

На правах рукописи

ЗЫКОВА Анастасия Владимировна

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ РЫБ-КОРАЛЛОБИОНТОВ В СООБЩЕСТВЕ
СКЛЕРАКТИНИЕВЫХ КОРАЛЛОВ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

Специальность 03.02.06 – ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном
бюджетном учреждении науки
Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской Академии Наук

Научный руководитель:

Виктор Николаевич Михеев – доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии Наук

Официальные оппоненты:

Александр Ованесович Касумян – доктор биологических наук, профессор кафедры ихтиологии, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Дмитрий Алексеевич Астахов – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории океанической ихтиофауны, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской Академии Наук

Ведущая организация:

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

Защита диссертации состоится 30.05.2012 года в 11 часов на заседании диссертационного Совета Д 002.213.02 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук, на соискание ученой степени кандидата наук при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, стр. 1. Тел./Факс: (495) 952-35-84, E-mail: zashita@sevin.ru

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

Автореферат разослан 27 апреля 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного Совета
Кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Коралловые рифы представляют собой сложные многокомпонентные системы. В них входят разнообразные организмы: водоросли, бактерии, грибы, простейшие, многоклеточные беспозвоночные и рыбы (Patton, 1994, Wood, 2001). Рыбы - одни из ключевых элементов таких систем. Разнообразие и устойчивость их отношений с колониями кораллов могут значительно варьировать как на внутривидовом, так и на межвидовом уровне. Тесно связанные с колонией коралла-хозяина рыбы-кораллобионты могут почти все время проводить внутри колонии как инбионты, практически не выходя наружу (Herler, 2007); парабионты, питающиеся днем зоопланктоном, держатся рядом с кораллом, а в ночное время и в случае опасности прячутся среди его ветвей (Sale, 1991). В качестве модельных объектов нами выбраны типичные представители парабионтов – молодь рыб *Dascyllus reticulatus* и *Chromis viridis* из сем. Pomacentridae; инбионтов – *Gobiodon quinquestrigatus* из сем. Gobiidae.

Важными и удобными для изучения представляются отдельно стоящие колонии склерактиниевых кораллов. Нередко с таких колоний начинается восстановление разрушенного рифа. На их основе формируются ассоциации, которые могут служить модельными объектами для изучения взаимодействий на всем коралловом рифе. Тесная ассоциация с кораллом во многих отношениях выгодна для рыб-кораллобионтов. Мелкие помацентровые рыбы пользуются колонией хозяина как ориентиром при питании зоопланктоном и для защиты от хищников; ассоциированные с кораллом беспозвоночные могут использоваться рыбами в пищу. Тем не менее, такой тип ассоциации встречается нечасто, и включает обычно только молодь рыб. Взрослые рыбы тех же видов формируют кочующие над рифом группы, используя кораллы как убежище в ночное время и в период размножения. Вероятно, существуют факторы, ограничивающие более широкое распространение ассоциаций такого типа.

Среди этих факторов особенно важен комплекс трофических отношений, в которые вовлечены тесно связанные с колонией коралла рыбы. Кроме обычно изучаемых взаимодействий типа «хищник-жертва» в этот комплекс следует включить конкурентные, кооперативные отношения и взаимодействия типа «паразит-хозяин». В сложной системе, образуемой на основе коралловых колоний, трофические отношения нужно рассматривать с точки зрения концепции «триотрофа» (Мантейфель, 1961, 1980). Трофические связи рыб-кораллобионтов не ограничиваются только потреблением зоопланктона, ассоциированных с кораллом беспозвоночных или тканей хозяина. Сами рыбы служат объектами питания разнообразных хищных рыб и паразитов. На структуру симбиотического комплекса могут

также влияют внутривидовые конкурентные и кооперативные отношения между рыбами, свойства колонии хозяина, а также обилие планктона в омывающей коралл воде. Состав симбиотических ассоциаций склерактиниевых кораллов и характер взаимоотношений в них исследованы слабо и фрагментарно. Нарушения их структуры и функционирования могут приводить к угнетению и гибели колонии, что нередко выглядит как «побеление кораллов» (coral bleaching; Hoegh-Guldberg, 1999). Сохранение и восстановление коралловых рифов требует комплексного изучения симбиотических ассоциаций, включая систему биотических связей, в которые вовлечены рыбы-кораллобионты.

Цель работы. Целью настоящей работы является анализ трофических отношений: особенностей питания, защиты от хищников и взаимодействий с паразитами у рыб-кораллобионтов, тесно связанных со склерактиниевыми кораллами.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить структуру группировок рыб-кораллобионтов, образующих ассоциации со склерактиниевыми кораллами.
2. Исследовать питание рыб-кораллобионтов: состав пищи, селективность питания, различия трофических характеристик у рыб разного размера.
3. Проанализировать изменения в пищевом поведении рыб, связанные с прессом хищников на рифе.
4. Исследовать характер влияния паразитов на структуру ассоциаций рыб с кораллами, а также на их пищевое поведение.
5. Исследовать трофические взаимодействия между рыбами одного вида в пределах отдельных ассоциаций.

Научная новизна. На симбиотических ассоциациях помацентровых рыб *D. reticulatus* со склерактиниевыми кораллами родов *Acropora* и *Pocillopora* впервые изучены факторы, влияющие на численность и структуру группировок рыб-кораллобионтов. Обнаружено, что с увеличением размера рыб и численности симбиотической группировки ухудшаются показатели питания, возрастает груз паразитов и уменьшается пригодность коралла-хозяина в качестве убежища от хищников. Показано, что ассоциации рыб-кораллобионтов с большей вероятностью формируются с колониями кораллов, рядом с которыми выше концентрация зоопланктона. Обнаружено, что в пище рыб-кораллобионтов *D. reticulatus*, *C. viridis*, *G. quinquestrigatus* значительную роль играют паразитические ракообразные, как обитающие на колонии коралла-хозяина, так и проносимые током воды. Впервые отмечено заражение рыб *D. reticulatus* эктопаразитическими копеподами из отр. Siphonostomatoida на стадии халимус. С ростом численности симбиотической группировки, и с ростом индивидуальных размеров

рыб показано достоверное и значительное возрастание экстенсивности и интенсивности заражения рыб паразитами. Для наиболее зараженных особей *D. reticulatus*, кроме обычного дневного питания зоопланктоном, в ночное время обнаружено питание тканями коралла-хозяина, не свойственное этим рыбам.

Теоретическое и практическое значение работы. Впервые получены данные о трофических связях рыб-кораллобионтов из сем. Pomacentridae, сем. Gobiidae ассоциированных с кораллами *Acropora* spp., *Pocillopora* spp. Эти данные вносят вклад в понимание роли этих рыб в биотических взаимодействиях в составе симбиотических ассоциаций склерактиниевых кораллов в качестве потребителей зоопланктона и симбионтов кораллов с одной стороны, и в качестве объекта питания для хищных рыб и эктопаразитов - с другой. Показаны возможные механизмы регуляции численности группировок этих рыб. Основные результаты проведенных исследований могут быть использованы для дальнейшего изучения симбиотического комплекса кораллов с целью разработки методов охраны и восстановления коралловых рифов.

Апробация работы. Основные результаты работы были представлены на научных конференциях: 10 Международной конференции по копеподам (Паттая, 2008); конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции» (Москва, 2010); IV Всероссийской конференции с международным участием «Поведение рыб» (Борок, 2010); II научно-практической конференции молодых ученых ФГУП «ВНИРО» (Москва, 2011); отчетных докладах в Приморском Отделении Тропического Центра (Нячанг, 2009-2011); а также на коллоквиумах лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН (Москва, 2008-2011).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 работ, из них 2 статьи в рецензируемых журналах, включенных в список ВАК.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 124 страницах (включая 10 таблиц и 34 рисунка); состоит из введения, 7 глав, заключения и выводов. Список литературы включает 204 названия, из них 184 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность научному руководителю, д.б.н. В.Н. Михееву за неоценимую помощь и поддержку на всех этапах выполнения работы; д.б.н. Т.А. Бритаеву за ценные советы и помощь в определении материала. Автор благодарен В.Н. Иваненко за помощь на начальных этапах работы и консультации; О.В. Савинкину за помощь с подводной фото- и видеосъемкой и в сборе полевого материала; С.П. Мусатову за помощь с идеями и конструированием ловушек для планктона. Автор благодарит И.Н. Марина, П.Ю. Дгебуадзе за помощь в сборе материала; дирекцию и сотрудников

