтов и наблюдать фенотипическое проявление наследуемых адаптивных изменений (Глызина и др., 2012). Для изучения двигательной активности и сенсорной экологии сиговых рыб разработана мобильная экспериментальная установка на основе программно-аппаратного комплекса EthoStudio, которая позволяет осуществлять одновременную трассировку рыб и регистрацию поведенческих паттернов (агрессия, социальное поведение, пищевое поведение и т.д.) и запись в видеофайл (Куликов и др., 2011). Вследствие невозможности разделения индивидуальных особей в стае для трассировки при решении задачи оценки поведения байкальского омуля было принято решение описывать поведение с помощью глобальных статистик. В качестве статистик были выбраны карта плотности вероятности, показывающая пространственное предпочтение животного (яркость соответствует предпочтению данной области арены, чем яркость выше, тем больше времени животное провело в данной области) и карта активности которая показывает области арены, в которых животные имели более высокую подвижность.

На основании карт плотности и активности особей байкальского омуля при воздействии звуком определенной частоты построена аудиограмма – график зависимости слуховых порогов от частоты, рассчитан диапазон максимальной чувствительности для байкальского омуля. Байкальский омуль обеих популяций имеет U-образную аудиограмму. Диапазон воспринимаемых частот – 100–3000 Гц. Диапазон максимальной чувствительности – 400–800 Гц. Наблюдается резкое уменьшение чувствительности на более высоких частотах. Таким образом, поле

абсолютной слуховой чувствительности байкальского омуля не перекрывается с рабочими частотами эхолота – 28 кГц и 50 кГц, которые используются при тралово-акустическом учете численности этого вида в озере Байкал. Отмечено, однако, что слуховой диапазон у особей селенгинской (пелагической) популяции байкальского омуля находится в более низкочастотной области по сравнению с особями посольской (придонно-глубоководной) популяции. Это, судя по всему, является следствием специфики образа жизни разных популяций и условиям акустической среды в озере Байкал на разных глубинах. Чувствительность рыб к звукам также во многом зависит от уровня окружающего звукового фона. Полученные результаты могут быть использованы при дальнейшем изучении акустической коммуникации байкальского омуля разных популяций. Так, в ходе эксперимента было отмечено значительное уменьшение плотности и увеличение активности особей байкальского омуля при звуковом воздействии в отличие с их плотностью и активностью при отсутствии звука.

Данные по абсолютной акустической чувствительности байкальского омуля были сопоставлены с результатами электронно-микроскопического изучения сенсорного слухового эпителия (макулы). У байкальского омуля сенсорный слуховой эпителий располагается в контакте с желобом (*sulcus acoustics*) саккулярного отолита. Неодинаковое по всему эпителию расположение одиночных сенсоров – киноцилий – относительно пучков сенсоров – стереоцилий – при перемещении карбонатного отолита определяет амплитуду движения этих сенсорных пучков (Popper et al., 2005). При детальном анализе снимков, полученных при электронном сканировании поверхности сенсорного слухового саккулярного эпителия 40 особей байкальского омуля выделено четыре типа сенсорных саккулярных клеток (рис. 1).

Для анализа и классификации сенсорных клеток использовался кластерный метод анализа, включая методы *k*-средних, иерархической кластеризации и двухвходового объединения, с помощью лицензионной программы Statistica 8.0 Количественный показатель сходства сенсорных клеток, относящихся к одному кластеру, рассчитывался заданным способом на основании данных, характеризующих сенсорные клетки: максимальная длина

стереоцилий, минимальная длина стереоцилий, длина киноцилии, количество стереоцилий в сенсорном пучке, толщина стереоцилий, толщина киноцилий. Кластерный анализ дал возможность объединить сенсорные клетки в классы (кластеры) таким образом, чтобы в один класс попадали максимально схожие, а сенсорные клетки различных классов максимально отличались друг от друга. Наиболее значимыми при объединении сенсорных клеток в разные кластеры отмечены такие признаки, как длина киноцилии и длина максимальной стереоцилии в сенсорном пучке. За основу обозначения типов сенсорных сакулярных клеток взяты максимальная длина киноцилии (k) и длина максимальной стереоцилии (c) в микрометрах (мкм). Таким образом, на основании вышесказанного можно выделить следующие типы сенсорных сакулярных клеток: k3c2, k11c4, k6c5, k7c2.

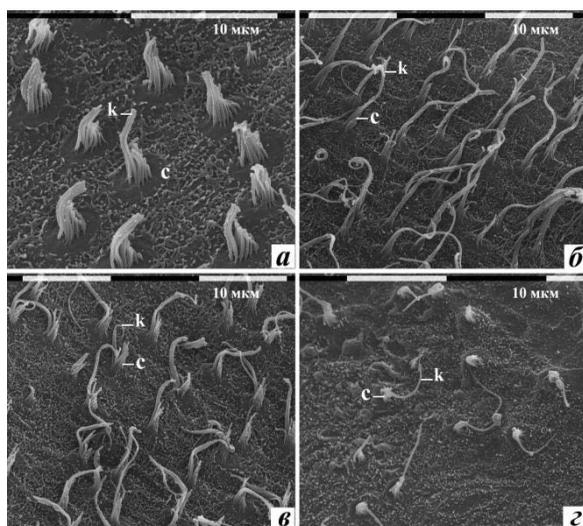


Рис. 1. Четыре типа сенсорных элементов слуховой макулы байкальского омуля: k3c2 (а), k11c4 (б), k6c5 (в), k7c2 (г), k – киноцилии, с – стереоцилии (СЭМ).

Длина рецепторных элементов, однако, неодинакова у особей, обитающих на различных глубинах озера. Для типичных обитателей глубоководной зоны (посольская популяция байкальского омуля) характерны стереоцилии меньшей длины (в

среднем от 0.90 мкм до 2.50 мкм) по сравнению с сенсорными элементами обитателей пелагиали (селенгинская популяция байкальского омуля). У обитателей пелагиали указанная величина возрастает в среднем от 1.40 мкм до 5.00 мкм. В соответствии с известным механизмом сенсорной чувствительности (Ricci, Crawford, 2002) (высокие стереоцилии связаны с восприятием более низкочастотных колебаний, по сравнению с короткими стереоцилиями) особи посольской придонно-глубоководной популяции байкальского омуля чувствительны к более высокочастотному спектру по сравнению с особями селенгинской пелагической популяции этого вида. Данные результаты согласуются с экспериментальными данными по изучению слухового диапазона двух популяций байкальского омуля. Кроме того, можно сделать вывод о том, что байкальский омуль чувствителен к более высоким частотам по сравнению с ранее исследованными байкальскими рогатковидными рыбами (Сапожникова и др., 2007). Выявленная закономерность, по нашему, объясняется наличием плавательного пузыря (хорошего резонатора) у байкальского омуля.

Морфологические особенности сенсорного слухового эпителия отражают не только способность акустического аппарата в распознавании частот, но и в определении направления источника акустических сигналов в воде. Еще одна примечательная особенность ультраструктуры сенсорного эпителия макулы байкальского омуля – морфологическая поляризация сенсорных элементов этой макулы. Морфологической поляризацией принято называть специфическое взаимное расположение сенсорных волосков на вершине рецепторных клеток саккулярного эпителия (стереоцилий и киноцилий) (Винников, 1966; Popper et al., 2005).

Схемы морфологической поляризации сенсорных элементов эпителия сходны у двух разных популяций – придонно-глубоководной посольской и пелагической селенгинской, но отличаются от уже описанных ранее у других байкальских рыб (Сапожникова и др., 2007), а значит, являются видоспецифичными. Выявлено, однако, доминирование вертикальной ориентации сенсорных пучков чувствительных клеток у особей придонно-глубоководной посольской популяции байкальского омуля. В отличие от этого на саккулярной макуле особей пелагической

селенгинской популяции байкальского омуля горизонтальная ориентация сенсорных пучков превалирует над вертикальной. Данный факт также свидетельствует о непосредственной связи морфологии сенсорного эпителия с особенностями образа жизни байкальского омуля.

Таким образом, байкальский омуль отличается высокой пластичностью к действующим факторам среды, а отмеченные выше морфологические закономерности являются следствием специфики его образа жизни. Возникающие при этом адаптации формируются на всех уровнях организации – от клеточного до популяционного. В теоретическом плане полученные данные позволят лучше понять фундаментальные эволюционные процессы, ответственные за формирование поведенческих адаптаций, создание и поддержание генетического разнообразия внутри и между популяциями.

Работа по изучению поведенческих механизмов адаптаций генетически близких видов сиговых рыб является отдельным блоком в рамках бюджетной темы ЛИН СО РАН № VI.50.14 «Молекулярная экология и эволюция живых систем Центральной Азии на примере рыб, губок и ассоциированной с ними микрофлоры». Ультраструктурный анализ сенсорного эпителия выполнен на базе Объединенного Центра ультрамикрoанализа ЛИН СО РАН (<http://www.lin.irk.ru/copp/rus/>) благодаря программе СО РАН «Виварии, коллекции клеточных культур, уникальных штаммов бактерий, микроорганизмов, коллекций растений» и грантов РФФИ № 13-04-0126-а и № 14-04-01242-а.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ОРУДИЕ ЛОВА ДЛЯ ИХТИОПЛАНКТОНА

Ю.А. Северов, С.А. Удачин

*Татарское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ», г. Казань, Россия,
gosiiorh@gmail.com*

Ихтиопланктон является важным компонентом экосистемы, численность которого во многом определяет будущие запасы промысловой части ихтиофауны. Учет и сбор ихтиологических проб в открытых частях водохранилищ вследствие больших глубин возможен только лишь с различных плавсредств (лодки, суда и т.д.), это тем самым влияет и на выбор орудий лова исходя из поставленных задач исследования. Сбор ихтиопланктонных проб в открытых частях водохранилищ является трудоемким и ответственным мероприятием. К сложностям здесь можно отнести выбор станций облова, влияние погодной обстановки, условия технической оснащённости и т.д.

Большинство исследователей пытаются совершенствовать как методы, так и орудия для отбора проб. В исследованиях касающихся изучения ихтиопланктона, в этом плане проведены большие работы. В числе трудов отечественных специалистов следует выделить исследования лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН, Института Океанологии АН СССР, АтлантНИРО и других.

Конечная цель совершенствования орудий лова для ихтиопланктона заключается в повышении их уловистости, а ее достижение идет разными способами (Пахоруков, 1980; Павлов и др., 1993).

Материалы и методы. Весной 2013 г в центральной части Куйбышевского водохранилища проведены исследования по определению параметров работы экспериментального орудия лова ихтиопланктона.

Рабочая часть орудия лова состояла из двух обратноконических сетей Гензена, диаметром в устье 30 см, среднего кольца 50 см, длина сети без надставки – 120 см. Обратноконическая надставка сшита из грубой матерчатой ткани, прикреплялась к сети при помощи «молнии», что повышает удобство работы с ней. Вспомогательная часть орудия лова сооружена из двух металлических рас-

порных балок, длиной по 2 м, прикрепленных на носу лодки при помощи системы тросов и растяжек по обоим бортам (рис.1). Для буксировки использовали лодку «Казанка 5 М4», оснащенную подвесным двухтактным двигателем Mercury 30. Оптимальная скорость траления для двигателя такой мощности и силы сопротивления орудий лова составляла 3 км/ч (0.83 м/сек). Время траления 2–3 мин. В качестве сравнения уловов использовалась коническая сеть ИКС-80. Оба орудия лова буксировали в течение 2–3 мин.

Ловы проводили в поверхностном слое. Для достоверности результатов совершено 12 серий ловов в наиболее типичных местах водохранилища, включавших открытые и заросшие околоводной растительностью побережья с глубинами до 3 м и открытую часть Волжско-Камского плеса с глубинами до 20 м. Объем процеженной воды коническими сетями рассчитывался исходя из скорости движения лодки и времени траления.

Результаты и обсуждение. В работе коллектива авторов ИПЭЭ РАН показано, что вынос орудий лова в носовую часть судна повышает их уловистость, со снижением акустического влияния двигателя на молодь рыб (Павлов и др., 1993). Отсутствие перед устьем орудия некоторых элементов конструкции (уздечек, ваеров, вертлюгов и т.д.) также положительно влияет на их работу (Павлов и др., 1993).

В нашем случае, расположив орудия лова в носовой части, мы преследовали те же цели. При этом сопряжение сетей с ваером находилось в 2х точках, а снизу к сетям крепились депрессоры.

Проводя обловы, выявлено, что сети Гензена заглубленные при помощи депрессоров проходят вдали от кильватерной волны на расстоянии около 2х м от лодки. Ловы ИКС-80 проводили с носовой части лодки, двигаясь кормой вперед, при этом буксировка велась как при помощи мотора, так и весел. Результаты ловов приведены в таблице.

Представленные в таблице результаты ловов двух орудий приведены по трем наиболее показательным участкам – Волжско-Камский плес с глубинами 17–20 м, побережье одного из островов в Мешинском заливе, с глубинами 2 – 2.5 м и затопленное русло р. Меша с глубинами 8–11 м (табл. 1).



Рис. 1. Лодка с распорной балкой оснащенной системой тросов

Абсолютные показатели уловов – количество выловленных личинок рыб ИКС-80 в каждом случае выше сетей Гензена. Данные показатели широко варьируют, от 7 до 62 экз. на траление. Тогда как колебание величин уловов сети Гензена значительно меньше, как и их средние показатели (рис. 2).

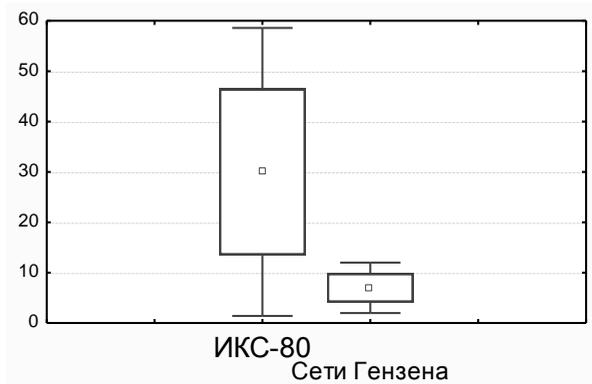
Таблица 1

Результаты уловов ихтиопланктонных сетей Гензена и ИКС-80

Дата и место лова	Орудие лова	Объем процеженной воды, м ³	Численность личинок, в 1 м ³
10 июня (Волжско-Камский плес, глубины 17–20 м)	ИКС-80	74.15	0.094
	Сети Гензена*	8.83	0.225
11 июня (вдоль берега, глубины 2–2.5 м)	ИКС-80	58.59	1.06
	Сети Гензена*	10.55	1.14
11 июня (русло р. Меша, глубины 8–11 м)	ИКС-80	41.84	0.50
	Сети Гензена*	10.55	0.66

* – показатели улова сетей Гензена представлены по усредненным данным правой и левой сети

Одним из показателей подтверждающих эффективность этих орудий лова служит сравнение величин концентрации молоди, в объеме облавливаемой ими воды (табл.). Эти величины достоверно отличаются друг от друга ($p = 0.033$), а средний улов составляет 0.55 ± 0.28 экз.м³ и 0.67 ± 0.26 экз.м³ для ИКС-80 и сетей Гензена соответственно.

