

УДК 597.554.3–151+597–14(–87)

И. А. Столбунов

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ
НЕКОТОРЫХ ТРОПИЧЕСКИХ КАРПОВЫХ ВИДОВ РЫБ
(CYPRINIDAE) ИЗ РАЗНОТИПНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ**

Проведено экспериментальное тестирование оборонительной реакции, плавательной способности, проанализированы морфогидродинамические характеристики карповых видов рыб (Cyprinidae): *Rasbora paviei* Tirant, 1885, *Puntius brevis* (Bleeker, 1850), *Osteochilus hasselti* (Valenciennes, 1842) из водоемов и водотоков Центрального Вьетнама. Обнаружены достоверные различия по ряду морфофункциональных показателей и поведенческих реакций у рыб из лотических и лимнических местообитаний.

И. А. Столбунов

Институт біології внутрішніх вод ім. І. Д. Папаніна РАН

**МОРФОФУНКЦІОНАЛЬНІ ТА ПОВЕДІНКОВІ ВІДМІННОСТІ
ДЕЯКИХ ТРОПІЧНИХ КОРОПОВИХ ВИДІВ РИБ
(CYPRINIDAE) ІЗ РІЗНОТИПНИХ МІСЦЕПЕРЕБУВАНЬ**

Проведено експериментальне тестування оборонної реакції, плавальної здатності, проаналізовано морфогідродинамічні характеристики корошових видів риб (Cyprinidae): *Rasbora paviei* Tirant, 1885, *Puntius brevis* (Bleeker, 1850), *Osteochilus hasselti* (Valenciennes, 1842) із водойм і водотоків Центрального В'єтнаму. Зарєстровано достовірні відмінності за низкою морфофункціональних показників і поведінкових реакцій риб із лотичних і лімнічних місцеперебувань.

I. A. Stolbunov

Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

**MORPHOFUNCTIONAL AND BEHAVIORAL DIFFERENCES
OF SOME TROPICAL CYPRINID FISH SPECIES (CYPRINIDAE)
FROM DIFFERENT-TYPE HABITATS**

An experimental test of the defense reaction, swimming ability as well as analysis of morphohydrodynamic parameters of cyprinid species (Cyprinidae): *Rasbora paviei* Tirant, 1885, *Puntius brevis* (Bleeker, 1850), *Osteochilus hasselti* (Valenciennes, 1842) from the ponds and streams of Central Vietnam were carried out. Significant differences were found in a number of morphofunctional parameters and behavioral reactions of fish from limnic and lotic habitats.

Введение

Под воздействием абиотических и биотических средовых факторов, а также наследственных различий у особей одного вида рыб, обитающих в контрастных биотопах, например в лимнических и лотических условиях, формируются разные адаптив-

ные комплексы морфологических признаков и поведенческих реакций [8; 11; 17; 22; 24; 27; 28]. В зависимости от условий обитания у рыб может происходить изменение внешнего строения, в том числе формы тела [2; 5]. Морфологические различия у особей одного вида рыб сказываются на их гидродинамических качествах и плавательной способности [1; 7; 25; 29; 33; 34]. Одним из проявлений основных форм адаптивного поведения рыб являются особенности взаимодействия в системе «хищник – жертва» [6; 15]. В зависимости от условий обитания у рыб формируются разные стратегии оборонительного поведения [3; 10; 32].

Нами проведено исследование морфологических и поведенческих различий у разных биотопических группировок эврибионтных карповых видов рыб (Cyprinidae): *Rasbora paviei* Tirant, 1885, *Puntius brevis* (Bleeker, 1850), *Osteochilus hasselti* (Valenciennes, 1842) из водоемов и водотоков Центрального Вьетнама.

Цель исследования – оценить морфофункциональные и поведенческие особенности тропических видов рыб в речных и озерных условиях обитания. В задачи работы входила оценка морфогидродинамических показателей и плавательной способности рыб, а также анализ эффективности оборонительного поведения особей из разнотипных местообитаний в присутствии хищника.