Приморского Отделения Российско-Вьетнамского Тропического Центра за предоставленную возможность проведения данной работы. А также автор благодарен всему коллективу лаборатории поведения низших позвоночных и лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН за помощь и советы во время выполнения работы. Автор благодарит своих друзей и родителей за поддержку в ходе подготовки работы и терпение. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 08-04-00893а и 11-04-00136а.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы обсуждаются сведения по симбиотическим ассоциациям, образуемым беспозвоночными и позвоночными симбионтами с кораллами. Особое внимание уделено ассоциациям кораллов родов *Acropora*, *Pocillopora* и рыб семейства Pomacentridae, к которому относятся изучаемые виды *D. reticulatus* и *C. viridis*. Также рассматривается биология *G. quinquestrigatus*. Особое внимание уделено биологии группы видов рода *Dascyllus*: жизненный цикл, различные аспекты поведения (пищевое, оборонительное, социальные отношения). Отдельный раздел обзора посвящен хищникам, опасным для рыб *D. reticulatus*. Также рассматриваются паразиты рыб-кораллобионтов как одно из звеньев трофической цепи, образуемой рыбами *D. reticulatus* на коралловом рифе. В заключительном разделе обсуждаются положительные и отрицательные эффекты симбиотической ассоциации для коралла и связанных с ним рыб.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал. Материал был собран в зал. Нячанг Южно-Китайского моря (на базе Приморского отделения Российско-Вьетнамского Тропического Центра) в ходе трех экспедиций: 16.04.2009 - 20.05.2009, 29.04.2010 - 10.06.2010, 06.04.2011 - 30.04.2011. Также использован материал, собранный в зал. Нячанг сотрудниками лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН весной 2007 г. Работы проводили у островов Че (зал. Дамбай), Мот, Мун и Нок на глубинах 2-16 м.

Всего было обследовано 52 колонии кораллов р. *Acropora* и *Pocillopora*. Сделан 31 смыв с кораллов, взято 76 проб планктона специальными ловушками вблизи колоний кораллов, населенных, и кораллов, не населенных рыбами-кораллобионтами. Обследовано более 700 особей рыб *D. reticulatus*, *C. viridis*, *G. quinquestrigatus*. Проведена фотосъемка 44 колоний кораллов. Выполнена подводная видеорегистрация поведения рыб (29 час).

Полевой сбор материала. Методика сбора обитателей колонии. Два водолаза накрывали отдельно стоящую колонию коралла куском планктонного газа (размер ячеек 100 мкм) и отделяли ее от субстрата. Все ассоциированные рыбы прятались при этом среди

ветвей колонии и попадали в пробу вместе с другими симбионтами. Коралл помещали в емкость с морской водой. Каждую колонию фотографировали с масштабной линейкой. Для определения характеристик внутреннего пространства колонии (промежутки между ветвями) измерялось расстояние между ветвями коралла на трех уровнях: между верхушек, посередине, у основания ветвей (не менее 10 измерений в каждой категории). Также было сделано по 10 измерений глубины промежутков между ветвями коралла. Объем скелета колонии определяли, помещая коралл в известный объем воды и измеряя вытесненный объем. Затем с колонии вручную выбирали рыб и крупных беспозвоночных. Куски коралла тщательно ополаскивали в спиртовом растворе (10-15%), который процеживали через 100 мкм газ. Осадок с мелкими беспозвоночными, крупных беспозвоночных и рыб фиксировали 4% формалином с последующей фиксацией в 70% спирте.

Учет планктонных беспозвоночных с помощью специальных ловушек. Нами было разработано и испытано 3 типа ловушек: планктонная сеть горизонтального лова; ловушка для сбора демерсальных организмов; ловушка для сбора активно плавающих организмов. Экспонировались ловушки в разное время суток, рядом с исследуемой колонией коралла. Наиболее уловистой в условиях изменчивого по силе и направлению течения воды оказалась планктонная сеть, устье которой всегда было направлено против течения. Она использовалась нами в качестве основного орудия для отбора проб планктона.

Видеорегистрация. Для исследования поведения рыб в естественных условиях в разное время суток (утренние и вечерние сумерки, дневной период) проводилась видеосъемка. Камеру устанавливали на штативе напротив колонии на несколько часов. При расшифровке видеозаписей регистрировали поведение рыб-парабионтов, частоту появления других рыб, включая хищников, их активность и время пребывания рядом с колонией.

Подводная фотосъемка. Для анализа стабильности группировок рыб, колонии с рыбами фотографировали с интервалом 4 - 36 сут. В каждой серии было сделано минимум 5 фотографий. Рыб считали на каждой фотографии, выбирали кадры с наибольшим числом рыб, которые использовали для сравнения численности в разные даты. Методика была проверена путем фотографирования колонии с дальнейшим изъятием ассоциированных рыб.

Камеральная обработка материала. Рыб определяли до вида. Измеряли стандартную длину тела рыбы и диаметр ротового отверстия. Рыб взвешивали на аналитических весах Ohaus Adventurer (RV). На поверхности тела и жабрах подсчитывали паразитов. Рыб вскрывали, из содержимого пищеварительного тракта были изготовлены препараты в глицерине для определения состава пищи. В работе использовали бинокляр Leica MZ6 с осветителем Leica CLS 150X и микроскоп Olympus BX 41.

Восстановление веса пищевых объектов. Для восстановления массы пищевых объектов из желудков рыб использовались два метода: расчет по формулам (Chisholm, Roff, 1990; White, Warner, 2007) и по номограммам Л.Л. Численко (Численко, 1968). Все пищевые объекты были разделены на 3 размерных класса: мелкие (<1 мкг), средние (1-10 мкг), крупные (>10 мкг).

Статистический анализ данных. Использовали методы параметрической и непараметрической статистики, включая корреляционный и дисперсионный анализ, попарные сравнения выборок.

Глава 3. КОМПЛЕКС ОРГАНИЗМОВ, АССОЦИИРОВАННЫХ СО СКЛЕРАКТИНИЕВЫМИ КОРАЛЛАМИ

Высокое видовое разнообразие на коралловом рифе обуславливается обилием пищи в окружающих водах, пространственной гетерогенностью субстрата и стабильностью условий (Patton, 1976).

По нашим данным вместе с *D. reticulatus* в симбиотической ассоциации на коралле встречались как позвоночные, так и беспозвоночные макросимбионты. Отмечены представители 7 типов животных (Echinodermata, Nemertea, Sipuncula, Annelida, Mollusca, Platyhelminthes, Arthropoda). Наиболее разнообразны десятиногие ракообразные (12 семейств). По биомассе и разнообразию особенно заметны креветки и крабы. Между ними и рыбами-кораллобионтами могут возникать различные взаимодействия от агрессивных до мутуалистических. Например, креветки могут очищать рыб от паразитов. Для *Periclimenes hothuisi* и рода *Urocaridella* sp. в природе отмечено поедание эктопаразитов из сем. Gnathiidae и кл. Copepoda. В лабораторных условиях они также очищали рыб (*Ctenochaetus striatus*) от плоских червей (Becker, Grutter, 2004). Для крабов рода *Trapezia* и креветок *Alpheus lottini* отмечена активная защита коралла-хозяина (Nicholas, Lawrence, 1983) как от беспозвоночных, так и от рыб.

Среди рыб, прячущихся в ветвях коралла (всего отмечено 6 семейств) вместе с дасциллиусами присутствовала молодь хищных рыб, во взрослом состоянии питающихся этим видом. Промеры ротового отверстия и размеров тела потенциальных хищников и жертв показали, что молодь скорпеновых способна питаться молодью дасциллиусов. Это может являться одним из стрессовых факторов для *D. reticulatus*. Следовательно, убежище не для всех из них является достаточно надежным.

Биомасса симбионтов, постоянно населяющих внутреннее пространство колонии коралла-хозяина велика. Она сопоставима с массой рыб-парабионтов, которые редко

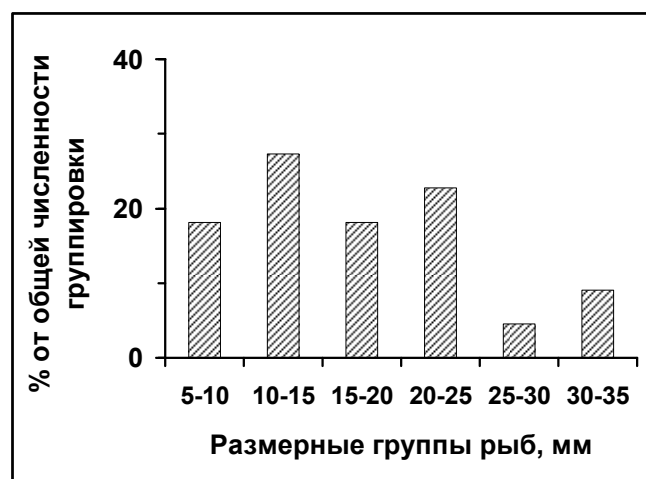
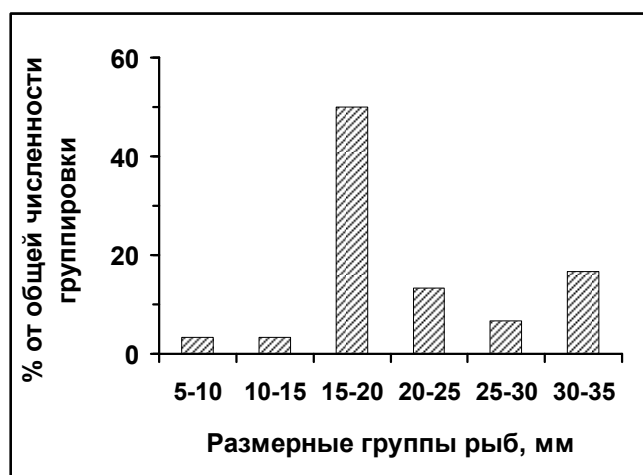
используют коралл днем. Ночью же, когда рыбы прячутся в коралл на длительное время, происходит значительное увеличение общей биомассы гетеротрофов.