**Рис. 2.** Показатели уловов ихтиопланктонных сетей

Оценка относительной уловистости сетей Гензена, рассчитанная по методике В.Н. Лукашева и В.М. Минько (1973) и использованная в расчетах экспериментальным орудием, показала, что в

сравнении с эталонным орудием лова – ИКС-80 она характеризуется коэффициентом относительной уловистости в 1.21

Таким образом, выявлено, что уловистость сетей Гензена, расположенных в носовой части лодки выше ИКС-80.

Выводы. Изменение конструкции орудия лова путем применения конической надставки, выноса элементов конструкции в переднюю часть судна и снижение вспугивающего эффекта уменьшением количества деталей перед устьем сети повышает ее уловистость, несмотря на уменьшение площади облова, что было показано Д.С. Павловым и др. (1993) и получено в результатах наших исследований. Исследований в данном направлении необходимо продолжать с целью поиска оптимального соотношения размеров, количества орудий лова и применяемой техники.

Список литературы

Лукашев В.Н., Минько В.М. О статистических связях уловов сравниваемых орудий лова // Тр. по пром. рыболовству. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1973. т. 1. С. 5–18.

Павлов Д.С., Горин А.Н., Пресняков В.В., Гусар А.Г. Исследование уловистости орудий лова молоди рыб // Вопр. ихтиологии, 1993. т. 33, № 5. С. 684–690.

Пахоруков А.М. Изучение распределения молоди рыб в водохранилищах и озерах. М.: Наука, 1980. 65 с.

ХЕМОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ РЫБ НА СЕНСОРНОМ И ПОВЕДЕНЧЕСКОМ УРОВНЯХ

Л.А. Селиванова

Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия,

Lyubov.selivanova@gmail.com

В этом сообщении речь пойдёт о хемочувствительности рыб в количественном смысле, а именно о порогах (пороговых концентрациях) для таких традиционных тестовых соединений как свободные аминокислоты (АК). Цель сообщения – сопоставить имеющиеся данные по чувствительности рыб к АК на рецепторном, сенсорном и целостном (при регистрации как физиологической, так и поведенческой реакций) уровнях для двух видов рыб: американского пресноводного кошачьего сомика *Ictalurus punctatus* и отечественного русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*.

В поведенческих опытах можно разделить специфическую и ориентировочную реакции, а вместе с ними порог распознавания и порог детекции. Пороговые концентрации, полученные в электрофизиологических опытах, следует считать порогами детекции. Они вычисляются по-разному, но чаще всего путём продления зависимости типа «доза – ответ» до пересечения с осью концентраций – осью абсцисс (Селиванова, 2013).

Хемочувствительность **кошачьего сомика** по сравнению с другими видами рыб изучена наиболее полно. Ещё в самой ранней работе отмечалось, что «Fish of the genus *Ictalurus* can find distant chemical clues by means of taste alone, and they exhibit true gradient searching in the absence of a current» (Bardach et al., 1967). Впоследствии это стало основанием для тщательного исследования чувствительности вкуса и обоняния сомиков на всех уровнях.

Для определения порогов обонятельной сенсорной системы (ОСС) были выбраны наиболее эффективные для ОСС АК (все – L-изомеры): **цистеин**, аланин, серин, метионин, глутаминовая кислота и схожие с ними по структуре. При стимуляции обонятельной выстилки растворами АК на рецепторном уровне регистрировали активность отдельных нейронов обонятельной выстилки – MNR-ответ и электроольфактограмму (ЭОГ) – суммарный рецепторный

ответ. На сенсорном уровне регистрировали активность отдельных нейронов обонятельной луковицы (ОЛ) – BNR-ответ и суммарный ответ от ОЛ – электроэнцефалограмму (ЭЭГ). Пороги детекции АК на обоих уровнях ОСС определяли у необученных рыб.

На рецепторном уровне по MNR-ответам пороги составляют для аланина и **цистеина** 10^{-9} – 10^{-8} М, для глутаминовой кислоты – 10^{-8} М и для серина – 10^{-7} М, а по ЭОГ пороги для этих же АК, а также метионина лежат в диапазоне 10^{-10} – 10^{-8} М (Caprio, 1977; 1984). Таким образом, по суммарному ответу порог на порядок ниже, чем по ответам отдельных нейронов. На сенсорном уровне по BNR-ответам пороги для аланина, метионина и аргинина составляют 10^{-7} М (Kang & Caprio, 1995), а по ЭЭГ пороги для **цистеина** и метионина лежат в диапазоне 10^{-10} – 10^{-8} М (Caprio, 1984). И на сенсорном уровне для метионина по суммарному ответу порог на 1–3 порядка ниже, чем по ответам отдельных нейронов. В специальной работе, где сравнивались пороги на одни и те же АК на рецепторном и сенсорном уровнях, по ЭОГ пороги составили $10^{-9.3\pm 0.2}$ М, а по ЭЭГ – $10^{-9.1\pm 0.2}$ М, т.е. были чуть ниже на рецепторном уровне или практически одинаковы (Byrd & Caprio, 1982).

Для определения порогов вкусовой сенсорной системы (ВСС) применяли L-изомеры наиболее эффективных для ВСС (действующих без предварительного обучения) АК- главным образом **аргинин** и аланин. Растворами АК стимулировали интра- и экстраоральные вкусовые рецепторы и регистрировали активность от лицевого (VII), языкоглоточного (IX) или блуждающего (X) нервов и их ветвей. Пороги детекции АК на сенсорном уровне ВСС определяли у необученных рыб.

При стимуляции растворами АК вкусовых рецепторов усиков верхней челюсти и регистрации от лицевого нерва пороги детекции для наиболее эффективных АК составляют $10^{-11\pm 1.7}$ М или примерно лежат в диапазоне 10^{-13} – 10^{-9} М (Caprio, 1975; 1977). При стимуляции различных наружных вкусовых рецепторов головы сомика пороги для аланина и **аргинина**, регистрируемые от усиковой (barbel) ветви лицевого нерва составляют 10^{-11} – 10^{-9} М, а от возвратной (recurrent) ветви – 10^{-9} – 10^{-8} М (Caprio, 1984). Стимуляция вкусовых почек нёба (интраоральный вкус) и переднего усика (экстраоральный вкус) при регистрации ответной активности соответственно от ramus palatinus и от ramus oftalmicus superfacialis

лицевого нерва даёт одинаковый результат: пороги детекции для **аргинина** и аланина составили 10^{-9} М (Kanwal et al., 1987). При стимуляции орофарингиальных (ротовой и глоточной) поверхностей пороги детекции, зарегистрированные от языкоглоточного нерва составляют для **аргинина** 10^{-8} М и для аланина – 10^{-7} М, а зарегистрированные от блуждающего нерва для **аргинина** на порядок ниже – $10^{-6.9}$ М и для аланина те же 10^{-7} М (Kanwal & Caprio, 1983). Таким образом, на сенсорном уровне чувствительность к АК интраорального вкуса сомика значительно ниже экстраорального, а обонятельная чувствительность к АК на рецепторном и сенсорном уровнях находится примерно посередине между интра- и экстраоральной вкусовой.

В поведенческих и физиологических (на целостном уровне) тестах участвовали предварительно обученные рыбы. При выработке условного рефлекса (УР) применяли электрошок или пищевое подкрепление. Принято считать, что по физиологической реакции определяются пороги детекции АК. Поведенческие реакции по проявлению делятся на неспецифические, по которым определяется порог детекции стимула, и специфические, которые свидетельствуют о распознавании (узнавании качества) стимула рыбами. В качестве стимулов использовали главным образом наиболее эффективные для обоняния (**цистеин**, аланин, глутаминовая кислота и серин) и для вкуса (тот же аланин, **аргинин** и пролин), а также некоторые близкие к ним по структуре АК.

При стимуляции обонятельных рецепторов порог детекции по УР кардиальному ответу составляет для **цистеина** – $10^{-9.3}$ М, для аланина – $10^{-8.3}$ М, для глицина и серина – 10^{-8} М (Little, 1981). При стимуляции вкусовых рецепторов пороги детекции по УР кардиальному ответу составляют для **цистеина**, метионина и **аргинина** – 10^{-8} М, для аланина, серина и глицина – 10^{-7} М и для β -аланина – 10^{-6} М; по неспецифической поведенческой реакции (интактных или аносмированных – ?) рыб после выработки УР с пищевым подкреплением пороги детекции такие же для всех АК, за исключением глицина, а именно – 10^{-6} М (Holland & Teeter, 1981). В аналогичной по методике работе указываются более низкие пороги детекции по УР кардиальному ответу: 10^{-9} М для **аргинина**, глицина и серина, причём такие же пороги детекции для этих АК зарегистрированы по неспецифической поведенческой реакции

рыб после выработки УР с пищевым подкреплением (Cagan & Holland, 1982). У обученных интактных и аносмированных сомиков порог распознавания АК по специфической реакции (завершающему паттерну пищевого поведения) для **аргинина** составляет 3×10^{-7} М, а оптимально действующий диапазон концентраций **аргинина**, аланина и пролина, вызывающий это поведение, составляет 10^{-6} – 10^{-4} М (Caprio et al., 1993; Valentincic & Caprio, 1994b). При этом самая высокая концентрация пролина при успешной выработке пищевого УР не превышала 3×10^{-6} М (Valentincic & Caprio, 1994a).

Итак, у обученных сомиков для типично «обонятельной» АК **цистеина** на целостном уровне порог детекции по УР кардиальному ответу при стимуляции обонятельных рецепторов на порядок ниже, чем таковой при стимуляции вкусовых рецепторов, а последний совпадает с порогом по УР поведенческому ответу. Пороги детекции **цистеина** на целостном, в том числе и поведенческом уровне, попадают в диапазон концентраций для порогов детекции на рецепторном и сенсорном уровнях ОСС сомика. Для типично «вкусовой» АК **аргинина** пороги детекции по УР кардиальному и поведенческому ответам примерно совпадают и на 1–2 порядка ниже порога распознавания. Пороги детекции **аргинина** на целостном, в том числе и поведенческом уровне, совпадают с верхней границей диапазона концентраций для порогов детекции на сенсорном уровне экстраоральной ВСС, а порог распознавания попадает в диапазон концентраций для порогов детекции на сенсорном уровне интраоральной ВСС сомика. – Зачем тогда нужны столь низкие пороги детекции на сенсорном уровне? Не являются ли высокие пороги детекции и распознавания на целостном уровне результатом предварительного обучения? – Ведь известно, что при обучении возникает ассоциация не только с качеством стимула, но и с его концентрацией.

Для молодежи *русского осетра* чувствительность к АК на рецепторном и сенсорном уровнях не изучалась, зато это единственный вид рыб, для которого на поведенческом уровне без предварительного обучения с помощью оригинальной методики, сочетающей классический психофизический метод констант и этологический метод «привыкание-различение» определены дифференциальные пороги для АК разных типов при естественном (ЕФ) и наборе ис-

кусственных фонов (ИФ). Минимальный порог детекции при ЕФ зарегистрирован для L-гистидина гидрохлорида и составил $10^{-13.92}$ М, максимальный – для L-глутаминовой кислоты – $10^{-9.38}$ М, а для глицина и L-аланина около $10^{-9.5}$ М. Минимальный порог распознавания при ЕФ также зарегистрирован для L-гистидина гидрохлорида и составил 10^{-12} М, максимальный – для L-аланина – 10^{-8} М, а для глицина он равен 10^{-9} М. С помощью другой оригинальной методики на поведенческом уровне без предварительного обучения у молоди русского осетра для глицина и L-аланина были определены минимальные действующие концентрации для вызывания пищевого поиска. Судя по оценке интенсивности реакции, приведённой в табл. 1 цитируемой работы (Касумян, Тауфик, 1993), это порог детекции при ЕФ и для обеих АК он составляет 10^{-6} М, что на несколько порядков выше порогов детекции и распознавания этих АК, определённых по моей методике. Минимальные относительные дифференциальные пороги (ОДП) при ИФ были установлены для L-гистидина гидрохлорида: ОДП детекции – 0.00006%, ОДП распознавания – 0.005%.

Список литературы

- Касумян А.О., Тауфик Л.Р. 1993. Поведенческая реакция молоди осетровых рыб (*Acipenseridae*) на аминокислоты // Вопр. Ихтиол. Т.33, №5. С.691–700.
- Селиванова Л.А., 2013. Применение психофизических методов при изучении хемочувствительности водных животных // Эволюционная и сравнительная психология в России: традиции и перспективы / ред. А.Н. Харитонов. – М.: Изд-во «Институт психологии РАН». С.178–185.
- Bardach J.E., Todd J.H. & Crickmer R. 1967. Orientation by taste in fish of the genus *Ictalurus* // Science. V.155, №3767. P.1276–1278.
- Byrd R.P. & Caprio J. 1982. Comparison of olfactory receptor (EOG) and bulbar (EEG) responses to amino acids in the catfish, *Ictalurus punctatus* // Brain Res. V.249, №1. P. 73–80.
- Cagan R.H. & Holland K.N. 1982. Relationship of biochemical recognition of taste compounds to behavioral and physiological responses in the catfish, *Ictalurus punctatus* //Determ. Behav. Chem. Stimuli. Proc. 5th Eur. Chemorecept. Res. Organ. Symp., Jerusalem, 8–12 Nov., 1981/London, P.7–15.

- Caprio J. 1975. High sensitivity of catfish taste receptors to amino acids // *Comp. Biochem. Physiol.* V.52A, №1. P.247–251.
- Caprio J. 1977. Electrophysiological distinctions between the taste and smell of amino acids in catfish // *Nature*. V.266, №5605. P.850–851.
- Caprio J. 1984. Olfaction and taste in fish // *Comparative physiology of sensory systems* / Eds. L. Bolus, R.D. Keynes and S.H.P. Maddrell. Cambridge University Press. P.257–283.
- Caprio J, Brand JG, Teeter JH, Valentincic T, Kalinoski DL, Kohbara J, Kumazawa T, Wegert S. 1993. The taste system of channel catfish: from biophysics to behavior // *Trends Neurosci.* V.16, № 5 P. 192–197.
- Holland K.H. & Teeter J.H. 1981. Behavioral and cardiac reflex assays of the chemosensory acuity of channel catfish to amino acids // *Physiology & Behavior.* V. 27, №4, P.699–707.
- Kang J. & Caprio J. 1995. Electrophysiological responses of single olfactory bulb neurons to amino acids in the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // *J. Neurophysiol.* V.74, №4. P.1421–1434.
- Kanwal J.S. & Caprio J. 1983. An electrophysiological investigation of the oro-pharyngeal (IX-X) taste system in the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // *J. Comp. Physiol. A.* V.150, №3. P.345–357.
- Kanwal J.S., Hidaka I. & Caprio J. 1987. Taste responses to amino acids from facial nerve branches innervating oral and extra-oral taste buds in the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // *Brain Res.* V.406, №1–2. P. 105–112.
- Little E.E. 1981. Conditioned cardiac response to the olfactory stimuli of amino acids in the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // *Physiology & Behavior.* V. 27, №4, P.691–697.
- Valentincic, T. & Caprio, J. 1994a. Chemical and visual control of feeding and escape behaviors in the channel catfish *Ictalurus punctatus* // *Physiology & Behavior.* V. 55, №5, P.845–855.
- Valentincic, T. & Caprio, J. 1994b. Consummatory feeding behavior to amino acids in intact and anosmic channel catfish *Ictalurus punctatus* // *Physiology & Behavior.* V. 55, №5, P.857–863.

