

На правах рукописи

ГЕРАСИМОВ
ЮРИЙ ВИКТОРОВИЧ

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ТРОФИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ
У РЫБ-БЕНТОФАГОВ

Специальность 03.02.06 – ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва 2010

Работа выполнена в УРАН Институте биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Михеев Виктор Николаевич

профессор, доктор биологических наук
Яковлев Владимир Николаевич

доктор биологических наук
Веселов Алексей Елпидифорович

Ведущая организация: Биологический факультет Московского
государственного университета им.
М.В. Ломоносова (МГУ)

Защита диссертации состоится 24 ноября 2010 г. в 11.00 на заседании
Диссертационного совета Д 002.213.02 по защите диссертаций на соискание ученой
степени доктора биологических наук при УРАН Институте проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва В-71, Ленинский
проспект, д. 33, стр.1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических
наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, стр.1.

Автореферат разослан «__»_____2010 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Пищевые отношения у рыб, так же как и у других групп животных, относятся к наиболее многообразным и сложным биотическим связям (Павлов, Касумян, 1998), основу которых оставляет отношение: кормовые беспозвоночные – «мирные» рыбы – хищные рыбы (Мантейфель, 1961). Значительный вклад в изучение этих отношений внесли отечественные ученые – Г.В. Никольский, В.С. Ивлев, А.А. Шорыгин, Н.С. Гаевская, Г.С. Карзинкин, Е.В. Боруцкий, Б.П. Мантейфель, К.Р. Фортунатова. Исследования, связанные с изучением пищевых отношений, остаются актуальными и в настоящее время (Matthews, 1998; Portz, Tyus, 2004; Михеев, 2006).

Главным условием длительного сосуществования видов является трофическая дифференциация, когда рыбы разных видов используют определенные кормовые организмы, к питанию которыми они наиболее приспособлены и кормовые местообитания, в пределах которых кормодобывание наиболее эффективно. Межвидовая трофическая дифференциация сформировалась в процессе видообразования и обусловлена врожденными видовыми различиями органов, участвующих в процессе кормодобывания. В результате, виды сохраняют необходимый для выживания уровень эффективности поиска и добычи корма только в определенном диапазоне изменчивости внешней среды, что в относительно стабильных условиях приводит к минимизации сходства используемых ими кормовых организмов и (или) кормовых местообитаний, и в первую очередь тех, которые находятся в недостатке. Однако при изменениях условий окружающей среды могут происходить нарушения трофической дифференциации, что часто выражается в увеличении сходства используемых объектов питания и кормовых местообитаний. В ходе трофических взаимодействий, благодаря наследуемым признакам, обуславливающим трофическую дифференциацию, она восстанавливается, но уже со свойствами, характерными для новых условий обитания. Роль в этом процессе видовых морфологических особенностей хорошо известна. Гораздо меньше исследован вопрос о значении наследуемых и приобретенных особенностей пищевого поведения (Matthews, 1998; Liem, Summers, 2000; Einum, Fleming, 2004; Bolnick, Lau, 2008).

Если в межвидовом разделении ресурса основную роль играет трофическая дифференциация, сформировавшаяся в процессе видообразования, то при внутривидовых трофических взаимодействиях, когда кормовой ресурс и пространство делят особи одного вида, трофическая дифференциация формируется в результате приспособительного ответа на современные условия обитания. При этом различия в уровнях специализации к добыванию определенного типа корма у внутривидовых форм могут быть настолько велики, что в плане экологии питания они фактически могут

рассматриваться как разновидности, что позволяет исследовать механизмы трофических взаимодействий особей без учета влияния филогенетической истории (Wimberger, 1994). Тем не менее, вопрос об экологической роли трофического полиморфизма пока изучен недостаточно (Савваитова, Медников, 2000), еще меньше исследованы поведенческие механизмы этого явления.

Для понимания механизмов разделения кормового ресурса необходимо более глубокое изучение поведения, поскольку оно является внешним проявлением реакции организма на условия кормодобывания. Б.П. Мантейфель (1980) писал, что оборонительно-пищевой комплекс поведенческих реакций является одной из наиболее важных и универсальных поведенческих адаптационных систем вида. Хотя трофические отношения – это центральная тема во многих современных экологических теориях, оказалось, что в полевых условиях их бывает трудно выявить, исследовать и описать количественно (Ивлев, 1955; Matthews, 1998; Михеев, 2006). Исходя из этого, мы в своей работе в основном использовали экспериментальный подход.

Поскольку решить поставленную задачу в масштабе всего многообразия видов не представляется возможным, мы ограничились группой видов, использующих в естественных условиях в качестве корма организмы инфауны. При питании рыбы должны обнаружить их в толще субстрата и затем «выкопать». Подобный выбор объекта исследования обусловлен тем, что у организмов, связанных с донным субстратом, проще менять характеристики пространственного распределения, чем, например, у свободно плавающих в толще воды планктонных организмов, что значительно облегчает исследование зависимости пищевого поведения рыб от пространственного распределения кормовых организмов.

Основными объектами исследования были два массовых в водоемах умеренной зоны вида рыб – плотва и лещ, имеющие различный уровень специализации к добыванию организмов инфауны (Суетов, 1939; Васнецов, 1948; Kotrschal, Junger, 1988; Гдовский, Ружинская, 1990). Кроме того, для расширения возможностей сравнительного анализа использовались и другие виды рыб с различным уровнем специализации к питанию инфауной (от облигатных бентофагов до эврифагов), в том числе и экзотические. Под специализацией к добыванию донных организмов мы подразумеваем комплекс морфофизиологических и поведенческих характеристик, который определяет эффективность пищевого поведения особи в конкретных условиях среды при добывании определенного вида корма, в данном случае при питании инфауной. При подборе видов уровень специализации определялся по литературным источникам, в зависимости от доли, занимаемой в их питании организмами инфауны. В ходе экспериментов – по показателю эффективности питания, которая измерялась количеством пищи, съеденной за единицу времени, затраченного на поиск и до-

бычу корма (интенсивность питания) или отношением количества корма к расстоянию, которое рыбы проплывают во время поиска пищи.

При питании инфауной на интенсивность питания рыб исключительное влияние оказывает характер горизонтального распределения кормовых организмов (Ивлев, 1955; Vlymen, 1977), тип субстрата и глубина нахождения беспозвоночного в субстрате (Суетов, 1939), временная стабильность распределения кормовых организмов (Noda et al., 1994; Михеев, 2006). Исходя из этого, в экспериментальных условиях исследовалось наличие определенных особенностей в пищевом поведении рыб, которые в каждом конкретном случае позволяют одним особям более эффективно добывать корм, чем другим. Кроме того, значительная часть работы посвящена вопросу влияния хищника на пищевое поведение рыб, поскольку в период активного поиска пищи вероятность нападения хищника резко возрастает.

Цель работы: Изучение поведенческих механизмов и закономерностей формирования поведенческих реакций рыб, способствующих разделению кормовых ресурсов между видами и обуславливающих внутривидовую трофическую дифференциацию.

Основные задачи работы:

1. Разработать экспериментальные методы моделирования условий кормодобывания рыб-бентофагов для изучения зависимости их пищевого поведения от характера пространственного распределения корма, структуры субстрата и присутствия хищника.
2. На основе результатов оригинальных экспериментов и литературных данных проанализировать роль структуры местообитания и изменения размещения корма в формировании пищевого поведения рыб на меж- и внутривидовом уровнях.
3. Исследовать модификации пищевого поведения под влиянием хищников на меж- и внутривидовом уровнях.
4. Оценить роль адаптивных изменений поведения рыб при их обучении к добыванию корма в новых условиях.
5. Провести анализ роли видовых и внутривидовых особенностей пищевого и оборонительного поведения в формировании и поддержании трофической дифференциации рыб.

Научная новизна. Показано, что основу поведенческого механизма разделения кормового ресурса составляет то, что виды, специализированные к добыче корма в конкретных условиях среды, используют пространство более селективно с минимальным использованием случайного поиска, а неспециализированные – менее селективно или случайным образом. Специализированные виды обнаруживают корм с большего расстояния, и пространство между точкой обнаружения и местоположением кормовой частицы преодолевается по кратчайшему расстоянию. У неспециали-

зированных видов обнаружение кормовой частицы происходит с близкого расстояния, поэтому большая часть пространства преодолевается по криволинейной траектории случайного поиска с постоянным тестированием субстрата. Этим определяется разница в эффективности поискового поведения, обуславливающая разделение кормового ресурса.

Впервые установлено, что специализированные виды способны оптимизировать свое поведение при менее стабильном распределении корма, ориентируясь и реагируя на более тонкие особенности распределения корма. Неспециализированные особи, которые в этих же условиях осуществляют поиск случайным образом, не способны обнаружить те же «закономерности» в распределении корма и выработать соответствующие поведенческие навыки.

Выявлено, что основой механизма пространственного разделения кормового ресурса в присутствии хищника у видов, способных объединяться в группы, являются видовые и внутривидовые различия в способности к риску, обусловленные функциональной активностью нервной системы. У малоподвижных видов, особенно ведущих одиночный образ жизни, такое разделение кормового ресурса в основном обусловлено их выеданием хищниками, т.е. эти виды не встречаются (или выедаются) за пределами биотопов, которые не обеспечивают их выживание в присутствии хищника.

Установлено, что одним из механизмов, лежащих в основе внутривидовой трофической дифференциации, является механизм регулирования плотности, основанный на полиморфизме социального поведения, когда в популяции имеются животные, различающиеся по степени толерантности к повышенной плотности скоплений. Вытеснение из скоплений менее толерантных особей приводит к внутривидовой пространственной дифференциации и, соответственно, к вынужденному переходу части особей на питание альтернативным кормовым ресурсом. При отсутствии выраженных морфологических приспособлений кормодобывающего аппарата эти особи способны переключаться на альтернативную пищу и, наоборот, без снижения эффективности кормодобывания. Подобная трофическая дифференциация может иметь временный или периодический характер и позволяет популяции использовать кормовой ресурс с непостоянной доступностью.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Основа поведенческого механизма трофической дифференциации состоит в том, что специализированные виды при кормодобывании используют пространство селективно, а неспециализированные – случайным образом, что и обуславливает разницу в эффективности поискового поведения.

2. Специализированные виды, в отличие от неспециализированных, способны оптимизировать свое поведение при меньшей стабильности в распределении корма,

ориентируясь и реагируя на более тонкие особенности распределения корма, а также повышая эффективность пищевого поведения в тех условиях, в которых неспециализированные не способны это сделать.

3. Одним из механизмов, лежащих в основе внутривидовой трофической дифференциации рыб, является механизм регулирования плотности, основанный на полиморфизме социального поведения, когда в популяции имеются животные, различающиеся по степени толерантности к повышенной плотности скоплений. Подобная трофическая дифференциация может иметь временный или периодический характер и позволяет популяции использовать альтернативный кормовой ресурс с непостоянной доступностью.

4. Основой механизма трофической дифференциации под влиянием хищника у видов, способных объединяться в группы, являются видовые и внутривидовые различия в способности к риску. В отличие от них, у видов, ведущих одиночный образ жизни, дифференциация происходит в результате выедания их хищником в пределах биотопов, которые не обеспечивают их выживание в присутствии хищника.

Практическая значимость. Полученные результаты необходимы для разработки рекомендаций по рациональному использованию рыбных ресурсов, не приводящему к необратимым, нарушающим их естественное состояние, воздействиям. Результаты работы могут способствовать решению проблем сохранения биоразнообразия, устойчивой эксплуатации ресурсов и составления прогноза последствий хозяйственной деятельности.

Особое значение полученные данные имеют для работ, связанных с воспроизводством и охраной естественных популяций рыб. Так, на основании полученных данных была разработана методика выращивания и подготовки молоди стерляди к выпуску в естественные водоемы, которая уже более 4-х лет успешно применяется на Чернозаводском рыбноводном заводе (Ярославская обл.), осуществляющем работы по воспроизводству стерляди на Горьковском водохранилище.

Результаты исследований используются в качестве лекционного материала в учебном процессе ФГОУ ВПО «КГТУ» (г. Калининград) и Ярославского государственного университета им. П.Н.Демидова при подготовке специалистов по специальности «ихтиология».

Апробация. Основные положения диссертации были представлены на Всесоюзных, Всероссийских и международных конференциях (Москва, 1983, 1987, 2007; Севастополь, 1988; Новосибирск, 1988; Звенигород, 1989; Чита, 1989; Овьедо, Испания, 1994; Чаттануга, США, 1997; Тольятти, 1998; Санкт-Петербург, 2000; Брюгге, Бельгия, 2000; Осло, Норвегия, 2001; Копенгаген, Дания, 2002; Берген, Норвегия, 2003, 2006; Виго, Испания, 2004; Абердин, Шотландия, 2005; Маастрихт, Голландия, 2006; Ческе-Будеёвице, Чехия, 2007; Борок, 1996, 2003, 2005, 2007; Астрахань, 2008).

Публикации. По материалам диссертации опубликованы 40 работ, в том числе 18 в рецензируемых журналах, и 1 монография.

Структура диссертации. Диссертация изложена на 246 страницах машинописного текста, состоит из введения, 6 глав и заключения, списка цитируемой литературы. В тексте имеется 45 таблиц и 64 рисунка.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Основные подходы к изучению поведенческих механизмов и закономерностей формирования поведенческих реакций рыб, способствующих разделению кормовых ресурсов между видами и обуславливающих внутривидовую трофическую дифференциацию

Принципы подбора видов рыб. Для проведения экспериментов использовались рыбы, никогда не жившие в естественных условиях. Тропические рыбы являлись потомством производителей, в течение многих поколений существовавших в аквариумных условиях. Рыбы из водоемов умеренной зоны были получены от производителей, пойманных в естественной среде, и их выращивание проходило в аквариумах, т.е. и у тех и у других отсутствовала адаптация к их естественным условиям обитания. Следовательно, все межвидовые различия в пищевом и оборонительном поведении, регистрируемые между ними в сходных экспериментальных условиях, должны быть обусловлены врожденными особенностями морфологии и поведения, приобретенными видами в процессе филогенеза.

Для исследований нами были выбраны виды рыб, которые в естественных условиях, в той или иной степени, используют в качестве корма организмы инфавуны (беспозвоночных, обитающих в толще донного субстрата). Всего в экспериментах были использованы 18 видов рыб. Из них 9 видов – представители водоемов умеренной зоны: лещ *Abramis brama*, плотва *Rutilus rutilus*, пескарь *Gobio gobio*, карп *Cyprinus carpio*, линь *Tinca tinca*, серебряный карась *Carassius auratus*, усатый голец *Barbatula barbatula*; ерш *Gymnocephalus cernuus*, окунь *Perca fluviatilis* и 9 видов тропических рыб, прошедших «бутылочное горлышко» отбора к аквариумным условиям: *Synodontis nigrita* (Siluriformes, Mochokidae); *Corydoras paleatus*, *Hoplosternum thoracatum* (Siluriformes, Callichthyidae); *Macrognathus aculeatus* (Mastacembeliformes, Mastacembelidae); *Gnathonemus petersi* (Mormyriiformes, Mormyridae); *Acanthophtalmus semicinctus*, *Botia macracantha* (Cypriniformes, Cobitidae); *Barbus schwanefeldi* (Cypriniformes, Cyprinidae); *Astatotilapia burtoni* (Perciformes, Cichlidae). Об их питании в естественной среде судили по литературным данным (Corbel, 1961; Bishai, Gideiri, 1965; Knoppel, 1970; Roberts, 1972; Blake, 1977; Patrick, Ofori-Danson, 1992; Marrero, Winemiller, 1993; Mol, 1995; Grosman, 1996; Sanyanga, 1998; и др.).