Глава 4. ХАРАКТЕРИСТИКИ ГРУППИРОВОК РЫБ, АССОЦИИРОВАННЫХ С КОЛОНИЯМИ СКЛЕРАКТИНИЕВЫХ КОРАЛЛОВ

Нами исследовались такие характеристики группировок рыб как численность, размерная структура, стабильность, а также влияние размеров убежищ на численность рыб. Эти данные позволяют получить представление об условиях существования рыб в составе симбиотических ассоциаций.

Численность группировок рыб *D. reticulatus* в симбиотических ассоциациях составляла от 5 до 74 рыб; средняя стандартная длина рыб в группировке менялась от 14.5 ± 5.1 мм до 33.6 ± 10.7 мм (среднее $\pm$ SE). Коэффициент вариации длины рыб в разных группировках менялся от 20 до 56%, что значительно выше изменчивости, характерной для экvipотенциальных мобильных стай. В последних коэффициент обычно не превышает 5-10%. Преобладающим размерным классом в большинстве случаев (13 группировок) был класс 15-20 мм, на втором месте по частоте преобладания (9 группировок) был класс 10-15 мм. Остальные размерные классы преобладали редко (не более чем в двух случаях).

В разнообразии частотных распределений рыб по размерам выделяются два основных типа: с преобладанием одной размерной группы (Рис. 1А), и с относительно равномерным распределением (Рис. 1Б). Различия могут быть связаны с положением колонии на рифе и разным характером заселения.



А. Преобладание одной размерной группы

Б. Равномерное распределение

Рис. 1. Два типа частотных распределений по размерам молоди *Dascyllus reticulatus*

Естественно предположить, что для рыб важны размеры и морфология коралла-хозяина. Нами установлено, что объем колонии и число ассоциированных с ней рыб *D.*

reticulatus достоверно положительно коррелируют (Рис. 2; коэф. корреляции Спирмена $R_s = 0.5$; $p=0.03$; $n=20$).

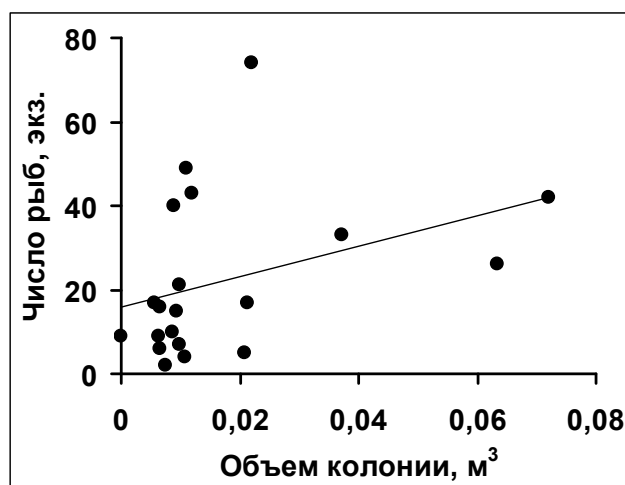


Рис. 2. Зависимость числа *Dascyllus reticulatus* от объема колонии коралла-хозяина

Связь размера колонии и числа населяющих его рыб наблюдалась нами лишь для мелких и средних колоний, при увеличении размера коралла-хозяина численность симбиотической группировки рыб переставала расти.

Обнаруженная зависимость подтверждает результаты выполненного нами анализа данных по группировкам *D. albisella*, обитающих на колониях *Acropora* spp. (Stevenson, 1963). Автор рассматривал две выборки отдельно и не нашел связи между размером колонии и численностью рыб. Объединив выборки, мы обнаружили достоверную связь ($R_s=0.64$; $p<0.0001$; $n=39$).

Анализ характеристик внутреннего пространства колонии показал, что численность рыб достоверно коррелирует только с глубиной промежутков между ветвями колонии коралла ($R_s = -0.6$; $p=0.002$; $n=20$). Глубокие промежутки дают надежные убежища от хищников, но в них велика вероятность заморов ночью, когда симбиотические водоросли – зооксантеллы не вырабатывают кислород.

Минимальная длина тела рыб *D. reticulatus* составила 7.3 мм (высота тела 4.9 мм), максимальная – 52.7 мм (высота тела 26.7 мм). Относительно высокое тело, приплюсненное с боков, является приспособлением для жизни среди ветвей коралла, которое позволяет дасциллиусам успешно использовать убежища. Теоретически, даже минимальная глубина убежищ уже достаточна (Таблица 1), чтобы укрыть рыб, даже самых крупных размеров. Но самые глубокие убежища ограничены по ширине.

Таблица 1. Промеры ширины и глубины промежутков между ветвями кораллов, с которыми ассоциированы *Dascyllus reticulatus* (n=20; для *Acropora* spp., *Pocillopora* spp.)

	У вершины ветвей коралла, мм	Посередине, мм	У основания ветвей коралла, мм	Глубина, мм
минимальное расстояние, мм	9.1	7.5	4	33.5
максимальное расстояние, мм	38	27.3	14.6	116.7

Число рыб в ассоциации при первой и повторной регистрации оставалось относительно постоянным ($R_s = 0.91$; $p < 0.001$; $n=10$). Это указывает на стабильность группировок рыб. По нашим данным сложно судить о характере этой стабильности. В условиях сильного пресса хищников они могут быть действительно стабильны: рыбы практически не переходят с одного коралла на другой. Другой вариант – квазистабильность, которая достигается за счет равновесия между числом рыб, покидающих коралл и вновь его заселяющих.

Показано, что из морфологических характеристик колонии хозяина наиболее важными для рыб являются ее объем и глубина убежищ между ветвями.

Глава 5. ОБОРОНИТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ *DASCYLLUS RETICULATUS*

В течение дня *D. reticulatus* при опасности прячутся на время среди ветвей коралла-хозяина. Ночью они постоянно находятся внутри колонии и недоступны для большинства хищников. Таким образом, основной риск быть съеденными существует для этих рыб в течение дня и в сумерки.

5.1. Хищники и другие рыбы, посещающие кораллы, населенные *D. reticulatus*

Были отмечены рыбы, посещающие колонии кораллов, а также изучена реакция *D. reticulatus* на их появление. Рыбы *Cephalopholis boenak* и *Epinephelus* spp. вызывали сильный испуг у дасциллюсов, при их появлении рыбы всегда прятались в коралл на наибольшие промежутки времени. Это согласуется с данными литературы, где было отмечено, что дасциллюсы служат объектом питания этих рыб (Hiatt, Strasburg, 1960). Появление рыб *Cheilinus trilobatus* вызывало среднюю степень испуга: рыбы приближались к кораллу, но не прятались в него.

Из рыб, известных как хищники для молодых стадий сем. Pomacentridae нами отмечены *Thalassoma lunare*, *Synodus* sp., *Cheilodipterus* sp., *Apogon* sp. Все эти рыбы вызывали у дасциллюсов сильный испуг. Нападения мурен нами не наблюдались, вероятно, в связи с тем, что эти хищники охотятся в основном ночью. Со стороны *Stegastes* sp., *Thalassoma lunare*, *Dascyllus* spp. отмечено агрессивное поведение. *D. reticulatus* прятались при появлении *Fistularia* sp., хотя агрессии со стороны этих рыб нами не наблюдалось. Появление некоторых рыб, несмотря на их крупные, относительно дасциллюсов, размеры,

никакой реакции у рыб-кораллобионтов не вызывало. К этим рыбам относятся *Abudefduf* sp., *Apogon* sp., *Gomphosus varius* (взрослые).

