

УДК 59.084.597.551.2.591.5

ТАКТИКИ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ В ПОТОКЕ ВОДЫ ПРИ ГОЛОДАНИИ

© 2024 г. Д. С. Павлов¹, В. Ю. Паршина¹, В. В. Костин^{1, *}

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: povedenie@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.10.2023 г.

После доработки 23.10.23 г.

Принята к публикации 23.10.2023 г.

В экспериментальной кольцевой гидродинамической установке определены индивидуальные параметры перемещения у данио *Danio rerio* и серебряного карася *Carassius gibelio* при их голодании в течение 12 сут. Выявлены две тактики поведенческих ответов рыб на голодание. Тактика однонаправленных ответов проявлялась в движении особей в одном направлении относительно течения на 2–5-е сут голодания. Тактика разнонаправленных ответов проявлялась в образовании на 10–12-е сут голодания групп рыб, перемещающихся в разных направлениях относительно течения. Рассмотрены популяционные преимущества таких поведенческих тактик ответа рыб на неблагоприятный фактор.

Ключевые слова: рыбы, голодание, поведенческие тактики, данио *Danio rerio*, серебряный карась *Carassius gibelio*.

DOI: 10.31857/S0042875224020072, EDN: GWRSFK

Один из важнейших экологических факторов, который определяет поведение рыб в потоке воды – трофический. При недостатке или отсутствии пищи изменяется физиологическое состояние рыб, и они меняют местообитания. В речных системах последнее осуществляется в виде кочёвок или денатантных / контранатантных миграций (Павлов, 1979; Olsson et al., 2006; Flecker et al., 2010; Ferguson et al., 2019).

Перемещения рыб в потоке воды определяет их реореакция – отношение рыб к течению (Павлов и др., 2020б). Реореакция, наряду с ориентационной и локомоторной, включает в себя и мотивационную компоненту, которая определяет выбор направления перемещения в потоке (Павлов et al., 2010). Одним из показателей мотивационной компоненты реореакции является соотношение типов последней. Рыбы проявляют четыре типа реореакции: положительный (ПТР) – движение против течения, отрицательный (ОТР) – движение по течению, компенсаторный – сопротивление потоку с сохранением места обитания и факультативный – уход с течения в затишные участки (MacLean, Gee, 1971; Павлов, 1979; Pavlov et al., 2010; Johnston et al., 2017; Павлов и др., 2020б). Предпочтение одного из первых двух типов реореакции характерно для миграционного поведения рыб. Изменение мотивационной компоненты реореакции является одним из основных поведенческих механизмов

начала, приостановки и завершения миграций или кочёвок рыб (Pavlov et al., 2010; Звездин, 2016; Павлов и др., 2019; Павлов и др., 2020б). В экспериментальных условиях показатели этой компоненты определяют миграционный или резидентный характер реореакции.

Ранее (Павлов и др., 2021) с использованием установки “Рыбоход” экспериментально было показано, что у многих видов рыб наблюдаются две фазы поведенческого ответа на голодание. В первой фазе, на 2–5-е сут голодания, рыбы предпочитают перемещаться по течению (ОТР), то есть проявляют миграционное поведение. Во второй фазе, на 10–12-е сут голодания, рыбы не проявляют предпочтения к определённому направлению движения (частоты ПТР и ОТР равны). Однако эти опыты были проведены по методике, допускающей расчёт средних показателей реореакции только для выборки в целом, но не для отдельных особей. Поэтому одни и те же средние показатели реореакции были возможны при разном индивидуальном поведении рыб. Так, например, при резидентном поведении каждая особь одинаково часто перемещается по течению и против него, оставаясь в итоге в исходной точке. В другом случае часть особей движется против течения, а часть – по течению. При этом средний результат будет тот же, что и в первом случае. То есть могут наблюдаться разные тактики поведения:

1) тактика однонаправленных поведенческих ответов рыб на голодание — проявляется в движении особей в одном направлении относительно течения;

2) тактика разнонаправленных поведенческих ответов рыб на голодание — проявляется в образовании нескольких групп рыб, перемещающихся в разных направлениях относительно течения.