СХЕМА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПИЩЕВОГО И ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ РЫБ

А.К. Смирнов

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
п. Борок, Россия, smirnov@ibiw.yaroslavl.ru*

С помощью сложного комплекса поведенческих реакций, живые организмы способны наиболее полно использовать необходимые для их жизнедеятельности ресурсы, распределенные в неоднородной среде обитания. В течение длительного эволюционного периода, рыбы, как и многие другие животные, выработали определенные схемы поведения, позволяющие видам существовать в достаточно сложных для них условиях. Ярким примером этого может служить взаимодействие пищевого и терморегуляционного поведения у рыб обитающих в северных олиготрофных озерах (Brett, 1971). Оптимальный баланс между терморегуляционными и пищевыми поведенческими реакциями – это залог быстрого роста и развития организмов, что в свою очередь неминуемо отразится на успешности популяции в целом. Особенно остро этот вопрос стоит для молодых особей, так как от этого напрямую зависит преодоление ими различных неблагоприятных факторов (например: выход из под пресса хищников, первая зимовка, скорейшее созревание и ряд др.).

При изучении взаимосвязи терморегуляционного и пищевого поведения большинство исследователей ограничиваются рассмотрением температурных предпочтений сытых и голодных особей (Javaid, Anderson, 1967; Голованов, Базаров, 1981; Morgan, 1993; Dijk et al., 2002 и др.). Однако для более полного понимания возникающих при этом процессов, этого явно недостаточно. Существует целый ряд наблюдений выполненных в естественной среде, в которых показано наличие у рыб более сложных поведенческих реакций (Brett, 1971; Крогиус, 1974; Поддубный, Малинин, 1988; Wurtsbaugh, Neverman, 1988 и др.). Как правило, это было отмечено для водоемов, где присутствует летняя стратификация, и где гидробионты, выработали тонкие механизмы взаимодействия пищевого и терморегуляционного поведения. Реализация таких механизмов способствует более успешному решению отдельных

проблем существования данных видов в естественной среде. Например, определенная совокупность пищевых и терморегуляторных реакций может снизить внутривидовую конкуренцию за кормовые ресурсы, возникающую в олиготрофных водоемах, а также влиять на темпы роста особей в популяции (Крогиус, 1974; Neverman, Wurtsbaugh, 1994).

В данной работе была предпринята попытка построить обобщенные схемы взаимодействия пищевого и терморегуляционного поведения на основе экспериментальных данных полученных в искусственно моделируемой среде с использованием молоди окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 и плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758).

Практическая часть работы была выполнена на сеголетках окуня и плотвы как одних из наиболее массовых видов рыб, обитающих в бассейне Верхней Волги. Молодь отлавливали в прибрежье Рыбинского водохранилища осенью 2012 г. и адаптировали к лабораторным условиям (минимальный период акклимации составлял 2 недели).

Эксперименты проводили в термоградиентной установке состоящей из двух лотков, разделенных неполными перегородками на 11 отсеков.

Наблюдение и фиксацию результатов опытов осуществляли с использованием видеоаппаратуры. Распределение рыб по отсекам экспериментальной установки регистрировали 18–24 раза в течение светлого времени суток. После компьютерной обработки данных видеонаблюдения производили расчет среднесуточных значений избираемых температур рыб.

Изменения терморегуляционного поведения молоди плотвы и окуня при перераспределении кормовых ресурсов на фоне градиента температур отслеживались в двух сериях опытов. В первой серии, пищу помещали в отсеки, в которых находились рыбы на момент кормления. После достижения молодью зоны окончательно избираемых температур корм начинали размещать в других отсеках экспериментальной установки таким образом, чтобы он постепенно отдалялся от зоны температурного оптимума в сторону понижения (температурный градиент от 15 °С до 30 °С) или повышения температуры (температурный градиент 20 °С до 35 °С). Корм перемещали в следующий отсек через каждые двое суток. Продолжительность экспериментов составляла около 30 суток.

Вторая серия опытов отличалась тем, что одной группе рыб корм изначально помещали только в отсеки, расположенные в холодном конце экспериментальной термоградиентной установки (диапазон температур 15–19 °С). Другой группе пищу помещали в те отсеки, в которых рыбы находились на момент кормления. Продолжительность экспериментов составляла 10 суток. Разница температур между теплым и холодным концами установки составляла 15 °С (от 15 °С до 30 °С).

Результаты экспериментов показывают, что изменение распределения кормовых объектов на фоне градиента температур может оказать существенное влияние на терморегуляционное поведение молоди рыб. При помещении корма в отсеки массового скопления рыб молодь исследованных видов скапливается в зоне окончательно избираемых температур (ОИТ), равных 26.0 °С (окунь) и 25.0 °С (плотва). При изначально размещении корма в холодном конце установки, а также при последовательном его перемещении из зоны оптимума в область низких температур среднесуточные избираемые температуры окуня и плотвы достоверно ($p < 0.05$) снижаются в сравнении с обычными для этих видов значениями до 23.1 °С для окуня, 22.7 °С для плотвы. Анализ полученных данных показал, что такое снижение не было вызвано изменением температурных предпочтений, как это ранее отмечалось в экспериментах с отсутствием пищи (Javaid, Anderson, 1967; Голованов, Базаров, 1981; Dijk et al., 2002). Наблюдаемый спад среднесуточных значений избираемых температур явился следствием частых «кормовых миграций» рыб из зоны оптимума в зоны с присутствием пищи. При этом время нахождения рыб на «кормовых» участках было непродолжительным и использовалось лишь для поиска пищи и непосредственно питания. В связи с этим, построенные диаграммы распределения рыб по температурному градиенту имели два пика – больший в зоне температурного оптимума и меньший в «кормовых» температурах. Дальнейший анализ показал, что, насытившись, рыбы гораздо реже посещали «кормовые» участки. Наиболее четко данная зависимость была продемонстрирована в экспериментах на молоди окуня (среднее значение избираемых температур до и во время кормления составляло 22.4 °С, после – 24.9 °С). В случае с постепенным смещением пищи в сторону повышения температуры вплоть до сублетальных величин достовер-

ного изменения среднесуточных значений избираемых температур не установлено (25.9 °С для окуня). Это, вероятнее всего, объясняется меньшей продолжительностью «кормовых миграций» в зону повышенных температур воды.

Ранее такое взаимодействие терморегуляционного и пищевого поведения было отмечено только у рыб, обитающих в водоемах с сильной температурной стратификацией. Большинство этих работ выполнено при натурных наблюдениях за поведением некоторых лососевых и сиговых видов рыб (Brett, 1971; Крогиус, 1974; Поддубный, Малинин, 1988 и др.) и лишь отдельные на представителях других семейств (Wurtsbaugh, Neverman, 1988). В стратифицированных водоемах молодь лососевых и сиговых видов проводит большую часть времени ниже термоклина в температурах 6–10 °С, совершая суточные вертикальные миграции в верхние теплые слои воды для питания. Как правило, такие миграции приурочены к темному периоду суток. Энергетические преимущества этих перемещений были продемонстрированы на примере молоди нерки (*Oncorhynchus nerka*) из оз. Дальнего (Камчатка). Показано, что кормовые миграции из холодных нижних в теплые верхние слои водоема позволяют рыбам потреблять корма на треть меньше, чем было бы необходимо при постоянном нахождении их в эпилимнионе (Крогиус, 1974). Такое взаимодействие пищевого и терморегуляционного поведения позволяет значительно снизить внутривидовую конкуренцию за кормовые ресурсы, которая зачастую возникает в олиготрофных водоемах. Полностью согласуется с результатами нашего исследования и работа, выполненная на североамериканском подкаменщике (*Cottus extensus*) (Wurtsbaugh, Neverman, 1988;). Молодь данного вида, питаясь бентосом в придонном слое воды с температурой 5 °С, совершает суточные вертикальные миграции в приповерхностные слои с температурами 13–16 °С. Как показали дальнейшие исследования, такое поведение молоди позволяет ей ускорить собственный рост на 300% по сравнению с постоянным нахождением в холодном, но богатом пищей слое воды. Таким образом, при наличии в водоемах температурной стратификации, отмеченная нами в экспериментальных условиях схема взаимодействия терморегуляционного и пищевого поведения проявляется наиболее отчетливо. Выполненная работа показывает, что молодь плотвы и окуня может схожим образом реагировать на пространственную неоднородность пищевых и температурных ресурсов,

совершая краткосрочные «кормовые миграции» в температуры на 10 °С (возможно и более) выше и ниже оптимума. Вероятно, способность к такому взаимодействию пищевых и терморегуляционных реакций присуща многим видам рыб, что, на наш взгляд, объясняется схожестью биоэнергетических процессов протекающих в их органах.

Суммируя вышесказанное можно предложить следующее схематическое изображение взаимодействия пищевого и терморегуляционного поведения молоди рыб (Рис. 1).

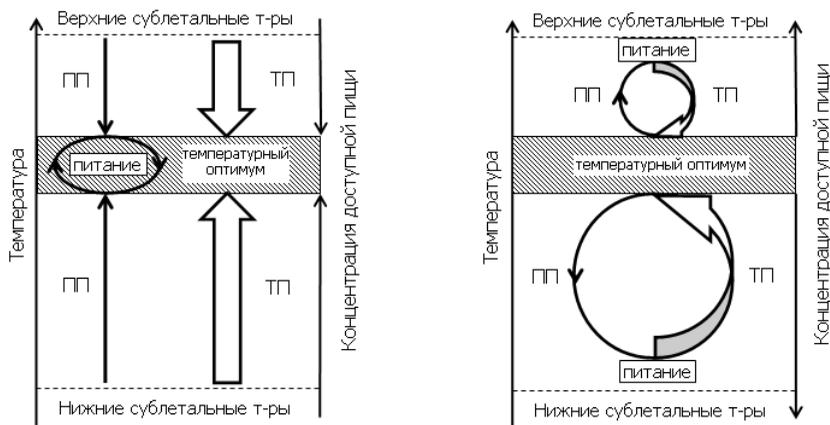


Рис. 1. Взаимодействие терморегуляционного (ТП) и пищевого (ПП) поведения молоди рыб (на примере окуня и плотвы): а – при наличии доступной пищи в зоне температурного оптимума; б – при отсутствии доступной пищи в зоне температурного оптимума.

В случае, когда в зоне температурного оптимума присутствует достаточное количество доступной пищи совокупность пищевого и терморегуляционного поведенческих реакций будет удерживать рыб в этой зоне (Рис. 1а). Тем самым способствуя ускорению и оптимизации процессов роста и развития. При отсутствии пищи в зоне температурного оптимума или ее слабой доступности (например, вследствие присутствия хищников) рыбы будут совершать краткосрочные «кормовые миграции» в более холодные или теплые зоны регулярно возвращаясь обратно (Рис. 1б). На наш взгляд, такое взаимодействие терморегуляционного и пищевого поведения позволяет сохранять темп роста моло-

ди на достаточно высоком уровне, даже при отсутствии пищи в зоне температурного оптимума.

Построенные в данной работе обобщенные схемы взаимодействия пищевого и терморегуляционного поведения, конечно же, не охватывают весь сложный комплекс пищевых и терморегуляционных поведенческих реакций. Также они не учитывают множество других факторов, как экзогенного так и эндогенного происхождения, присутствующих в жизни рыб. Например, пресс хищников, отсутствие укрытий, нерестовый период и др. могут внести определенные коррективы в отраженные на схемах взаимоотношения. Однако представленные здесь данные отражают общие закономерности и могут быть использованы как для теоретических, так и практических целей.

Список литературы

- Голованов В.К. Базаров М.И., Влияние голодания на избираемые температуры леща, плотвы и окуня // Биология внутренних вод: информ. бюл. Л.: Наука, 1981. № 50. С. 42–45.
- Крогиус Ф.В. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной в оз. Дальнем // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 90. С. 39–48.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: ВО «Агропромиздат», 1988. 224 с.
- Brett J.R. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Amer. Zoologist. 1971. Vol. 11. P. 99–113.
- Javaid M.Y., Anderson J.M. Influence of starvation on selected temperatures of some salmonids // J. Fish. Res. Board Canada. 1967. Vol. 24. P. 1515–1519.
- Morgan M.J. Ration level and temperature preference of American plaice // Mar. Behav. Physiol.. 1993. Vol. 24. P. 117–122.
- Van Dijk, P.L.M.; Staaks, G.; Hardewig, I. The effects of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus* // Oecologia. 2002. Vol. 130. P. 496–504.
- Wurtsbaugh W.A., Neverman D. Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish // Nature. 1988. Vol. 333. P. 846–848.

ОСОБЕННОСТИ РЕОРЕАКЦИИ ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (L.) В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ КАК ОДИН ИЗ МЕХАНИЗМОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ЕЁ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО БИОТОПАМ

Столбунов И.А.¹, Костин В.В.²

¹Учреждение Российской Академии Наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, sia@ibiw.yaroslavl.ru

²Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, povedenie@yandex.ru

Изучение механизмов формирования внутривидового разнообразия является одним из основных направлений исследований в экологии рыб. Процессы внутривидового формообразования характерны в первую очередь для экологически пластичных видов, одним из которых является плотва *Rutilus rutilus* (L.). Наши исследования показали, что разделение плотвы *Rutilus rutilus* Рыбинского водохранилища на прибрежную (со смешанным типом питания) и пойменную-придонную (преимущественно моллюскоядную) экологические группы происходит уже на ранних мальковых этапах развития (Столбунов, 2005; Столбунов, Герасимов, 2008). Основными маркерными морфологическими показателями для разных биотопических группировок молоди плотвы на ранних этапах онтогенеза являются величина ротового отверстия и форма тела рыб: молодь в открытой литорали характеризуется большим размером ротового отверстия и более прогонистой формой тела по сравнению с молодь в защищенном прибрежье. В открытых биотопах отбор происходит на более ранних этапах онтогенеза, чем в защищенных (Столбунов, 2005). Выявлены различия в трофических, гидродинамических характеристиках, физиолого-биохимическому статусу, а также плавательной и оборонительной способности молоди рыб, развивающейся в условиях биотопов разного типа (Столбунов, Герасимов, 2008; Столбунов и др., 2008).

На молоди атлантического лосося (Павлов и др., 2010) было показано, что особенности реореакции расселяющейся молоди являются механизмом выбора мест будущего обитания. Различия

условий выбранных местообитаний усиливают разнокачественность молоди и способствуют возникновению разных фенотипических групп атлантического лосося. Возможно аналогичный механизм формирования внутривидового разнообразия существует и у плотвы.