Степень использования организмов инфауны этими видами (по литературным источникам) показывает, что в исследуемом ряду видов были представлены как высокоспециализированные облигатные бентофаги, так и эврифаги.

Условия добывания корма в эксперименте. Виды, питающиеся организмами инфауны, чаще всего добывают их на ровном дне с илистым или песчаным субстратом. Организмы инфауны в основном представлены «мягким» бентосом, среди которого доминируют личинки хирономид или олигохеты. Защитные механизмы этих организмов сводятся к закапыванию в субстрат, в котором они проводят большую часть жизненного цикла или всю жизнь. Глубина нахождения беспозвоночного в толще субстрата в значительной степени ограничивает возможности рыб для их поиска и добывания, но для разных видов по-разному. С.В. Суетов (1939), писал, что «... не все рыбы обладают одинаковой способностью проникать в толщу ила при поиске корма. Степень проникновения рыб и уничтожения ими инфауны зависит от биолого-морфологических особенностей рыб ...».

Кроме того, известно, что уровень агрегированности кормовых организмов в гомогенной среде может в значительной степени влиять на эффективность их поиска рыбами (Sutherland, Anderson, 1987; Fairweather, 1988; Benhamou, Bovet, 1989). В.С. Ивлев (1955), получил в эксперименте с одним видом рыб практически прямую зависимость интенсивности питания рыб от агрегированности корма. Позднее У. Влимен (Vlymen, 1977), также на одном виде, получил куполообразную кривую. Нами, при исследованиях на нескольких видах, было показано, что полученные указанными авторами кривые являются частными случаями и что на форму этой зависимости в значительной степени влияет уровень специализации вида к поиску и добыче корма в определенных условиях (Линник, Герасимов, 1986; Герасимов, Герасимова, 1988; Герасимов, Линник, 1993; Gerasimov, 1995; Герасимов, 2007).

Поэтому из всего комплекса характеристик, присущих кормовым организмам и влияющих на эффективность пищевого поведения рыб, мы рассматривали только роль особенностей вертикального и горизонтального распределения в толще субстрате. Поскольку проникающая способность рыб зависит от механических свойств субстрата (Суетов, 1939), мы проводили исследования с использованием нескольких типов субстрата. Не рассматривались такие факторы, как активная защитная реакция беспозвоночных на приближение рыбы или их защитные морфологические приспособления в виде раковин, колючих выростов и т.д., что для организмов инфауны менее характерно, чем, например, для беспозвоночных эпибентоса.

Основные стратегии трофической дифференциации. В обзорах, посвященных проблеме разделения ресурса (Fishelson, 1980; Matthews, 1998), указывается, что существует две стратегии разделения кормового ресурса: 1) существование в одном месте и потребление различных кормовых объектов или 2) использование сходных

кормовых объектов, но питание в различных местах. Мы в экспериментах использовали один вид кормового организма, но при этом использовались различные типы пространственного распределения корма (агрегированность и глубина закапывания в субстрат) и различные типы субстратов. Это позволило исследовать обе стратегии: максимальный показатель интенсивности питания в условиях различного размещения корма указывал на избираемый рыбой тип распределения кормовых объектов (1-я стратегия), тот же показатель при использовании различных субстратов указывал на потенциально избираемый тип местообитания (2-я стратегия).

Подход к исследованию эффективности пищевого поведения исследуемых рыб в присутствии хищников. Важную роль в трофических отношениях мирных рыб играют хищники (Фортунатова, Попова, 1973; Попова, 1979; Hindell, 2000; Jackson et al., 2001; Milewski, 2002; Pierce et al., 2006). Особый интерес вызывает «нелетальное» воздействие хищников, когда само их присутствие способно значительно изменить пищевое поведение и распределение потенциальных жертв (Герасимов, Линник, 1988; Лещева, Жуйков, 1989; Walsh, Reznick, 2008; Blanchet et al., 2008; Смирнова, Герасимов, 2010). Учитывая роль хищников в трофических отношениях жертв, мы в своих исследованиях использовали подход, сформулированный Б.П. Мантейфелем (1961) и названный им триотрофом, т.е. подразумевается тройственная пищевая связь: кормовые беспозвоночные – «мирные» рыбы – хищные рыбы. Такой подход к проблеме наиболее обоснован, поскольку желание добывать корм и необходимость спастись от хищника – наиболее распространенная в природе дилемма. Для выяснения уровня толерантности жертв к воздействию хищника проводились сравнительные исследования видов и внутривидовых групп на их склонность к риску, когда одни особи (виды) способны питаться вблизи от хищника, а другие, при тех же условиях, предпочитают покинуть опасное место (Герасимов, Линник, 1988; Gerasimov, 2006; Герасимов, 2007; Смирнова, Герасимов, 2010). Для исследования использовались и хищники-засадчики (щука) и догоняющие хищники (окунь), поскольку степень их воздействия на жертву различна (Кашин и др., 1977; Hart, Hamrin, 1988).

Оценка роли адаптивных изменений поведения рыб. В условиях изменчивой окружающей среды особи необходим определенный уровень пластичности, которая достигается с помощью адаптационных механизмов, в том числе и поведенческих, поскольку поведение играет решающую роль во взаимодействии особей друг с другом и с окружающей средой. Эффективность пищевого поведения особи в новых (или переменных) условиях во многом зависит от скорости обучения. При относительно стабильных условиях кормодобывания пространственная память облегчает рыбам поиск и добычу корма. При питании в нестабильной и гомогенной среде (при отсутствии ориентиров) преобладает случайный поиск, однако с накоплением инди-

видуального опыта повышается эффективность пищевого поведения животных и в этих условиях (Герасимов, 1989; Noda et al., 1994; Михеев, 2006; Герасимов, 2008). Для оценки роли обучения мы сравнивали эффективность пищевого поведения исследуемых видов и внутривидовых групп при различных уровнях стабильности условий кормодобывания, что достигалось за счет постоянного и переменного распределения кормовых пятен и зрительных ориентиров.

Внутривидовая трофическая дифференциация. При экспериментальном изучении внутривидовой трофической дифференциации использовались те же подходы, что и для исследования межвидовой трофической дифференциации. В ходе полевых работ изучалось распределение внутривидовых групп плотвы и леща с использованием мечения ультразвуковыми метками и исследовалось их питание. При анализе учитывались признаки, обуславливающие трофическую дифференциацию; проявления полиморфизма по другим признакам не рассматривались, поскольку они не обязательно имеют те же самые причины или эволюционное значение.

Математическая модель. На основании данных, полученных при изучении поведения рыб разных видов при их питании кормовыми организмами, распределенными с различной агрегированностью, была создана компьютерная модель (совместно с П.П. Умориным (ИБВВ РАН)). С помощью модели исследовали: а) форму зависимости интенсивности питания от агрегированности кормовых объектов у рыб с различным уровнем специализации к добыванию корма и б) возможность оптимизации поискового поведения рыб при агрегированном распределении кормовых объектов в условиях гомогенной окружающей среды.

Глава 2. Материал и методы проведения экспериментов

Экспериментальные исследования были выполнены в лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН. Рыбы умеренной зоны, используемые в экспериментах, были получены от выловленных в естественных водоемах производителей и до экспериментов подращивались в аквариальной лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН. Тропических рыб приобретали в зоомагазинах или разводили в лабораторных условиях. Реципрокные гибриды плотвы и леща, а также их внутривидовые формы ежегодно получали на прудовой базе ИБВВ РАН путем направленного скрещивания.

Экспериментальные методы моделирования условий кормодобывания. Эксперименты проводили в аквариумах емкостью $0,2 \text{ м}^3$ с площадью дна $0,6 \text{ м}^2$. Для проведения экспериментов использовали рыб сходных линейных размеров от 6 до 8 см. В качестве корма использовались искусственно разводимые личинки хирономид. Перед каждым опытом личинок обездвигивали, кратковременно помещая их в воду с температурой $65\text{--}70^\circ\text{C}$. В качестве субстрата использовали речной песок, ил и экспериментальный субстрат, представлявший собой уложенные на дно аквариума пла-

стины из оргстекла размером 140 мм × 100 мм × 10 мм. В них были высверлены по 40 углублений глубиной 5 мм и диаметром 10 мм, в которые помещался корм. Корм маскировался темной капроновой делью с ячейей 4 мм, которой эти пластины накрывались. При использовании естественных субстратов личинок размещали на нужном количестве ситечек (капроновое сито с ячейей 1 мм, натянутое на пластиковое кольцо диаметром 8 см), которые закапывали в песок или ил на определенную глубину. При извлечении ситечек из субстрата песчинки или ил проваливались сквозь ячейки, а несъеденные личинки оставались на поверхности сита.

Эксперименты с хищниками проводили в аквариумах объемом 0,4 м³ с площадью дна 1,5 м². В каждый аквариум помещали по пять рыб сравниваемых видов или внутривидовых групп. Сравнивались рыбы только с одинаковыми размерами. В качестве хищников использовали щук длиной 35 ± 3 см и окуней – 23 ± 2 см. Кормом для рыб-жертв служили личинки хирономид. Хищники и рыбы-жертвы находились в аквариуме постоянно, личинок хирономид помещали в аквариум 2 раза в сутки.

Способы размещения корма. Различная степень агрегированности корма достигалась распределением пищевых частиц случайно-равномерным образом, а также в виде скоплений с резкими контурами – девяти, шести, трех и одного. Различный уровень стабильности условий кормодобывания достигался за счет того, что в одних аквариумах ситечки всегда закапывали в одних и тех же местах, в других – местонахождение ситечек меняли в каждой повторности опыта.

Таблица 1. Объем экспериментального материала.

Название эксперимента	Количество видов	Средняя длительность эксперимента, дни	Общее количество дней
Влияние структурных показателей местообитания на межвидовую трофическую дифференциацию			
Гибриды	2 вида + 2 гибрида	45	180
Агрегированность	18	50	900
Тип субстрата	10	45	450
Вертикальная структура	10	48	480
Групповое питание	8	45	360
Модификации поведения и трофических отношений под влиянием хищников			
Гибриды	2 вида + 2 гибрида	25	100
Реакция видов	8	20	160
Избирательность корма	3	25	75
Обучение у рыб и адаптация к новым трофическим условиям			
Стабильные и нестабильные условия	8	45	360
Визуальные ориентиры	4	45	180
Биотопическая сегрегация и трофический полиморфизм в популяциях рыб-бентофагов			

Особенности пищевого поведения	2 морфы леща	45	90
Реакция на хищника	2 морфы леща	45	90
Плавательная способность	2 морфы леща	20	40
Особенности пищевого поведения	2 морфы плотвы	45	90
Плавательная способность	2 морфы плотвы	20	40
Реакция на хищника	2 морфы плотва	45	90

В течение 4 лет проводились работы по искусственному получению для экспериментальных работ внутривидовых групп леща и плотвы и их гибридов на экспериментальной прудовой базе ИБВВ РАН «Сунога». Всего было получено и использовано в экспериментальных исследованиях 6500 экз. особей внутривидовых групп и реципрокных гибридов плотвы и леща.

В течение 3 лет проводились полевые наблюдения за поведением и распределением внутривидовых групп леща меченных ультразвуковыми передатчиками. Всего было прослежено 136 рыб.

Исследовалось питание внутривидовых групп леща гомозиготных по аллелям По79 и По100, за 2 года было исследовано питание у 140 особей из каждой группы.

Методы регистрации, обработки и анализа результатов. Поведение рыб регистрировалось с помощью видеокамер. Изображение передавалось на компьютер с платой ввода видеосигнала и программой регистрации поведения. Статистическую обработку материалов проводили с использованием кластерного анализа и однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Зависимыми переменными служили поведенческие характеристики рыб, в роли градаций фактора выступали разные условия кормодобывания. Статистические сравнения проводили с использованием непараметрического критерия Манна – Уитни. Данные в тексте представлены как средние значения с их стандартными отклонениями.

Моделирование. Результаты, полученные в экспериментах на рыбах, проверялись на компьютерной модели. При запуске программы на экран всегда выводится постоянное число «кормовых объектов», они могут распределяться по площади экрана равномерно или агрегировано, образуя «кормовые пятна» – одно, три, шесть или девять, т.е. те же варианты, что и в наших экспериментах с реальными рыбами. В это «пищевое поле» запускается имитатор рыбы, движения которого случайны по направлению и длине пробега (задаются оператором случайных чисел), но может задаваться масштаб пробега относительно размеров экрана (множитель случайного числа). При совпадении траектории движения имитатора рыбы с «кормовым объектом» фиксируется захват объекта, и он исчезает с экрана. После этого имитатор рыбы начинает совершать «укороченные» пробеги, имитируя изменение пищевого по-

ведения после захвата кормовой частицы. Количество укороченных пробегов и их масштаб задаются экспериментатором, направление движения случайно. После совершения имитатором рыбы заданного числа длинных и коротких пробегов на экран выводится результат – общее количество «потребленных» «кормовых объектов». В модели предусмотрено изменение поисковой способности имитатора рыбы посредством изменения размера «кормового объекта» (от 1×1 до 10×10 пикселей), т.е. размер «кормового объекта» имитирует размер зоны, контролируемой «органами обоняния» имитатора рыбы или уровень его специализации.

Глава 3. Влияние структурных показателей местообитания и распределения корма на формирование пищевого поведения рыб

Изменение структуры местообитания или распределения кормовых организмов должно нарушать любое дискретное разделение рыб по пищевым объектам и кормовым местообитаниям, достигнутое при предшествующих средовых условиях. Обратимость подобных изменений в трофической дифференциации достигается за счет наследуемых видовых признаков, обуславливающих специализацию в выборе кормовых объектов и местообитаний. Роль морфологических особенностей в процессе разделения кормовых ресурсов хорошо известна, например, выявлена связь между морфологией видов и спецификой избираемых ими местообитаний (Wimberger, 1992; Wood, Bain, 1995). Даже относительно малые различия в морфологии могут оказывать глубокое влияние на способности рыб к поиску и добычанию корма в определенных условиях (Purcell, Bellwood, 1993). Встает вопрос о роли в процессе кормодобычания наследуемых поведенческих особенностей.

Для проверки присутствия в пищевом поведении наследственной составляющей были проведены исследования с использованием межвидовых реципрокных гибридов леща и плотвы. Генофонд вида представляет собой коадаптированный к специфическим условиям среды комплекс, и его изменение при гибридизации приводит к определенным нарушениям, в том числе, и наследуемых стереотипов поведения. Изменение эффективности пищевого и оборонительного поведения гибридов относительно родительских видов является доказательством наличия наследственной составляющей в исследуемых формах поведения.

3.1. Сравнительный анализ особенностей пищевого поведения леща, плотвы и их реципрокных гибридов при питании агрегированным кормом.