Возможность экспериментально проверить, происходит ли в процессе голодания разделение рыб на группы с разным предпочтением направления перемещения или такого разделения на группы не происходит, появилась после разработки методики индивидуального проследивания поведения рыб в кольцевой установке с лимнозой (Павлов и др., 2020б). Кольцевая установка позволяет оценить индивидуальную вариабельность показателей мотивационной компоненты реореакции, а также регистрировать несколько дополнительных параметров поведения особей в потоке.

Цель работы — определить наличие или отсутствие разных тактик поведенческого ответа на голодание у рыб в потоке воды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования были серебряный карась *Carassius gibelio* средней стандартной длиной тела (*SL*) 94.6 (78–104) мм и данио *Danio rerio* *SL* 26.5 (24–33) мм. Караси отловлены в прудах Ярославской области, данио — аквариумные рыбы, взятые из аквариальной ИПЭЭ РАН. Рыб содержали в аэрируемых аквариумах при плотности посадки ~ 1 экз/5 л воды. Температуру воды поддерживали на уровне 22°C. Искусственное освещение включали с 10:00 до 19:00, освещённость составляла 450–500 лк. До начала экспериментов рыб содержали 5 сут, кормили один раз в сутки кормом для аквариумных рыб Tropical Fish Flakes (Prodac, Италия).

Результаты по определению фаз ответа карасей и данио на голодание были опубликованы ранее (Павлов и др., 2021). В настоящей работе эксперименты по оценке индивидуальной вариабельности показателей реореакции были выполнены как на первой фазе ответа рыб на голодание — 5 сут голодания, так и на второй — 10 (карась) и 12 (данио) сут голодания. Ранее (Павлов и др., 2020а) было показано, что результаты тестов по определению параметров реореакции не различаются при использовании наивных особей (каждый день тестов использовали но-

вую партию рыб) и опытных рыб (одну партию использовали во все дни тестирования). И среди наивных, и среди опытных рыб в течение одного дня любую особь тестировали только однократно. Поэтому в настоящей работе во все сутки голодания использовали одну и ту же партию рыб (60 экз.).

Кольцевой лоток с лимнозой (рис. 1) представлял собой кольцевой канал с высотой стенок 15 см, внутренняя стенка выше 8 см сделана из капронового сита (ячей 0.9 мм). Через это сито вода стекала из рабочего канала в центр установки, откуда помпа Atman AT-107 (Chuangxing Electrical Appliances, Китай) возвращала её в рабочий канал установки. Высота слоя перелива составляла 2 см, глубина воды в канале — 10 см. Через равные промежутки на дно установки были нанесены линии шириной 1 см, обозначавшие границы восьми секторов. Лимноза располагалась с внутренней стороны канала.

Параметры использованных кольцевых установок различались в зависимости от размеров рыб. Для данио использовали установку диаметром 80 см, шириной рабочего коридора 10 см, площадью затишной зоны 630 см²; для карася — соответственно 94 см, 15 см и 800 см².

Согласно методике определения показателей мотивационной компоненты реореакции (Pavlov et al., 2010) рабочие скорости в установках должны быть в пределах 0.2–0.7 критической скорости течения (V_k) для исследуемых рыб. Перед проведением экспериментов для каждого вида предварительно определяли V_k у 20 экз. по стандартной методике (Павлов, 1979) в гидродинамической трубе длиной 1 м и диаметром 22 мм (данио) и 47 мм (карась). В дальнейшем этих рыб не использовали в тестах.

Скорости течения в кольцевой установке измеряли гидрометрической микровертушкой (диаметр лопасти 8 мм) с контроллером для связи с компьютером. Проводили 14 замеров на глубинах 5 и 9 см в семи секторах в 1 см от внешней стенки канала. Средняя скорость течения была установлена для карася $0.4V_k = 22.7$ см/с, для данио $0.5V_k = 17.1$ см/с. Температура воды и освещённость в установке были такими же, как в аквариумах содержания рыб.