В открытой литорали Рыбинского водохранилища в результате высокой гидродинамической активности, и как следствие, отсутствия нерестового субстрата, мест пригодных для размножения плотвы нет. Поэтому, несмотря на пространственное разделение в период нагула, нерест прибрежной и пойменно-придонной экологических групп происходит на одних и тех же нерестилищах (Касьянов и др., 1982). Каким же образом молодь плотвы в массовом количестве попадает на участки незащищенной открытой литорали?

Цель работы – выявление поведенческих механизмов расселения личинок плотвы по различным биотопам.

Задачи:

- определение линейно–массовых характеристик плотвы на разных личиночных этапах развития в различных местообитаниях;
- определение типа реореакции личинок плотвы из различных биотопов.

Сбор материала проводили в разных биотопах Волжского плёса Рыбинского водохранилища и его бокового притока р. Ильдь в период с мая по июнь 2010–2011 гг. Отлов личинок рыб проводили ихтиологическим сачком в тёмное и светлое время суток. Определяли этап развития (Васнецов, 1953), общую длину и массу личинок плотвы. Всего исследовано 876 экз. рыб.

Для экспериментов личинок плотвы отлавливали «мокрым» сачком с водонепроницаемым дном в открытой и защищенной литорали водохранилища, а также в прибрежье реки. Выловленных рыб до опытов содержали в аквариумах в течение 1 сут. для контроля манипуляционного стресса при отлове (при отходе > 5% от численности выборки рыб эксперимент не проводили).

Определение типа реореакции осуществляли в гидродинамической установке «рыбоход» по ранее опубликованной методике (Pavlov et al., 2010). Условия в установке «рыбоход» моделируют естественные водотоки: разные скорости течения и уровни турбулентности по длине и ширине потока, «стремнины» в окнах между отсеками, затишные зоны в их углах. В каждом отсеке особь может выбрать любой из трёх типов поведения: остаться в отсеке; покинуть его, дви-

гаясь вниз по течению; покинуть его, двигаясь вверх, против потока. Конечное положение особи определяется суммой её выборов в течение эксперимента. В целом «рыбоход» позволяет выявить соотношения типов реореакции в исследуемой группе рыб.

Эксперименты проводили при двух уровнях освещенности: 155 лк и < 0.01 лк. Подопытных рыб адаптировали к условиям экспериментальной освещенности не менее 2-х часов. Перед началом опыта стартовый (центральный) отсек предварительно изолировали сетками и помещали в него группу из 25 особей. В течение первых 10 минут продолжалась их адаптация без течения, вторые 10 минут – адаптация с течением. После этого сетки стартового отсека убирали и начинали эксперимент, который длился 20 мин. По окончании опыта подсчитывали число рыб в каждом отсеке установки. Рыб, поднявшихся против течения из стартового отсека, считали проявившими положительный тип реореакции, оставшихся в стартовом отсеке – статический, а переместившихся вниз по течению – отрицательный.

Всего было проведено 36 опытов и использовано 900 экз. рыб.

Результаты исследований показали, что на этапах развития B и C_1 средняя длина и масса предличинок и ранних личинок плотвы в закрытом прибрежье была больше, чем в открытой литорали водохранилища. На этапах C_2 – D_1 более крупные по длине и массе ранние личинки плотвы отмечены в открытом прибрежье. На этапе D_2 в открытом прибрежье водохранилища средняя масса поздних личинок была больше, чем в закрытом мелководье, а средняя длина личинок рыб в открытой литорали была меньше. На этапе E характер зависимости линейно-массовых характеристик поздних личинок плотвы в разных биотопах водохранилища изменился: в закрытом прибрежье преобладали более крупные по длине и массе личинки, а в открытой литорали – меньшие по длине и массе тела. На данном этапе развития линейно-массовые показатели рыб достоверно различались ($p < 0.05$), что может свидетельствовать о начале пространственного разделения личинок плотвы на разные биотопические группировки.

В разные световые периоды суток на этапах D_2 – E длина и масса поздних личинок плотвы в открытом и закрытом прибрежье водохранилища достоверно различалась ($p < 0.05$). Это указывает на суточные перемещения и перераспределение личинок рыб по указанным

биотопам. При этом разница средних размерно-весовых показателей личинок плотвы в дневных и ночных скоплениях в открытой литорали водохранилища была больше, чем в закрытом прибрежье.

Следует отметить, что концентрация личинок плотвы в закрытом мелководном прибрежье была на 1–2 порядка выше, чем в открытой литорали водохранилища.

В ходе эксперимента выявлено, что личинки из открытого прибрежья водохранилища на свету в наибольшей степени из всех исследованных групп скатывались вниз по течению – доля рыб с отрицательным типом реореакции достигала 56.0%, со статическим типом – 29.3% (меньше, чем остальные экспериментальные группы). На свету личинки отличались максимальной подвижностью и предпочитали двигаться по течению. В темноте их подвижность была больше, чем у рыб из закрытого прибрежья и меньше, чем у речных особей.

Плотва из закрытого прибрежья водохранилища на свету в большей степени проявляла статический тип реореакции, чем личинки из открытого прибрежья, но в меньшей, чем плотва из реки. В темноте у нее преобладал отрицательный тип реореакции, но в меньшей мере, чем у рыб открытого прибрежья. Подвижность личинок из закрытого прибрежья на свету была средней по величине среди исследованных групп рыб, а в темноте оказалась минимальной.

Полученные результаты по типу реореакции личинок плотвы на этапах D_2 – E указывают, что в реке у них еще продолжается расселение с мест нереста в форме покатной миграции. При этом рыб со стереотипом покатной миграции значительно больше, чем особей со стереотипом резидентного поведения. У личинок в закрытом прибрежье водохранилища уменьшается число мигрантных особей и возрастает количество резидентов. В открытом прибрежье появляются личинки с повышенной двигательной активностью при дневной освещенности.

Различия в типе реореакции показывают, что в закрытом прибрежье Рыбинского водохранилища скапливаются личинки–мигранты из рек и личинки–резиденты, оставшиеся после нереста плотвы в данных биотопах. В открытое прибрежье попадают наиболее подвижные личинки с высокой двигательной активностью не только в темное, но и в светлое время суток. Наличие перемещений особей между биотопами прибрежья на этапах D_2 – E подтверждается и данными линейно-массовых характеристик личинок рыб.

Результаты проведенного исследования позволяют предположить следующий механизм расселения личинок плотвы в мелководьях разного типа Рыбинского водохранилища, в том числе попадания личинок рыб в открытую литораль. На личиночных этапах развития «мигранты» плотвы из защищенных мелководий, проявляя стереотип покатной миграции (Pavlov et al., 2001), с наступлением вечерних сумерек начинают активный поиск руслового потока. На границе заросшей литорали Рыбинского водохранилища течения различной природы могут достигать значительных скоростей: стокковые течения 0.04–0.2, вдольбереговые – 0.2–1.0, ветровые – 0.1–0.2 м/с (Герасимов, Поддубный, 1999). Эти скорости соизмеримы со скоростями течения в равнинных реках и могут способствовать реализации стратегии миграционного поведения плотвы. В результате «мигранты» личинок плотвы из заросшего побережья перемещаются в условия с большими скоростями течения, то есть в открытую литораль. Далее под воздействием ветровых и стокковых течений, они могут выноситься в пелагиаль водохранилища. В пелагической зоне условия для ориентации личинок плотвы отсутствуют, что затрудняет прекращение покатной миграции личинок в утренние сумерки (Павлов и др., 2007) и обуславливает пребывание личинок плотвы в открытой части водоема. Мигранты, избежавшие выноса из открытого побережья в пелагиаль, утром, за счет механизмов прекращающих покатную миграцию личинок рыб (Павлов и др., 2007), возвращаются в биотопы закрытого побережья с лучшими условиями питания и защиты от хищников. На поздних стадиях личиночного развития (этап *E*) у плотвы происходит устойчивое пространственное разделение на разные биотопические группировки: открытого и защищенного побережья. В открытой литорали обитают наиболее подвижные личинки с высокой двигательной активностью не только в темное, но и в светлое время суток. В дальнейшем под воздействием комплекса абиотических и биотических факторов у данных биотопических группировок рыб уже на ранних мальковых стадиях (этапы *F*, *G*) формируются разные адаптивные комплексы морфологических и поведенческих признаков, и происходит начало дифференциации плотвы на прибрежную и пойменную-придонную экологические группы (Столбунов, Герасимов, 2008).

Таким образом, тип реореакции плотвы в раннем онтогенезе может являться одним из механизмов, определяющих её простран-

ственное распределение по биотопам и способствовать фенотипическому разнообразию рыб как в условиях реки (Pavlov et al., 2001), так и водохранилища.

Сбор материала выполнен при поддержке программы Президиума РАН «Живая природа», программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России»; обработка материала и оформление статьи при поддержке РФФ (грант № 14-14-01171).

Список литературы

- Васнецов В.В. 1953. Этапы развития костистых рыб. М.—Л. С. 207–217.
- Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. 1999. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. 172 с.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Яковлев В.Н. 1982 Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов волжского бассейна // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 12. С. 1826–1836.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 211 с.
- Павлов Д.С., Пономарёва В.Ю., Веселов А.Е., Костин В.В. 2010. Реореакция как один из механизмов формирования фенотипических группировок сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии, Т. 50. № 4. С. 548–553.
- Столбунов И.А. 2005. Морфологическая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. № 4. С. 67–71.
- Столбунов И.А., Герасимов Ю.В. 2008. Морфологическая и поведенческая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) из разных биотопов Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 2. С. 255–265.
- Столбунов И.А., Голованова И.Л., Кузьмина В.В., Филиппов А.А., Ушакова Н.В. 2008. Морфологические и физиолого-биохимические показатели различных экологических групп плотвы *Rutilus rutilus* (L.) // Матер. международ. науч.-практ. конф. «Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна». Астрахань. Изд. КаспНИРХ. С. 295–299.
- Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V. et al. 2001. Downstream migration and behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from two phenotypic groups // J. Ichthyology. V. 41. Suppl. 2. P. S133–S179.

ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ ГИДРОБИОНТОВ В УСЛОВИЯХ ДЕЙСТВИЯ ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКОГО И ГЕОФИЗИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Н.С. Фролова

*Российский Государственный Гидрометеорологический
Университет Санкт-Петербург, Россия, natagr86@mail.ru*

Теоретические предпосылки. Проблема прогнозирования опасных природных явлений, например, землетрясений, приближения цунами, тайфунов, циклонов и т.д. остается чрезвычайно актуальной и в настоящее время. Как показывает опыт, использующиеся человеком синоптические методы не всегда эффективны. В то же время животные (наземные и водные), которые не владеют синоптическими методами, избегают опасности. Подобных наблюдений довольно много. На сегодняшний день известно использование японских карликовых сомиков для предчувствия цунами. Сомики приходят в возбуждение накануне событий. Аналогичные реакции описаны в отношении туркестанских сомиков. Обо всем этом имеются сообщения в научной литературе (1,).

В этой связи особый интерес представляют возникающие при опасных природных процессах электромагнитные поля крайне низких частот (2). Предполагается, что у многих гидробионтов имеется механизм восприятия подобных полей.

Максимальная дальность распространения электромагнитных полей крайне низких частот наблюдается в области 7–8 Гц. Это считается обусловленным свойствами резонатора области между поверхностью Земли и нижней границей ионосферы (2).

Экспериментальные данные об электрической чувствительности сомиков демонстрируют максимум именно в этой области частот (рис. 1).

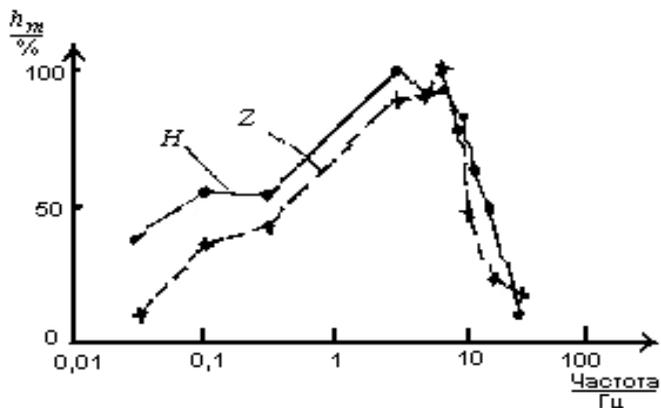


Рис. 1. Характеристики электрочувствительности сомиков. H – реакция на горизонтальное электрическое поле от рецепторов левой половины тела; Z – реакция на вертикальное электрическое поле от рецепторов правой половины тела. Из работы (3).

Подобные максимумы чувствительности к электромагнитным полям удалось выявить у карповых рыб, у баренцевоморских скатов, у форели, у длиннопалых раков и т.д. Это совершенно разные животные, но получается, что они обладают некоторым универсальным свойством.

В частности, на рис. 2 показана магниточувствительность карповых рыб, установленная нами экспериментально. Здесь отмечено два максимума. Первый максимум (частоты 0.5–1 Гц) можно считать физиологическим – в этой области расположены частота дыхания и частота сердечных сокращений. А вот второй максимум в наших работах (2, 4, 5 и др.) получил название геофизического максимума.

Но все-таки, что же происходит при цунами и землетрясениях? Цунами без землетрясений не бывает. Причем, создают цунами *подводные* землетрясения. Сейсмоактивных зон на акватории Мирового океана достаточно много. В этих зонах регулярно нарастают локальные напряжения пород. Напряжения могут высвободиться самостоятельно, но часто это обусловлено некоторым внешним толчком. Подобный толчок создается, например, за счет влияния Луны и Солнца. Ведь дело в том, что приливные явления происходят не только в океане, но и в земной коре. Обо всех

сложных явлениях в земной коре можно более подробно прочесть в монографии А.А. Воробьева (6), а также в книге А.В. Тертышникова (7).

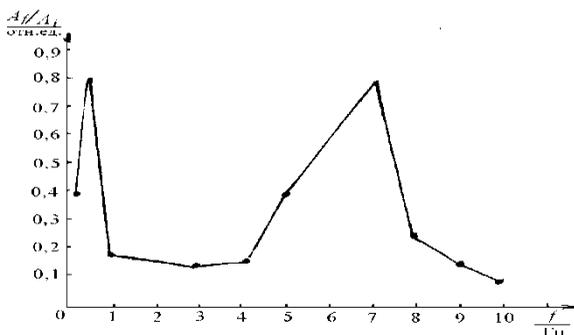


Рис. 2. Чувствительность карповых рыб к вариациям переменного магнитного поля. Из работы (5).

Предчувствие землетрясений гидробионтами не может происходить напрямую, то есть через сейсмические явления. Вода их демпфирует, да и различных колебаний в водной среде достаточно много. Приходится полагать, что гидробионты воспринимают иной фактор, связанный с возрастанием механических напряжений в земной коре. Наиболее вероятным подобным фактором являются электромагнитные возмущения крайне низких частот, создающиеся в результате реакции ионосферы (8).