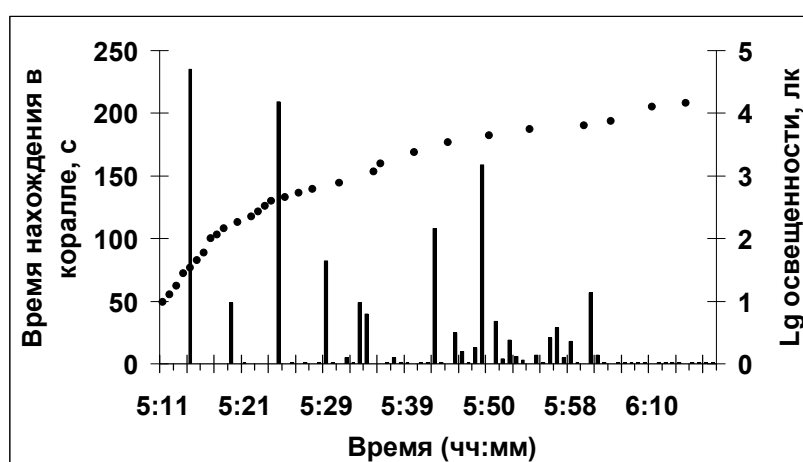
Коралл в течение дня посещает довольно много хищных рыб. Комбинированная стратегия защиты дасциллюсов позволяет им эффективно защищаться от хищников. *D. reticulatus* в ассоциации с колониями кораллов получают преимущества как стайных рыб, так и рыб, постоянно живущих среди ветвей коралла.

5.2. Поведение рыб в сумеречный период

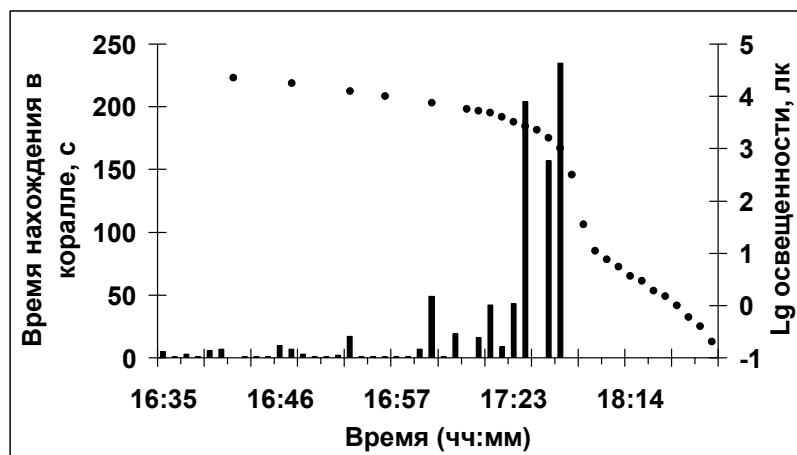
Поскольку дневные планктофаги ночью прячутся в коралле и не питаются планктоном (Sale, 1991), они не пополняют в это время запасы энергии, а наоборот – расходуют ее. Поэтому естественно предположить, что для них особенно важны периоды утренних и вечерних сумерек, в которые рыбы должны активно питаться.

Тем не менее, нами показано, что в утренние и вечерние часы, несмотря на то, что в это время освещенность еще достаточна для активного питания (Гирса, 1961), рыбы прячутся в коралл и прекращают питание планктоном (Рис. 3 А,Б).

Окончательный уход в убежище происходит в период 17-00 - 17-40. Притом, что темнота наступает в 18-20. Утром рыбы начинают активно питаться в дневном режиме около 6-00 утра. Освещенность же начинает возрастать с 5-00. Таким образом, рыбы «теряют» в утренние и вечерние сумерки 40-60 минут времени. Вечерний уход в коралл и утренний выход из коралла происходят постепенно. Днем рыбы отплывают на расстояние в 3-5 раз большее, чем в утренние и вечерние часы. Также они значительно реже и на меньшие промежутки времени прячутся в коралл.



А. Утренние сумерки



Б. Вечерние сумерки

Рис. 3. Время, проводимое *Dascyllus reticulatus* в коралле в утренние и вечерние часы (столбики) и изменение освещенности в эти периоды (точки)

D. reticulatus обитает в условиях постоянного пресса хищников. В дневное время, когда рыбам легче обнаружить приближение хищника, дасциллюсы большую часть времени питаются. Поведение в сумеречный период является примером того, как рыбы адаптируются к выживанию в системе триотрофа: с уменьшением освещенности им приходится больше времени тратить на оборону за счет уменьшения времени питания.

Глава 6. ПИТАНИЕ ТРЕХ МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ-КОРАЛЛОБИОНТОВ

Питание играет важную роль в жизни рыб, начиная с самых ранних стадий жизненного цикла. Наличие и доступность корма могут определить устойчивость к условиям окружающей среды, скорость роста, размеры группировок. Состав пищи и источники кормовых объектов дают представление о том, какое место занимает исследуемый вид в симбиотическом комплексе и какое влияние он может оказать на других членов этого сообщества.

6.1. Состав пищи трех массовых видов рыб-кораллобионтов

Представление о составе пищи рыб-кораллобионтов необходимо, чтобы определить основные источники корма и роль коралла и ассоциированных с ним симбионтов в питании изучаемых видов рыб. Естественно предположить, что у постоянно обитающих внутри колонии *G. quinquestrigatus* в пище будут преобладать беспозвоночные-кораллобионты, а у парабиионтов *D. reticulatus* и *C. viridis* — зоопланктон. При этом нельзя исключать возможность того, что гобииодоны могут улавливать попадающий внутрь колонии планктон, а парабиионты питаются симбионтами коралла в периоды, когда они скрываются среди ветвей колонии хозяина.

В пищеварительном тракте *D. reticulatus* (Таблица 2) преобладали планктонные организмы (средняя относительная численность, СОЧ, 64.6%), в том числе планктонные личинки паразитических ракообразных (15.6%). СОЧ беспозвоночных-кораллобионтов составила 25.7%, среди них 7.0% – беспозвоночные, паразитирующие на кораллах.

В пищеварительном тракте *C. viridis* (Таблица 2) преобладали планктонные организмы (СОЧ 56.7%), в том числе планктонные личинки паразитических ракообразных (12.5%). СОЧ беспозвоночных-кораллобионтов составила 29.3%; среди них 6.8% – беспозвоночные, паразитирующие на кораллах.

В пищеварительном тракте *G. quinquestrigatus* (Таблица 2) преобладали беспозвоночные-кораллобионты (СОЧ 65.4%). Планктонные беспозвоночные, в том числе личинки паразитов, были представлены в небольшом количестве (средняя относительная численность 18.2%).

Из паразитических организмов в пище трех видов рыб присутствовали паразиты кишечнораотовых, в частности кораллов (ракообразные *Ascothoracida*, *Siphonostomatoida*), а также обитающие в планктоне личинки паразитических ракообразных (*Isopoda* – паразиты высших раков, *Facetotecta* – хозяин для взрослой стадии на данный момент неизвестен). СОЧ паразитов в пище *D. reticulatus* составляла 22.6%, *C. viridis* – 19.3%, *G. quinquestrigatus* – 24.6%. Заметную долю среди них составляли паразиты кораллов. В пище *D. reticulatus* их было 7.0%, *C. viridis* – 6.8%, *G. quinquestrigatus* – 15.0%.

Почти у всех особей *G. quinquestrigatus* в желудках была обнаружена слизь с поверхности колонии коралла-хозяина.

По данным литературы (Hiatt, Strasburg, 1960; Pratchett et al., 2001), основным кормом для *D. reticulatus* и *C. viridis* является зоопланктон, для рыб-кораллобионтов рода *Gobiodon* – беспозвоночные, обитающие в коралле, либо ткани коралла (Hiatt, Strasburg, 1960). Анализ соотношения числа жертв, пойманных рыбами в планктоне и на коралле-хозяине, показал, что у всех особей каждого из трех видов рыб доля второстепенных пищевых объектов примерно одинакова. Доля беспозвоночных-кораллобионтов в пище *D. reticulatus* составляла $25.7 \pm 8\%$, *C. viridis* – $29.3 \pm 6\%$. Доля планктонных жертв в пище *G. quinquestrigatus* составляла $18.2 \pm 11\%$.

Преобладание зоопланктона в пище парабхионтов с одной стороны, и преобладание ассоциированных с кораллом-хозяином беспозвоночных в пище инхионтов, с другой, вполне ожидаемо и хорошо согласуется с представлениями о микрораспределении и пищевом поведении рыб (Михеев, 2006; Fishelson et al., 1974). Неожиданно высоким оказалось содержание второстепенных пищевых объектов в желудках как инхионтов, так и

парабионтов. Это может указывать на недостаток основных кормовых объектов у обеих категорий рыб.

