

УДК 597.554.3 (– 87)

И. А. Столбунов

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

### **СРАВНЕНИЕ ОБОРОНИТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИИ *RASBORA PAVIEI* (CYPRINIDAE) ИЗ РАЗЛИЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ**

Экспериментально изучены оборонительные реакции *Rasbora paviei* Tirant, 1885 из речных и озерных условий обитания. Рыб для эксперимента отлавливали в верхнем участке течения р. Кай и защищенной литорали водохранилища Кам Лам провинции Хань-Хоа Центрального Вьетнама. В качестве модельного хищника в эксперименте использовали панцирниковую щуку *Lepisosteus sp.* Выявлены различия в оборонительной реакции *Rasbora paviei* из экологически различных местообитаний. У рыб из верховья реки оборонительная реакция более эффективна по сравнению с особями из защищенной литорали водохранилища.

I. A. Stolbunov

*Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences*

### **ПОРІВНЯННЯ ЗАХИСНОЇ РЕАКЦІЇ *RASBORA PAVIEI* (CYPRINIDAE) ІЗ РІЗНИХ МІСЦЕПЕРЕБУВАНЬ**

Експериментально досліджено захисні реакції *Rasbora paviei* Tirant, 1885 із річкових і озерних умов існування. Риб для експерименту відловлювали на верхній ділянці течії р. Кай і захищеній літоралі водосховища Кам Лам провінції Хань-Хоа Центрального В'єтнаму. Як модельного хижака в експерименті використовували панцирникову щуку *Lepisosteus sp.* Виявлено розбіжності захисної реакції *Rasbora paviei* з екологічно різних місцеперебувань. У риб із верхів'я річки захисна реакція ефективніша порівняно з особинами із захищеної літоралі водосховища.

I. A. Stolbunov

*Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences*

### **COMPARISON OF DEFENSE REACTION OF *RASBORA PAVIEI* (CYPRINIDAE) FROM DIFFERENT HABITATS**

Experimental investigation of defensive behavior of *Rasbora paviei* Tirant, 1885 from riverine and limnetic habitats was carried out. Fish for the experiment were caught in the upper stream of Cai river and shallow littoral of Cam Lam reservoir of Khanh Hoa province of Central Vietnam. Billfish *Lepisosteus sp.* was used as a model predator for the experiment. Distinctions in defensive reaction of *R. paviei* from different ecological conditions were found. It was revealed that defensive behavior of fish from river's upper stream was more effective than that of fish from the shallow littoral zone of the reservoir.

#### **Введение**

В различных местообитаниях одновидовые особи рыб различаются уровнями адаптации, в том числе и поведенческой [3; 11]. Одним из проявлений основных форм адаптивного поведения рыб являются особенности взаимодействия в системе «хищник –

жертва» [5]. Комплекс абиотических и биотических факторов среды приводит к образованию разных стратегий оборонительного поведения у рыб [2; 6; 16].

Пресноводная фауна рыб Вьетнама чрезвычайно богата и разнообразна. В зоогеографическом отношении Вьетнам находится на стыке двух фаунистических регионов Индокитая – одного из важнейших центров биоразнообразия. Северная часть Вьетнама относится к Южно-Китайскому фаунистическому комплексу, а южная часть – к Индо-Малазийскому [13]. Одним из типичных и массовых представителей пресноводной фауны рыб Вьетнама и сопредельных стран (Камбоджи, Лаоса, Малазии, Тайланда) является *Rasbora paviei* Tirant, 1885 из семейства карповых Cyprinidae. Поскольку данный вид населяет многочисленные разнотипные внутренние водоемы и водотоки Вьетнама [14; 15], именно он был выбран в качестве модельного при проведении экспериментального тестирования особенностей оборонительной реакции рыб из различных экологических условий.

Цель исследования – оценить оборонительное поведение *R. paviei* из речных и озерных местообитаний. В задачи работы входили оценка морфогидродинамических показателей рыб из различных местообитаний, анализ особенностей стайного поведения особей расборы из разных экологических условий в присутствии хищника.