Лещ и плотва таксономически близки, имеют ряд сходных черт в морфологии и экологии, но лещ отличается более высокой специализацией к питанию инфаунной (Суетов, 1939; Васнецов, 1948; Kotrschal, Junger, 1988; Гдовский, Ружинская, 1990; Gerassimov, 1995). При выяснении степени различия в их наследуемых поведенческих признаках было показано, что лещ и гибрид лещ × плотва за равное время до-

бывали достоверно большее количество корма, имели более низкую двигательную активность, тратили меньше движений на добывание кормовой частицы, чем плотва и гибрид плотва $\times$ лещ, т.е. по эффективности поиска и добывания замаскированного субстратом корма они распределились следующим образом: лещ – гибрид лещ $\times$ плотва – гибрид плотва $\times$ лещ – плотва. При этом поведенческие параметры гибрида лещ $\times$ плотва оказались ближе к лещу, а гибрида плотва $\times$ лещ – к плотве, т.е. ближе к виду, который для данного гибрида являлся материнским. При многомерном анализе подобия поведения леща, плотвы и их гибридов по 8 признакам, поля точек реципрокных гибридов не перекрылись, в то время как при сравнении каждого вида основателя с гибридом, где данный вид является материнским, наблюдалось значительное перекрытие, что подтвердило направленное доминирование материнских признаков. В то же время, при анализе подобия морфологических признаков, их точки образовали единое облако, равноудаленное от точек материнских видов (Яковлев, Слынько, 1998; Ünver, Erkakan, 2005). Если бы изменение эффективности пищевого поведения при гибридизации определялось только промежуточным наследованием морфометрических признаков, то точки, характеризующие это поведение, также сформировали бы облако, равноудаленное от точек материнских видов. Таким образом, низкая эффективность пищевого поведения гибридов обусловлена и нарушением при гибридизации видовых стереотипов поведения.

Следовательно, преимущества вида в поиске и добыче корма, которые он получает в определенных местообитаниях благодаря своим морфологическим приспособлениям, реализуются, в том числе и за счет соответствующих унаследованных поведенческих программ, которые позволяют виду сохранять необходимый для выживания уровень эффективности поиска и добычи корма только в определенном диапазоне изменчивости среды.

3.2. Роль изменчивости горизонтального распределения корма в формировании комплекса пищевого поведения видов рыб.

В экспериментах В.С. Ивлева (1955) рыбы могли визуально оценить распределение пищевых частиц, поскольку питались кормом распределенным с различной агрегированностью на дне небольшого по площади аквариума, в результате у них практически отсутствовали элементы поискового поведения. В этом случае, при сходных характеристиках кормовых частиц (размер, твердость и т.д.) время их обработки постоянно, а скорость питания определяется временем, затраченным на переходы от одной частицы к другой. Следовательно, чем компактнее (с большей агрегированностью) расположены кормовые частицы, тем выше будет интенсивность питания, а форма зависимости рациона от агрегированности будет соответствовать форме, полученной В.С. Ивлевым (1955). Если же корм маскируется субстратом, рыбы затрачивают определенное время на его поиск, обследуя поверхность дна ак-

вариума. При минимальной агрегированности, когда частицы пищи рассеяны по всей площади дна, рыбы сравнительно часто находят корм, но каждое обнаружение обеспечивает рыбу минимальным количеством пищи. Повышение агрегированности при постоянном количестве пищи приводит к увеличению числа кормовых частиц в каждой агрегации, но при этом снижается вероятность ее нахождения, так как увеличивается площадь участков, не содержащих пищу. Очевидно, что максимальная интенсивность питания будет достигаться при средних значениях агрегированности, когда сравнительно высокая частота встречаемости агрегаций сочетается со сравнительно высоким содержанием корма в каждой из них и зависимость приобретает форму параболы. Нами впервые было показано, что кривизна параболы характеризует уровень специализации рыб к питанию инфауной (Gerasimov, 1995; Герасимов, 2007). По результатам экспериментов для каждого из 18 видов были получены кривые зависимости интенсивности питания от агрегированности кормовых частиц. Для удобства анализа эти кривые по принципу

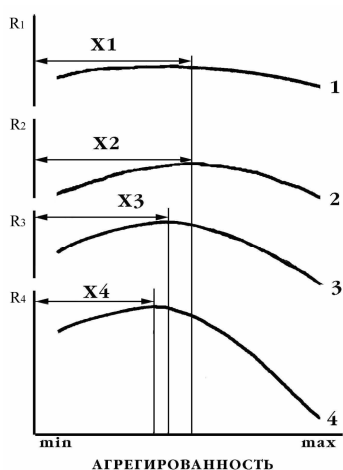


Рис. 1. Формы зависимости интенсивности питания рыб с разной специализацией к добыванию организмов инфауны от агрегированности корма.

X – расстояние точки перегиба параболы от оси ординат, по оси ординат – средние рационы (R) рыб, по оси абсцисс – агрегированность корма. 1 – наиболее специализированные; 4 – наименее специализированные виды.

максимального подобия были объединены в 4 группы (рис. 1). В первую группу вошли только тропические рыбы (*S. nigrita*, *M. aculeatus*, *C. paleatus*, *G. petersi*, *A. semicinctus*), которые в природе являются активными потребителями инфауны (Motta, 1988; Patrick, Ofori-Danson, 1992; Marrero, Winemiller, 1993). У этой группы рыб отсутствовала достоверная зависимость между интенсивностью питания и агрегированностью корма, и были отмечены самые высокие показатели эффективности питания при всех вариантах агрегированности корма. У представителей второй группы (*B. macracantha*, *H. thoracatum*, карп, пескарь, усатый голец) анализируемая зависимость была статистически достоверной ($p < 0,05$), а обобщенная кривая представляла собой симметричную параболу ($As = 0$). Показатели эффективности питания у них были ниже, чем у рыб первой группы, особенно при минимальных и максимальных значениях агрегированности корма. У рыб третьей группы (лещ, карась, линь, ерш) параболы были более выпуклой ($Ex = 0,27$) и асимметричной ($As = 0,89$). Показатели эффективности питания у них были ниже, чем у рыб первых двух групп, особенно при максимальных значениях агрегирован-

ности корма. У представителей третьей группы (лещ, карась, линь, ерш) параболы были более выпуклой ($Ex = 0,27$) и асимметричной ($As = 0,89$). Показатели эффективности питания у них были ниже, чем у рыб первых двух групп, особенно при максимальных значениях агрегирован-

ности корма, что было обусловлено снижением эффективности поискового поведения, поскольку, в первую очередь, наблюдалось снижение отношения количества съеденного корма к расстоянию, которое рыбы проплывают во время поиска пищи. Самые низкие значения показателей эффективности питания были отмечены у рыб четвертой группы (плотва, окунь, *B. schwanefeldi*, *A. burtoni*), соответственно, у них еще больше увеличилась кривизна ($E_x = 1,07$) и асимметричность параболы ($A_s = 2,18$).

Результаты экспериментального сравнения показали, что рыбы, имеющие наиболее высокие показатели эффективности пищевого поведения, сохраняли относительно постоянную интенсивность питания в широком диапазоне изменений агрегированности корма и, соответственно, имели более пологую параболу. Рыбы с низкими значениями этих показателей имели сильную зависимость от агрегированности, особенно при высоких значениях агрегированности корма, поэтому параболы становились не только более выпуклой, но и ассиметричной. Основываясь на этих

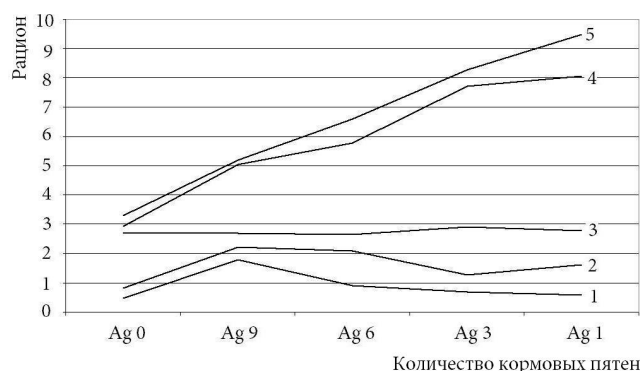


Рис. 2. Зависимости «рациона» (в шт. «кормовых частиц») имитатора рыбы от агрегированности «корма» при разном размере кормовых частиц по результатам моделирования. Размер «кормовых частиц» от 1×1 пикселя (линия 1) до 10×10 пикселей (линия 5).

зависимость имеет форму ассиметричной параболы, а при самых крупных принимает вид восходящей прямой, что похоже на форму зависимости, полученную В.С. Ивлевым. Это вполне соответствует результатам наших экспериментов с реальными видами рыб, различающимися по степени специализации к питанию кормом, замаскированным субстратом. Выявленное сходство между поведением реальных рыб и имитатора указывает на то, что поиск замаскированных субстратом кормовых частиц в условиях однородной среды осуществляется случайным образом, а интенсивность питания определяется уровнем специализации рыбы к питанию инфауной и агрегированностью кормовых частиц.

данных, мы охарактеризовали степень специализации к питанию инфауной у рыб из различных групп, и в дальнейших экспериментах тестировались не все виды, а отдельные представители указанных групп.

Проверка на модели показала, что при увеличении размера «кормовой частицы» форма зависимости «интенсивности питания» имитатора рыбы от агрегированности «корма» изменяется (рис. 2).

При мелких «кормовых частицах»

Уровень специализации органов чувств. В экспериментах все исследованные виды рыб осуществляли поиск корма по сходной тактической схеме, описанной ранее (Thomas, 1974; Михеев, 2006). Они передвигались по случайно выбранной траектории (с длинными прямолинейными перемещениями и редкой сменой направления). При нахождении пищевой частицы рыбы останавливались и после ее поедания начинали перемещаться, часто меняя направление и обследуя ограниченный участок в районе обнаружения корма. Если новые объекты не обнаруживались, то частота смены направления снижалась и рыба покидала участок, возобновляя прямолинейные перемещения.

Основные различия в поведении видов наблюдались после обнаружении кормового пятна. После схватывания первой кормовой частицы одни рыбы продолжали случайный поиск на локальном участке (как это описано выше), случайным образом тестируя субстрат. Другие приступали к систематическому поеданию корма на обнаруженном кормовом пятне. Это происходило в том случае, если несколько кормовых частиц или все кормовое пятно, попадали в зону, контролируемую органами обоняния рыбы. Максимальный размер этой зоны был у видов с высокой специализацией к питанию инфауной, в результате они за одно посещение выедали все кормовое пятно, целенаправленно переплывая от одной кормовой частицы к другой, не прибегая к поиску. Виды из третьей и четвертой групп использовали случайный поиск и в пределах кормового пятна, и при этом никогда не съедали весь корм в кормовом пятне за одно посещение.

Это хорошо иллюстрирует следующий эксперимент (Герасимов, 2007). При питании на песчаном субстрате рыбы при поиске и схватывании корма оставляли на песке углубления (воронки), что давало наглядное представление о тактике, используемой тестируемыми видами рыб. Представитель первой группы – *C. paleatus*, выедавая обнаруженное кормовое пятно, практически не делал «холостых клевков» субстрата, о чем свидетельствует количество воронок, равное количеству кормовых частиц в кормовом пятне, отсутствие воронок на участках без пищи и сходные значения агрегированности воронок и корма (12,5 и 13,1 соответственно) (Рис. 3). Лещ и плотва осуществляли случайный поиск корма, проводя постоянное механическое тестирование субстрата на содержание пищевых частиц как на участках без корма, так и в пределах кормовых пятен. Максимальное количество воронок в пределах кормовых пятен и на участках без корма было отмечено у плотвы, как у наименее специализированного вида (агрегированность воронок – 3,88). Лещ занимал промежуточное между *C. paleatus* и плотвой положение (агрегированность воронок – 8,45), т.е., чем ниже специализация вида к питанию инфауной, тем равномернее распределение воронок по поверхности субстрата (рис. 3). Следовательно, виды, специализированные к добыче инфауны использовали пространство более селективно, а неспециализиро-

ванные – случайным образом. Это же подтверждается и различиями в показателях эффективности пищевого поведения. Высокоспециализированные виды характеризовались более высокой корреляцией рациона с уровнем двигательной активности, например, у *C. paleatus* $r = 0,71$ ($p < 0,01$) и *M. aculeatus* $r = 0,86$ ($p < 0,01$), в то время, как у леща $r = 0,17$ ($p = 0,46$), а у плотвы $r = 0,04$ ($p = 0,58$).

Отношение двигательной активности к рациону у высокоспециализированных видов ниже (*C. paleatus* – $0,46 \pm 0,09$; *M. aculeatus* – $0,67 \pm 0,18$; *H. thoracatum* – $0,47 \pm 0,11$), чем у менее специализированных (лещ – $1,23 \pm 0,36$; карась – $1,93 \pm 0,62$; *A. burtoni* – $2,33 \pm 0,96$; плотва – $2,19 \pm 1,01$). Это связано с тем, что у специализированных видов движение в кормовом пятне обусловлено перемещением между кормовыми частицами, тогда как у неспециализированных перемещение связано с поиском, не всегда заканчивающимся нахождением и потреблением кормовой частицы, т.е. специализированные виды совершали меньше перемещений в расчете на одну кормовую частицу. Следовательно, разница в эффективности поискового поведения между видами с разным уровнем специализации обусловлена тем,

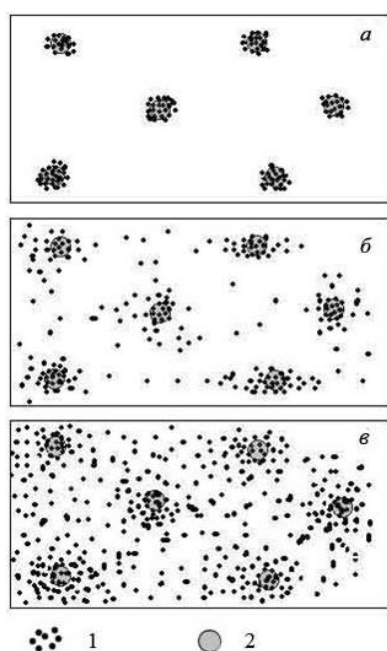


Рис. 3. Распределение нарушенной поверхности песчаного субстрата (темные пятна) на участках без пищи и с пищей (крупные серые круги) в экспериментах с *C. paleatus* (а), лещом (б) и плотвой (в).

что более специализированные обнаруживают корм с большего расстояния, и пространство между точкой обнаружения и местоположением кормовой частицы преодолевают по кратчайшему расстоянию. У неспециализированных видов обнаружение кормовой частицы происходит с близкого расстояния, поэтому большая часть пространства преодолевается по криволинейной траектории случайного поиска с постоянным тестированием субстрата.

Уровень специализации ротового аппарата. Способность рыб определенного вида проникать в толщу субстратов различного типа для схватывания обнаруженной кормовой частицы в основном определяется морфологией ротового аппарата. Например, нами было показано (Малинин и др., 1983; Герасимов, Поддубный, 1999), что важным фактором, ограничивающим район нагула крупного леща, является степень минерализации донного субстрата.

При питании *M. aculeatus*, *G. petersi*, *B. macracantha* и *A. semicinctus*, которые обладают выраженными морфологическими приспособлениями к добыче корма из субстрата, скорость питания (отношение количества съеденного корма ко времени нахождения на кормовом пятне) не зависела от типа субстрата (искусственный субстрат, ил и пе-

сок). У *S. nigrita*, *C. paleatus* и леща наблюдалось достоверное снижение скорости потребления корма на песке. Наименее специализированные виды (*H. thoracatum*, карась, *A. burtoni* и плотва) достоверно снижали скорость потребления корма в ряду вариантов: искусственный субстрат – ил – песок. Многофакторный дисперсионный анализ показал, что на скорость питания достоверное влияние оказывали: видовая принадлежность рыб ($p < 0.05$), агрегированность корма ($p < 0.05$) и тип субстрата ($p < 0.01$).