Таблица 2. Частота встречаемости (ЧВ) и относительная численность (ОЧ) ($M \pm SD$) пищевых объектов в желудках трех видов рыб, ассоциированных со склерактиниевыми кораллами

Категория пищевых объектов	<i>Dascyllus reticulatus</i>		<i>Chromis viridis</i>		<i>Gobiodon quinquestrigatus</i>		Экологическая группа
	ЧВ, %	ОЧ, %	ЧВ, %	ОЧ, %	ЧВ, %	ОЧ, %	
Водоросли							
- диатомовые	3.7		-		-		П
- другие	55.6		100		-		Н
одноклеточные водоросли							
Бактерии	74.1		-		-		Н
Фораминиферы	59.3		36.4		16.7		П
Кишечнополостные							
- полипы гидроидов	14.8		9.1		-		Н
- яйца кораллов	70.4		100		-		П
- слизь кораллов	-		-		100		Н
Нематоды	14.8		-		16.7		К
Полихеты (Spionidae, планктонные личинки)	7.4	0.6 ± 1.1	36.4	0.8 ± 1.3	-		П
Моллюски (планктонные личинки)							
- брюхоногие	29.6		81.8		-		П
- двусторчатые	3.7		18.2		-		П
Копеподы							
Calanoida	100	29.3 ± 9	100	26.7 ± 8.9	83.3	5.6 ± 2.8	П
Cyclopoida	100	15.8 ± 5.0	100	13.7 ± 7.2	50	3.0 ± 3.1	П
(планктонные)							
Cyclopoida	100	4.9 ± 1.5	90.9	11.3 ± 5.6	83.3	49.1 ± 8.1	К
(симбиотические)							
Harpacticoida	96.3	13.8 ± 6.2	100	11.2 ± 3.9	83.3	1.3 ± 1.2	К
Siphonostomatoida	55.6	3.2 ± 1.2	100	4.1 ± 1.8	83.3	13.1 ± 3.6	К*
Poecilostomatoida	59.3	3.7 ± 3.2	81.8	2.0 ± 1.6	66.7	1.9 ± 1.2	К*
Copepoda gen.sp.	45.8	9.7 ± 1.51	100	14.0 ± 4.4	66.7	16.4 ± 9.3	Н
Isopoda							
- Dajidae (личинки)	70.4	15.1 ± 7.2	100	12.4 ± 7.4	66.7	9.6 ± 6.3	П*
- Gnathiida	7.4	0.1 ± 0.2	18.2	0.1 ± 0.2	-		П
Ascothoracida	44.4	0.1 ± 0.09	45.5	0.7 ± 0.9	-		К*
Facetotecta	22.2	0.5 ± 0.8	9.1	0.1 ± 0.2	-		П*
Gammaridae	11.1		-		-		К
Euphausiidae	7.4	0.2 ± 0.4	-		-		П
Ostracoda	7.4		-		-		П
Mysidae	25.9		45.5		-		П
Циприсовидные личинки усонюгих, корнеголовых, мешкогрудых раков	81.5	3.0 ± 2.8	81.8	2.9 ± 1.8	-		П

Примечание. $M \pm SD$ – среднее значение показателя и среднее квадратичное отклонение.

Экологические группы: П – планктон, К – беспозвоночные-кораллобионты, Н – не определена, П* - планктонные личинки паразитов ракообразных, К* - беспозвоночные – паразиты кораллов.

Особый интерес вызывает поедание как рыбами-парабионтами, так и инбионтами различных паразитов. Их доля в пище высока (у всех видов она составляла примерно 20%). Заметная их часть, особенно у *G. quinquestrigatus* (15%), приходилась на паразитов, ассоциированных с кораллом-хозяином. В пище *D. reticulatus* и *C. viridis* преобладали личинки паразитических организмов, пойманные в планктоне. Поедание паразитов, ассоциированных с хозяином, может рассматриваться как санитарный симбиоз. Активное потребление личинок паразитов из толщи воды также можно расценивать как санитарный симбиоз, имеющий ненаправленный характер. Среди паразитов, пойманных в планктоне, могут быть паразиты самих рыб, кораллов и беспозвоночных-кораллобионтов.

6.2. Концентрация корма и распределение рыб-кораллобионтов

Для рыб-кораллобионтов *D. reticulatus* может быть несколько потенциально доступных источников корма. Это планктон, водоросли и симбионты с поверхности коралла (Hiatt, Strasburg, 1960; Pratchett, 2005). Принято считать, что в водах, омывающих коралловый риф достаточно планктона (Fishelson, 1977; Hartney, 1989) и распределение рыб-кораллобионтов не связано с обилием жертв. Нами установлено, что это не так. Рыбы *D. reticulatus* чаще встречаются в ассоциации с кораллами, рядом с которыми проносится больше планктона (более 300 жертв в час на сечение ловушки – рядом с кораллами, ассоциированными с рыбами; менее 35 - рядом с кораллами без рыб; Mann-Whitney test $p=0.05$; Рис. 4).

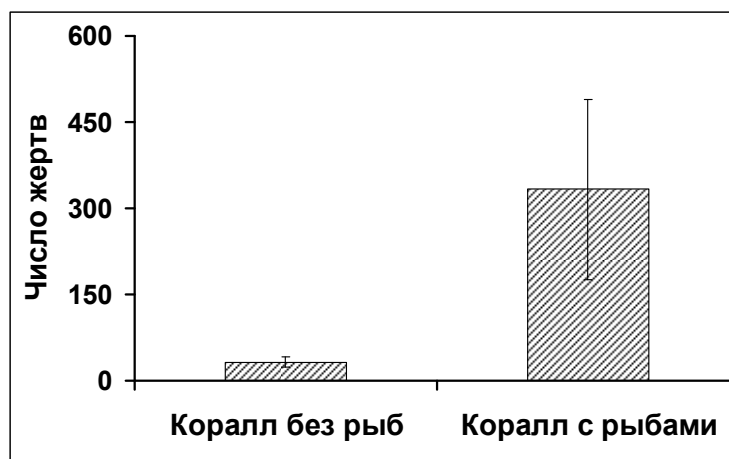


Рис. 4. Число планктонных организмов на 10 см² входного отверстия ловушки в час рядом с колониями с ассоциированными рыбами *Dascyllus reticulatus* и без них

Также с кораллами, заселенными рыбами *D. reticulatus*, ассоциировано больше симбиотических организмов, чем с незаселенными.

6.3. Селективность питания *D. reticulatus*

Была оценена избирательность рыб по нескольким группам пищевых объектов с помощью индекса селективности Ивлева (Е). Сравнительный анализ планктонных проб и

содержимого желудков показал, что некоторые группы, присутствовавшие в планктоне, такие как Harpacticoida *Eurite* sp., *Sagitta* sp., личинки Decapoda и Polychaeta, личинки рыб, полностью отсутствовали в содержимом пищеварительного тракта рыб. С другой стороны циприсовидные личинки, изоподы (сем. Dajidae), Facetotecta присутствовали в желудках, но не были обнаружены в планктоне во время питания рыб. Так как все эти организмы являются планктонными, можно предположить, что либо эти животные избегают орудий лова, либо находятся в планктоне в столь малых количествах, что не улавливаются нашими орудиями, но отбираются рыбами.

Анализ избирательности питания по размерам жертв (Рис. 5) показал, что наименьшая размерная группа рыб (0-15 мм) выбирает самую меньшую размерную категорию жертв и избегает самых крупных. Самая крупная размерная группа рыб (30-45 мм) демонстрирует прямо противоположную картину. Выбирает из планктона крупных жертв и избегает мелких.