Материал и методы исследований

Исследования проводили с января по март 2011 года. Рыб отлавливали бреднем длиной 5 м и размером ячеи 6 мм. Облов осуществляли в озерных условиях обитания рыб: в прибрежье водохранилища Кам Лам (12°06' с. ш., 109°04' в. д.) с отдельными зарослями макрофитов и песчано-илистым грунтом, а также в речных местообитаниях – р. Суои Кок (12°05' с. ш., 109°04' в. д.), являющейся одним из наиболее крупных боковых притоков водохранилища. В зоне отлова рыб ширина русла реки составляла 30 м, глубина 1 м, дно песчано-галечниковое, скорость течения 0,5 м/с, прибрежно-водная растительность отсутствовала.

Отобранные выборки рыб из озерных и речных местообитаний высаживали в отдельные бассейны цилиндрической формы объемом 2,76 м³ и площадью дна 3,02 м², оборудованные фильтрами из коралловой крошки, помпами и компрессорами. Рыб кормили личинками хирономид и сухим комбикормом один раз в сутки.

При проведении тестирования оборонительного поведения рыб группы особей (по 5 экз.) из прибрежья водохранилища Кам Лам и его притока р. Суои Кок последовательно помещали в экспериментальный аквариум емкостью 410 л и площадью дна 0,73 м², оборудованный фильтром, компрессором и подсветкой. Субстрат и растительность в аквариуме отсутствовали. В качестве модельного хищника использовали панцирниковую щуку *Lepisosteus sp.* (Lepisosteidae) длиной тела 52 см и массой 760 г, которую перед началом каждого опыта не кормили в течение суток. Сравнение эффективности оборонительной реакции рыб из разных местообитаний производили исходя из оценки продолжительности выедания панцирниковой щукой 100 % особей в каждой отдельной экспериментальной группе рыб (из биотопов реки и водохранилища).

Тестирование плавательной способности рыб осуществляли в гидродинамическом лотке длиной 1 м, оборудованном электрической помпой. Скорость течения воды в лотке составляла 0,7 м/с. Лоток погружали в аквариум с водой. Тестируемых особей рыб высаживали группой по 3 экземпляра. Фиксировали продолжительность периода плавания рыб в потоке воды с момента посадки в лоток до момента сноса последней особи к задней заградительной сетке.

В ходе экспериментальных исследований осуществляли видеорегистрацию поведения рыб. Видеокамеру располагали над аквариумом. Изображение посредством видеокамеры передавалось на персональный компьютер, укомплектованный платой для ввода видеосигнала. Видеоинформацию обрабатывали с помощью программы «Fish Timer».

Сравнение гидродинамических качеств особей рыб из разных местообитаний проводили по показателям формы корпуса (Y , относительные единицы) и обтекаемости тела рыб (H/L , %) [1]. Величину спинного (sD) и анального (sA) плавников оценивали как произведение относительных значений длины основания и высоты плавников рыб. Данная величина условно принималась как площадь спинного и анального плавников рыб. Рассчитывали длину грудных (IP), брюшных плавников (IV) и хвостового стебля (Ipc) по отношению к общей длине рыб (TL).

При видовом определении рыб использовали работы Рэйнбоза [26], Коттелата [19] и Серова с соавторами [30; 31].

Результаты и их обсуждение

Экспериментальное тестирование плавательной способности рыб из разных местообитаний показало, что речные особи всех исследованных карповых видов рыб способны выдерживать более высокие гидродинамические нагрузки по сравнению с особями из водохранилища (табл. 1). Обнаруженные различия имели достоверный характер. Речные особи *Rasbora paviiei* не сносились потоком при скорости 0,7 м/с на протяжении более длительного периода, который, в среднем, составил 315 минут (у озерных особей – 270 минут) (табл. 1). Экспериментальные группы *Rasbora paviiei* из реки в ходе эксперимента держались компактной стаей, среднее расстояние между особями составляло 20–30 мм (0,5–0,7 длины тела). *Rasbora paviiei* из прибрежья водохранилища образовывала более разреженную стаю, среднее расстояние между особями составляло 50–70 мм (1,2–1,6 длины тела).