Кластерный анализ по 8 поведенческим признакам *M. aculeatus*, *G. petersi*, *B. macracantha*, *A. semicinctus* не показал различий между тактиками их пищевого поведения на использованных субстратах. У *S. nigrita*, *C. paleatus*, *H. thoracatum* и леща дендрограммы состояли из двух кластеров: поведение при питании на искусственном субстрате и объединенный кластер – на иле и песке. Наиболее сильно, в зависимости от типа субстрата, менялась тактика поведения у наименее специализированных видов: карася, *A. burtoni* и плотвы, у которых дендрограмма состояла из трех кластеров, по числу использованных субстратов. При этом, у наиболее специализированных видов *M. aculeatus*, *G. petersi*, *B. macracantha*, *A. semicinctus* была отмечена самая высокая скорость потребления корма, которая в наименьшей степени зависела от типа субстрата. У входящих по результатам предыдущего эксперимента в эту же группу *S. nigrita* и *C. paleatus*, вследствие отсутствия у них морфологических приспособлений, облегчающих добывания корма из субстрата, скорость питания стала значительно ниже. Напротив, скорость потребления корма у леща стала выше из-за наличия выдвижного рта, облегчающего добычу корма из-под субстрата. Эксперимент показал, что смена субстратов не влияла на эффективность поиска, а увеличивала затраты времени на добывание корма.

3.3. Групповой поиск пищи.

У видов способных к объединению в группы возможен групповой поиск корма. В этом случае, при обнаружении корма одной особью к ней для питания присоединяются другие. Подобная стратегия увеличивает вероятность обнаружения рыбами кормовых пятен (Ryer, Olla, 1995; Coolen, 2005) и, если количество корма в кормовом пятне равно или больше их суммарной потребности, способствует обеспечению пищей всех особей группы, (Clark, Mangel, 1986).

В экспериментах использовались высокоспециализированные к питанию инфауной *C. paleatus* и *B. macracantha*, менее специализированные карась и лещ, а также не специализированные плотва и неполовозрелые *A. burtoni* (у половозрелых в группе наблюдается выраженная иерархия). У всех исследованных видов среднее расстояние между особями было обратно пропорционально степени агрегированности корма (рис. 4). Однако у *B. macracantha*, плотвы, неполовозрелых *A. burtoni* и ка-

рася уже при переходе от минимальной агрегированности корма к средней расстояние между особями заметно снижалось, поскольку они начинали реагировать на особь, нашедшую корм, и приближались к ней. У леща и *C. paleatus* сокращение расстояния между особями при увеличении агрегированности происходило в результате пассивной концентрации особей на кормовых пятнах, а не из-за реакции на особей,

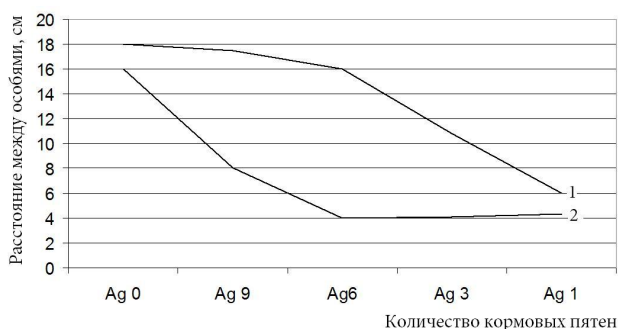


Рис. 4. Зависимость расстояния между особями в группах леща (1) и карася (2) от агрегированности корма.

обнаруживших корм, и наблюдалось при более высоких значениях агрегированности. У *B. macracantha*, карася и неполовозрелых *A. burtoni* при равномерном распределении корма интенсивность питания одиночной особи и одной особи в группе была сходной, поскольку в этих условиях признаков группового поиска не наблюдалось. При агрегированности корма, когда появляются

признаки группового поиска (снижается среднее расстояние между рыбами и возрастает продолжительность синхронного питания), интенсивность питания одиночных рыб может быть даже выше, чем у каждой особи в группе, поскольку количество корма в кормовых пятнах еще значительно меньше суммарной потребности особей, составляющих группу. Только в условиях высокой агрегированности корма, при большем количестве кормовых частиц в пятне, интенсивность питания особей в группе значительно превосходила интенсивность питания одиночных рыб. На это указывает более пологая и симметричная кривая зависимости интенсивности питания от агрегированности корма у особей карася, питавшихся в группе ($E_x = 0.34$, $A_s = 0.81$), в отличие от одиночных рыб ($E_x = 1.21$; $A_s = 1.98$). Интенсивность питания одиночных особей при увеличении агрегированности корма убывала быстрее ($p < 0.05$), чем у особей в группе ($p < 0.05$) (рис. 5). У леща и *C. paleatus* различия в интенсивности питания одиночных особей и каждой особи в группе, когда они концентрировались на кормовом пятне, отсутствовали. Кроме того, при увеличении агрегированности корма у отдельных особей леща возрастала агрессивность по отношению к другим особям, питающимся на близком расстоянии от них, что приводило даже к снижению интенсивности питания в группе.

У видов, способных активно объединяться в группы, при изменении агрегированности корма происходит смена стратегии его поиска: от индивидуального при

низкой агрегированности до группового при ее возрастании. Подобная гибкость в выборе стратегии поиска пищи позволяет виду более эффективно питаться на биотопах, отличающихся распределением кормовых частиц. Однако преимущества добычи пищи в группе у некоторых видов могут не проявляться из-за возрастания взаимной агрессивности при концентрации особей на кормовом пятне. У видов, для которых характерно лишь пассивное объединение на местах концентрации корма, интенсивность питания одиночных особей и отдельных особей в образующихся группах достоверных отличий не имеет.

Следовательно, неспециализированные рыбы в условиях высокой агрегиро-

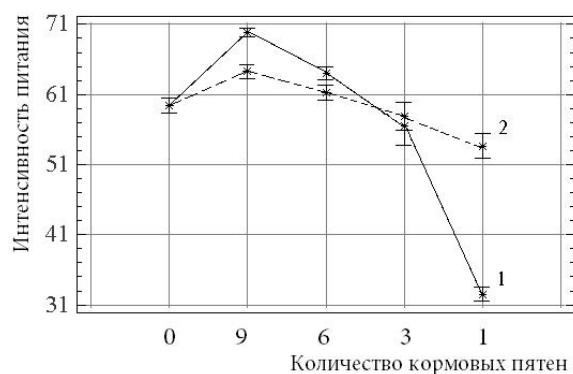


Рис. 5. Зависимость интенсивности питания карасей (шт. личинок хирономид) от агрегированности корма при питании одиночной особи (1) и особи в группе из трех рыб (2).

ванности могут эффективно питаться инфауной за счет группового поиска, если при этом отсутствуют условия затрудняющие коммуникацию между особями (мутность воды, наличие зарослей макрофитов и т.д.) или интенсивность питания не лимитируется иными факторами (например, глубиной нахождения кормовых частиц в слое донного субстрата).

В формировании пищевого поведения рассмотренных в данной главе видов рыб основную роль играли тип субстрата и распределение корма. Все виды отличались по эффективности добывания корма в фиксированных условиях, которые задавались им в экспериментах. При смене условий (различная агрегированности корма, субстраты с различным гранулометрическим составом, структурированные субстраты, питание в группе и одиночное) эффективность пищевого поведения особей каждого вида изменялась как в абсолютном выражении, так и относительно эффективности пищевого поведения других видов. Поскольку для проведения экспериментов использовались рыбы, никогда не жившие в естественных условиях, т.е. не адаптированные к видоспецифическим условиям обитания, все межвидовые различия в эффективности добывания корма, регистрируемые между ними в сходных экспериментальных условиях, были обусловлены врожденной специализацией органов чувств, кормодобывающего аппарата и поведения.

Специализированные к добыче инфауны органы чувств позволяли особям использовать пространство более селективно, поскольку они обнаруживали корм с большего расстояния, и пространство между точкой обнаружения и местоположением кормовой частицы, которое не содержало корма, преодолевали по кратчайшему расстоянию. У видов с неспециализированными органами чувств обнаружение кормовой частицы происходило с близкого расстояния, поэтому большая часть пространства преодолевалась по криволинейной траектории случайного поиска с постоянным тестированием субстрата.

Специализированная морфология органов добычи корма не влияла на эффективность поиска, но уменьшала затраты времени на добывание обнаруженного корма. Отсутствие подобных морфологических приспособлений даже у видов со специализированными органами чувств приводит к снижению у них скорости добывания корма из субстрата.

Специализированное поведение способствует реализации преимуществ, получаемых от специализированных органов, что и определяет разницу между видами с разным уровнем специализации к добыче определенного вида корма и обуславливает разделение кормового ресурса и (или) кормовых местообитаний между ними.

С другой стороны, такие наследуемые поведенческие признаки, как способность к групповому поиску, позволяют неспециализированным видам в определенных условиях среды более селективно использовать пространство. Поскольку рыбы, направляясь к особи, нашедшей корм, преодолевают обследованные другими особями и не содержащие корма участки по кратчайшему расстоянию, это увеличивает эффективность их пищевого поведения.

Глава 4. Модификации поведения и трофических отношений под влиянием хищников

Хищники способствуют разделению кормового ресурса между видами-жертвами посредством перераспределения их по разным кормовым местообитаниям, поскольку присутствие хищников принуждает одни виды покидать опасные местообитания или избегать их, в то время как другие, рискуя быть съеденными, продолжают добывать корм в их присутствии. Видоспецифичность реакции на присутствие хищника ранее была показана на лососевых (Magnhagen, 1988; Abrahams, Healey, 1993).

4.1. Сравнительный анализ особенностей пищевого поведения леща, плотвы и их реципрокных гибридов при питании в присутствии хищника

Сравнение леща и плотвы по их склонности к риску показало, что лещи более интенсивно реагировали на хищника. У них показатели интенсивности питания, а также времени, затрачиваемого на плавание и поиск пищи, понижались практически до минимума даже в присутствии неактивного хищника (только что посаженного в экспериментальный аквариум и первое время не питающегося) (рис. 6). У плотвы изменения этих показателей были пропорциональны силе воздействия хищника. Подтверждением тому, что эти различия являются видоспецифическими, служит

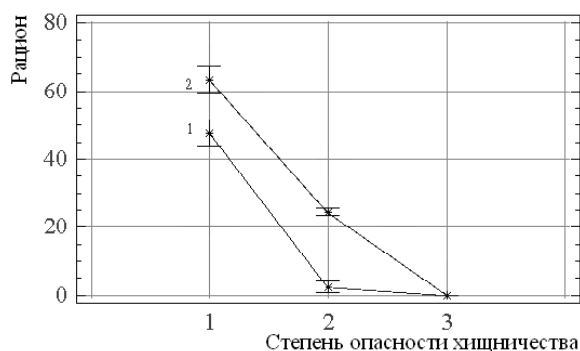


Рис. 6. Динамика рациона леща (1), плотвы (2) (шт. личинок хирономид) при различной степени опасности хищничества. 1 — хищник отсутствует; 2 — неактивный хищник (непитающийся); 3 — активный хищник.

проведенное нами сравнение оборонительного поведения леща, плотвы и их реципрокных гибридов. Как и в случае с пищевым поведением, у гибридов доминировали материнские поведенческие признаки (Gerassimov, 1995). В присутствии хищника гибриды снижали интенсивности питания и время, затрачиваемое на поиск пищи и плавание, но в меньшей степени, чем материнские виды, что увеличивало их доступность хищнику (рис. 7). Неадекватная реакция гибридов на присутствие хищника, очевидно, обусловлена конфликтом присущих материнским видам оборонительных стратегий при гибридизации. Например, у плотвы, в отличие от леща, более выражено такое поведение, как «инспекция хищника». Оно заключается в постепенном приближении одной или нескольких особей из состава группы («разведчиков» — по: Лещева, Жуйков, 1989) к хищнику до появления с его стороны определенной реакции. Это позволяет всей группе определить состояние хищника (голодный или сытый) и расстояние, на котором возможен поиск и добыча корма с минимальным риском. Возможности рыб, активно использующих подобный тип поведения, были показаны нами в экспериментах со щукой и карасем (Герасимов, Линник, 1988). У щук в эксперименте после удачной охоты наблюдались перерывы в питании от 1 до 2 суток. С этими интервалами совпадало возрастание посещаемости карасями ближайшего к хищнику участка (на $13 \pm 7\%$), при этом в нем отмечено достоверное снижение остатка пищи на $8 \pm 5\%$.

«Инспекция хищника» обычна для видов, демонстрирующих стайное или групповое оборонительное поведение, поскольку она заключается в провоцировании хищника «разведчиками» на определенные действия, на основании которых остальные члены группы принимают решение — начинать питаться или покинуть опасный участок. Из наиболее приспособленных к питанию инфауной видов только пескарь и ерш демонстрировали подобное поведение. У *C. paleatus* наблюдалось образование

групп, но элементов группового питания и инспекции хищника не отмечено. При приближении хищника группа распадалась, поскольку отдельные особи бросались в разные стороны и затем замирали на некоторое время. У таких видов, как усатый голец, *H. thoracatum* и *S. nigrita*, образования групп не отмечалось, при приближении хищника они делали бросок на небольшую дистанцию и замирали. Схватывание одной особи хищником приводило к некоторому снижению пищевой активности ближайших рыб, но через некоторое время она восстанавливалась. В аквариумах, в отсутствии убежищ (например, искусственных зарослей), рыбы этих видов выедались в четыре раза быстрее, чем плотва или лещ.

В природных условиях для *C. paleatus*, *H. thoracatum* (Menni et al., 1992; Grosman et al., 1996; Mol, 1996; De Gonzo et al., 1998), *S. nigrita* (Bishai, 1975; Wine-

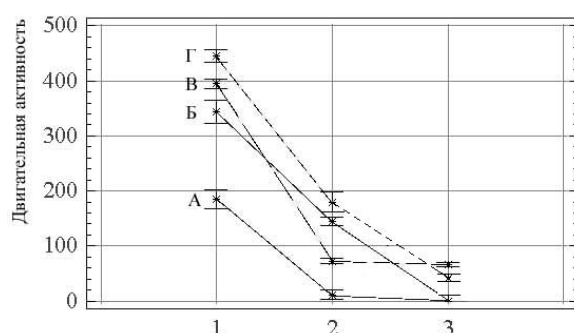


Рис. 7. Зависимость двигательной активности леща (А), плотвы (Б) и их гибридов (В и Г) при различной степени воздействия хищника. 1 – без хищника; 2 – неактивный хищник; 3 – активный хищник. Двигательная активность – длина траектории в см.

го гольца характерны пассивные способы защиты с использованием убежищ. Кроме того, и голец и *S. nigrita* в присутствии хищника смещают пищевую активность на то время суток, когда вероятность нападения хищника минимальна, а в остальное время скрываются в убежищах.

Следовательно, у видов способных объединяться в группы, присутствие хищника может способствовать их перераспределению по разным кормовым биотопам, что обусловлено их раз-

личной склонностью к риску. Одни виды способны сохранять пищевую активность в присутствии хищника, оптимизируя свое поведение в соответствии с уровнем потенциальной опасности, которую представляет хищник, например, в зависимости от степени его сытости. Для других видов, менее склонных к риску и отвечающих на присутствие хищника резким снижением пищевой активности, в этой ситуации неизбежно голодание. Поэтому для них выгоднее покидать опасные местообитания.

Пространственная дифференциация малоподвижных видов, особенно ведущих одиночный образ жизни, обусловлена в основном их выеданием, т.е. эти виды не встречаются (или выедаются) за пределами биотопов, которые не обеспечивают их выживание в присутствии хищника.

4.2. Зависимость поведения рыб от агрегированности корма в присутствии хищника.

Виды, способные к активному объединению и в присутствии хищника и, как было показано выше, при высокой агрегированности корма, стремятся к образованию групп, поскольку при этом у них достигается наибольшая эффективность оборонительного и пищевого поведения. Иная ситуация складывается при низкой агрегированности корма. Как показали эксперименты, хищники играют более существенную роль в выборе тактики поведения, чем агрегированность пищи. Поэтому особи в присутствии хищника вынуждены объединяться в группы, что приводит к снижению интенсивности питания, поскольку групповая добыча низкоагрегированного корма малоэффективна. Следовательно, у этих видов в присутствии хищника интенсивность питания прямо пропорциональна агрегированности корма.