### Материал и методы исследований

Исследования эффективности оборонительной реакции *R. paviei* из различных местообитаний проводили в период с апреля по июнь 2009 года. Отлов рыбы для эксперимента осуществляли в верхнем участке течения р. Кай и в защищенной литоральной зоне водохранилища Кам Лам провинции Хань-Хоа Центрального Вьетнама. Отбренные выборки рыб высаживали в отдельные бассейны емкостью 3049 л и площадью дна 3,96 м<sup>2</sup>. При проведении тестирования оборонительного поведения рыб группы особей (по 5 экз.) из этих водоемов последовательно помещали в экспериментальный аквариум емкостью 410 л и площадью дна 0,73 м<sup>2</sup>.

В качестве модельного хищника использовали панцирниковую щуку *Lepisosteus sp.* Сравнение эффективности оборонительной реакции рыб из разных местообитаний проводили исходя из оценки продолжительности выедания панцирниковой щукой 100 % особей в каждой отдельной экспериментальной группе рыб (из биотопов верховья реки и защищенного побережья водохранилища). Оценивали успешность оборонительного поведения рыб в смешанной группе. Для этого из каждой выборки рыб отбирали по 10 особей. Одну группу особей метили подрезанием кончика анального плавника (для исключения влияния на выживаемость рыб процесса подрезания плавника в повторностях поочередно метили особей из разных биотопов). Смешанную группу рыб высаживали в аквариум с хищником. После выедания ~50 % особей оставшихся рыб вылавливали и оценивали долю выживших в разных биотопических группировках.

В ходе эксперимента проводили видеорегистрацию оборонительного поведения рыб. Изображение посредством видеокамеры Samsung VP-D305i передавали на персональный компьютер, укомплектованный платой для ввода видеосигнала. Обработку видеoinформации осуществляли с помощью специально разработанной оригинальной программы «Roboscor».

Сравнение гидродинамических качеств расборы из разных экологических условий проводили по показателям формы корпуса ( $Y$ ) и обтекаемости тела рыб ( $H/L$ ), предложенным Ю. Г. Алеевым [1]. Показатель формы корпуса в определенной степени характеризует морфогидродинамические свойства рыб: высокие значения данного по-

казателя свидетельствуют о более «прогонистой» форме тела особей, а относительно низкие значения показателя свойственны высокотельным особям с большой кривизной верхнего профиля.

### Результаты и их обсуждение

Исследование оборонительного поведения расборы из различных местообитаний показало, что у рыб из верховья р. Кай оборонительная реакция более эффективна по сравнению с особями из защищенной литорали водохранилища Кам Лам. Особи расборы из верховья реки в течение более длительного периода избегали 100 % элиминации хищником (в среднем на 4,5 часа). После 50 % выедания смешанной стаи, она во всех случаях примерно на 2/3 состояла из особей, отловленных в верховье реки (табл. 1). Обнаруженные различия в оборонительной реакции у расборы из разных мест обитания были достоверны ( $p < 0,05$ ).

В результате исследования морфогидродинамических показателей расборы из разных местообитаний обнаружено, что показатель формы корпуса, характеризующий прогонистость тела рыб, у особей расборы в р. Кай достоверно выше, чем у рыб в водохранилище Кам Лам (табл. 2). Показатель обтекаемости тела достоверно выше у особей расборы в водохранилище Кам Лам, то есть для них характерна большая высокотелость, чем у рыб в реке (табл. 2). Данные различия характеризуют гидродинамические качества особей в разных условиях обитания. Более «прогонистая» форма корпуса рыб в р. Кай косвенным образом свидетельствует о лучших плавательных способностях речных особей по сравнению с особями из водохранилища Кам Лам и позволяет речным особям расборы эффективнее реализовывать их оборонительное поведение.

Таблица 1

#### Экспериментальное сравнение оборонительного поведения *R. paviei* из различных местообитаний ( $M \pm \sigma$ )

Местообитание	<i>n</i>	Время выедания 100 % особей расборы хищником, часов	Доля особей, съеденных в смешанной стае, %	Средняя длина тела расборы, мм
р. Кай	30	13,0 ± 1,4*	35 ± 7*	79 ± 5
Водохранилище Кам Лам	30	8,5 ± 2,1	65 ± 7	74 ± 9

**Примечание:** *n* – число рыб (экз.),  $M \pm \sigma$  – среднее значение показателя и стандартное отклонение, \* – различия достоверны по непараметрическому *U*-критерию Манна – Уитни при  $p < 0,05$ .