Ранее (Павлов и др., 2020б) было показано, что у одиночных особей данио, по сравнению с группой, достоверно увеличивалась частота ОТР. Данио и карась относятся к стайным рыбам, поэтому естественно предполагать, что их одиночное помещение в установку будет стрессующим фактором. Для исключения этого

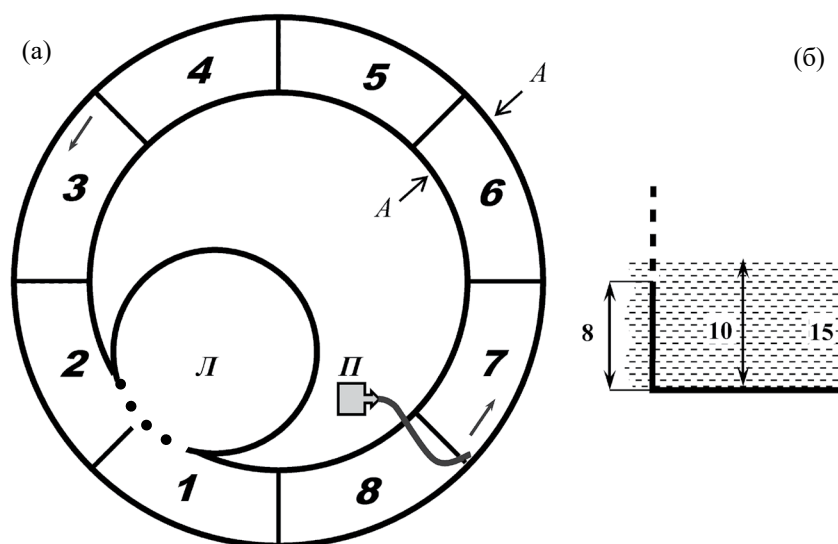


Рис. 1. Схема гидродинамической установки «кольцевой лоток с лимнозой»: а – вид сверху, б – разрез А–А; П – pompa, Л – лимнозона, 1–8 – секторы установки, (• • •) – границы секторов и лимнозоны, (• • •) – часть стенки, выполненная из капронового сита, (■) – заполненная водой часть установки, (→) – направление течения, линейные размеры приведены в см.

тесты на карасе и данио провели на группах по 6 экз. на 5, 10 и 12-е сут голодания. Стартовым сектором служила лимнозона, которую перед помещением в неё испытуемых рыб изолировали от канала сеткой. Время акклимации составляло 20 мин, после чего сетку стартового сектора убрали. Далее на протяжении 30 мин регистрировали движение рыб веб-камерой HD Webcam C270 (Logitech, Китай), расположенной над установкой и соединённой с ноутбуком. При просмотре видеозаписей фиксировали для каждой особи отдельно направление и момент полного (всем телом) пересечения границы между секторами. Перемещения рыб в пределах сектора и лимнозоны не фиксировали.

По результатам экспериментов рассчитывали следующие показатели.

1. Общий путь (S) – произведение числа пройденных секторов на длину центральной дуги сектора. Кроме того, аналогично рассчитывали длину пути по течению (S_d) и против него (S_u). Для расчёта показателей пути рыб точкой старта была граница между первым и вторым секторами.

2. Перемещение особи ($S_u - S_d$) – разность пути против течения и по течению.

3. Для сравнимости с результатами других исследований рассчитывали индекс перемещения (Ип) по формуле: $\text{Ип} = (S_u - S_d)/S$. Величина индекса изменяется от 1 при движении рыбы только против течения, до -1 при движении рыбы только по течению.

Всего на карасе и данио было проведено по 20 тестов в кольцевой установке и использовано по 60 экз. каждого вида. Просмотрено и обработано 40 ч видеоматериалов.

Статистический анализ данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 10.0 (StatSoft, Inc., США). Выявление групп рыб по предпочитаемому направлению перемещения проводили по частотному распределению индивидуальных величин Ип. Выборки выявленных значений Ип проверяли на отличия эмпирического частотного распределения от теоретических: унимодального (нормального), бимодального и тримодального (сумма, соответственно, двух и трёх нормальных распределений) с использованием критерия Лиллиефорса из указанного пакета программ. Для расчёта би- и тримодального распределений выборку разбивали на две или три группы по методу наименьших квадратов (Печеровый, 2005; Voronkov, Savyolova, 2007). Сравнение теоретических частот уни-, би- и тримодального распределений проводили по функциям правдоподобия распределения частот с использованием критерия χ^2 (Гурский, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В первой фазе ответа рыб на голодание (5 сут) как у карася, так и у данио частотное распределение индивидуальных значений Ип не отличалось от нормального (таблица, рис. 2). Следовательно, разделить рыб на группы с разными предпочи-

таемыми типами реореакции не представляется возможным, их поведение было сходным. Это указывает на тактику однонаправленных перемещений рыб при относительно недлительном голодании. В наших экспериментах это перемещение было направлено по течению.