У видов, специализированных к питанию организмами инфауны и не склонных к групповому поведению, агрегированность корма в присутствии хищников в первую очередь определяла их выживаемость, поскольку интенсивность питания этих видов не зависела или слабо зависела от распределения пищи. При этом максимум выедания был отмечен при низких и высоких значениях агрегированности. При высокоагрегированном распределении корма увеличение доступности этих рыб хищнику связано с их пассивным скоплением на кормовых пятнах. При минимальной агрегированности пищи, когда кормовые частицы встречаются по одной, питающиеся особи, собирая их, постоянно перемещаются и становятся более заметными для хищника. Поэтому минимум выедания был отмечен при средних значениях агрегированности, когда рыбы дольше задерживались на обнаруженных кормовых пятнах, а относительно небольшое количество корма в каждом пятне не способствовало скоплению питающихся особей.

Присутствие хищника оказывает значительное влияние на распределение жертв, ограничивая возможности последних в освоении кормовых площадей и вызывая перераспределение рыб-жертв, в соответствии со способностью последних к риску. Виды, не склонные к риску, избегают хищника, выбирая для питания иные местообитания; виды, толерантные к воздействию хищника, добывают корм в его присутствии, минимизируя вероятность гибели за счет эффективного оборонительного поведения.

Глава 5. Биотопическая сегрегация и трофический полиморфизм в популяциях рыб-бентофагов

Большое значение во взаимодействиях между особями в популяции играют механизмы, основанные на внутривидовом разнообразии. Эти механизмы обеспечивают потенциал для внутривидовой трофической дифференциации, снижающей конкуренцию среди особей за счет использования альтернативных ресурсов (Савваитова, 1989; Mina et al., 1996; Дгебуадзе, 2001; Swanson et al., 2003; Denoel et al., 2004;

Amundsen et al., 2004; Герасимов, 2007). Интенсивная внутривидовая конкуренция приводит к расширению популяционной трофической ниши (Persson, 1983; Jonsson, Jonsson, 2001; Bergstrom, 2007), при этом в развитии трофического полиморфизма важную роль играет индивидуальное поведение (McLaughlin et al., 1999), способствующее развитию поведенческой специализации к поиску и добычи альтернативного корма. Различия в пищевом поведении могут иметь генетическую обусловленность (Salvanes, Hart, 2000). Стабильность альтернативного ресурса приводит к возникновению морфологической специализации, что повышает эффективность добычи корма и ведет к увеличению приспособленности (Arnold, 1983).

5.1. Механизмы внутривидовой трофической дифференциации.

При исследованиях в водоемах бассейна Верхней Волги трофическая дифференциация была обнаружена в популяциях таких массовых видов, как лещ и плотва (Касьянов и др., 1982; Касьянов, Изюмов, 1995; Герасимов, Поддубный, 1999; Gerasimov, 2006; Герасимов, 2007; Столбунов, Герасимов, 2008).

Лещ. Исследования популяции леща Рыбинского водохранилища (Слынько, 1992) показали наличие полиморфизма по локусу пероксидазы, представленному аллелями По79 и По100. При исследовании лещей указанных групп в естественной среде была отмечена разница в выборе мест нагула и спектре питания (Герасимов, Поддубный, 1999). Лещи с аллелем По79 имели более узкий спектр питания, чем с аллелем По100, причем качественный состав содержимого кишечника у особей с аллелем По79 указывал на использование ими русловых участков рек, затопленных водохранилищем (Герасимов, Поддубный, 1999; Gerasimov, 2006). Лещи с аллелем По100 наряду с затопленными руслами рек активно использовали для нагула и мелководные участки затопленной поймы. Состав содержимого кишечника леща обеих групп хорошо согласуется с данными по качественному и количественному составу беспозвоночных на соответствующих биотопах (Щербина, 1993). Это же было подтверждено биотелеметрическими наблюдениями (Малинин и др., 1990). Лещи с узким спектром питания, помеченные ультразвуковыми передатчиками, в течение всего периода наблюдений оставались на русловом участке с глубинами 13–17 м, перемещаясь от места выпуска на расстояние, не превышающее 0,5–1 км. Особи с широким спектром питания за это время удалялись от места выпуска на расстояние до 10 км, при этом часть из них постоянно находилась в пойме, на расстоянии до 4 км от русла.

Наблюдаемые различия в распределении и протяженности перемещений рыб в водоеме соответствуют результатам лабораторных экспериментов, в которых плавательная способность у лещей с аллелем По100 оказалась достоверно выше, чем у лещей с аллелем По79, что установлено как для сеголеток (Герасимов, Поддубный, 1999), так и для особей в возрасте 5+ (Герасимов, Лапшин, 2005). Кроме того, обна-

ружено (Gerasimov, 2006), что лещи с аллелем По100 отличаются более высокой степенью функционального развития зрения по сравнению с носителями аллеля По79 (при сходном уровне развития обоняния). Эта особенность лещей с аллелем По100, очевидно, способствует более эффективному поиску ими беспозвоночных эпибентоса в условиях высокой освещенности мелководных местообитаний, которые лещ активно осваивал на первых этапах формирования Рыбинского водохранилища. В то время обширные мелководные участки были заняты затопленным лесом, под защитой которого образовались местообитания, не подверженные негативному воздействию волн (Гордеев, 1971). На них, а затем и русловых участках водохранилища, наблюдались значительные нагульные скопления леща (Ключарева, 1960) (рис. 8).

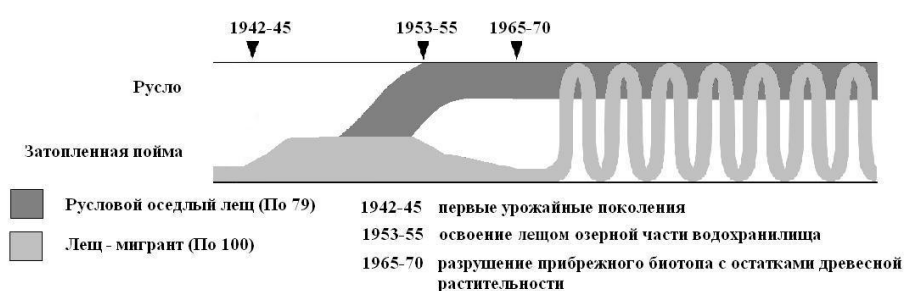


Рис. 8. Формирование внутривидовой трофической структуры популяции леща Рыбинского водохранилища. Черные линии обозначают наблюдаемый диапазон условий используемых лещом. Синусоида указывает на переменное, зависящее от условий среды, использование биотопов лещом - мигрантом.

Однако к началу 1970-х гг. под воздействием волнения и льда, эти местообитания разрушились, а вместе с ними исчезли и устойчивые нагульные скопления рыб на мелководных участках. Тем не менее, внутривидовая трофическая дифференциация леща сохранилась, но его кормовые миграции на мелководья стали периодическими (Малинин и др., 1990; Линник, Герасимов, 1993а, б; Герасимов, Поддубный, 1999), зависящими от гидродинамической активности (рис. 8). При усилении ветрового воздействия лещи покидают мелководные пойменные местообитания и уходят на русловые участки с глубинами более 10 м, а в периоды длительного ветрового затишья нагуливаются на затопленной пойме, на глубине 2–6 м. Сравнение содержимого кишечника у лещей этих групп показало, что их спектры питания различаются только в штилевую погоду (рис. 9). После длительных штормов кишечника содержат преимущественно те формы беспозвоночных, которые характерны для русловых участков.

Сохранению указанной популяционной структуры леща Рыбинского водохранилища способствовало наличие у леща механизма регулирования численности на русловых местообитаниях. Существует модель популяционного регулирования (Эрман, Парсонс, 1984), основанная на «полиморфизме поведения», когда в популяции

имеются животные, различающиеся по степени толерантности к перенаселению, причем изменяющаяся плотность популяции действует на эти типы поведения как фактор отбора. Например, на грызунах разных инбредных линий было показано (Vale et al., 1972), что уровень агрессивности особей достоверно связан с численностью; кроме того, сила связи достоверно зависит от генотипа, т.е. при росте численности изменения в агрессивности не у всех линий одинаково выражены.

Ранее было показано (Герасимов, Слынько, 1991; Герасимов, Поддубный, 1999; Gerasimov, 2006), что агрессивные и одновременно менее реактивные лещи с

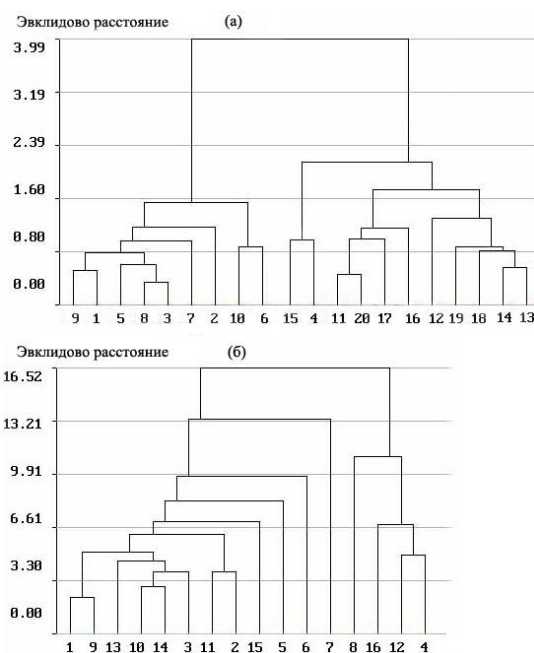


Рис. 9. Дендрограммы различия (сходства) спектров питания лещей с аллелем По100 и По79. при штилевой погоде (а) и после шторма (б). С 1 по 10 (а) и с 1 по 8 (б) лещи с аллелем По100, с 11 по 20 (а) и 9 по 16 (б) лещи с с аллелем По79.

зуют скопления и питаются альтернативными кормовыми объектами, в основном организмами эпибентоса.

Следовательно, наличие у леща генетического полиморфизма по локусу пероксидазы и связанных с ним различий особей по толерантности к повышенной плотности скоплений привело к формированию фенотипов, один из которых более склонен к кормовым миграциям и питанию на мелководных биотопах. На начальных этапах существования водохранилища формированию этого фенотипа способствовало наличие прибрежных местообитаний, образованных под защитой затопленного леса. Относительная кратковременность существования этих биотопов не привела к развитию специфических морфологических признаков кормодобывающего аппарата. В настоящее время пространственная дифференциация указанных групп леща обусловлена действием механизма популяционного регулирования, но при этом имеет

аллелем По79 более толерантны к перенаселению, чем лещи с аллелем По100, отличающиеся низкой агрессивностью и высокой реактивностью. Увеличение плотности скоплений на русловых нагульных местообитаниях должно приводить к росту частоты контактов между особями и соответственно к усилению агрессивности лещей с аллелем По79 (рис. 10). В результате, лещи с аллелем По100 под воздействием рыб с аллелем По79 вытесняются на периферию скопления, а при высокой плотности покидают русловые местообитания, уходя на пойму. Здесь, если позволяют гидродинамические условия, они обра-

периодический характер, поскольку доступность альтернативного биотопа определяется гидродинамической активностью на мелководьях. Отсутствие специфических морфологических приспособлений кормодобывающего аппарата позволяет лещу переключаться с питания инфауной на эпибентос и, наоборот, без снижения эффективности кормодобывания. Благодаря этому популяция леща эффективно осваивает кормовой ресурс с непостоянной доступностью – макробентос литорали и сублиторали.

Плотва. Популяция плотвы Рыбинского водохранилища включает две экологические группы, различающиеся по целому ряду морфологических признаков

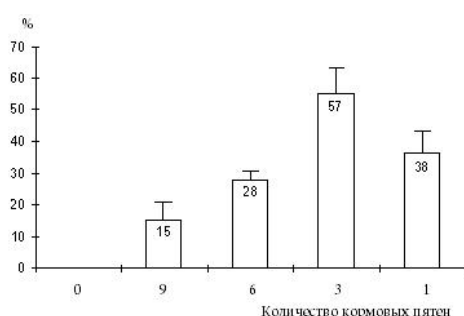


Рис. 10. Зависимость времени (в процентах от длительности эксперимента), затрачиваемого лещом с аллелем По79 на агрессивное поведение при различном уровне агрегированности корма.

(Изюмов и др., 1982): прибрежную (со смешанным спектром питания) и пойменно-придонную (преимущественно моллюскоядную).

Моллюскоядная плотва в нагульный период приурочена к расположенным на пойме колониям моллюска рода *Dreissena*. Прибрежная морфа плотвы приурочена к устьям рек, большим заливам и заостровным пространствам (Касьянов и др., 1982), до середины 60-х годов она встречалась по всей литорали (рис. 11). Появлению многочисленной быстрорастущей моллюскоядной морфы способствовало расселение по волжским водохранилищам дрейссены из Каспия в середине 50-х годов.



Рис. 11. Формирование внутривидовой трофической структуры популяции плотвы Рыбинского водохранилища. Черные линии обозначают наблюдаемый диапазон условий используемых лещом.

Предполагается, что ее предком была плотва, которая до залития водохранилища населяла русловые участки рек и питалась в основном моллюсками, а прибрежная морфа образовалась от рыб, обитавших в затонах, старицах, мелких озерах и питавшихся в основном растительностью (Кулемин, 1944; Шмидтов, 1952). При этом плотва заняла практически пустующую кормовую нишу, поскольку прочная раковина значительно уменьшает доступность дрейссены, делая ее отно-

сительно невостребованным пищевым объектом. В середине 60-х годов, когда участки литорали, занятые затопленным, лесом исчезли, местообитания прибрежной формы сократились (рис. 11).

Считалось (Поддубный, 1966, 1971; Касьянов и др., 1982), что молодь прибрежной и пойменно-придонной плотвы нагуливается совместно и только в возрасте 4–6 лет последняя уходит на глубины 4–8 м, переходя на питание моллюсками, в то время как прибрежная плотва остается на прежних местообитаниях, продолжая питаться зарослевой фауной. Однако наши недавние морфологические исследования молоди плотвы с разных местообитаний (Герасимов и др., 2005; Столбунов, Герасимов, 2008) показали, что уже на ранних этапах развития прослеживается дифференциация плотвы на два морфотипа со свойственной им пространственной сегрегацией по двум биотопам – открытой литорали, не защищенной от волн (песчаный грунт и отсутствие зарослей макрофитов), и защищенного побережья (заросли макрофитов в устьях рек и за островами).

Исследование миграционного поведения личинок плотвы (на этапах C1–D1) показало, что у ранних личинок плотвы существуют две разные фенотипические группировки – мигранты и резиденты (Pavlov et al., 2001, 2007). Различия в реакции личинок на течение определяют их ночное пространственное разделение: особи с отрицательной реореакцией избегают течения и остаются на месте, а особи, проявляющие положительную реореакцию, подхватываются течением и мигрируют, что способствуют расселению молоди и освоению трофической части ареала (Pavlov et al., 2001, 2007). В условиях Рыбинского водохранилища, на границе заросшей литорали, течения разной природы достигают скорости до 1 м/с (Герасимов, Поддубный, 1999), что соизмеримо со скоростями течения в равнинных реках, и личинки-мигранты могут за счет них выноситься в пелагиаль и на участки незащищенной литорали.