У особей *Osteochilus hasselti* период плавательной способности при заданной тестовой скорости течения был менее продолжительным, чем у *Rasbora paviiei* (табл. 1). Речные и озерные особи в потоке держались разреженной стаей, среднее расстояние между особями в группе составляло 60–100 мм, что составляло 1,2–2,0 длины тела рыб.

Тестирование плавательной способности *Puntius brevis* из лимнических и лотических мест обитания показало, что период плавания особей данного вида значительно меньше, чем у *Rasbora paviiei* и *Osteochilus hasselti* (табл. 1). Расстояние между особями в стае у речных рыб составляло 35–45 мм (0,8–1,0 длины тела), у озерных – 55–80 мм (1,2–1,8 длины тела).

Таблица 1

Сравнительная характеристика плавательной способности рыб ($M \pm m$) из лотических и лимнических местообитаний

Вид	р. Суои Кок		Водоохранилище Кам Лам	
	Время сноса 100 % особей, мин	Длина тела рыб, мм	Время сноса 100 % особей, мин	Длина тела рыб, мм
<i>Rasbora paviiei</i>	315 ± 33*	42,7 ± 1,4	270 ± 28	42,9 ± 1,3
<i>Osteochilus hasselti</i>	232 ± 15*	50,1 ± 1,2	189 ± 17	51,0 ± 1,4
<i>Puntius brevis</i>	178 ± 23*	45,0 ± 0,8	123 ± 34	44,3 ± 0,9

Примечание: $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; * – различия достоверны по непараметрическому U-критерию Манна – Уитни при $p < 0,05$.

Анализ морфогидродинамических показателей экспериментальных выборок исследованных видов рыб показал, что речные особи характеризуются более прогонистой формой корпуса (кроме *Puntius brevis*), а озерные – высокотелостью, о чем свидетельствуют достоверные различия ($p < 0,05$) по показателям формы корпуса и обтекаемости тела рыб (табл. 2). При сравнении величин непарных плавников обнаружено, что у речных особей *Rasbora paviei* и *Osteochilus hasselti* площадь спинного плавника достоверно больше, чем у озерных (см. табл. 2). У *Puntius brevis* из речных и озерных местообитаний достоверных различий по величине спинного плавника не выявлено. Площадь анального плавника у речных и озерных рыб достоверно не различалась. Длина парных плавников была достоверно больше у особей из лимнических местообитаний, за исключением *Puntius brevis*, у которого по длине грудных плавников различия не обнаружены (см. табл. 2). Речные особи всех исследованных карповых видов рыб отличались более длинным хвостовым стеблем (см. табл. 2).

Таблица 2

Морфогидродинамические характеристики ($M \pm m$) *Rasbora paviei* (1), *Puntius brevis* (2), *Osteochilus hasselti* (3) из лотических и лимнических местообитаний

Характеристики	Р. Суои Кок			Водохранилище Кам Лам		
	1	2	3	1	2	3
TL , мм	62,1 ± 1,7	63,9 ± 1,2	90 ± 1,4	61,5 ± 1,6	62,0 ± 1,0	91 ± 1,2
SL , мм	42,7 ± 1,4	45,0 ± 0,8	50 ± 1,2	42,9 ± 1,3	44,3 ± 0,9	52 ± 1,4
Показатель формы корпуса (Y)	0,6 ± 0,01*	0,6 ± 0,01	0,5 ± 0,03*	0,5 ± 0,004	0,6 ± 0,01	0,4 ± 0,01
Показатель обтекаемости тела (H/L)	27,3 ± 0,6*	32,3 ± 0,8*	28,2 ± 0,9*	29,3 ± 0,5	35,2 ± 0,9	29,4 ± 0,6
Величина спинного плавника (sD)	0,02 ± 0,001*	0,03 ± 0,001*	0,04 ± 0,003	0,01 ± 0,001	0,02 ± 0,001	0,04 ± 0,001
Величина анального плавника (sA)	0,01 ± 0,001	0,01 ± 0,001	0,01 ± 0,001	0,01 ± 0,001	0,01 ± 0,001	0,01 ± 0,001
Длина грудного плавника (IP)	0,16 ± 0,004*	0,18 ± 0,005	0,13 ± 0,01*	0,18 ± 0,003	0,18 ± 0,003	0,15 ± 0,003
Длина брюшного плавника (IV)	0,13 ± 0,005*	0,15 ± 0,005*	0,13 ± 0,01*	0,15 ± 0,004	0,16 ± 0,002	0,15 ± 0,003
Длина хвостового стебля (lpc)	0,18 ± 0,005*	0,12 ± 0,005	0,13 ± 0,01*	0,16 ± 0,004	0,12 ± 0,002	0,12 ± 0,003