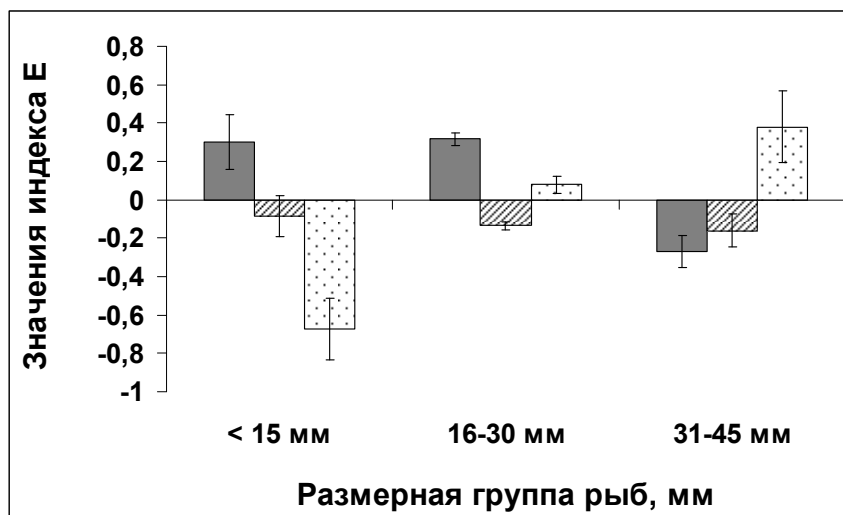


Рис. 5. Значения индекса избирательности Ивлева (E; Ивлев, 1955) для разных размерных группировок *Dascyllus reticulatus* для трех размерных групп жертв (сплошной цвет – E для мелких жертв (<1 мкг); штриховка - E для средних жертв (1-10 мкг); точки – E для крупных жертв (>10 мкг))

Были промерены размеры рта у рыб *D. reticulatus* со стандартной длиной от 7.6 мм до 52.7 мм. Минимальный размер составил 0.8 мм, максимальный 4.3 мм. Ширина самых крупных пищевых объектов составила не более 0.34 мм, что составляет 42.5% от размера рта самой маленькой исследованной особи рыб. Следовательно, все жертвы доступны всем размерным группам рыб. Кроме того, если для самых мелких в симбиотической группировке рыб размеры жертв близки к оптимальным (ширина тела жертв оптимального размера для рыб-планктофагов составляет 50-60% диаметра ротового отверстия), то для крупных рыб жертвы, очевидно, слишком малы.

6.4. Накормленность

В качестве показателя накормленности мы использовали индекс наполнения желудка (ИНЖ). Существует слабая тенденция к снижению ИНЖ с увеличением численности группировки (Рис. 6; коэф. корреляции Спирмена $R_s = -0.25$; $p = 0.27$; $n = 21$).

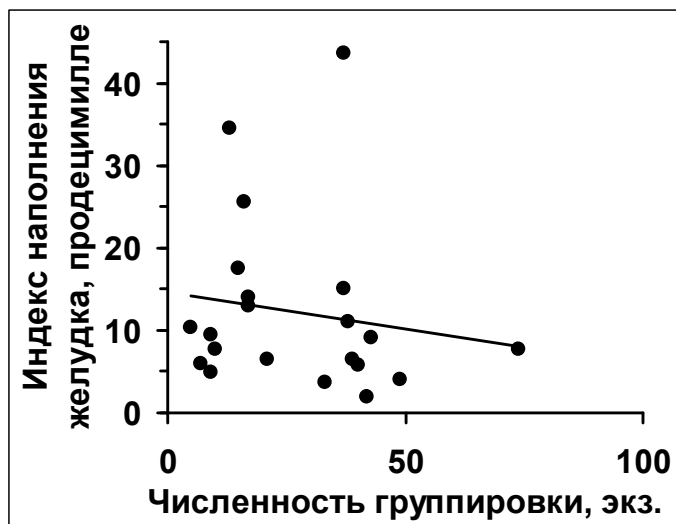


Рис. 6. Зависимость индекса наполнения желудка от численности группировки рыб *Dascyllus reticulatus*

Сравнение размерных групп рыб по ИНЖ показало, что чем крупнее рыбы, тем, в среднем, ниже их ИНЖ вне зависимости от численности группировки (Рис. 7; однофакторный дисперсионный анализ для непараметрических распределений $p < 0.0001$; $n = 21$).

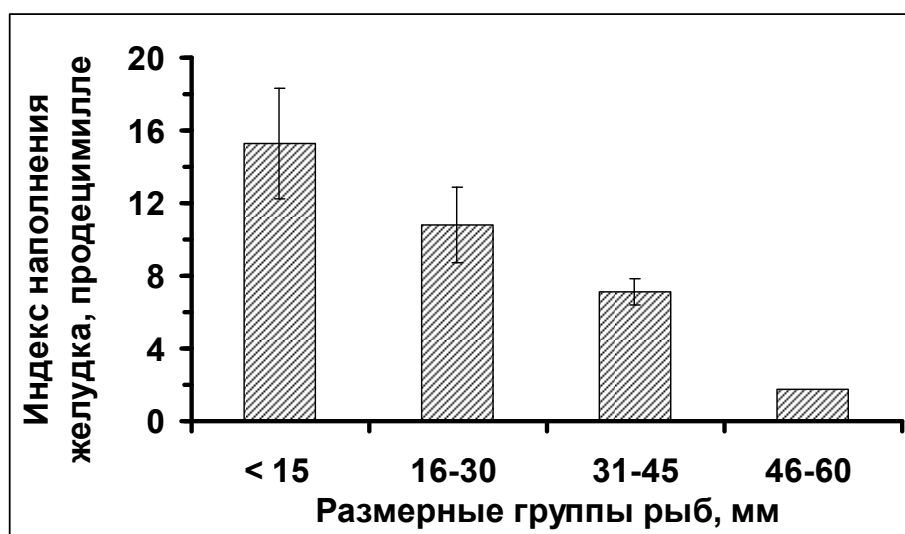


Рис. 7. Зависимость индекса наполнения желудка от размера рыб в группировках *Dascyllus reticulatus*

Показано, что колония хозяина играет важную роль как источник пищи и для инбионтов, и для парабиионтов. При недостатке основной пищи часть рациона рыбы могут удовлетворять, питаясь нетипичными пищевыми объектами. Установлено, что все три вида могут очищать коралл-хозяина от паразитов. Показано, что крупные рыбы находятся в менее благоприятных условиях питания, чем мелкие, что может вынуждать их покидать ассоциацию в поисках дополнительных источников пищи.

Глава 7. ВЛИЯНИЕ ПАРАЗИТОВ НА РЫБ-КОРАЛЛОБИОНТОВ

Паразиты все чаще рассматриваются как значимый экологический фактор (Begon et al., 1996). Его роль может быть велика в плотных, стабильных группировках хозяев. Паразитофауна рыб рода *Dascyllus* исследована слабо, в литературе представлены некоторые данные по эндопаразитам.

Исследованные нами рыбы были заражены эктопаразитическими копеподами из отр. Siphonostomatoida на стадии халимус. Молодые халимусы обитали на жабрах, более взрослые – на плавниках рыб. В среднем около 50% всех рыб были заражены эктопаразитическими копеподами. Численность паразитов на жабрах одной рыбы достигала 85 экз.; на плавниках редко превышала 1-2 экз.

Экстенсивность (доля зараженных рыб, %) и интенсивность (число паразитов данного вида на одной особи хозяина) заражения эктопаразитическими копеподами значительно различалась по годам. Наибольших значений они достигли в 2009 году (92.76%).

Экстенсивность и интенсивность заражения паразитами положительно коррелировали с численностью группировки (для экстенсивности: $R_s = 0.4$; $p=0.04$; $n=27$; для интенсивности: $R_s = 0.36$; $p=0.07$). Увеличение экстенсивности и интенсивности заражения рыб паразитами с увеличением размера группировки рыб вполне закономерно и, вероятно, связано с повышением плотности стаи с увеличением ее численности. При условном разделении группировок на малочисленные ($n<20$) и многочисленные ($n>20$), показано, что в многочисленных группировках экстенсивность заражения почти в два раза выше.

Интенсивность заражения рыб паразитами положительно коррелировала с размерами рыбы (Рис. 10; $R_s = 0.6$; $p<0.0001$; $n=540$). При рассмотрении малочисленных и многочисленных группировок отдельно, видно, что в малочисленных группировках интенсивность возрастает более плавно (Рис. 8А; $R_s = 0.63$; $p<0.0001$; $n=118$), чем в многочисленных (Рис. 8Б; $R_s = 0.62$; $p<0.0001$; $n=422$). В крупных группировках выше скученность и, вероятно, заражение происходит более интенсивно.