При продолжении голодания (на второй фазе ответа) снижаются энергетические возможности рыб и усиливается стимул к миграции. При этом изменяются показатели реореакции – эмпирическое распределение Ип во второй фазе становится достоверно отличным от нормального (таблица) и исчезает единообразие поведения рыб (рис. 3). Частотное распределение индивидуальных величин Ип аппроксимируется тримодальным распределением, которое достоверно лучше, чем бимодальное, отражает эмпирическое распределение Ип. Уровень значимости различий три- и бимодального распределений для карася составил 0.002, для данио – < 0.0001 .

Анализ материалов рис. 3 позволяет выделить три группы рыб (за 100% принят объем выборок по 60 экз. для каждого вида), перемещающихся:

1) по течению ($\text{Ип} \leq -0.2$): карась 50%, данио 37%;

2) против течения ($\text{Ип} > 0.3$): карась 17%, данио 25%;

3) почти одинаково как по течению, так и против него, а в результате остающихся в исходной точке ($-0.2 < \text{Ип} \leq 0.3$): карась 33%, данио 38%.

Результаты указывают на то, что во второй фазе голодания опытные рыбы проявляют тактику разнонаправленных поведенческих ответов. Большинство рыб (67% у карася и 62% у данио) проявляют миграционное поведение – продолжают перемещаться, но изменяется направление их перемещения. Одна часть особей двигается по течению, а другая часть, несмотря на понизившиеся энергетические запасы, начинает двигаться против течения. Меньшая часть

особей проявляет резидентное поведение, перемещаясь то по течению, то против него и оставаясь тем самым в исходном местоположении. Так проявлялась тактика разнонаправленных перемещений рыб при голодании.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, экспериментально выявлены определяемые по индивидуальным значениям Ип две тактики перемещений рыб при голодании: тактика однонаправленных ответов и тактика разнонаправленных ответов. В первой фазе ответа рыб на голодание при тактике однонаправленных ответов все рыбы перемещаются в наиболее энергетически выгодном направлении – по течению, обеспечивая тем самым себе равную вероятность индивидуального выживания. Эти результаты соответствуют и данным литературы – многие авторы показывают, что недостаток пищи стимулирует рыб к покатым миграциям (Павлов, 1979; Olsson et al., 2006; Flecker et al., 2010; Ferguson et al., 2019).

На второй фазе ответа рыб на голодание при тактике разнонаправленных перемещений часть рыб продолжает движение по течению, а другая в поиске корма движется в наиболее энергетически затратном направлении – против течения, при этом может снижаться вероятность их индивидуального выживания. Перемещения рыб в двух противоположных направлениях приводят к увеличению области поиска корма и тем самым к повышению вероятности сохранения популяции.

К расширению области обитания приводят также и различные стратегии так называемой “частичной миграции” (partial migration), отмечаемой многими авторами (Hutchings, 1986; Jonsson, Jonsson, 1993; Falconer, Mackay, 1996; Павлов, Савваитова, 2008; Shaw, Levin, 2011; Chapman et al., 2011, 2012; Dodson et al., 2013). Она наблюдается на разных этапах онтогенеза

Уровень значимости (p) отличия частотного распределения индивидуальных для испытуемых рыб значений индекса перемещения от нормального распределения по критерию Лиллиефорса и длительность голодания рыб (T , сут)

Вид	Фаза ответа рыб на голодание			
	1		2	
	p	T	p	T
Серебряный карась <i>Carassius gibelio</i>	>0.20	5	<0.05	10
Данио <i>Danio rerio</i>	>0.15	5	<0.05	12

Примечание. Полужирным шрифтом выделены уровни значимости, указывающие на достоверность отличия.