Кроме цунами для гидробионтов представляют опасность тайфуны, циклоны и, соответственно, их фронтальные образования. Как выявлено (2), при этих процессах также формируются электромагнитные поля крайне низких частот, распространяющиеся от источника на расстояния до 500–1000 км. При скорости перемещения циклона примерно 30–50 км/час восприятие этих электромагнитных полей обеспечивает, учитывая шумовой фактор, заблаговременность прогноза до 10–20 часов. Этого вполне достаточно для ухода гидробионтов из опасной зоны.

Таким образом, у живой природы нашлись собственные приемы прогнозирования опасных геофизических явлений. Эти приемы никак не повторяют методы, созданные человечеством. И, возможно, они более эффективны, чем человеческие методы.

Объекты наблюдений и методика обработки. Для изучения влияния электромагнитных возмущений на двигательную активность (ДА) гидробионтов были выбраны карповые и сомовые рыбы. Карпы наиболее распространены в системах аквакультуры, и их реакции представляют интерес не только для прогностических целей. Из семейства сомовых были взяты сомики золотистые *Corydoras aeneus*, в качестве наиболее доступного вида сомовых рыб, относящихся к электрочувствительным рыбам. Пол и возраст при проведении экспериментов не учитывались, поэтому полученные результаты можно считать достаточно универсальными.

Исследования проводились в экспериментальном бассейне с размерами 260×370×165мм, который разделен на шесть одинаковых секций. Впервые в ходе эксперимента был использован впоследствии запатентованный автоматический метод регистрации видеокамерой, который позволил получать довольно длительные ряды наблюдений. Суть методики заключалась в следующем: в моменты времени t_1, t_2, \dots, t_n определялось количество особей в каждой из секции. Длительность эксперимента составляла не менее 3 часов. Опыты проводились с дискретностью 1 мин. Если рыб в какой-либо секции не было в момент регистрации, то это состояние обозначалось 0. Расчет ДА проводился по формуле (1), где ДА представляет собой сумму всех разностей пары отсчетов:

$$\Delta a + \Delta b + \Delta c + \Delta d + \Delta f + \Delta e = R_i \quad (1)$$

$$\text{где } \Delta a = |(a_i - a_{i+1})|; \Delta b = |(b_i - b_{i+1})|; \Delta c = |(c_i - c_{i+1})|;$$

$$\Delta d = |(d_i - d_{i+1})|; \Delta f = |(f_i - f_{i+1})|; \Delta e = |(e_i - e_{i+1})|.$$

Здесь R_i – характеристика активности перемещения рыб из секции в секцию; ед. ДА, при количестве рыб $N = \text{const}$; a, b, c, d, f и e с индексами (i) и ($i+1$) – количество рыб в каждой из секций в моменты времени i и $i+1$, соответственно.

Следовательно, получаемые ряды R_i характеризуют двигательную активность рыб и ее изменчивость за время эксперимента.

Эксперименты проводились при различных геомагнитных и погодных условиях. Данные о геомагнитных возмущениях на время экспериментов использовались из обсерватории Соданкюля (Финляндия) (www.sgo.fi). Данные о характере погоды были взяты с сайта метеорологической службы Германии

(www.wetterzentrale.de), а также из Северо-Западного Управления Росгидромета.

Обработка полученных рядов поведенческой активности, а также рядов магнитной индукции по оси X (B_x , нТл) проводилась в статистическом пакете Mesosaur. Для выделения полезного сигнала использовался полосно-пропускающий фильтр, который позволял выявить в исходной выборке определенную, необходимую для работы полосу частот. После фильтрации были построены графики рядов ДА рыб и магнитной индукции B_x . Из сглаживающих фильтров использовался цифровой фильтр – скользящее среднее. Алгоритм его вычисления прост: складываются N последних значений ряда, и сумма делится на N .

При обработке значений двигательной активности строились и анализировались графики этих значений, а также функции спектральной плотности, которая описывает разложение полной дисперсии ряда по различным частотным составляющим. Также проводились оценки основных моментов распределения полученных данных (среднее, дисперсия). С помощью кросс-спектрального анализа сглаженных рядов двигательной активности и магнитной индукции определялось наличие или отсутствие гармонических составляющих динамики в исследуемых рядах, а также оценивалась теснота связи между рядами.

Для определения степени детерминированности поведения рыб в период эксперимента производились вычисления фрактальной размерности процесса с помощью показателя Херста по формуле:

$$H = \log_{(\tau/2)}(R/S) \quad (2)$$

где H – показатель Херста; τ – временное «окно»; R – размах, т.е. разность максимального и минимального значений за рассматриваемый интервал времени; S – стандартное отклонение. Для процесса независимых испытаний $H=0.5$. При $H>0.5$ временной ряд имеет персистентное (поддерживающееся) поведение. То есть процесс является детерминированным. Вычисления велись с использованием программного пакета «Herst».

Результаты и обсуждение. В ходе работы была выявлена суточная биоритмика карпов по данным 34-часового эксперимента с помощью спектрального анализа, которая выражается в том, что

двигательная активность рыб уменьшается в период с 20:00 до 6:00 (рис.3).

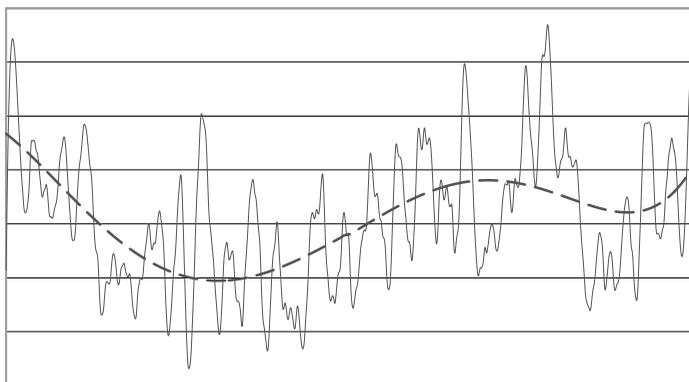


Рис. 3. Изменчивость ДА карповых рыб в течение суток

Также была установлена зависимость средней ДА рыб от интенсивности геомагнитных возмущений, которые оцениваются с помощью обобщенного локального индекса $K_{\text{собст}}$; при этом был использован опробованный в предыдущих работах подход к оценке результатов путем разделения рядов активности рыб и магнитной индукции по частям.

Рассчитанные коэффициенты корреляции между рядами ДА и ГМВ показали, что максимальное значение коэффициента составляет -0.8 для карпов и 0.87 для сомоиков; различные знаки свидетельствуют о противоположной реакции этих рыб на магнитные возмущения, т.е. для карповых рыб свойственно снижение двигательной и пищевой активностей во время увеличения вариаций магнитной индукции. Подобные результаты были получены в работе (5), максимальное значение коэффициента корреляции тогда составило -0.65 . Также в работе (5) был установлен нелинейный характер связи средних значений ДА с интенсивностью геомагнитных возмущений.

С помощью расчета коэффициента Херста по экспериментальным данным установлено, что поведение рыб носит преимущественно детерминированный характер; спады в «хаос» удалось связать с прохождением фронтов во время проведения экспериментов, что подтверждает наличие реакции гидробионтов на гео-

физические процессы. В целом можно сделать вывод о достаточно неплохой реакции рыб на систему малоподвижных фронтов, в ряде случаев видна прогностическая реакция рыб на прохождение фронта – за 3–6 часов. На рис. 4 изображена синоптическая карта для одного из опытов с карпами, который длился по московскому времени с 01:23 до 9:00 31.08.08. На рис. 5 показаны вариации показателя Херста во время этого эксперимента.



Рис. 4. Синоптическая карта за 18(22):00 30.08.08



Рис. 5. Вариации показателя Херста во время опыта 31.08.08 (ось ординат – значения показателя Херста, умноженные на 100; ось абсцисс – время от начала эксперимента в минутах).

Из приведенного графика видно, что имеют место два значительных спада (121–133 мин и 385–409 мин). Если сопоставить время спада «в хаос» у рыб со временем прохождения холодного фронта, то можно сделать вывод о том, что первый спад является результатом предчувствия, а второй – реакцией на прохождение фронта.

Отдельно проводились эксперименты с сомовыми рыбами по выявлению реакций и определению интенсивности этих реакций на переменные электрические и магнитные поля с частотой от 0.5 до 10 Гц. В результате по полученным данным хорошо выделялись физиологический максимум чувствительности на 0.5 Гц и возрастные реакции в геофизической области от 7 до 10 Гц. Также проведённые эксперименты свидетельствуют о том, что магниточувствительность у сомов оказалась выше электрочувствительности.

В целом, проведённые исследования показывают наличие отчетливых реакций у рыб на электромагнитное поле, которое обычно не учитывается при проведении биологических наблюдений за гидробионтами. Хотя точный механизм реакции на опасные гидрометеорологические явления всё ещё остаётся неизвестным, сама реакция уже не вызывает сомнений, поскольку в ходе экспериментов она была обоснована с точки зрения физики.

Список литературы

- Муравейко В.М.* Электросенсорные системы животных. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1988. 110с.
- Степанюк И.А.* Электромагнитные поля при аэро- и гидрофизических процессах. СПб.: Изд-во РГГМУ, 2002. 214с.
- Peters R.S., Buwalda R.J.A.* Frequency response of the electroreceptors («small pit organs») of the catfish, *Ictalurus nebulosus* Les / J. Comp. Physiol. 1972. N 79. P. 29–38.
- Баландина Н.Л.* Роль и особенности учета космогеофизических экологических факторов в рыбопромысловых технологиях. Автореферат дисс... канд. физ.-мат. наук. СПб, 2006. Специальность 25.0028 –Океанология. 20с.
- Степанюк И.А., Петрова М.Н., Фролова Н.С.* Влияние космогеофизических факторов на поведение карповых рыб // Сборник научных трудов Космогеофизические факторы экологии биосистем. СПб: Астерион, 2007. С. 42–50.

- Воробьев А.А.* Равновесие и преобразование видов энергии в недрах. Томск: Изд-во Томского университета, 1980. 211 с.
- Тертышников А.В.* Предвестники землетрясений и особенности их регистрации. СПб.: Изд-во ВИККА им. Можайского, 1997. 122 с.
- Пудовкин И.М. и др.* Геомагнитные вариации как возможное средство прогнозирования землетрясений / Геофизические поля и сейсмичность. М.: Наука, 1975. С. 100–106.

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСЕТРОВЫХ В КАСПИЙСКОМ МОРЕ

Ходоревская Р.П., Калмыков В.А.,
Сафаралиев И.А., Коноплева И.В.

*Каспийский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства, ФГУП «КаспНИРХ», Астрахань, Россия
chodor@mail.ru*

Материалы для настоящего исследования были собраны в Волго-Каспийском бассейне. Каспийское море расположено на границе Европы и Азии, его воды омывают берега России, Казахстана, Туркмении, Исламской Республики Иран и Азербайджана. Акватория Каспийского моря условно делится на три части - северную, среднюю и южную. Естественными границами частей моря служат Мангышлакский и Апшеронский подводные пороги. Первый отделяет северную часть моря от средней, второй - среднюю часть от южной (рис. 1).



Рис. 1. Схема траловых станций в Каспийском море. _____ граница между северной, средней и южной частями моря

Каспийское море является нагульным водоемом для анадромных видов осетровых, обитающих в его бассейне. Эти виды большую часть жизненного цикла проводят в море, покидая его лишь на период размножения. Нами в период проведения траловых съемок оценивались следующие факторы среды: температура воды, глубина, соленость, прозрачность и кормовая база.

При этом молодью или молодыми, (неполовозрелыми) особями мы называли белуг – до 180 см, осетров – до 85 см, севрюг – до 110 см абсолютной длины, а всех остальных – зрелыми (половозрелыми) или взрослыми.

Белуга. В северной части Каспийского моря весной белуга нагуливалась при температуре воды в море от 2 до 22 °С, причем половозрелые особи предпочитали низкую температуру воды - от

2 до 16 °С, неполовозрелые – наиболее прогретые участки (от 7 до 22 °С). Весной слабая корреляция плотности скоплений белуги и температуры воды наблюдалась только у половозрелых рыб (корреляционное отношение $\eta = 0.58$).

Летом связь плотности скоплений белуги и температуры воды становилась более тесной, корреляционное отношение для половозрелых и неполовозрелых особей составляло 0.74 и 0.71 соответственно. Летом при температуре воды 20–31 °С белуга мозаично распределялась в северной части моря. При 30 °С плотность скоплений половозрелых белуг возрастала.

Осенью максимальное число особей отмечалось на участках с температурой воды 8–10 и 13–14 °С. Пороговая температура воды, при которой белуга осенью начинает мигрировать из северной в среднюю часть моря неизвестна. Вероятно, белуга нагуливается в северной части моря до ледостава, возможно и подо льдом. Слабая корреляция плотности осенних скоплений белуги и температуры воды в северной части моря наблюдалась только у половозрелых особей ($\eta = 0.52$).

Летом в средней части Каспийского моря наибольшая плотность скоплений белуги была на участках с температурой воды 17–19 °С, а в южной части – от 21 до 29 °С.

Зимой белуга нагуливалась при температуре 4–5 °С в средней части моря и при 10–12 °С – в южной части Каспийского моря. Тесная корреляция наблюдалась только у молоди ($\eta = 0.99$).

Весной плотность скоплений белуги в шельфовой зоне северной части Каспийского моря вдвое ниже, чем в остальные сезоны года. Половозрелые особи встречались в основном в мелководной зоне от 2 до 10 м. Это, как правило, места нагула других видов рыб, являющихся объектами питания белуги. Молодь предпочитала нагуливаться в более глубоких участках моря.

Летом в северной части Каспийского моря белуга, в основном встречалась на участках глубиной от 3 до 11 м, при этом половозрелые особи, в отличие от молоди, нагуливались на более глубоких местах. В средней части моря белуга встречалась в зонах с глубиной от 10 до 40 м, но, в основном, от 10 до 20 м. В южной части моря (исключая воды Ирана) неполовозрелая белуга нагуливалась преимущественно на участках глубиной от 10 до 30 м ($\eta = 0.94$), а отдельные особи – до 70 м

Осенью в эти же годы в северной части Каспийского моря половозрелая белуга нагуливалась преимущественно на мелководье - до 5 м изобаты, а молодь от 3 до 11 м, концентрируясь в основном на участках с меньшей глубиной.

Зимой в средней части моря белуга встречалась на участках глубиной от 10 до 50 м, чаще – не более 20 м. Половозрелые особи предпочитали менее глубокие места. В южном районе моря молодь белуги встречалась в зоне глубиной до 50 м, но в основном, глубиной 20–30 и 50 м ($\eta = 0.99$).

Соленость воды в северной части Каспийского моря изменялась от 0.1 до 15‰. Весной белуга нагуливалась на участках моря с соленостью от 0.1 до 14‰, летом и осенью – от 0.1 до 11‰. Весной и осенью концентрации белуга были выше в опресненных зонах моря с соленостью от 0.1 до 3.5‰.