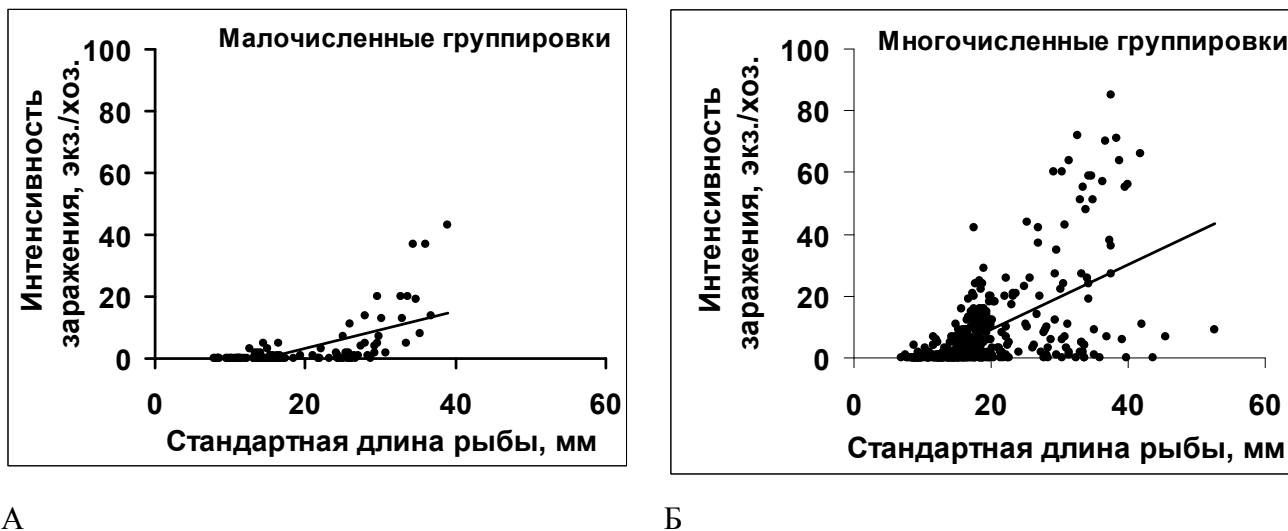


Рис. 8. Зависимость интенсивности заражения эктопаразитическими копеподами от индивидуальных размеров рыб *Dascyllus reticulatus*: А – малочисленные группировки ($n < 20$); Б – многочисленные группировки ($n > 20$).

Крупные рыбы за продолжительное время жизни успевают заразиться большим числом паразитов. Одновременно на зараженность оказывает влияние и численность группировки.

Чем более крупной является группировка, тем более агрегировано распределяются паразиты в ней. Коэффициент дисперсии (отношение дисперсии к среднему) положительно коррелирует с численностью группировки (Рис. 9; $R_s = 0.46$; $p = 0.02$).

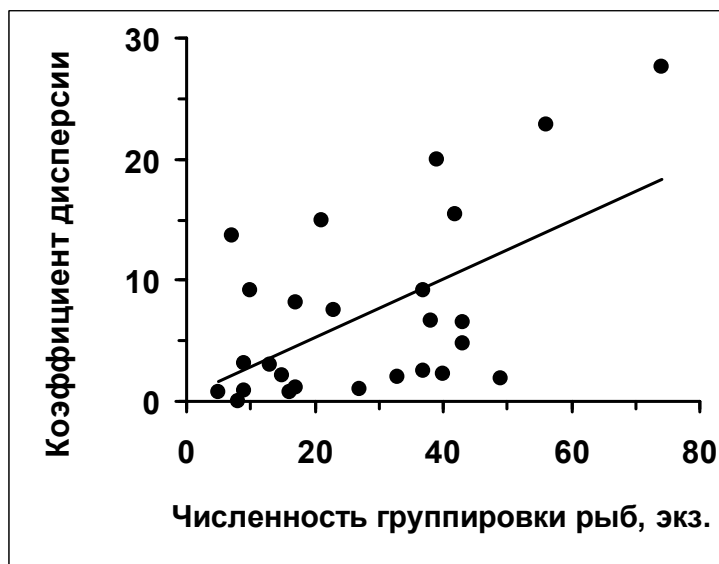


Рис. 9. Зависимость коэффициента дисперсии эктопаразитических копепод от численности группировок рыб *Dascyllus reticulatus*

Такой характер распределения паразитов между особями делает их воздействие менее пагубным для всей группировки. Вследствие заражения гибнут только некоторые особи. Паразиты, вероятно, выбирают наиболее ослабленных рыб. Зараженная рыба также может

быть более привлекательной для вновь оседающих паразитов. В полевых условиях наблюдались случаи санитарного симбиоза между крупными особями *D. reticulatus* и чистильщиками *Labroides* sp., которые находились в 2 – 3 м от коралла – хозяина.

Существует связь между зараженностью эктопаразитами и характеристиками питания *D. reticulatus*. Индекс наполнения желудка обратно зависел от интенсивности заражения (Рис. 10; $R_s = -0.48$; $p=0.03$; $n=21$).

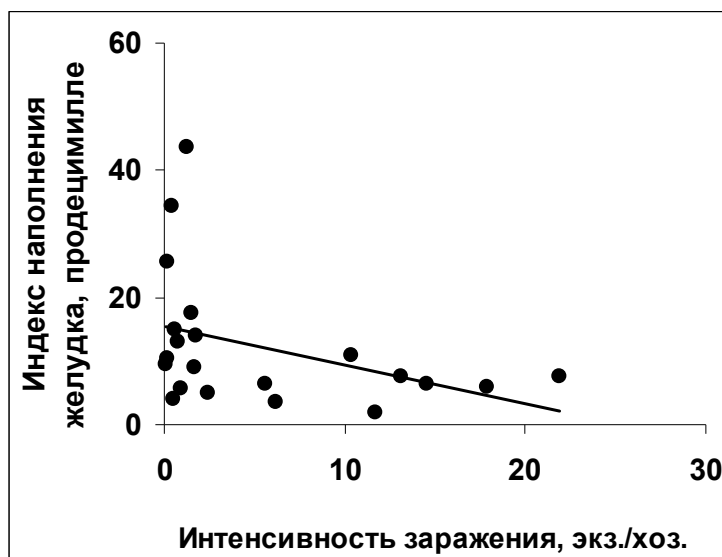
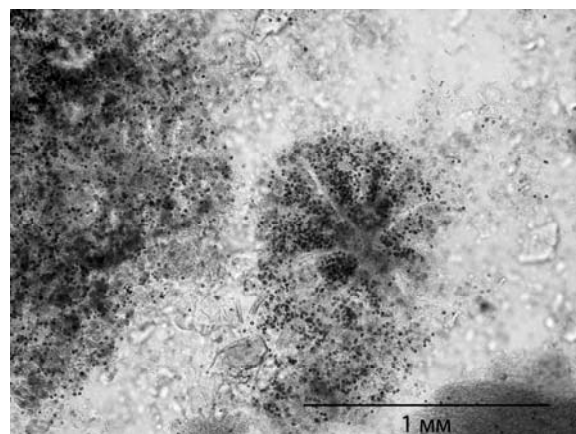
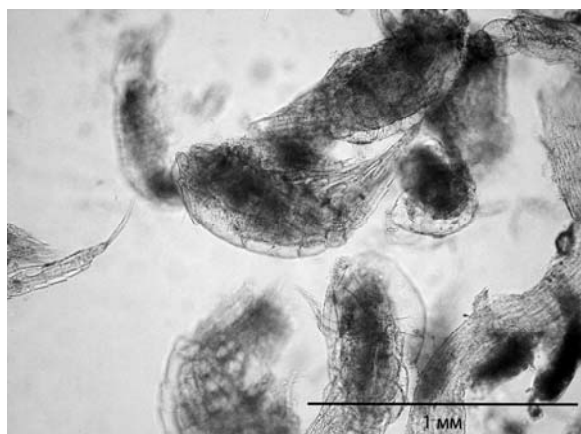


Рис. 10. Зависимость индекса наполнения желудка *Dascyllus reticulatus* от средней интенсивности заражения эктопаразитическими копеподами в группировке

При анализе содержимого желудков у рыб с разной зараженностью копеподами показано, что днем все рыбы питались зоопланктоном (Рис. 11А), в основном веслоногими рачками Cyclopoida, Harpacticoida и планктонными личинками паразитических Isopoda. Перед заходом солнца рыбы прекращали питание зоопланктоном и прятались среди ветвей коралла. Анализ содержимого желудков *D. reticulatus*, зафиксированных между 18 и 24 час, показал, что в этот период большая часть рыб не питались (после 21 часа желудки были практически пустыми). Лишь у наиболее зараженных рыб, пойманных около полуночи, в желудках обнаружена недавно съеденная пища – фрагменты полипов колонии хозяина и симбиотические водоросли-зооксантеллы (Рис. 11Б). Питавшиеся тканями хозяина рыбы были более чем в 2 раза (11.8 ± 1.84 и 5.3 ± 2.43 экз.) сильнее заражены паразитами, чем рыбы с пустыми желудками (различия достоверны: тест Манна-Уитни, $p = 0.02$).



А) Дневное содержимое желудка – рыбы питаются зоопланктоном

Б) Ночное содержимое – питаются только сильно зараженные рыбы, поедая ткани коралла-хозяина. Черные точки – симбиотические водоросли зооксантеллы.

Рис. 11. Содержимое желудка *Dascyllus reticulatus*

Основными факторами регуляции численности популяций и размеров локальных группировок рыб-кораллобионтов являются: пресс хищников, емкость убежищ, конкуренция за пищу. Паразиты могут наносить хозяевам как прямой ущерб, разрушая ткани и «отбирая» энергию, так и косвенный – при недостатке убежищ и пищи. Полученные результаты дают основание считать высокий «груз паразитов» одним из самостоятельных факторов, регулирующих численность симбиотической группировки рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обитание в тесной ассоциации с колонией коралла-хозяина является важной частью жизненного цикла рыб. В этот период происходит основной прирост массы тела рыб. Такое близкое и продолжительное сосуществование определяет взаимное влияние рыб-кораллобионтов и кораллов друг на друга. Это влияние весьма разносторонне и выражается во взаимных положительных и отрицательных воздействиях (Таблица 3).