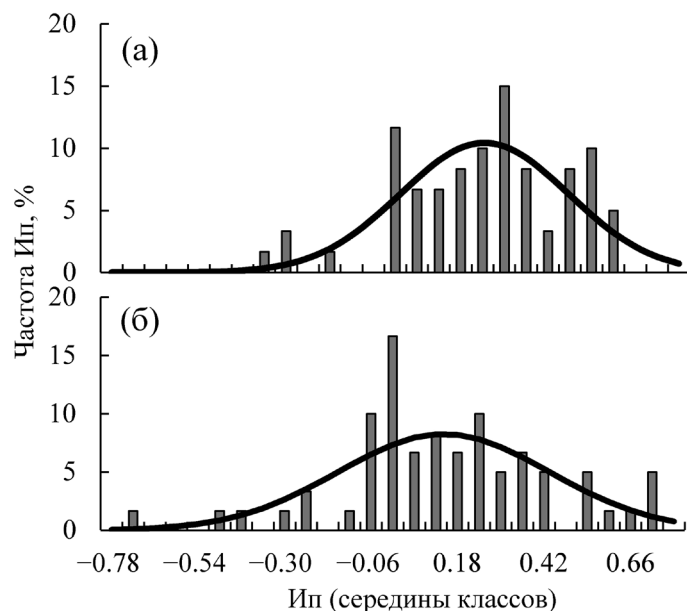


Рис. 2. Частотное распределение индивидуальных значений индекса перемещения (Ип) в 1-й фазе ответа рыб на голодание (5 сут): а — карась *Carassius gibelio*, б — данио *Danio rerio*; (■) — фактические частоты, (—) — плотность нормального распределения. У карася и данио на 5-е сут голодания распределение Ип не отличается от нормального по критерию Лиллиефорса.

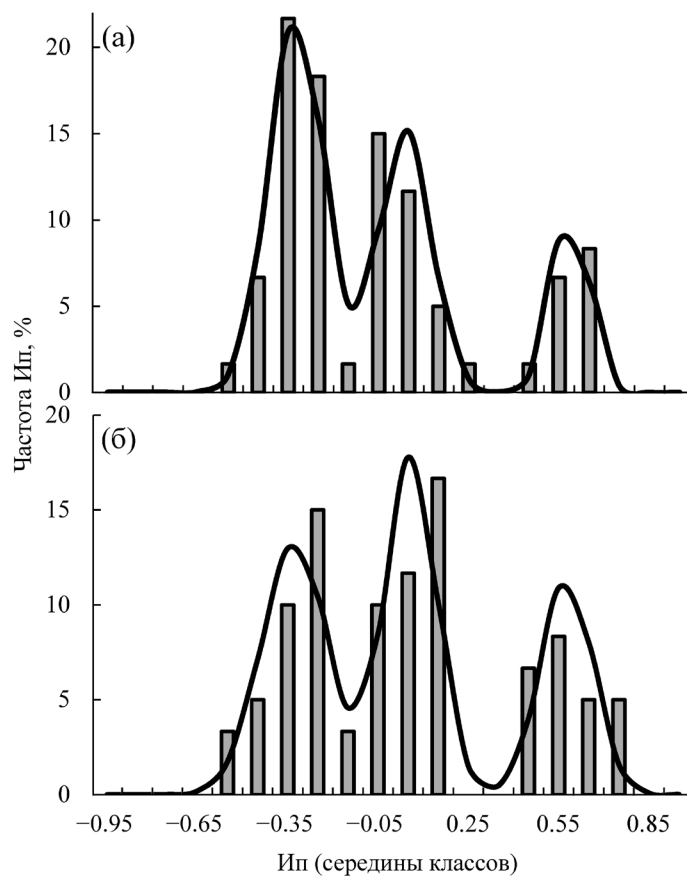


Рис. 3. Частотное распределение индивидуальных значений индекса перемещения (Ип) во 2-й фазе ответа рыб на голодание: а — карась *Carassius gibelio* (10 сут голодания), б — данио *Danio rerio* (12 сут); (■) — фактические частоты, (—) — суммарная плотность трёх теоретических нормальных распределений, построенных по выборочным параметрам. Тримодальное распределение по критерию Лиллиефорса достоверно отличается от бимодального у карася при $p = 0.002$, у данио при $p < 0.0001$.