Прозрачность воды в северной части Каспийского моря на протяжении всего сезона наблюдений варьировала от нескольких сантиметров до 6 м. В целом плотность распределения молоди и половозрелых особей белуги в северной части моря взаимосвязана с прозрачностью воды ($\eta = 0.76-0.94$).

Русский осетр нагуливается при температуре от 2.3 до 24.8 °С. Весной часть популяции вида в северной части моря, активно питается уже при 2 °С. Нагуливающиеся в это время половозрелые особи, вероятно, принадлежат к яровой форме, нерестовая миграция которых в реку происходит при низких температурах воды. Весной и летом наиболее плотные нагульные скопления осетра образуются при 8–10 °С. Скопления половозрелых осетров летом отмечены при температуре воды 21 °С, а неполовозрелых – 23 °С ($\eta = 0.57-0.74$).

Летом в средней части моря осетр предпочитал участки с температурой воды от 13 до 23 °С ($\eta = 0.72-0.76$). В южной части моря осетры нагуливались преимущественно на глубоководных участках с температурой от 21 до 25 °С. Корреляционной зависимости не обнаружено.

Зимой в средней части моря осетр предпочитал на участки с температурой воды 4 °С, причем, плотность половозрелых особей, при этой температуре была выше, чем неполовозрелых. В южной части моря осетры зимуют при температуре воды 8 до 12 °С, образуя наибольшие концентрации при температуре 10 °С.

Особь русского осетра всех возрастных групп весной, летом и осенью в северной части моря предпочитали мелководные участки глубиной от 3 до 6 м. Максимальная глубина, на которой нагуливались осетры, составляла 12 м.

Летом в средней части моря половозрелые осетры нагуливались на глубине от 10 до 50 м, а молодь – до 40 м. Наибольшее количество взрослых особей концентрировалось на мелководье, а молоди – на участках глубиной 20 м ($\eta = 0.91-0.99$).

В южной части моря русский осетр встречался на глубинах до 100 м, при этом предпочитая мелководные участки от 10 до 40 м.

Зимой в средней и южной частях моря осетр концентрировался на участках глубиной 10 м.

Русский осетр в Каспийском море обитает в водах соленостью от 0.1 до 15‰. По нашим данным распределение молоди русского осетра весной и летом не связано с соленостью в указанных пределах ее варьирования. Половозрелые особи осетра весной и осенью предпочитали опресненные зоны моря с соленостью от 0.1 до 4‰, а летом – от 3 до 7‰. Молодь осетра осенью концентрировалась в водах соленостью 6–11‰.

Прозрачность воды в северной части моря варьировала от 0 до 6 м. В различные сезоны осетр встречался в водах с прозрачностью 1–3 м.

Севрюга. В северной части Каспийского моря молодь севрюги нагуливалась при температуре воды от 4 до 22 °С, по мере прогрева воды ее плотность возрастала, достигая максимума при 19 °С. Половозрелые рыбы мигрировали в северную часть моря уже при 3 °С. Наибольшие их концентрации наблюдались в более широком диапазоне температур 8-20 °С.

Летом в северной части моря севрюга нагуливалась в диапазоне температур воды от 21 до 31 °С, повышенные ее концентрации наблюдались в районах с температурой воды 24–31 °С. В средней части Каспийского моря летом преобладали половозрелые особи, наибольшие концентрации севрюги наблюдались в глубоководных районах с температурой воды 13 и 18 °С. В южной части моря, где температуры воды значительно выше, севрюга предпочитала нагуливаться в районах с температурой 21–25 °С.

Осенняя миграция молоди севрюги с севера на юг начинается при охлаждении воды до 14 °С, а половозрелые особи задерживаются в северной части моря дольше, до понижения температуры до 10 °С.

Зимой наибольшие плотности скоплений половозрелых особей отмечены в районах с температурой 4–5 °С, а молоди – 9 °С. В южной части моря температура изменялась от 7 до 13 °С. Все возрастные группы севрюги предпочитали районы с температурой воды 9–11 °С.

Весной в северной части моря половозрелая севрюга нагуливалась на глубинах 3–12 м, а молодь – 3–9 м. Летом севрюга использует для нагула всю обследованную акваторию. В средней части моря при наличии продуктивных зон, расположенных от 10 до 110 м изобаты, севрюги концентрировалась на участках глубиной от 10 до 50 м. Причем половозрелые особи встречались только на глубинах от 10 до 30 м. В южной части моря эта закономерность сохранялась. Половозрелые особи нагуливались на участках глубиной 10–30 м, молодь – от 10 до 40 м. Осенью в северной части моря молодь севрюги перемещалась с мелководий на более глубоководные участки. Наибольшее количество молоди встречалось на глубине 10–11 м. Половозрелые особи осваивали участки глубиной 3–12 м.

Зимой в средней части моря повышенные плотности половозрелой севрюги отмечались на участках с диапазоном глубин от 10 до 50 м, а молоди – от 20 до 80 м.

В южной части моря севрюга встречалась в зонах глубиной не более 80 м. Половозрелые особи концентрировались на участках глубиной 20–30 м, а молодь – 80 м.

Весной половозрелые особи севрюги предпочитали опресненные участки моря с соленостью от 0.1 до 3‰. Они раньше, чем молодь мигрировали ранней весной в северную часть моря, причем их концентрация в этом районе значительно выше, чем неполовозрелых особей.

Летом севрюга предпочитала соленость воды от 2 до 7‰, максимальные плотности ее скоплений были в зоне соленостью 2 и 5‰.

Осенью основное количество севрюги мигрирует в среднюю часть моря, а особи, оставшиеся в северной части, нагуливаются на участках с соленостью воды от 0.1 до 11‰.

Весной и летом в этой части моря скопления севрюги были наиболее плотными в водах прозрачностью 2–3 м. Осенью основное

количество севрюги вылавливалось в водах с прозрачностью 1–2 м, на участках с прозрачностью 5 м и более она не встречалась.

В результате миграций осетровые наиболее полно используют кормовые ресурсы водоема. Все наиболее кормные места

Нагульные миграции осетровых позволяют им занимать участки моря с более обильной в данный момент времени кормовой базой, а после перемещений – дают возможность восстановления биомассы кормовых организмов на покинутых местах нагула. Наиболее четко это проявилось во время резкого падения уровня моря в начале 70-х годов прошлого века. Для всех видов осетровых характерно сокращение их численности и ареала в северной части моря. После повышения уровня моря стабильные места нагула вновь осваивались.

МИГРАЦИИ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСЕТРОВЫХ В КАСПИЙСКОМ МОРЕ

**Ходоревская Р.П., Калмыков В.А.,
Сафаралиев И.А., Коноплева И.В.**

*Каспийский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства, ФГУП «КаспНИРХ», Астрахань, Россия
chodor@mail.ru*

В Каспийском море осетровых совершают нагульные, преднерестовые миграции. Знание ареала различных видов осетровых, их относительные показатели можно судить об численности популяций.

В работе мы используем понятие распределения, отвечая на два вопроса – где распространен данный вид и сколько особей этого вида приходится на единицу площади в той или иной части его ареала. Последняя характеристика выражена в относительных величинах, в уловах на промысловое усилие стандартным орудием лова или с учетом объема процеженной воды.

Сбор материалов осуществлялся в 1978–2004 гг., при проведении морских траловых съемок. Траловые учетные съемки осетровых проводились летом и зимой в средней и южной частях моря (кроме побережья Ирана) 24.7 м тралом. В средней и южной частях моря всего было сделано 4178 тралений. В северной части моря наблюдения за распределением и численностью осетровых проводили одновременно 2–4 судами с апреля по ноябрь 9-ти метровым тралом. В этой части моря за период наблюдений выполнено 9049 тралений. В процессе траловых съемок 1978–2004 гг. было поймано 43773 экз. осетровых рыб.

Белуга, по сравнению с другими видами осетровых, в море немногочисленна и имеет наиболее широкий нагульный ареал.

Весной белуга использовала для нагула всю акваторию северной части Каспийского моря (рис. 1), не образуя при этом значительных концентраций. В апреле - мае начиналась миграция половозрелых особей (размером менее 180 см) в прибрежную зону моря, куда они мигрировали вслед за кормовыми объектами. Белуга встречалась в районе западного побережья Азербайджана и на восточном шельфе моря, где плотность ее концентраций составляла 0.19–0.34 экз./10000 м³

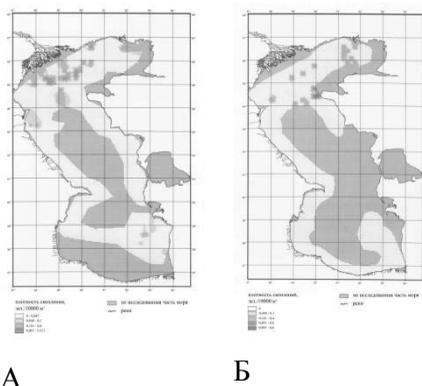


Рис. 1. Распределение белуги в Каспийском моря летом А – 1994 г.; Б – 2004 г.

Летом, по мере прогрева прибрежных вод встречаемость белуги на мелководье пограничных со средней частью Каспийского моря увеличивалась. В средней части моря белуга встречалась вдоль западного берега; повышенная ее плотность отмечалась на Аграханском мелководье и у Апшеронского полуострова. В южной части Каспийского моря наиболее высокие концентрации наблюдались на юго-восточном мелководье.

В средней и южной частях моря она равномерно рассредоточивалась на местах откорма, не образуя значительных скоплений, плотность которых колебалась от 0.05 до 0.58 экз./10000 м³. Неполовозрелая белуга преимущественно откармливалась на мелководье в северной части моря и на юго-восточном мелководье южной части. В настоящее время резко сократилась плотность белуги на местах нагула во всех районах моря.

Осенью в северной части Каспийского моря наблюдалось резкое сокращение площади нагула у всех возрастных классов. В сентябре-ноябре, по мере охлаждения прибрежных вод, белуга перемещалась в более южные, глубоководные районы. Она была отмечена в уловах на свале глубин у Суюткинской косы. Вдоль восточного побережья она вылавливалась только у мыса Ракушечного и северной оконечности о. Огурчинского.

Зимой белуга мигрировала в северные районы средней части моря. Зимой в средней части Каспийского моря максимальные концентрации белуги наблюдались на пространстве от о. Чечень

до траверза Сулакского маяка, где их плотность достигала 3.33 экз./10000 м³. Устойчивые скопления белуги отмечались в районе г. Махачкалы и вдоль западного побережья от Дербента до Киялинской косы (0.13 до 0.16 экз./10000 м³). Южнее - до мыса Буйнак плотность скоплений не превышала 0.048–0.24 экз./10000 м³. От мыса Буйнак вдоль западного побережья средней части моря до г. Баку и г. Астары в южной части моря белуга отсутствовала. На востоке южной части моря зимой концентрация белуги была меньше, наиболее плотные скопления здесь наблюдались на свалах глубин банок Ульского (0.14 экз./10000 м³) и Грязный вулкан.

Русский осетр весной с началом прогрева воды мигрирует в северную часть Каспийского моря и ряд других мелководных районов. Он нагуливается на всей акватории северной части моря, а также вдоль западного побережья средней части Каспийского моря до Апшеронского полуострова (рис. 2). Скопления осетра приурочены к зонам стока пресных вод. Вблизи дельты Волги в районе Главного банка, на свале глубин Кировского и Гандуринского банков. Плотность скоплений осетра достигала 0.4–0.8 экз./10000 м³. В южной части моря он встречается единично вблизи устьев рек. Летом в средней части моря наибольшая плотность скоплений осетра наблюдалась в районе Сулакской бухты, где она достигала 0.12 экз./10000 м³.

Траловая съемка в 1994 г. в западных районах средней и южной частей Каспийского моря впервые обнаружила полное отсутствие в уловах осетра от пос. Избербаш до г. Баку. Это объяснялось нелегальным круглогодичным морским промыслом. Летом в южной части моря осетр образует наиболее плотные скопления в восточном районе.

Зимой в средней части моря большая часть рыб нагуливается вдоль западного побережья от о. Чечень до Куриной косы. Наиболее плотные концентрации осетра отмечались в прибрежных районах моря от северной оконечности Уч-косы до траверза г. Махачкала, а также на свале глубин Дербентской впадины.

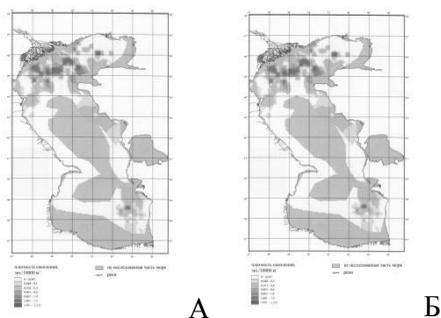


Рис. 2. Распределение русского осетра в Каспийском море. А – лето 1994 г. Б – лето 2004 г.

В 1994 г. плотность зимних скоплений осетра в средней и южной части Каспийского моря снизилась. Однако максимальные значения плотности были еще относительно высоки (1.3 экз./10000 м³) у юго-восточной оконечности о. Чечень и в 20-ти милях на юго-восток от банки Грязный вулкан.

Зона нагула севрюги в Каспийском море простиралась от мелководий северной части моря до Иранского побережья.

Весной (март-май) начиналась интенсивная миграция севрюги на мелководья, расположенные в северной части Каспийского моря, причем наибольшие концентрации рыб отмечались у западного побережья этой части моря, а также в предустьевых районах восточной части дельты Волги (Белинский и Иголкинский банки). В 1978 г. плотность севрюги в этом районе была менее 0.4 экз./10000 м³. На свалах глубин в западных районах северной части моря улов севрюги на усилии весной достигал 0.6–0.8 экз./10000 м³.

Летом севрюга нагуливалась в более теплых водах, образуя наиболее плотные концентрации в западном районе средней части моря. Именно в этой части моря плотность скоплений севрюги достигала более 0.6 экз./10000 м³. Во время траловой съемки в 1994 г. у Азербайджанского побережья были выловлены единичные экземпляры севрюги, что объясняется наличием большого количества браконьерских орудий лова. В районе о-ва Огурчинский в южной части моря у Туркменского побережья концентрация всех видов осетровых и, в частности, севрюги сохраняется высокой (рис. 3).

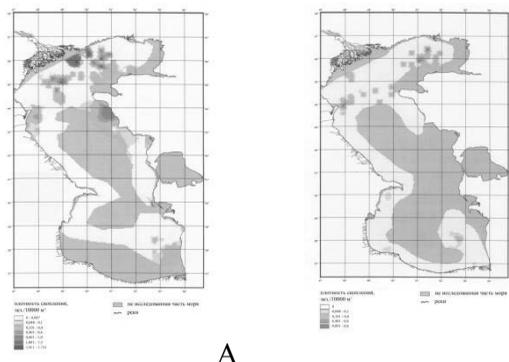


Рис. 3. Распределение севрюги в Каспийском море летом А – 1994 г., Б в 2004 г.