Молодь плотвы из открытой части водохранилища достоверно отличается большей относительной величиной ротового отверстия (рис. 12) и более прогонистой формой тела. Это обеспечивает ей высокую степень выживания в достаточно агрессивной среде открытых вод, характеризующейся активной гидродинамикой, отсутствием убежищ, доминированием хищников-угонщиков и крупных активных пелагических форм планктона, служащих кормом. В лабораторных экспериментах было подтверждено, что молодь плотвы, выловленная в открытой литорали, обладает лучшей плавательной способностью и более эффективным оборонительным поведением по сравнению с молодью из защищенного мелководья, а средний размер кормовых организмов в питании молоди плотвы в открытых биотопах был больше, чем в защищенных ($p < 0.001$) (Столбунов, Герасимов, 2008).

Формирование морфологического облика плотвы происходит либо за счет избирательной элиминации, в результате которой в открытой литорали выживают большеротые особи, либо у мигрантов положительная реореакция наследуется ассоциировано с большеротостью и прогонистой формой тела. Возможность ассоциированного наследования признаков у мигрантов подтверждается тем, что коэффициент вариации морфологических признаков у них практически не меняется после появления в открытой литорали (Столбунов, Герасимов, 2008). Диапазон изменчивости размеров ротового аппарата у молоди плотвы, полученной путем направленного индивидуального скрещивания «малоротых» производителей, совпадает с таковым у молоди малоротой плотвы из естественной среды и достоверно отличается от соответствующих показателей большеротой морфы, что свидетельствует о наследовании характерных особенностей строения ротового аппарата (Столбунов, 2005).

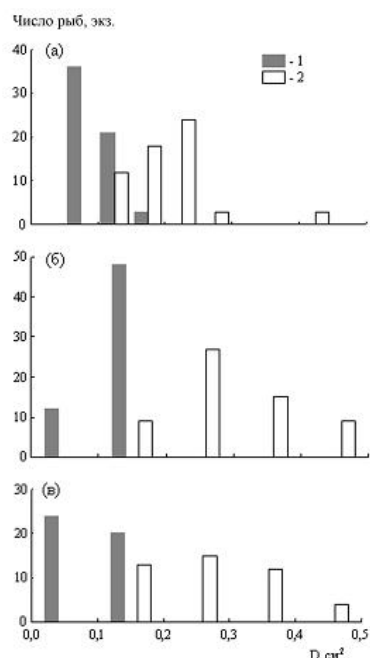


Рис. 12. Величина ротового отверстия (D , см²) молоди плотвы на этапе развития F в защищенных (1) и открытых (2) биотопах; а – 1997 г., б – 1998, в – 2005 г.

лещ, потребляющий моллюсков размером до 10 мм, и густера (*Blicca bjoerkna*) – до 14 мм (Shcherbina, Buckler, 2006).

В основе внутривидовой трофической дифференциации и у леща, и у плотвы лежат механизмы регулирования плотности, которые приводят к пространственной сегрегации внутривидовых групп и, как следствие, переходу одной из них к питанию альтернативными кормовыми объектами. У леща трофическая дифференциация является результатом пластичности пищевого поведения (при отсутствии морфологических приспособлений кормодобывающего аппарата), а бимодальное

Следовательно, пространственная дифференциация популяции плотвы происходит еще до перехода на питание моллюсками. Малоротая молодь остается на прежних местообитаниях, образуя прибрежную морфу. Из большеротой молоди открытой литорали формируется моллюсковая морфа, которая с возрастом перемещается на участки поймы с колониями моллюсков. Доказательством этого может служить то, что у моллюсковой и прибрежной плотвы сохраняются те же соотношения в размерах ротового отверстия, что и у молоди (рис. 13) (Столбунов, Герасимов, 2008). Размеры рта в этом возрасте не теряют адаптивного значения, поскольку моллюски рода *Dreissena* достигают больших размеров. Крупная плотва способна употреблять в пищу моллюсков размером до 20 мм, выигрывая в конкуренции за данный ресурс у таких массовых видов рыб-бентофагов, как лещ, потребляющий моллюсков размером до 10 мм, и

распределение фенотипов определяется тем, что их трофические ниши прерывисты (один фенотип используют организмы инфауны, доминирующие на русловых биотопах, а другой – организмы эпибентоса, наиболее многочисленные на мелководных местообитаниях). При этом переход с одного типа корма на другой не связан со снижением эффективности кормодобывания.

У плотвы часть молоди, мигрируя, попадает из защищенной литорали в пелагиаль и открытую литораль, где формируется фенотип с выраженными морфологическими признаками, способствующими выживанию в этих условиях. К этим признакам относится и специфическая морфология кормодобывающего аппарата, за

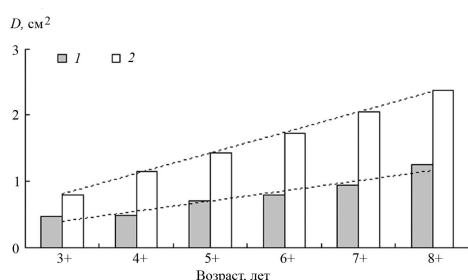


Рис. 13. Изменения величины ротового отверстия D у плотвы в возрасте от 3+ до 8+ лет из защищенной литорали (1) и с глубин 3–8 м открытого водохранилища (2) (Герасимов, Столбунов, 2008).

счет которой такие особи на ранних стадиях развития способны использовать крупный планктон пелагиали и открытой литорали, а с возрастом переходят на потребление моллюсков. Стабильность альтернативного пищевого ресурса и, как следствие, наличие морфологических особенностей обуславливают устойчивую пространственную и трофическую дифференциацию двух различных морф плотвы. При этом переход с одного типа корма на другой связан со значительным

снижением эффективности кормодобывания.

Следовательно, полиморфизм позволяет популяциям леща и плотвы снижать внутривидовую конкуренцию за счет более полного освоения существующих в пределах ареала местообитаний с альтернативными ресурсами, которые к тому же могут иметь временную (непостоянную) доступность.

Устойчивость внутривидовой трофической дифференциации определяется временной стабильностью факторов отбора и в первую очередь постоянным присутствием альтернативных типов добычи, требующих иных поведенческих навыков и изменений в кинематике схватывания и обработки кормовых объектов. Если относительное изобилие альтернативных видов добычи сильно меняется, то продолжительности периода эксплуатации каждого из них может быть не достаточно для формирования трофоморфологической специализации. Хотя на примере леща видно, что она не является неременным условием существования трофической дифференциации, поскольку в основе существования последней могут лежать механизмы регулирования плотности, приводящие к пространственной дифференциации внутривидовых групп и, соответственно, к вынужденному переходу одной из них на питание альтернативным кормовым ресурсом.

5.2. Механизмы трофической дифференциации, основанные на внутривидовых различиях в способности к риску.

В популяции существуют особи, которые в присутствии хищников способны более эффективно добывать корм и при этом минимизировать угрозу быть съеденными. Они обладают более высокой способностью к риску в присутствии хищников, тогда как другие особи на воздействие хищника чаще отвечают уходом в безопасную зону (Lister, Neff, 2006; Vilhunen et al., 2008; Герасимов, Смирнова, 2009).

Эмоциональное проявление поведения, такое как «страх», признаётся психологами как основа изменчивости поведения. Оно, безусловно, имеет адаптивную функцию, но еще крайне недостаточно изучено в связи с естественным окружением. Наиболее подробные исследования, позволившие установить закономерные связи между эмоциональностью особей, их генотипическими особенностями и внешними воздействиями, были проведены на мышевидных грызунах (Бродхерст, 1975; Лагерспетц, Лагерспетц, 1975; Эрман, Парсонс, 1984; Ещенко и др., 1999). У них менее реактивные особи, одновременно являются более агрессивными, подвижными и характеризуются низкой выраженностью рефлекса осторожности. У более реактивных особей, напротив, низкие уровни агрессивности и двигательной активности сочетаются с повышенной чувствительностью к вызывающим страх раздражителям, при этом четко выражен рефлекс осторожности (Ещенко и др., 1999).

Исследования показали определенное сходство в поведении двух исследованных групп лещей с вышеописанными линиями грызунов (Герасимов, 2007). Лещи с аллелем По79, по аналогии с менее реактивными грызунами, имели более высокий уровень агрессивности и двигательной активности. Им свойственна низкая выраженность рефлекса осторожности, благодаря чему они быстро адаптировались к условиям эксперимента и активно питались в присутствии хищника. Лещи с аллелем По100, по аналогии с более реактивными грызунами, имели низкий уровень двигательной активности и агрессивности. Из-за высокой выраженности рефлекса осторожности они медленно адаптировались к условиям эксперимента и на воздействие хищника отвечали уходом в безопасную зону.

Справедливость проведения подобных аналогий подтверждается результатами работы В.В. Пономаренко с соавторами (1975), которые провели анализ обширных экспериментальных данных для разных по филогенетическому положению животных. Они пришли к заключению о существовании ряда гомологичных генов, обуславливающих энзимохимию нервной деятельности и общих механизмов, лежащих в основе регуляции уровня функциональной активности нервной системы.

Следовательно, механизм трофической дифференциации внутривидовых групп рыб под влиянием хищников основан на различиях в функциональной активности нервной системы, которые определяют индивидуальный уровень способности

к риску. При этом более реактивные особи, в отличие от менее реактивных, стремятся покинуть участки, где вероятность нападения хищника достаточно велика, поскольку характер их оборонительной реакции способствует значительному снижению эффективности пищевого поведения и в условиях значительного пресса хищников приводит к длительному голоданию. Уход более реактивных особей с опасных местообитаний приводит к устойчивой пространственной дифференциации внутри-популяционных групп и, соответственно, к различиям в качественном составе используемых ими кормовых организмов.

Глава 6. Обучение у рыб и адаптация к новым трофическим условиям

Временная изменчивость параметров окружающей среды даже в пределах одного местообитания достаточно велика, поэтому рыбы должны постоянно модифицировать свое поведение, в том числе и пищевое, чтобы эффективность кормодобывания соответствовала их потребностям. Адаптация к изменяющимся трофическим условиям происходит в результате обучения, но рыбы разных видов достоверно различаются по своим способностям (Лещева, Жуйков, 1989; Noble et al., 2005), что, в свою очередь, определяет различия в скорости обучения и, соответственно, разницу в конкурентоспособности вида в модифицированном местообитании.

Все исследованные виды рыб, независимо от степени их морфологической специализации к питанию инфауной, проявляют реакцию на уровень стабильности размещения корма в аквариумах. Исследования показали, что рыбы предпочитают участки с постоянным распределением корма (Warburton, 1990; Bell, 1991; Noda et al., 1994; Roche et al., 1998), поскольку в этих условиях предыдущий опыт позволяет им сконцентрировать поиск пищи только на участках, где существует высокая вероятность обнаружения добычи, при этом остальные участки практически игнорируются, что позволяет виду наиболее эффективно, без лишних активных трат на поиск, осуществлять добычу корма. Это в значительной степени должно нивелировать различия видов в специализации к добыче определенного типа корма, если при этом интенсивность питания не лимитируется иными факторами (например, глубиной нахождения кормовых частиц в слое донного субстрата). В среде с нестабильным распределением корма, наоборот, роль предыдущего опыта снижается, и возрастают активные траты на поиск, а эффективность поиска в значительной мере зависит от уровня специализации органов чувств вида.

6.1. Зависимость степени адаптации рыб к условиям кормодобывания от стабильности распределения корма. Сравнение интенсивности питания рыб с разной степенью специализации к питанию инфауной в аквариумах с постоянным и переменным размещением корма показало, что при постоянном размещении интенсив-

ность питания леща, карася и плотвы оказалась выше, чем у *C. paleatus* и *S. nigrita* (Герасимов, 2007).

Постоянное размещение кормовых пятен способствовало запоминанию их расположения. В результате, у рыб снижалось время, затрачиваемое на поиск, а суммарное время питания складывалось из времени, затраченного на перемещение между частицами корма или агрегациями, схватывание кормовой частицы и ее обработку. Различия в интенсивности питания инфауной при стабильных и переменных условиях размещения корма особенно ярко выражены у слабо- и неспециализированных к питанию инфауной видов (лещ, карась, плотва). Значительно меньше разница у специализированных видов (*C. paleatus* и *S. nigrita*), поскольку у них эффективность поиска достаточно высока и при переменном распределении корма.

Следовательно, в условиях переменного распределения корма эффективность поиска в основном зависит от специфических трофоморфологических приспособлений питающегося организма и, следовательно, безусловное преимущество имеют специализированные виды. При постоянном распределении корма возрастает роль познавательных способностей особи, обуславливающих скорость запоминания расположения кормовых пятен. Рыбы неспециализированных видов «выучив» местоположение кормовых пятен, увеличивают интенсивность питания, практически не тратя время на поиск. При этом возрастает интенсивность их питания организмами инфауны, если интенсивность питания неспециализированных видов не лимитируется другими факторами, например, глубиной нахождения корма в толще субстрата.

Уровень стабильности может определяться и вариабельностью других, более тонких параметров, характеризующих распределения корма, например, постоянством количества кормовых частиц в кормовом пятне и стабильностью расстояния между кормовыми пятнами (т.е. местоположение кормовых пятен меняется, но расстояние между ними остается постоянным). Эксперименты показали, что неспециализированные рыбы не реагировали на уровень стабильности этих показателей. Определяющим для них был показатель стабильности местоположения кормовых пятен. Напротив, специализированные виды, по мере адаптации к условиям эксперимента, достоверно ($p < 0,05$) снижали время на поиск кормовых пятен при их переменном распределении (рис. 14), если расстояние между ними при этом не изменялось. Сходным образом снижалось и время задержки на кормовых пятнах ($p < 0,01$), если количество кормовых частиц на них было всегда одинаковым.

Проверка на модели возможности оптимизации поискового поведения рыбами при агрегированном распределении кормовых объектов в условиях гомогенной окружающей среды показала, что зависимость рациона от протяженности длинного пробега и длины короткого пробега имела параболическую форму. Связано это с тем, что при малой протяженности длинных пробега часть кормовых пятен не по-

падает в зону поиска, а при большой имитатор «проскакивает» агрегации «кормовых частиц». То же и в случае длины коротких пробегов при локальном поиске на кормовом пятне: в одном случае не вся площадь кормового пятна обследуется, а в другом имитатор выходит за пределы пятна. Такая же зависимость наблюдается при локальном поиске и от числа коротких пробегов – недостаточное их количество не позволяет обследовать все кормовое пятно, а избыточное приводит к неоправданной задержке на пятне. Поэтому, даже при переменном распределении кормовых пятен в гомогенной среде, рыбы способны оптимизировать свое поведение, ориентируясь на более тонкие особенности распределения корма, если они относительно стабильны.

Зависимость адаптации рыб к условиям кормодобывания от уровня стабильности распределения корма и зрительных ориентиров. В следующей серии экспериментов задача была усложнена введением дополнительного фактора – зрительных ориентиров, которые являются мощным стимулом к исследовательскому поведению (Михеев и др., 1997, 1999; Непомнящих, Гремячих, 1999, 2000; Афонина и др., 2000; Герасимов, 2007). Для этого на поверхности субстрата (песок) размещали белые керамические втулки диаметром 2 см и высотой 4 см. Исследовались 4 варианта: 1 – постоянное и 2 – переменное распределение кормовых пятен; 3 – кормовые пятна с переменным размещением, помеченные на поверхности субстрата перемещающимися вместе с ними зрительными метками; 4 – кормовые пятна с постоянным размещением и зрительные ориентиры с переменным размещением, т.е. перемещающиеся независимо от кормовых пятен.