Исследование оборонительного поведения рыб из разных местообитаний показало, что у особей *Puntius brevis* и *Osteochilus hasselti* из р. Суои Кок оборонительная реакция более эффективна по сравнению с особями из водохранилища Кам Лам (табл. 3). Речные особи данных видов в течение более длительного периода избегали 100 % элиминации хищником (в среднем от 0,5 до 1,5 ч). Обнаруженные различия в оборонительной реакции у рыб из разных мест обитания достоверны ($p < 0,05$). Речные особи *Rasbora paviei* также характеризовались более эффективной оборонительной реакцией по сравнению с озерными особями, что выявлено в результате наших предыдущих исследований [9].

Таблица 3

Оборонительная реакция рыб из лотических и лимнических местообитаний

Вид	Характеристика	р. Суои Кок ($n = 15$ экз.)	Водохранилище Кам Лам ($n = 15$ экз.)
<i>Puntius brevis</i>	время выедания хищником 100 % особей, мин	180 ± 45*	105 ± 64
	общая длина тела рыб, мм	63,0 ± 1,2	64,2 ± 1,3
<i>Osteochilus hasselti</i>	время выедания хищником 100 % особей, мин	225 ± 35*	191 ± 25
	общая длина тела рыб, мм	58,2 ± 1,1	59,4 ± 1,3

Достоверные различия отмечались и в тактике оборонительного поведения рыб из разных местообитаний. У многих видов рыб, в том числе и карповых, основными элементами оборонительного поведения являются индивидуальные механизмы защиты, то есть малая подвижность в сочетании с использованием убежищ и групповая защита – коллективное маневрирование [4; 10; 16; 23]. Ранее, в результате проведенных нами исследований, выявлено, что экспериментальная группа *Rasbora paviei* из лотических местообитаний в присутствии хищника использовала обе оборонительные тактики, но предпочтение отдавалось групповой защите [9]. Особи уходили от хищника в верхний горизонт и активно маневрировали, сохраняя стаю. Речные особи расборы сохраняли стаю на протяжении более длительного периода (78 % от общего времени эксперимента), в то время как у особей из водохранилища общее плавание рыб в стае занимало 55 % времени [9].

Тенденция к составлению в присутствии хищника характерна для рыб, обитающих в водоемах с высоким давлением хищников, а рыбы из районов с низким уровнем пресса хищников на их воздействие чаще отвечают уходом в безопасную зону [14]. Исследования, проведенные на тринидадских гуппи *Poecilia reticulata* [20] и трехиглых колюшках *Gasterosteus aculeatus* [18], показали, что особи из популяций, обитающих в местообитаниях с постоянным высоким давлением хищников, имели преимущества в эффективности избегания хищника по сравнению с особями из водоемов с низким уровнем или отсутствием пресса. При изучении сеголеток окуня из разных озер Швеции обнаружено, что величина их спинных плавников положительно коррелировала с численностью хищников – щуки [21]. Поэтому различия в оборонительной реакции (см. табл. 3) и величине непарных плавников (см. табл. 2) у речных и озерных особей *Rasbora paviei*, *Puntius brevis*, *Osteochilus hasselti* отчасти могут свидетельствовать о разном уровне нагрузки хищников в разнотипных естественных местообитаниях исследованных карповых видов рыб.