у многих видов рыб и проявляется в реализации одними особями миграционной жизненной стратегии, а другими – резидентной. Кроме того, миграционное поведение формируется не только под влиянием голодания, но и при воздействии других неблагоприятных факторов разной природы. Выявление разных поведенческих тактик ответа рыб на такие воздействия, а также видовой специфики тактик может быть актуальным направлением будущих исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А. О. Касумяну (МГУ) за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19–14–00015–П.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гурский Е. И. 1971. Теория вероятностей с элементами математической статистики. М.: Высш. шк., 328 с.
- Звездин А. О. 2016. Реореакция ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в период расселения с нерестилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 28 с.
- Павлов Д. С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д. С., Савваитова К. А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Павлов Д. С., Костин В. В., Звездин А. О. и др. 2019. Реореакция молоди некоторых карповых рыб (Cyprinidae) в период осенней контранатантной миграции // Там же. Т. 59. № 6. С. 716–723. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060122>
- Павлов Д. С., Костин В. В., Павлов Е. Д., Кравченко А. А. 2020а. Влияние изменения рациона на реореакцию молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* // Там же. Т. 60. № 3. С. 364–367. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030157>
- Павлов Д. С., Паршина В. Ю., Костин В. В., Прохоров Д. А. 2020б. Сравнение экспериментальных методов оценки мотивационной компоненты реореакции рыб (соотношения типов реореакции) // Там же. Т. 60. № 4. С. 478–487. <https://doi.org/10.31857/S0042875220040189>
- Павлов Д. С., Костин В. В., Паршина В. Ю., Павлов Е. Д. 2021. Изменение соотношения типов реореакции у рыб при голодании // *Изв. РАН. Сер. биол.* № 5. С. 521–527. <https://doi.org/10.31857/S1026347021040119>
- Печеровый А. В. 2005. К вопросу определения площадей неразделенных пиков в автоматизированных системах обработки хроматограмм // *Исследовано в России*. Т. 8. С. 366–373.
- Borovkov M., Savyolova T. 2007. The computational approaches to calculate normal distributions on the rotation group // *J. Appl. Cryst.* V. 40. № 3. P. 449–455. <https://doi.org/10.1107/S0021889807005626>
- Chapman B. B., Brönmark C., Nilsson J.-Å., Hansson L.-A. 2011. The ecology and evolution of partial migration // *Oikos*. V. 120. № 12. P. 1764–1775. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x>
- Chapman B. B., Hulthén K., Brodersen J. et al. 2012. Partial migration in fishes: causes and consequences // *J. Fish Biol.* V. 81. № 2. P. 456–478. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03342.x>
- Dodson J. J., Aubin-Horth N., Thériault V., Páez D. J. 2013. The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes // *Biol. Rev.* V. 88. № 3. P. 602–625. <https://doi.org/10.1111/brev.12019>
- Falconer D. S., Mackay T. F. C. 1996. Introduction to quantitative genetics. Harlow: Pearson Education, 459 p.
- Ferguson A., Reed T. E., Cross T. F. et al. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment // *J. Fish Biol.* V. 95. № 3. P. 692–718. <https://doi.org/10.1111/jfb.14005>
- Flecker A. S., McIntyre P. B., Moore J. W. et al. 2010. Migratory fishes as material and process subsidies in riverine ecosystems // *Am. Fish. Soc. Symp.* V. 73. P. 559–592. <https://doi.org/10.47886/9781934874141.ch28>
- Hutchings J. A. 1986. Lakeward migration by juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 43. № 4. P. 732–741. <https://doi.org/10.1139/f86-090>
- Jonsson B., Jonsson N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 3. № 4. P. 348–365. <https://doi.org/10.1007/BF00043384>
- Johnston M. E., Kelly J. T., Lindvall M. E. et al. 2017. Experimental evaluation of the use of vision and barbels as references for rheotaxis in green sturgeon // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 496. P. 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.04.002>
- MacLean J. A., Gee J. H. 1971. Effect of temperature on movements of pre-spawning brook sticklebacks, *Culaea inconstans*, in the Roseau River, Manitoba // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 28. № 6. P. 919–923. <https://doi.org/10.1139/f71-133>
- Olsson I. C., Greenberg L. A., Bergman E., Wysujack K. 2006. Environmentally induced migration: the importance of food // *Ecol. Lett.* V. 9. № 6. P. 645–651. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00909.x>
- Pavlov D. S., Kostin V. V., Zvezdin A. O., Ponomareva V. Yu. 2010. On methods of determination of the rheoreaction type in fish // *J. Ichthyol.* V. 50. № 11. P. 977–984. <https://doi.org/10.1134/s0032945210110020>
- Shaw A. K., Levin S. A. 2011. Tobreed or not to breed: a model of partial migration // *Oikos*. V. 120. № 12. P. 1871–1879. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19443.x>