У плотвы показатель эффективности питания рыб – отношение рациона к двигательной активности – достоверно отличался во всех указанных вариантах ($p < 0,05$). Варианты 1 и 2 различались, как и в первой серии экспериментов, в варианте 3 плотва обучилась ассоциировать метки с кормом, что практически исключило временные траты на поиск, и эффективность питания была выше, чем в варианте 2. В варианте 4, несмотря на постоянное распределение кормовых пятен, эффективность питания была ниже, чем в варианте 1 ($p < 0,01$). Лещ также обучился ассоциировать метки с кормом, что повысило эффективность его питания при переменном распределении корма, и так же как у плотвы, в варианте 4 эффективность его питания была ниже, чем в варианте 1. У *C. paleatus* отсутствовала разница в эффективности питания между вариантами 2–3 и 1–4 ($p = 0,08$), т.е. зрительные ориентиры не повлияли на его поведение. Определяющим оказалось только постоянное и переменное распределение корма, поскольку у *C. paleatus* при поиске доминируют обонятельные рецепторы и информация от них является основной при выборе тактики поведения, в отличие от слабо развитых органов зрения. С другой стороны, известно, что время, затрачиваемое рыбой на выбор одного из двух вариантов, обратно пропорционально разнице в величине выгоды, получаемой ею в каждом из них (Kami, Yoerg, 1982).

Поскольку в нашем случае эффективности питания *C. paleatus* в варианте без зрительных ориентиров и так была высокой, их присутствие для *C. paleatus* было практически бесполезным, что, очевидно, и послужило причиной отсутствия у него выраженной реакции на ориентиры.

Иная ситуация у рыб, не специализированных к питанию инфауной, у которых при поиске корма большое или основное значение имеет зрение. Они быстро обучались ассоциировать метки с кормом, что практически исключало временные траты на поиск и значительно повышало эффективность питания. Важность зрительных стимулов для них подчеркивается тем, что введение варианта с независимо перемещающимися от кормовых пятен зрительными ориентирами привело к снижению интенсивности питания из-за их отвлекающего действия.

Следовательно, у неспециализированных рыб в условиях питания инфауной эффективность поиска увеличивалась только при наличии визуальных ориентиров. По мере обучения рыбы стали сразу подплывать к зрительному ориентиру и начинали локальный поиск. При этом на участках без визуальных ориентиров поиск практически не осуществлялся, т.е. в отличие от ситуации, описанной выше, воронки на участках без пищи практически отсутствовали. В то же время, на кормовых пятнах количество воронок по-прежнему значительно превосходило количество кормовых частиц, поскольку поиск в пределах пятна оставался случайным. Кроме того, неспециализированные рыбы не съедали весь корм за одно посещение кормового пятна и имели значительный разброс во времени нахождения на нем, при этом тенденции к его снижению не наблюдалось.

При проведении экспериментов у всех исследованных видов рыб наблюдались достоверные различия в скорости обучения, определяющие скорость адаптации к условиям эксперимента, о чем мы судили по времени от начала эксперимента до момента относительной стабилизации рациона. По мере адаптации рыб к новой обстановке происходило постепенное увеличение их рациона, наиболее интенсивным оно было у карася промежуточным у плотвы и минимальным у леща и *C. paleatus*. Исследования на трехиглой колюшке (*Gasterosteus aculeatus* L.) показали, что долговременная память формируется у нее после 8 суток питания при постоянном размещении кормовых пятен (Milinski, 1994). В наших экспериментах долговременная память в условиях стабильного распределения корма формировалась у карася в среднем в течение 9 суток, у плотвы на 12-е, у леща на 14-е сутки, а у *C. paleatus* на 16-е сутки. Известно, что скорость обучения определяется степенью выраженности ориентировочно-исследовательской деятельности, которая, в свою очередь, зависит от проявления рефлекса естественной осторожности (Ещенко и др., 1999). По мнению И.П. Павлова (1951), этот рефлекс необходим при знакомстве с новой средой. Рефлекс естественной осторожности обычно рассматривается как компонент пассив-

но-оборонительного поведения: чем ниже его выраженность и выше локомоторная активность, тем быстрее разворачивается познавательная деятельность (Ещенко и др., 1999).

Выше было показано, что лещ является более «реактивным» видом, реагирующим торможением двигательной активности на более слабые стрессирующие воздействия, чем плотва. Следовательно, более низкая скорость обучения у леща по сравнению с плотвой связана с доминированием у него оборонительных компонентов поведения, т.е. с уровнем реактивности нервной системы.

Подобное объяснение, скорее всего, касается различий в скорости обучения трех указанных видов карповых и, очевидно, не относится к *C. paleatus*, поскольку его отличие в скорости адаптации от остальных видов, скорее, определяется особенностями поведения. В первую очередь, *C. paleatus* отличается значительно более низкой двигательной активностью.

Помимо разной скорости обучения, у исследованных видов выявились и различия в обучении по уровню сложности задачи. Анализ данных показал, что интенсивность питания рыб зависит как от агрегированности, так и от стабильности

пространственного распределения корма. Например, на величину рациона леща достоверное влияние оказывали и агрегированность ($p < 0,05$), и стабильность размещения кормовых пятен ($p < 0,05$).

Максимальные различия в интенсивности питания рыб при постоянном и переменном распределении кормовых пятен были отмечены в условиях высокой агрегированности корма (при размещении корма на 1 и 3 кормовых пятнах). Соответственно, минимальные различия наблюдались при низкой агрегированности (на 15 и 9 пятнах) (рис. 15). Таким образом, при переменном размещении корма зависимость интенсивности питания от степени агрегированности описывалась параболической, а при стабильном – она приближалась к линейной зависимости (Герасимов, 2007), сходной с полученной В.С. Ивлевым (1955). Отсутствие эффекта увеличения рациона у плотвы и леща при постоянном распределении корма и минимальной степени кривой агрегированности связано с трудностью запоминания местонахождения рыбами каждой из мелких агрегаций, а вероятность обнаружения кормовых пятен достаточно велика даже при

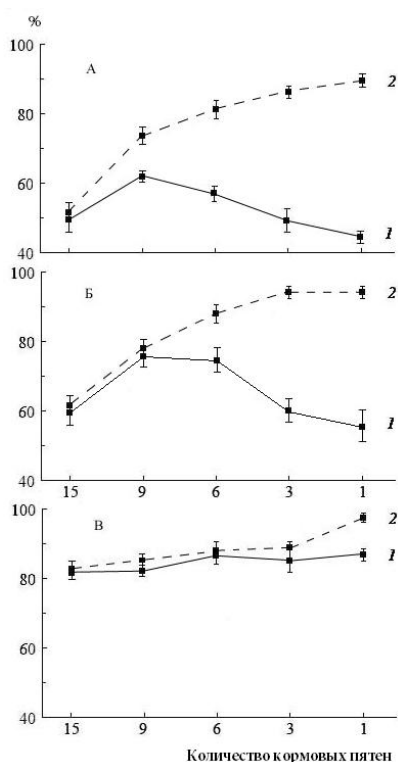


Рис. 15. Зависимость интенсивности питания плотвы (А), леща (Б) и *C. paleatus* (В) от агрегированности пищи в условиях нестабильного (1) и стабильного (2) размещения корма.

переменном расположении кормовых пятен из-за их большого количества. Однако у плотвы достоверные различия рационов при постоянном и переменном распределении корма наблюдались уже при 9 кормовых пятнах, тогда как у леща заметные различия проявились только при шести кормовых пятнах, т.е. плотва «выучивала» распределение большего количества кормовых пятен, чем лещ.

У *C. paleatus* разница между величинами рациона наблюдалась только при размещении корма на одном кормовом пятне, но отсутствие отличий при других значениях агрегированности у него не связано со способностью к обучению, а обусловлено его высокой специализацией к добыванию организмов инфауны, обеспечивающей одинаково большие рационы во всех исследованных вариантах распределения корма.

Специализированные особи способны оптимизировать свое поведение при более низкой стабильности в распределении корма, ориентируясь и обучаясь на более тонкие особенности распределения корма. В отличие от них неспециализированные особи, которые в этих же условиях, осуществляют поиск случайным образом, не способны обнаружить те же «закономерности» в распределении корма и выработать соответствующие поведенческие навыки. В результате, в условиях переменного распределения корма более специализированная особь, обучаясь, будет демонстрировать все более эффективное поисковое поведение.

При питании организмами инфауны неспециализированные особи могут значительно повысить интенсивность питания только за счет обучения при стабильном распределении корма, если интенсивность их питания при этом не лимитируется другими факторами, например, глубиной нахождения корма в толще субстрата. В этих условиях различия в интенсивности питания неспециализированных видов будет определяться скоростью обучения и уровнем сложности решаемых ими задач, что, в свою очередь, будет зависеть от уровня функциональной активности нервной системы.

6.2. Анализ роли обучения на внутривидовом уровне.

Рыбы в состоянии увеличить эффективность кормодобывания через обучение, хотя не все особи даже одного вида обучаются одинаково (Ehlinger, 1989), что установлено на многих видах рыб. Различия в скорости обучения, определяющие способность нервной системы формировать реакции, адекватные условиям эксперимента, следует рассматривать как в высокой степени независимый фактор высшей нервной деятельности и как одно из важнейших свойств нервной системы, обуславливающих индивидуальную изменчивость (Оливерию, 1975). Механизм этого явления, как это было показано выше, связан с рефлексом осторожности, который влияет на скорость и уровень обучения. Исследования показали, что у вышеописанных лещей

двух генотипических групп наблюдаются достоверные различия в скорости образования условных рефлексов, определяющих скорость адаптации к условиям эксперимента, о чем мы судили по времени от начала эксперимента до момента относительной стабилизации рациона. Лещи группы По79 уже на 10-е сутки с момента посадки их в экспериментальный аквариум имели рацион, равный его средней величине (60–70% от количества задаваемого корма) на последующих этапах эксперимента. У лещей группы По100 к этому времени рацион не превышал и 20% от среднего рациона (рис. 16), что указывает на более высокую скорость адаптации к условиям эксперимента лещей группы По79, по сравнению с лещами группы По100. Здесь очевидна связь между способностью к обучению и выраженностью рефлекса осторожности, обусловленной различной реактивностью внутривидовых групп леща. У лещей группы По79 слабее выражен рефлекс осторожности, благодаря чему они быстрее адаптируются к условиям эксперимента. Соответственно, у лещей группы По100 выраженность рефлекса осторожности способствует более медленному разворачиванию познавательной деятельности.

То же касается ситуации с хищником, когда повышенная реактивность лещей группы По100 способствует развитию процессов торможения. Это внешне проявляется в доминировании оборонительных реакций «затаивания» в течение всего эксперимента, что приводит, в том числе,

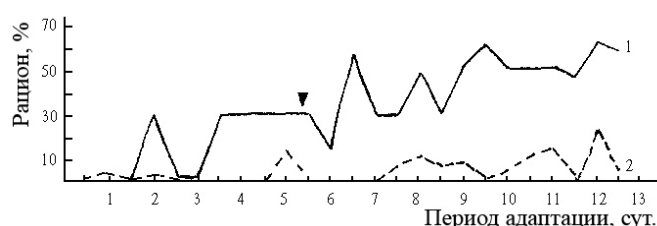


Рис. 16. Динамика среднего рациона лещей групп По79 (1) и По100 (2) в течение периода адаптации к условиям эксперимента.

и к снижению интенсивности питания. Напротив, у леща По79 прослеживаются быстрые приспособительные изменения в тактике пищевого и оборонительного поведения, например, «инспекция хищника», его оплывание и потребление корма, расположенного за ним. Сходные различия были обнаружены у представителей 4-х инбредных линий макроподов (*Macropodus opercularis*), которые отличались по типу активности и по влиянию модели хищника на процесс выработки условного рефлекса (Csainyi, Gervai, 1985).

Анализ влияния степени агрегированности пищи на связь между стабильностью пространственного распределения корма и интенсивностью питания лещей указанных групп показал, что у леща группы По79 уже при размещении кормовых частиц на 9 кормовых пятнах рационы в условиях постоянного и переменного распределения корма достоверно отличались (как и у плотвы), тогда как у леща группы По100 достоверные различия проявились только при шести кормовых пятнах. При этом интенсивность питания лещей группы По79 в случае постоянного размещения корма, начиная с 9 кормовых пятен, была достоверно выше, чем интенсивность питания

Анализ влияния степени агрегированности пищи на связь между стабильностью пространственного распределения корма и интенсивностью питания лещей указанных групп показал, что у леща группы По79 уже при размещении кормовых частиц на 9 кормовых пятнах рационы в условиях постоянного и переменного распределения корма достоверно отличались (как и у плотвы), тогда как у леща группы По100 достоверные различия проявились только при шести кормовых пятнах. При этом интенсивность питания лещей группы По79 в случае постоянного размещения корма, начиная с 9 кормовых пятен, была достоверно выше, чем интенсивность питания

лещей группы По100. Эти результаты показывают, что высокий уровень реактивности лещей По100 отрицательно влияет не только на скорость обучения, но и на их способность к решению сложных задач.

Следовательно, различия в интенсивности питания внутривидовых групп леща определялись скоростью и уровнем обучения, которые, в свою очередь, зависели от функциональной активности нервной системы. Максимальные различия в этих показателях у особей указанных групп наблюдаются в условиях стрессирующих воздействий, например, в присутствии хищника.

Заключение

Изменения условий окружающей среды приводят к определенным нарушениям и изменениям в трофической дифференциации видов рыб, достигнутой при предшествующих средовых условиях. К изменениям среды могут приводить биотические и абиотические факторы, особенно непериодического характера, к которым у рыб нет соответствующих адаптаций, и которые определенным образом модифицируют их среду обитания, вызывая изменения кормовой базы, пространственного распределения и численности видов-конкурентов (например, урожайные поколения), а также хищников. Изменяют среду и антропогенные факторы, и в первую очередь промысел, который лимитирует численность промысловых видов, а так же некоторая деятельность человека, способствующая проникновению в водоемы чужеродных видов. Иллюстрацией этому служит история формирования популяций плотвы и леща в Рыбинском водохранилище, когда изменения структуры биотопов и кормовой базы вызывали коренные изменения в распределении и внутривидовой структуре обоих видов.

Считается, что ограничения, накладываемые наследуемыми признаками, позволяют виду существовать только в определенном диапазоне изменчивости внешних условий, т.е. рыбы разных видов избирают различные среды обитания, в соответствии с их врожденными особенностями, что и является основой, определяющей трофическую дифференциацию рыб. Проведенные нами экспериментальные исследования показали, что даже узкоспециализированные виды способны эффективно осваивать широкий диапазон условий окружающей среды. В водоемах умеренной зоны, где преобладают слабоспециализированные бентофаги с широким спектром потребляемых ими кормовых организмов, каждый из видов способен осваивать практически все доступные ему кормовые ресурсы бентоса. Механизм данного явления основан на наличии в популяциях менее толерантных к неблагоприятным условиям (недостаток корма, агрессия и т.д.) особей, которые на любой стадии онтогенеза способны покидать «видовые местообитания» и осуществлять поиск более благоприятных условий, что показано на примере леща Рыбинского водохранилища. При

относительно стабильных альтернативных условиях они могут образовывать стабильные внутрипопуляционные полиморфные структуры, существующие за счет различных ресурсов, как, например, плотва Рыбинского водохранилища.

Следовательно, другим обязательным условием, стабилизирующим трофическую дифференциацию, является наличие других видов, обеспечивающих взаимоограничения в использовании пищевых ресурсов. Для водоемов умеренной зоны характерно косвенное подавляющее влияние, когда один из видов за счет более эффективного пищевого поведения и, соответственно, быстрого выедания уменьшает доступность общего ресурса, затрудняя добывание корма для другого, менее эффективного вида. Эффективность пищевого поведения вида обусловлена наследуемым уровнем специализации его органов, участвующих в поиске и добыче корма, к питанию в определенных условиях. Поведенческий механизм заключается в том, что реализуя преимущества специализированных органов, особь формирует более эффективное поведение, позволяющее использовать пространство более селективно, чем менее специализированная особь, экономя время и энергию при поиске и добыче пищи.