Осенью плотность скоплений севрюги в северной части моря сокращается, и не превышает 0.04–0.02 экз./10000 м³. Севрюги единично встречаются по всему району. В отличие от летнего распределения осенью большая часть особей концентрируется в восточном районе северной части моря.

Зимой 1994 г. севрюга встречалась от южной границы северной части моря до Куринской косы. Так же, как и летом, повышенная плотность была отмечена у Дагестанского и Туркменского побережий моря. Наибольшие скопления севрюги, как и осетра, наблюдались в средней части моря у юго-восточной оконечности о-ва Чечень. К югу плотность скоплений севрюги от г. Махачкала до г. Дербент снижалась. В южной части моря вдоль побережья Azerbaijan до мыса Бялдован севрюга в уловах не встречалась. У побережья Туркмении зимние концентрации севрюги были более значительны, особенно в районе банки Грязный вулкан.

Осетровые совершают в Каспийском море сезонные миграции направленные осенью из северной части моря в ее среднюю и южную части, а весной, наоборот. В процессе весенней миграции с юга на север рыбы перемещаются в мелководную прибрежную зону моря, а осенью, мигрируя с севера на юг, наоборот, - из прибрежной полосы в места с большими глубинами.

Летом наиболее плотные концентрации осетровых наблюдаются в северной части Каспийского моря. Белуга встречается в этой части моря круглогодично. Массовое появление здесь русского

осетра и севрюги происходит весной (март – апрель). Первым появляется осетр, позже сюда мигрирует севрюга. Заселяя летом практически всю северную часть моря, осетровые распределены неравномерно, образуя отдельные скопления разной плотности. Русский осетр, белуга и севрюга в наибольшей степени приурочены к центральным районам этой части моря, хотя для белуги характерны скопления и в восточном районе. Севрюга, в отличие от белуги и осетра, обитает на меньших глубинах.

В средней части Каспийского моря плотности скоплений осетровых зимой значительно выше, чем летом, что свидетельствует в пользу указанного выше представления о сезонных миграциях осетровых в море. Вероятно, эта часть моря является основным местом обитания русского осетра, севрюги, белуги в осенне-зимний период. В отдельные годы большое количество севрюги в течение всего лета, и русского осетра в конце лета - начале осени ловятся на мелководье, прилегающем к Аграханскому полуострову. Здесь осенью появляются особи севрюги, первыми мигрирующие из северной части моря. Осенью, по мере охлаждения вод, севрюга мигрирует из северной части моря на юг, как вдоль западного, так и восточного побережья Каспийского моря. Русский осетр также осенью мигрирует из северной части моря на юг вдоль западного и в меньшей степени восточного побережий. Белуга, вероятно, осенью мигрирует в основном вдоль восточного побережья, поскольку именно здесь наблюдается увеличение плотности ее скоплений.

Южная часть моря в жизни исследованных видов осетровых в целом имеет меньшее значение. Осетровые здесь встречаются в течение всего года, особенно в районе восточного побережья, где кормовая база для всех видов осетровых весьма богата. Западное побережье южной части моря в результате сильного загрязнения почти полностью потеряло свое рыбохозяйственное значение в мест нагула осетровых. Однако этот район продолжает играть существенную роль в жизни этих видов, так как через него проходят миграционные пути их молоди и половозрелых особей.

Наиболее существенное различие в распределении осетровых в рассматриваемые периоды времени проявляются в плотности их скоплений, которая связана с численностью рыб. Основной причиной снижения плотности скоплений и, соответственно, числен-

ности осетровых и их запасов является фактически возобновленный с 1991 г. морской промысел осетровых в результате значительно возросших масштабов браконьерства. Наибольшее количество осетровых нагуливается в шельфовой зоне побережья Каспийского моря, где интенсивность незаконного промысла наиболее высокая, при этом факторы среды также оказывают влияние на процесс формирования популяций осетровых.

Таким образом, рассматривая распределение осетровых в Каспийском море, как понятие, включающее в себя распространение и плотность видов в местах их обитания, можно прийти к заключению, что оно характеризуется стабильной локализацией мест концентрации осетровых и нестабильной плотностью рыб, зависящей от изменения их численности, которая на протяжении последних лет катастрофически снижалась.

СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ ПЕСКОРОЕК РЕЧНОЙ МИНОГИ *LAMPETRA FLUVIATILIS*

И.А. Цимбалов

*Институт проблем экологии и эволюции им. Северцова,
Москва, Россия tzimbaloff.iv@yandex.ru*

Известно, что пескоройки разных возрастных групп совершают покатные миграции, начиная с момента выхода из гнезда (Павлов и др, 2007, Kirillova *et al*, 2011). Нерестилища миног иногда располагаются близко к устью рек, и в связи с этим остается открытым вопрос о выживаемости пескороек, оказавшихся после первичного расселения в солоноватой или морской воде.

Материалы и методы. 10 июля и 11 августа 2014 года, в реке Гладышевка нами были отловлены сеголетки и пескоройки старших возрастов речной миноги – *Lampetra fluviatilis*. Всего в экспериментах было задействовано 160 сеголеток и 40 пескороек старших возрастных групп. Из источников литературы известно, что у дна Финского залива соленость варьирует от 0.3‰ до 11‰. Чтобы оценить выживаемость сеголеток на протяжении возможного диапазона варьирования солености, для эксперимента были выбраны растворы морской соли 5‰, 8‰ и 11‰, для контроля каждого эксперимента было взято по одной емкости с водой из реки Гладышевка. Постановка экспериментов происходила в два этапа: с 10 июля 2014 года (оценивали солеустойчивость сеголеток) и с 11 августа 2014 года (изучали солеустойчивость пескороек старших возрастов). Для экспериментов использовали аптечную морскую соль. Объем каждого экспериментального резервуара – 3 л. Пескороек помещали в растворы по 40 экз. (сеголеток) и по 10 экз. (пескороек старших возрастов). Во время первого эксперимента резервуары с растворами находились в тени на берегу реки, на втором этапе резервуары помещали в реку для исключения влияния колебаний температуры воды. Дно резервуаров было белым, без грунта, что обеспечило эффективный учет смертности. Учет погибших сеголеток, измерения температуры воды в реке и воды в резервуарах проводили каждый час. В реке Гладышевка за все время перво-

го эксперимента температура воды менялась с 18.5 до 20.3 °С, в экспериментальных резервуарах с 9.5 до 20 °С.

Результаты. Динамика уменьшения числа живых особей сеголеток представлена на рис. 1.

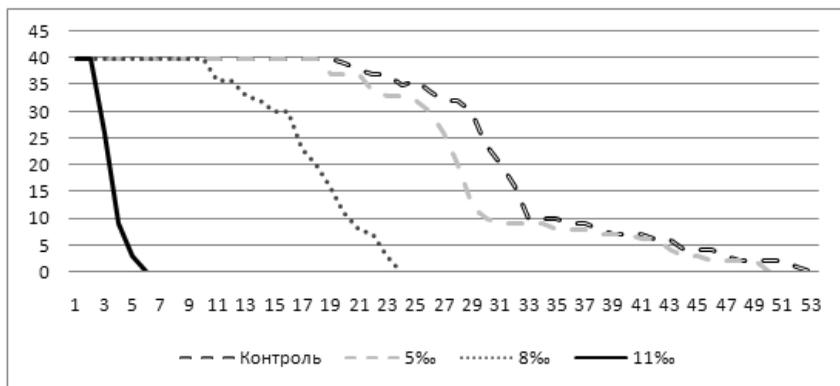


Рис. 1. Динамика уменьшения числа живых особей сеголеток речной миноги *Lampetra fluviatilis* (по оси абсцисс – время эксперимента в часах, по оси ординат – число особей).

С начала эксперимента (18:00) в резервуаре с концентрацией соли 11‰ наблюдалась наибольшая активность сеголеток. Они совершали крутящиеся на месте 8-образные движения, вели себя беспокойно, время от времени поднимались со дна к поверхности, плавали в толще воды. В резервуаре были обнаружены скрючившиеся особи (в контроле сеголетки располагались над дном прямо, в 11‰ растворе соли, хвостовой отдел тела личинок был загнут под углом 90° к туловищному и головному отделам). На физические воздействия скрючившиеся особи реагировали слабо, вели себя вяло. Через два часа после начала эксперимента начали погибать. Все сеголетки погибли в 11‰ растворе соли через 6 часов после начала эксперимента (рис. 1).

В резервуаре с соленостью 8‰ сеголетки так же вели себя беспокойно. Однако в толщу воды не поднимались, перемещались по дну, пытаясь найти грунт и закопаться. Через два часа приняли горизонтальное положение над дном. В ночное время на свет реагировали слабо – не перемещались в резервуаре, а лежа на дне, извивались хвостовым отделом вперед. Первые погибшие особи

были обнаружены через 11 часов, все сеголетки погибли через 25 часов после начала эксперимента (рис. 1).

В резервуаре с концентрацией соли 5‰, сеголетки так же вели себя более активно по сравнению с контролем, однако не поднимались высоко в толщу воды, держались в основном у дна. Через час в 5‰ растворе соли, сеголетки так же стали совершать 8-образные движения на дне, однако, скрючившихся особей обнаружено не было. К наступлению темноты все сеголетки были живы, на физические воздействия реагировали активно, не отличаясь реакцией от особей в контрольном резервуаре. В темноте, как и контрольные особи, занимали горизонтальное положение над дном, на боку, были практически не подвижны. На свет реагировали, как и контрольные сеголетки – начинали извиваться и пытаться закопаться в грунт. Первые погибшие особи были обнаружены через 19 часов, все сеголетки погибли через 51 час после начала эксперимента.

Динамика уменьшения числа живых особей пескороек старших возрастных групп представлена на рис. 2.

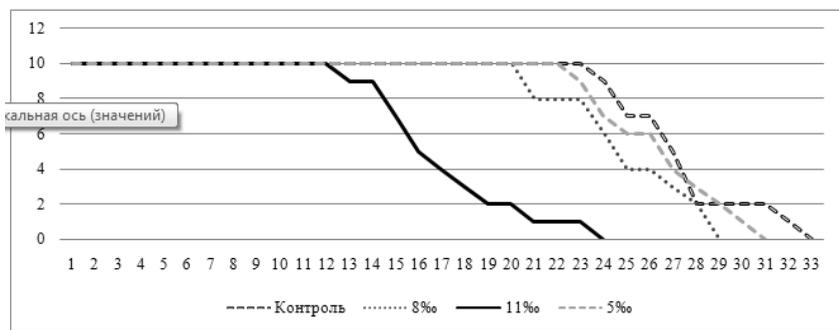


Рис. 2. Динамика уменьшения числа живых особей пескороек старших возрастных групп речной миноги *Lampetra fluviatilis* (по оси абсцисс – время эксперимента в часах, по оси ординат – число особей).

В резервуаре с концентрацией соли 11‰ пескоройки с начала эксперимента вели себя активно, перемещались в толще воды, поднимались к поверхности. Активность продолжалась около 3 часов, затем опустились на дно, легли на бок. К наступлению темноты все пескоройки были живы. На свет реагировали нормально

– начинали извиваться в поисках укрытия. Через 11 часов были обнаружены живые особи, не реагирующие на свет и физические воздействия (лежали на дне, на боку, хвостовой отдел чуть отведен в сторону и подергивается). Через 13 часов после начала эксперимента начали погибать. Все пескоройки погибли через 24 часа после начала эксперимента (рис. 2).

В резервуаре с соленостью 8‰ пескоройки так же вели себя беспокойно, аналогично пескоройкам в резервуаре с соленостью 11‰. Активность продолжалась около часа. Пескоройки, не реагирующие на свет и физическое воздействие, были обнаружены через 19 часов после начала эксперимента. Через 21 час начали погибать. Все пескоройки погибли через 29 часов.

В резервуаре с соленостью 5‰, пескоройки вели себя более спокойно, чем в растворах с более высокими концентрациями соли. Через 40 минут все пескоройки опустились на дно, на бок. На свет реагировали нормально. Особей, не реагирующих на свет и физическое воздействие, обнаружено не было. Первые пескоройки начали погибать через 23 часа после начала эксперимента, все особи погибли через 31 час (рис. 2).

Обсуждение. На данном этапе исследования солеустойчивости личиночной стадии европейской речной миноги можно говорить о том, что наиболее высокие концентрации соли для Финского залива (11‰), являются летальными как для сеголеток, так и для пескороек старших возрастов (все особи сеголеток погибли в эксперименте в течение 5 часов, пескоройки старших возрастов – суток). Соленость 8‰ для личинок миноги так же не является оптимальной средой обитания (все сеголетки погибли через 25 часов, пескоройки старших возрастных групп через 29 часов).

В то же время в 5‰ растворе соли поведение и смертность, как сеголеток, так и пескороек старших возрастных групп существенно не отличались от контрольных особей. Как в контрольном резервуаре, так и в резервуаре с соленостью 5‰, особи погибали примерно с одинаковой динамикой (рис. 1, 2). Смерть как контрольных, так и особей в резервуаре с раствором 5‰ вероятно вызвана голодом. По результатам экспериментов мы можем предположить, что личинки речной миноги способны жить в солености ниже 5‰. Изучение солености и особенностей дна Финского залива показало, что соленость в заливе составляет около 0.5‰, одна-

ко, в заливе отсутствуют подходящие для личинок миноги условия обитания (каменистое дно).

Интересно и то, что сеголетки речной миноги способны дольше выживать в солености 5‰, чем пескоройки старших возрастов (51 и 31 час соответственно). Причины, по которым контрольные пескоройки старших возрастов погибли быстрее, чем контрольные сеголетки пока не ясны.