Таблица 2

#### Морфогидродинамические характеристики *R. paviei* ( $M \pm \sigma$ )

Местообитание	<i>n</i>	Показатель формы корпуса ( <i>Y</i> ), относительные единицы	Показатель обтекаемости тела рыб ( <i>H/L</i> ), %
р. Кай	70	0,60 ± 0,03*	25,0 ± 2,6*
Водохранилище Кам Лам	50	0,53 ± 0,02	29,6 ± 1,9

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; 8; 12]. Расборы из р. Кай в эксперименте использовали обе тактики, но предпочтение отдавалось тактике групповой защиты, когда особи уходили от хищника в верхний горизонт и активно маневрировали, сохраняя стаю. Речные особи расборы сохраняли стаю в течение 78 % от общего времени экспе-

римента, в то время как у особей из водохранилища общее плавание рыб в стае занимало 55 % времени (табл. 3).

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 [7]. Исследования, проведенные на тринидадских гуппи (*Poecilia reticulata*) [10] и трехиглых колюшках (*Gasterosteus aculeatus*) [9], 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 хищников. Поэтому обнаруженные различия в оборонительной реакции расборы в реке и водохранилище свидетельствуют о разном уровне нагрузки хищников в естественных условиях обитания рыб.

Таблица 3

**Особенности стайного поведения *R. paviei* в присутствии хищника**

Местообитание	Продолжительность стайного поведения			
	раздельное плавание рыб		общее плавание рыб	
	с	%	с	%
Водоохранилище Кам Лам, с	13 770	45	16 830	55
р. Кай, с	10 296	22	36 504	78

**Заключение**

В результате проведенных экспериментов выявлены различия в оборонительной реакции *R. paviei* из разных экологических условий. У рыб из верховья реки оборонительная реакция более эффективна по сравнению с особями из защищенной литорали водохранилища. Наблюдаемые поведенческие различия у речных и озерных особей, вероятно, связаны как с морфогидродинамическими характеристиками рыб, так и с разным уровнем нагрузки хищников в естественных местообитаниях расборы.

Результаты исследований оборонительной реакции рыб могут быть использованы в различных формах ведения аквакультуры, а также при проведении рыбохозяйственных мероприятий по формированию рыбного населения и искусственному зарыблению ценными промысловыми видами внутренних водоемов Вьетнама.

**Библиографические ссылки**

1. **Алеев Ю. Г.** Функциональные основы внешнего строения рыбы. – М. : АН СССР, 1963. – 247 с.
2. **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.
3. **Дгебуадзе Ю. Ю.** Экологические закономерности изменчивости роста рыб. – М. : Наука, 2001. – 276 с.
4. **Лещева Т. С.** Обучение рыб: Экологические и прикладные аспекты / Т. С. Лещева, А. Ю. Жуйков. – М. : Наука, 1989. – 109 с.
5. **Михеев В. Н.** Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. – М. : Наука, 2006. – 191 с.
6. **Colgan P.** The motivational basis of fish behaviour // Behaviour of Teleost Fishes. – 2nd ed. – 1993. – P. 31–50.
7. **Fraser D. F.** Feeding under predation hazard: response of the guppy and the Hart's rivulus from sites with contrasting predation hazardv / D. F. Fraser, J. F. Gilliam // Behav. Ecol. Sociobiol. – 1987. – Vol. 21. – P. 203–209.

8. **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.
9. **Huntingford F.** Individual variation in antipredator responses in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) / F. Huntingford, N. Giles // *Ethology*. – 1987. – Vol. 74, N 3. – P. 205–210.
10. **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.
11. **Magurran A. E.** Individual differences and alternative strategies // *Behaviour of teleost fishes*. – 2nd ed. – 1993. – P. 441–475.
12. **Milinski M.** Predation risk and feeding behaviour // *Behaviour of Teleost Fishes* / Ed. T. J. Pitcher. – 1993. – P. 285–305.
13. **Rainboth W. J.** *Fishes of the Cambodian Mekong*. – Rome: FAO, 1996. – 265 p.
14. **Serov D. V.** *Fishes of the River Cai* / D. V. Serov, V. K. Nezdoliy, D. S. Pavlov. – Moscow: GEOS, 2003. – 164 p.
15. **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.
16. **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*. – Vol. 46, suppl. 2. – 2006. – P. S213–S219.

Надійшла до редколегії 08.01.2010