Установлено, что быстрые локальные изменения условий среды (изменения в распределении кормовых организмов, их видовом составе и т.д.) должны увеличивать преимущества специализированных видов. Исследования показали, что специализированные виды способны сохранять относительно постоянную интенсивность питания в широком диапазоне изменений горизонтального и вертикального распределения кормовых организмов. Кроме того, они способны оптимизировать свое поведение при низкой стабильности в размещение корма, ориентируясь и реагируя на более тонкие особенности его распределения. В отличие от них неспециализированные особи, которые в этих же условиях, осуществляют поиск случайным образом, не способны обнаружить те же «закономерности» в распределении корма, и выработать соответствующие поведенческие навыки. В результате, в изменчивых условиях добывания корма более специализированная особь, обучаясь, будет демонстрировать более эффективное поисковое поведение.

Считается (Matthews, 1998; Paterson et al., 2006; Blanchet et al., 2008), что трофические отношения между рыбами на меж- и внутривидовом уровнях могут быть в значительной степени модифицированы под влиянием хищников. В водоемах умеренной зоны такие виды из исследованных нами, как лещ, карп, линь, а в некоторых водоемах серебряный карась, плотва и окунь, по мере роста очень быстро выходят из под пресса массовых хищников. Только пескарь, усатый голец и ерш остаются доступными для большинства хищников в течение всей жизни. Следовательно, реальной причиной разделения ресурса хищничество может быть только для молоди и мелких видов, попадающих в диапазон размерной селективности массовых хищни-

ков (Фортулатова, Попова, 1973; Попова, 1979), что касается крупных особей, то здесь роль хищников заключается в снижении численности их мелких конкурентов, например, ерша, часто тесно взаимодействующего на кормовых местообитаниях с лещом.

Выводы

1. Виды рыб, наиболее приспособленные к питанию инфауной, сохраняют относительно постоянную интенсивность питания в широком диапазоне изменений горизонтального распределения корма по сравнению с менее специализированными. Они используют пространство более селективно, т.е. благодаря высокой разрешающей способности поисковых органов, они обнаруживают корм с большего расстояния, и пространство между точкой обнаружения и местоположением кормовой частицы преодолевают по кратчайшему расстоянию. У менее специализированных видов обнаружение кормовой частицы происходит с близкого расстояния, поэтому большая часть пространства преодолевается по криволинейной траектории случайного поиска с постоянным тестированием субстрата. Этим определяется разница в эффективности поискового поведения, обуславливающая разделение кормового ресурса и (или) кормовых местообитаний между более и менее специализированными видами.

2. Морфологические приспособления, облегчающие процесс добычи корма, не влияют на эффективность поиска, а уменьшают затраты времени на добывание обнаруженного корма. Отсутствие подобных морфологических приспособлений даже у видов со специализированными органами чувств приводит к снижению у них скорости добывания корма из субстрата.

3. Неспециализированные рыбы могут составить конкуренцию специализированным в условиях высокой агрегированности корма, эффективно питаясь инфауной за счет группового поиска, если при этом отсутствуют условия, затрудняющие коммуникацию между особями (мутность воды, наличие зарослей макрофитов и т.д.), или интенсивность питания не лимитируется иными факторами (например, глубиной нахождения кормовых частиц в слое донного субстрата).

4. Специализированные рыбы способны оптимизировать свое поведение при более низкой стабильности в распределении корма, ориентируясь и реагируя на более тонкие особенности распределения корма. В отличие от них, неспециализированные рыбы, которые в этих же условиях, осуществляют поиск случайным образом, не способны обнаружить те же «закономерности» в распределении корма и выработать соответствующие поведенческие навыки. В результате, в условиях переменного распределения корма более специализированная особь, обучаясь, будет демонстрировать все более эффективное поисковое поведение.

5. Специфическим для внутривидового уровня является механизм трофической дифференциации, основанный на внутривидовом разнообразии – полиморфизме, связанном с появлением в популяции особей, специализированных к поиску и добычи альтернативного корма. Наиболее устойчивая внутривидовая трофическая дифференциация достигается в условиях с постоянным присутствием альтернативных типов добычи, требующих иных поведенческих навыков и изменений в кинематике схватывания и обработки пищевых объектов. При этом наличие специализации при переходе с одного типа корма на другой, приводит к значительному снижению эффективности кормодобывания.

6. Внутривидовая трофическая дифференциация может быть обусловлена и механизмами регулирования плотности, приводящими к пространственной дифференциации внутривидовых групп и, соответственно, к вынужденному переходу одной из них на питание альтернативным кормовым ресурсом. При этом отсутствие специфических морфологических приспособлений кормодобывающего аппарата позволяет особям переключаться на альтернативную пищу и, наоборот, без снижения эффективности кормодобывания.

7. Хищничество может быть реальным механизмом пространственной дифференциации только для мелких видов и молоди рыб. Данный механизм основан на разнице в способности к риску у разных видов. Виды, не склонные к риску, избегают хищника, выбирая для питания иные местообитания; виды, толерантные к воздействию хищника, достаточно эффективно добывают корм в его присутствии, минимизируя вероятность гибели за счет эффективного оборонительного поведения.

8. Пространственная дифференциация малоподвижных видов, особенно ведущих одиночный образ жизни, обусловлена в основном их выеданием, т.е. эти виды не встречаются (или выедаются) за пределами биотопов, которые не обеспечивают их выживание в присутствии хищника.

9. Механизм трофической дифференциации внутривидовых групп рыб под влиянием хищников основан на различиях в функциональной активности нервной системы, которые определяют индивидуальный уровень способности к риску. Уход более реактивных особей с опасных местообитаний приводит к устойчивой пространственной дифференциации внутривидовых групп и, соответственно, к различиям в качественном составе используемых ими кормовых организмов.

Список основных публикаций по теме диссертации

Публикации в изданиях рекомендованных ВАК

1. Герасимов Ю.В., Линник В.Д. Влияние присутствия хищника-засадчика на поведение и условия кормодобывания мирных рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1988. Т. 28. № 6. С. 1034–1038.

2. Пастухов Ю.Ф., Козловский С.В., Михалева И.И., Антонов П.И. Паламарчук А.П., **Герасимов Ю.В.**, Голованов В.Г., Свирский А.М. Изменение пищевого и терморегуляторного поведения рыб под влиянием пептидов из тканей холоднокровных // ДАН. 1989. Т. 306. № 1. С. 240–243.

3. Слынько Ю.В., **Герасимов Ю.В.**, Гречанов И.Г. Морфологическое описание и частота встречаемости аберрантных особей среди различных по генотипам локуса пероксидазы сердечной мышцы групп сеголеток леща *Abramis brama* // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. № 6. С. 1010–1014.

4. Козловский С.В., **Герасимов Ю.В.**, Паламарчук А.П., Антонов П.И. Выраженные изменение пищевого поведения карася *Carassius auratus gibelio* под действием нейропептидов из тканей холоднокровных животных // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. № 1. С. 171–175.

5. Pavlov D.D., Chuiko G.M., **Gerassimov Y.V.**, Tonkopi V.D. Feeding behavior and brain acetylcholinesterase activity in bream (*Abramis brama* L.) as affected by DDVF, an organophosphorus insecticide // Comp. Biochem. Physiol. 1992. Vol. 103 C. № 3. P. 563–568.

6. **Gerassimov Y.V.** The experimental study of feeding behaviour in reciprocal hybrids between bream (*Abramis brama* L.) and roach (*Rutilus rutilus* L.) // Russian Journal of Aquatic Ecology. 1995. № 5. P. 75–81.

7. Карпенко Э.А., Лапшин О.М., **Герасимов Ю.В.** Исследования поведения рыб при взаимодействии с элементами моделей тралов // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 2. С. 253–260.

8. Кузьмина В.В., Гарина Д.В., **Герасимов Ю.В.** Роль глюкозы в регуляции пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 2. С. 253–258.

9. Поддубный С.А., **Герасимов Ю.В.**, Новиков Д.А. Структура течений и распределение рыб в речных плесах верхневолжских водохранилищ // Биология внутренних вод. 2003. № 1. С. 89–97.

10. **Gerasimov Yu.V.** The role of behavioral polymorphism in the process of intrapopulation segregation of ecological niches in bream, *Abramis brama* (Cyprinidae) // Journal of Ichthyology. 2006. V. 46. Suppl. 2. P. S204–S212.

11. Orlov A.V., **Gerasimov Yu.V.**, Lapshin O.M. The feeding behaviour of cultured and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.), in the Louvenga River, Kola Peninsula, Russia // ICES Journal of Marine Science. 2006. V. 63. P. 1297–1303.

12. **Герасимов Ю.В.**, Столбунов И.А. Влияние условий среды разной обогащенности в раннем онтогенезе на пищевое и оборонительное поведение молоди леща *Abramis brama* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 2. С. 253–261.

13. **Герасимов Ю.В.** Влияние агрегированности корма на стратегию его поиска рыбами бентофагами // Биология внутренних вод. 2007. № 2. С. 81–88.

14. **Герасимов Ю.В.** Внутрипопуляционная пространственная дифференциация у леща *Abramis brama* и плотвы *Rutilus rutilus* Рыбинского водохранилища // Экология. 2007. Т. 6. С. 1–6.
15. Garina D.V., Kuz'mina V.V., **Gerasimov Yu.V.** The effect of epinephrine on feeding and motion patterns in goldfish *Carassius auratus* (L.) // Comparative Biochemistry and Physiology, Part A. 2007. V. 148. P. 544–549.
16. **Герасимов Ю.В.** Пищевое поведение рыб в условиях постоянного и переменного размещения корма // Биология внутренних вод. 2008. № 2. С. 74–80.
17. Столбунов И.А., **Герасимов Ю.В.** Морфологическая и поведенческая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) в различных условиях развития // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 2. С. 255–265.
18. Смирнова Е.С., **Герасимов Ю.В.** Влияние условий среды в период раннего онтогенеза на формирование оборонительного поведения у молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 1. С. 130–140

Публикации в прочих изданиях

19. Малинин Л.К., **Герасимов Ю.В.**, Линник В.Д. Саранчев С.И. Особенности нагульных перемещений леща в водоемах различного типа // Механизмы поведения. Материалы Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. Т. 1. С. 208–210.
20. Линник В.Д., **Герасимов Ю.В.** Поведение леща в водоемах прудового типа // Сборник научных трудов ГосНИОРХа. Л., 1986. Вып. 247. С. 93–97.
21. **Герасимов Ю.В.** Зависимость типа пищевого поведения рыб от условий питания // Материалы III симпозиума «Трофические связи и продуктивность водных сообществ». Чита, 1989. С. 22–23.
22. **Герасимов Ю.В.**, Слынько Ю.В. Пищевое и оборонительное поведение рыб на экспериментальных субстратах различной сложности (экологический и генетический аспекты) // Искусственные рифы для рыбного хозяйства. Сборник научных трудов ВНИРО. М., 1990. С. 177–193.
23. **Герасимов Ю.В.**, Слынько Ю.В. Различия в элементах оборонительного и социального поведения генотипированных по локусу пероксидазы групп сеголеток леща // Труды Всесоюзного совещания по вопросам поведения рыб. М., 1991. С. 160–168.
24. **Герасимов Ю.В.** Чуйко Г.М. Павлов Д.Ф. Пищевое поведение леща при хроническом действии кадмия // Труды Всесоюзного совещания по вопросам поведения рыб. М., 1991. С. 196–203.
25. Слынько Ю.В., Голованов В.К., **Герасимов Ю.В.** Распределение генотипированной по локусу пероксидазы молоди леща *Abramis brama* (L) в гетеротер-

мальной среде // Распределение и поведение рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1992. С. 108–118.

26. **Герасимов Ю.В.**, Линник В.Д. Условия освоения рыбами индивидуальных нагульных участков // Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. Л.: Наука, 1993. С. 211–258.

27. Линник В.Д., **Герасимов Ю.В.** Перемещение леща в прибрежье водохранилища // Биотелеметрия рыб (Методическое руководство). М., 1993а. С. 56–57.

28. Линник В.Д., **Герасимов Ю.В.** Перемещение леща в открытой части водохранилища // Биотелеметрия рыб (Методическое руководство). М., 1993б. С. 58–60.

29. **Gerasimov Y.U.** The dependence of the feeding insensitivity and the tactics of fish feeding behaviour on the distribution of food organism // VIII Congress Societas Europaea Ichthyologorum «Fishes and their environment» Oviedo, Spain, 1994. P. 101.

30. **Герасимов Ю.В.**, Поддубный С.А. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль, 1999. 72 с.

31. **Gerasimov Yu.V.**, Lapshin O.M. Research on salmonid migrations in the rivers Northern Dvina and Onega with the use of hydroacoustic method // Improvement of instrumental methods for stock assessment of marine organisms. Proceedings of the Russian-Norwegian Workshop. Murmansk, 11–14 November 2004. Murmansk: PINRO Press, 2004. P. 63–75.

32. **Герасимов Ю.В.**, Васюра Л.Е., Стрельникова А.П. Современное состояние стад стерляди в водоемах Верхней Волги и перспективы их искусственного воспроизводства // Состояние популяций стерляди в водоемах России и пути их стабилизации. М.: ООО «Экономика и информатика», 2004. С. 59–76.

33. **Герасимов Ю.В.**, Лапшин О.М. 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: Акваросс, 2005. С. 97–103.

34. **Герасимов Ю.В.**, Столбунов И.А., Павлов Д.Д. Роль поведенческого полиморфизма в процессе внутривидовой сегрегации экологических ниш у рыб // Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции. 1–4 ноября 2005 г., Борок, Россия. М: Акваросс, 2005. С. 104–109.

35. Столбунов И.А., **Герасимов Ю.В.** Формирование пищевого поведения молоди леща *Abramis brama*: роль обогащенности среды на ранних стадиях онтогенеза // Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции. 1–4 ноября 2005 г., Борок, Россия. М: Акваросс, 2005. С. 489–494.

36. Гарина Д.В., Кузьмина В.В., **Герасимов Ю.В.** Роль инсулина в регуляции пищедобывательной и двигательной активности рыб // Поведение рыб. Материалы

докладов Международной конференции. 1–4 ноября 2005 г., Борок, Россия. М: Акваросс, 2005. С. 82–87.

37. Изюмов Ю.Г., **Герасимов Ю.В.**, Лапшин О.М., Котенев Б.Н. Роль поведенческого полиморфизма в изменении структуры популяции минтая *Theragra chalcogramma* под воздействием промысла // Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции. 1–4 ноября 2005 г., Борок, Россия. М: Акваросс, 2005. С. 208–214.

38. **Герасимов Ю.В.** Динамика распределения рыб в Рыбинском водохранилище // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 46–58.

39. **Герасимов Ю.В.**, Столбунов И.А., Базаров М.М. Влияния элементов гидрологического режима на особенности распределения рыб // Материалы межд. науч. конф. «Великие реки и мировые цивилизации». Астрахань: Астраханский университет, 2006. С. 323–330.

40. **Герасимов Ю.В.** Трофические отношения рыб в зарослях макрофитов пресноводных водоемов // Актуальные вопросы изучения микро-, мейо- зообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Тематические лекции и материалы I Международной школы-конференции, Россия, Борок, 2–7 октября 2007 г. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 72–101.