Заключение

У карповых видов рыб *Rasbora paviei*, *Puntius brevis*, *Osteochilus hasselti* из лимнических и лотических условий обитания обнаружены достоверные различия по ряду морфофункциональных и поведенческих характеристик. Прогонистая форма корпуса, а также большая площадь спинного плавника и длина хвостового стебля у рыб в речных условиях свидетельствуют об их лучших гидродинамических качествах по сравнению с особями из озерных местообитаний. Поэтому у речных рыб наблюдается высокая плавательная способность и маневренность, и, как следствие, более эффективная оборонительная реакция. Озерные особи рыб отличаются более длинными парными плавниками (грудными, брюшными) и высокотелой формой корпуса. Данные особенности внешнего строения озерных особей являются характерными для рыб, обитающих в условиях заросшего мелководья, и могут рассматриваться как адаптивный набор признаков [12; 13; 33; 34].

Выявлены различия в оборонительной реакции у *Rasbora paviei*, *Puntius brevis*, *Osteochilus hasselti* из разных экосистем. У рыб в речных условиях обитания оборонительная реакция более эффективна по сравнению с особями в прибрежье водохранилища. Наблюдаемые различия в эффективности избегания хищника у речных и озерных особей, вероятно, связаны с их морфогидродинамическими характеристиками и плавательной способностью, разным уровнем нагрузки хищников в естественных местообитаниях рыб.

Библиографические ссылки

1. **Алеев Ю. Г.** Функциональные основы внешнего строения рыбы. – М. : Изд-во АН СССР, 1963. – 247 с.
2. **Амосов В. А.** Форма тела как показатель условий жизни // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1962. – 12 с.
3. **Герасимов Ю. В.** Влияние условий среды разной обогащенности в раннем онтогенезе на пищевое и оборонительное поведение молоди леща *Abramis brama* (Cyprinidae) / Ю. В. Герасимов, И. А. Столбунов // Вопр. ихтиологии. – 2007. – Т. 47, № 2. – С. 253–261.
4. **Лещева Т. С.** Обучение рыб: Экологические и прикладные аспекты / Т. С. Лещева, А. Ю. Жуйков. – М. : Наука, 1989. – 109 с.
5. **Лягина Т. Н.** Морфоэкологические особенности плотвы при разной обеспеченности пищей: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М. : МГУ, 1976. – 21 с.
6. **Михеев В. Н.** Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. – М. : Наука, 2006. – 191 с.
7. **Сабуренков Е. В.** О скоростях движения рыб / Е. В. Сабуренков, Ю. Н. Сбикин, Д. С. Павлов // Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений. – М. : Наука, 1967. – С. 124–136.
8. **Столбунов И. А.** Морфологическая и поведенческая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) из разных биотопов Рыбинского водохранилища / И. А. Столбунов, Ю. В. Герасимов // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48, № 2. – С. 255–265.
9. **Столбунов И. А.** Морфологическая и поведенческая изменчивость *Rasbora paviei* (Cyprinidae, Cypriniformes) из лотических и лимнических местообитаний (Центральный Вьетнам) / И. А. Столбунов, Н. Т. Хай Тхань, Д. С. Павлов // Вопросы ихтиологии. – 2011. – Т. 51, № 3. – С. 389–394.
10. **Colgan P.** The motivational basis of fish behaviour // Behaviour of Teleost Fishes. – 2nd ed. – 1993. – P. 31–50.
11. **De Silva M. P. K. S. K.** Intra-specific morphological plasticity in three *Puntius* species in Sri Lanka / M. P. K. S. K. De Silva, N. P. P. Liyanage, S. Hettiarachi // Ruhuna Journal of Science. – 2006. – Vol. 1. – P. 82–95.
12. **Ehlinger T. J.** Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish / T. J. Ehlinger, D. S. Wilson // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1988. – Vol. 85. – P. 1878–1882.
13. **Ehlinger T. J.** Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: Individual differences and trophic polymorphism // Ecology. – 1990. – Vol. 71. – P. 886–896.
14. **Fraser D. F.** Feeding under predation hazard: Response of the guppy and the Hart's rivulus from sites with contrasting predation hazard / Fraser D. F., Gilliam J. F. // Behav. Ecol. Socio-biol. – 1987. – Vol. 21. – P. 203–209.
15. **Fuiman L. A.** Development of predator defences in fish / L. A. Fuiman, A. E. Magurran // Rev. Fish Biol. – 1994. – Vol. 4. – P. 145–183.
16. **Gotceitas V.** The effects of prey availability and predation risk on habitat selection by juvenile bluegill sunfish / V. Gotceitas, P. Colgan // Copeia. – 1990. – N 2. – P. 409–417.
17. **Habitat-associated** morphological divergence in two neotropical fish species / R. B. Langerhans, C. A. Layman, A. K. Langerhans, T. J. Dewitt // Biological Journal of the Linnean Society. – 2003. – Vol. 80, is. 4. – P. 689–698.
18. **Huntingford F.** Individual variation in anti-predator responses in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) / F. Huntingford, N. Giles // Ethology. – 1987. – Vol. 74, N 3. – P. 205–210.
19. **Kottelat M.** Fishes of Laos. – Sri Lanka: WHT Publications (PTE), 2001. – 198 p.
20. **Light T.** Discriminating between hungry and satiated predators; the response of guppies (*Poecilia reticulata*) from high and low predation sites // Ethology. – 1989. – Vol. 82. – P. 238–243.
21. **Magnhagen C.** Growth in length and in body depth in young-of-the-year perch with different predation risk / C. Magnhagen, E. Heibo // J. Fish Biol. – 2004. – Vol. 64, N 3. – P. 612–624.
22. **Magurran A. E.** Individual differences and alternative strategies // Behaviour of Teleost Fishes. – 2nd ed. – 1993. – P. 441–475.