Список литературы

- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Кучерявый А.В., Пичугин М.Ю.* 2007. Покатная миграция пескороек тихоокеанской миноги и молоди трехиглой колюшки и ее сходство с покатной миграцией молоди лососевых. Материалы конференции «История изучения и современное биоразнообразие Камчатки». стр. 83–86.
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S.* 2011. Downstream Migration in Ammocoetes of the Arctic Lamprey in some Kamchatka Rivers. *Journal of ichthyology*, 51(11):1117–1125.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Воловова Л.А., Долгих М.Г., Ключарева Н.Г., Митителло А.В. Методические аспекты управления пространственно-временной организацией местного сообщества рыб в естественных водоемах.....	5
Гарина Д.В., Смирнов А.К., Русанова П.В., Кузьмина В.В. Влияние серотонина на пищевое и терморегуляционное поведение молоди карпа <i>Cyprinus carpio</i> в условиях температурной неоднородности среды.....	11
Гартвич Е.А., Михайлова Е.С., Касумян А.О. Оценка длительности внутриротового тестирования пищевых объектов трехиглой колюшкой <i>Gasterosteus aculeatus</i>	18
Герасимов Ю.В., Извеков Е.И., Долгих М.Г., Лапшин О.М. Изменчивость реакции рыб на сетное полотно с ячейей разного размера.....	25
Голованов В.К. Терморегуляционное поведение рыб. Видовые и внутривидовые особенности.....	30
Голованов В.К., Капшай Д.С. Поведенческие реакции молоди рыб при нагреве воды с постоянной скоростью.....	37
Голованов В.К., Маврин А.С., Капшай Д.С. Термоизбирание молоди плотвы из двух местообитаний в р. Ильдь.....	45
Громова Е.С., Герасимов К.Б., Держинский Ф.Я. Сходство строения мускулов, участвующих в кормежке лососевых и аравановых рыб в сравнении с сельдевыми и окуневыми.....	48
Девицина Г.В., Лапшин Д.Н. Морфология и чувствительность вкусовых рецепторов в различных сенсорных зонах ротовой полости радужной форели <i>Parasalmo (=Oncorhynchus) mykiss</i>	54
Девицина Г.В., Головкина Т.В. Сравнительный анализ структурной организации вкусового аппарата у рыб с различным типом питания и пищевого поведения.....	59
Жолдасова И.М. Темирбеков Р.О. Факторы формирования популяций и промысловых ресурсов пелагофильных рыб в дельтовой зоне Амударьи.....	62
Звездин А.О., Костин В.В., Маврин А.С., Мартемьянов В.И. Этологические и физиологические показатели сеголеток плотвы <i>Rutilus rutilus</i> из разных мест обитания в одной реке.....	68
Зворыкин Д.Д. Влияние размера группы на пищевое поведение рыбы-ползуна (<i>Anabas testudineus</i>).....	74
Зданович В.В. Поведение слепой пещерной формы астианакса <i>Astyanax fasciatus</i> в термоградиентном поле.....	79

Извекоев Е.И. , Непомнящих В.А. Асимметрия защитных реакций рыб: межвидовые различия и возможные пути эволюции.....	84
Исаева О.М., Касумян А.О. изучение реакции на искусственные пищевые объекты разного вкусового качества у горчака <i>Rhodeau sericeus amarus</i> для управления его поведением	90
Касумян А.О., Марусов Е.А. Влияние пищевого запаха и феромона тревоги на избирательность питания и пищевое поведение кои <i>Cyprinus carpio</i>	95
Касумян А.О., Тинькова Т.В., Исаева О.М., Бритаев Т.А., Дгебуадзе П.Ю., Оань Л.Т.К. Вкусовая детергентность у морских тропических гидробионтов для химической защиты от рыб	101
Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Черешкевич Ф.Г. Особенности миграционного поведения горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> в период захода из моря в реку	107
Костин В.В. Экологическая зональность изъятия стока и скат рыб через Цимлянскую ГЭС	113
Крылов В.В., Осипова Е.А., Павлова В.В., Непомнящих В.А. Влияние изменений внешнего магнитного поля на поведение <i>Danio rerio</i>	119
Кузьмина В.В. Роль серотонина и холецистокинина в регуляции пищевого поведения рыб. Влияние биотических и абиотических факторов	125
Куликов В.А., Сапожникова Ю.П., Кирильчик С.В., Суханова Л.В., Глызина О.Ю., Яхненко В.М. Алгоритмы количественного анализа поведения байкальского омуля в условиях эксперимента	131
Кучерявый А.В. Механизмы преодоления репродуктивной изоляции у миног	137
Марусов Е.А. Сенсорное обеспечение пищевого поведения мраморного гурами <i>Trichopodus trichopterus</i>	143
Марусов Е.А. Привлекательность запахов кормовых организмов для рыб	149
Михайлова Е.С., Виноградская М.И., Касумян А.О. Оценка вкусовой привлекательности искусственных и натуральных стимулов и пищевого поведения астианакса <i>Astyanax fasciatus</i>	154
Михайлова Е.С., Касумян А.О., Виноградская М.И. Пищевое поведение и звукогенерация у гурами рода <i>Trichopodus</i>	159
Михеев В.Н. , Пастернак А.Ф. Поведение, вентиляционная активность и риск заражения паразитами у рыб	165

Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Павлов Д.С., Чемагин А.А., Будаев С.В. Гидроакустические исследования распределения рыб в пойменной протоке и русле реки Иртыш	171
Назаров Д.Ю., Звездин А.О., Кучерявый А.В., Павлов Д.С. Некоторые особенности биологии ранних личинок речной миноги <i>Lampetra fluviatilis</i> в бассейне реки Черная	181
Непомнящих В.А., Осипова Е.А. Чередование поведенческих тактик у карповых рыб в незнакомой обстановке	186
Ольшанский В.М. Синхронизация поведения нереста у клариевых сомов	192
Ольшанский В.М., Касумян А.О., Павлов Д.С. Электрическая активность клариевого сома <i>Clarias macrocephalus</i> в темноте и на свету	202
Орлов А.М., Байталюк А.А. Распределение двух анадромных паразитических миног в Северной Пацифике	208
Павлов Д.С. Реореакция и управление поведением рыб в потоке в связи с применением рыбопропускных сооружений	214
Павлов Е.Д., Ганжа Е.В. Уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у сеголеток черноморской кумжи из двух пространственных группировок	221
Пастернак А.Ф., Михеев В.Н. Паразиты рыб расширяют возможности своего поведения за счет хозяев: поведенческие адаптации и манипулирование	227
Пашенко Н.И., Касумян А.О. Исследование макроморфологии органа обоняния помацентровой рыбы абудефдуфа <i>Abudefduf vaigiensis</i> (Pomacentridae) коралловых рифов Вьетнама	233
Рабчун М.А., Орлова С.Ю., Орлов А.М., Мюге Н.С. Особенности популяционной структуры и расселение тихоокеанской трески Охотского моря на основе молекулярно-генетических исследований	238
Сапожникова Ю.П., Белоус А.А., Клименков И.В., Куликов В.А., Суханова Л.В., Глызина О.Ю., Яхненко В.М. Акустическая чувствительность байкальского омуля	244
Северов Ю.А., Удачин С.А. Экспериментальное орудие лова для ихтиопланктона	250
Селиванова Л.А. Хемочувствительность рыб на сенсорном и поведенческом уровнях	255
Смирнов А.К. Схема взаимодействия пищевого и терморегуляционного поведения молодежи рыб	261

Столбунов И.А., Костин В.В. Особенности реореакции плотвы <i>Rutilus rutilus</i> (L.) в раннем онтогенезе как один из механизмов, определяющих её распределение по биотопам	267
Фролова Н.С. Изменение активности гидробионтов в условиях действия электромагнитных полей гидрометеорологического и геофизического происхождения	273
Ходоревская Р.П., Калмыков В.А., Сафаралиев И.А., Коноплева И.В. Влияние факторов среды на распределение осетровых в Каспийском море	282
Ходоревская Р.П., Калмыков В.А., Сафаралиев И.А., Коноплева И.В. Миграции и распределение осетровых в Каспийском море	288
Цимбалов И.А. Солеустойчивость пескороек речной миноги <i>Lampetra fluviatilis</i>	295

CONTENTS

Volovova L.A., Dolgikh M.G., Klyuchareva N.G., Mititello A.V. Methodical aspects of spatiotemporal organization management of fish local community in natural conditions.....	5
Garina D.V., Smirnov A.K., Rusanova P.V., Kuz'mina V.V. The effect of serotonin on feeding and thermoregulatory behavior in juvenile carps <i>Cyprinus carpio</i> in heterothermal conditions	11
Gartvich E.A., Mikhailova E.S., Kasumyan A.O. Time assessment of intraoral food items testing continuation in three-spined stickleback <i>Gasterosteus aculeatus</i>	18
Gerasimov Yu.V., Izvekov E.I., Dolgikh M.G., Lapshin O.M. Variability of fish reaction to netting with mesh of different sizes	25
Golovanov V.K. Thermoregulatory behavior of fish. Species and intraspecific features.....	30
Golovanov V.K., Kapshai D.S. Behavioral responses of juvenile fish under water heating at a constant rate	37
Golovanov V.K., Mavrin A.S., Kapshai D.S. Thermal selection of the juvenile roach from two habitats in the river Ild	45
Gromova E.S., Gerasimov K.B., Dzerzhinsky F.Y. Similarity of muscle structure, involved in feeding of salmonids and bonytongues fishes and its comparison with that of herrings and perches.....	48
Devitsina G.V., Lapshin D.N. Sensitivity and morphology of the taste receptors in the different sensory zones of oral cavity in rainbow trout, <i>Parasalmo(=Oncorhynchus) mykiss</i> W.	54
Devitsina G.V., Golovkina T.V. Comparative analysis of the taste apparatus structural organization in fishes with different diets and feeding behaviour	59
Zholdassova I.M., Temirbekov R.O. Features of formation of populations and industrial resources of the pelagic fishes in the Amudarya delta zone.....	62
Zvezdin A.O., Kostin V.V., Mavrin A.S., Martemyanov V.I. Compare ethological and physiological parameters of juvenile roach <i>Rutilus rutilus</i> from different habitats in one river	68
Zworykin D.D. Effect of group size on feeding behaviour of the climbing perch (<i>Anabas testudineus</i>)	74

Zdanovich V.V. The behavior of the blind cave form of <i>Astyanax fasciatus</i> in the termogradient field	79
Izvekov E.I., Nepomnyashchikh V.A. Asymmetry of defensive response in fishes: interspecific differences and possible evolutionary pathways	84
Isaeva O.M., Kasumyan A.O. Investigation of bitterling <i>Rhodeus sericeus amarus</i> response on artificial food items with different taste quality for the purpose of control fish feeding behaviour	90
Kasumyan A.O., Marusov E.A. The effect of food odour and alarm pheromone on selective feeding and foraging behaviour in the koi <i>Cyprinus carpio</i>	95
Kasumyan A.O., Tinkova T.V., Isaeva O.M., Britaev T.A., Dgebuadze P.Yu., Oanh L.T.K. Taste deterrency of marine tropical hydrobionts as tools for chemical defense against fish	101
Kirillova E.A., Kirillov P.I., Chereshevich F.G. Patterns of migratory behaviour of humpback salmon <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> at the period of migration from the sea to the river	107
Kostin V.V. Ecological zones of water intake and downstream migration of fish through Tsimlyanskaya hydroelectric power plant.....	113
Krylov V.V., Osipova E.A., Pavlova V.V., Nepomnyashchikh V.A. Effect of changes in geomagnetic field on the behavior of <i>Danio rerio</i>	119
Kuz'mina V.V. Role of serotonin and cholecystokinin in the regulation of fish feeding behavior. Influence of biotic and abiotic factors.....	125
Kulikov V.A., Sapozhnikova Yu.P., Kirilchik S.V., Sukhanova L.V., Glyzina O.Yu., Yakhnenko V.M. Algorithms for quantitative analysis of Baikal omul behavior in experiment	131
Kucheryavyy A.V. Copability of the reproductive isolation in lampreys	137
Marusov E.A. Sensory basis of foraging behavior in blue gourami <i>Trichopodus trichopterus</i>	143
Marusov E.A. Attractiveness of food organisms odours for fish.....	149
Mikhailova E.S., Vinogradskaya M.I., Kasumyan A.O. Evaluation of taste attractiveness of artificial and natural taste stimuli in mexican cave fish <i>Astyanax fasciatus</i>	154
Mikhailova E.S., Kasumyan A.O., Vinogradskaya M.I. Feeding behaviour and sound production by gouramis genus <i>Trichopodus</i>	159

Mikheev V.N., Pasternak A.F. Behaviour, ventilation and risk of parasitism in fish	165
Mochek A.D., Borisenko E.S., Pavlov D.S., Chemagin A.A., Budaev S.V. Hydroacoustics researches of fish distribution in a floodplain channels and in the Irtysh River	171
Nazarov D.Yu., Zvezdin A.O., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. Some biological characteristics of the early european river lamprey larvae <i>Lampetra fluviatilis</i> in Cheornaya river basin	181
Nepomnyashchikh V.A., Osipova E.A. Alternation of behavioral tactics in cyprinids in a novel environment	186
Olshanskiy V.M. Features of mating synchronization in Clarias catfish	192
Olshanskiy V.M., Kasumyan A.O., Pavlov D.S. Electrical activity in Asian catfish <i>Clarias macrocephalus</i> on dark and light.....	202
Orlov A.M., Baitaliuk A.A. Distribution of two anadromous parasitic lampreys in the North Pacific.....	208
Pavlov D.S. Rheoreaction and management fish behavior in connection with the use of facilities fish passage.....	214
Pavlov E.D., Ganzha E.V. Level of thyroid and sex steroid hormones in the young of the current year of Black Sea brown trout from two spatial groups	221
Pasternak A.F., Mikheev V.N. Parasites of fish broaden their behaviour at the expense of the hosts: behavioural adaptations and manipulation.....	227
Pashchenko N.I., Kasumyan A.O. The study of macromorphology of olfactory organ in Indo-Pacific sergeant-fish <i>Abudefduf vaigiensis</i> (Pomacentridae) from the coral reefs of Vietnam	233
Rabchun M.A., Orlova S.Yu., Orlov A.M., Mugue N.S. Features of population structure and dispersion of the pacific cod in the sea of Okhotsk based on molecular genetic research	238
Sapozhnikova Yu.P., Belous A.A., Klimenkov I.V., Kulikov V.A., Sukhanova L.V., Glyzina O.Yu., Yakhnenko V.M. Acoustic sensitivity of Baikal omul	244
Severov Yu.A., Udachin S.A. Experimental trawls for ichthyoplankton.....	250
Selivanova L.A. Chemosensitivity of fish at the sensory and behavioral levels	255
Smirnov A.K. Scheme of interaction of feeding and thermoregulatory behavior of juvenile fish	261

Stolbunov I.A., Kostin V.V. Patterns of the rheoreaction type as one of mechanisms of distribution roach <i>Rutilus rutilus</i> L. in early ontogenesis for the biotopes	267
Frolova N.S. Hydrometeorological and geophysical electromagnetic fields influence on fish activity changes	273
Khodorevskaya R.P., Kalmykov V.A., Safaraliev I.A., Konopleva I.V. The influence of the environment factors on distribution of sturgeons in the Caspian Sea	282
Khodorevskaya R.P., Kalmykov V.A., Safaraliev I.A., Konopleva I.V. Migration and distribution of sturgeons in the Caspian Sea	288
Tsimbalov I.A. Salinity resistance of larval stage of European river lamprey <i>Lampetra fluviatilis</i>	295

Научное издание

**Поведение рыб.
Материалы докладов V Всероссийской конференции.
8–9 ноября 2014 г., Борок, Россия.**

Редакторы *В.К. Голованов, Ю.В. Герасимов.*

(материалы публикуются с минимальными редакционными правками)

Оригинал-макет: *А.И. Цветков*

Оформление обложки и титульного листа: *Ю.В. Корнева*

Общероссийский классификатор продукции
ОК-005-93, том 2; 95300 – книги, брошюры

Подписано в печать г.

Формат 60×90 1/16. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 19.7. Печ. л. 12.2.

Тираж 170 экз. Заказ № 196 от 28.10.2014.

Издательство «Костромской печатный дом»

Издательство «Костромской печатный дом»

Почтовый адрес: 150005, г. Кострома, ул. Мясницкая, 43-а, корп. Б.

Адрес электронной почты: kvartan@yandex.ru

Телефон: (4942) 31-19-39, (4942) 31-02-08