23. **Milinski M.** Predation risk and feeding behaviour // Behaviour of Teleost Fishes / Ed. T. J. Pitcher. – 1993. – P. 285–305.
24. **Mina M. V.** Lake Tana large barbs: Phenetics, growth and diversification / M. V. Mina, A. N. Mironovsky, Y. Y. Dgebuadze // J. Fish Biol. – 1996. – Vol. 48. – P. 383–404.
25. **Plaut Itai** Effects of fin size on swimming performance, swimming behaviour and routine activity of zebrafish *Danio rerio* // J. Exp. Biol. – 2000. – N 4. – P. 813–820.
26. **Rainboth W. J.** Fishes of the Cambodian Mekong. — Rome : FAO, 1996. – 265 p.
27. **Schluter D.** Adaptive radiation in sticklebacks: Size, shape and habitat use efficiency // Ecology. – 1993. – Vol. 74. – P. 699–709.
28. **Schluter D.** Adaptive radiation in sticklebacks: Trade-off in feeding performance and growth // Ecology. – 1995. – Vol. 76, N 1. – P. 82–90.
29. **Schrank A. J.** Maneuverability of three species of teleostean fishes with different body and fin plans transiting bent tubes / A. J. Schrank, P. W. Webb // Amer. Zool. – 1996. – Vol. 36, N 5. – P. 89.
30. **Serov D. V.** Fishes of the River Cai / D. V. Serov, V. K. Nezdoliy, D. S. Pavlov. – Moscow: GEOS, 2003. – 164 p.
31. **Serov D. V.** The freshwater fishes of Central Vietnam / D. V. Serov, V. K. Nezdoliy, D. S. Pavlov. – M. : KMK Scientific Press Ltd., 2006. – 364 p.
32. **Stolbunov I. A.** Behavioral differences of various ecological groups of roach *Rutilus rutilus* and perch *Perca fluviatilis* / I. A. Stolbunov, D. D. Pavlov // Journal of Ichthyology. – 2006. – Vol. 46, Suppl. 2. – P. S213–S219.
33. **Webb P. W.** Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates // Am. Zool. – 1984. – Vol. 24. – P. 107–120.
34. **Webb P. W.** Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes / P. W. Webb, D. Weihs // Transactions of the American Fisheries Society. – 1986. – Vol. 115. – P. 115–127.

Надійшла до редакції 24.12.2011