Таблица 3. Положительные и отрицательные стороны совместного обитания для рыб-кораллобионтов и их кораллов-хозяев

	Для рыб-кораллобионтов	Для коралла-хозяина
Положительные эффекты обитания в ассоциации	Коралл служит ориентиром в пространстве при питании, защите и социальных отношениях	Рыбы аэрируют пространство между ветвей коралла во время ночных заморов (Goldshmid et al., 2004)
	Среди ветвей коралла рыбы находят убежище от хищников	Рыбы поедают паразитов с поверхности коралла-хозяина
	Кроме питания зоопланктоном, рыбы находят корм на поверхности колонии хозяина	Продукты жизнедеятельности рыб служат кораллу дополнительными питательными веществами (Lieberman et al., 1995)

Отрицательные эффекты	При увеличении численности симбиотической группировки наблюдается недостаток корма и возрастает конкуренция за пищу и убежища	Рыбы могут конкурировать с кораллом за пищу (Kingsford, MacDiarmid, 1988)
	При увеличении численности группировки рыб могут происходить ночные заморы из-за недостатка кислорода (Shashar et al., 1993)	
	При увеличении численности группировки усиливается заражение эктопаразитическими копеподами	Сильно зараженные эктопаразитами рыбы могут питаться тканями коралла-хозяина

Рыбы и кораллы получают ряд преимуществ от жизни в ассоциации. В первую очередь коралл-хозяин является для рыб ориентиром в пространстве и надежным убежищем. Коралл также получает преимущества от того, что рыбы прячутся в пространстве между его ветвями. Во-первых, рыбы снабжают его питательными веществами. Кораллы, ассоциированные с рыбами быстрее растут (Liberman et al., 1995). Среди ветвей кораллов, растущих в местах с недостаточно сильным течением, развивается недостаток кислорода (Shashar et al., 1993), который может приводить к гибели как самого коралла, так и животных, ассоциированных с ним. Рыбы семейства Pomacentridae, создавая ток воды плавниками, способствуют снабжению воды кислородом, что особенно важно в ночное время (Goldshmid et al., 2004).

Фактор наличия и доступности пищи может являться одним из ключевых при заселении колонии рыбами. Нами показано, что рыбы заселяют отдельные колонии кораллов, рядом с которыми концентрация зоопланктона почти в 10 раз выше, чем над другими колониями (не заселенными рыбами). Кроме того, с такими кораллами ассоциировано больше симбиотических беспозвоночных, которых рыбы, как было обнаружено нами, также используют в пищу. Во время поедания беспозвоночных с поверхности коралла, рыбы также в какой-то степени очищают его от паразитов. Доля паразитов, ассоциированных с кораллом-хозяином, в пище рыб достигала 15% у *G. quinquestrigatus*, в пище *D. reticulatus* и *C. viridis* паразиты также встречались в значительном количестве (около 7% у обоих видов).

Как для рыб, так и для кораллов существуют и отрицательные стороны совместной жизни. В основном они связаны с увеличением численности группировок рыб. При определенном размере популяции отрицательные эффекты становятся более значимыми. Нами отмечена достоверная положительная связь между размером колонии и числом населяющих ее рыб, но она наблюдалась лишь для мелких и средних колоний.

При увеличении численности группировки рыб наблюдаются признаки недостатка корма. Они особенно выражены для крупных особей. Несмотря на то, что крупные рыбы

выбирают из планктона самых крупных жертв, их показатели накормленности низки. Кроме того, для крупных рыб жертвы очевидно слишком мелки. Все это, по-видимому, может вынуждать крупных рыб уходить из симбиотической группировки.

Рыбы-планктофаги также могут в какой-то степени конкурировать с кораллом за зоопланктон. Помацентриды могут снижать концентрацию планктона в местах над рифом, где они обильны (Kingsford, MacDiarmid, 1988).

С ростом численности симбиотической группировки достоверно и значительно возрастали экстенсивность и интенсивность заражения рыб паразитами; зараженность рыб также возрастала с увеличением их размера (Михеев, Зыкова, 2011). Заражение рыб паразитами отрицательно сказывается и на коралле-хозяине, поскольку нами обнаружено, что наиболее зараженные особи, кроме обычного дневного питания зоопланктоном, в ночное время питались тканями коралла-хозяина. Совокупность неблагоприятных обстоятельств вынуждает наиболее крупных и сильно зараженных особей оставлять колонию хозяина.

Недостаток кислорода ночью из-за возрастающей массы гетеротрофов усиливается для наиболее зараженных рыб (обычно это самые крупные рыбы), поскольку основная часть паразитов заселяет жабры, чем ухудшает условия потребления кислорода рыбой. Этот фактор усиливает свое влияние с увеличением размера группировки и имеет наибольшее значение для крупных рыб, которые обычно более чувствительны к недостатку кислорода.

Таким образом, в симбиотических ассоциациях молоди помацентровых рыб с кораллом существует баланс между положительными и отрицательными эффектами такого сожительства. Тем не менее, при увеличении численности рыб на одной колонии баланс смещается в сторону отрицательных воздействий, как для рыб, так и для кораллов. Также отрицательные воздействия начинают преобладать и с увеличением индивидуальных размеров рыб. Поэтому численность и размерный состав таких группировок контролируется рядом локальных биотических взаимодействий. Наряду с хорошо известным прессом хищников, к ним следует отнести дефицит пищи и груз паразитов. Возрастающее с ростом численности группировки давление этих факторов заставляет наиболее крупных особей рыб выходить из ассоциации. Покидая колонию, они получают доступ к более разнообразным источникам пищи, могут избавляться от паразитов, вступая в мутуалистические отношения с рыбами-чистильщиками.

ВЫВОДЫ

1. Численность и структура облигатных и устойчивых симбиотических группировок рыб-кораллобионтов *Dascyllus reticulatus* (сем. Pomacentridae) зависят от размеров и структуры колонии коралла-хозяина, концентрации зоопланктона вблизи колонии, а также от биотических связей, включающих пищевые, оборонительные отношения, а также взаимодействия с паразитами.

2. Источники пищи основных категорий рыб в симбиотических ассоциациях с колониями склерактиниевых кораллов - парабионтов (*Dascyllus reticulatus*, *Chromis viridis*) и инбионтов (*Gobiodon quinquestrigatus*) более разнообразны, чем считалось ранее. В пище парабионтов, кроме зоопланктона, обнаружены мелкие беспозвоночные, обитающие на колонии хозяина. В пище инбионтов, кроме обитающих на коралле беспозвоночных, заметную роль играет зоопланктон. В пище *Gobiodon quinquestrigatus* впервые отмечена слизь с поверхности коралла-хозяина.

3. В пище всех изученных видов рыб-кораллобионтов обнаружены паразитические ракообразные: паразиты кораллов-хозяев (ракообразные Ascothoracida, Siphonostomatoida), а также обитающие в планктоне личинки паразитических ракообразных.

4. Хищные рыбы (*Cephalopholis boenak*, *Epinephelus* spp.) существенно влияют на поведение рыб-кораллобионтов. В дневное время парабионты прячутся в коралл при их появлении; на рассвете и перед закатом, когда активны сумеречные хищники, рыбы уходят в коралл примерно за час до наступления темноты, и выходят из него через час после рассвета. Это сокращает время активного питания рыб в открытой воде. В период времени, который дасциллы проводят в коралле, опасность представляют также молодые особи хищных рыб (сем. Scombraenidae), обитающие среди ветвей коралла.

5. Впервые обнаружено значительное заражение *Dascyllus reticulatus* эктопаразитическими копеподами из отр. Siphonostomatoida на стадии халимус, локализующимися на плавниках и жабрах рыб. С увеличением численности симбиотической группировки рыб возрастает экстенсивность и интенсивность заражения. Большое число паразитов на жабрах рыб может затруднять дыхание ночью в условиях дефицита кислорода в убежищах среди ветвей коралла. У наиболее зараженных особей меняется пищевое поведение – ночью они могут поедать ткани коралла-хозяина.

6. С увеличением размера рыб в симбиотической группировке ухудшаются показатели питания, возрастает интенсивность заражения эктопаразитами и снижается пригодность колонии хозяина в качестве убежища от хищников. Эти факторы и их взаимодействие заставляют наиболее крупных рыб покидать симбиотическую ассоциацию.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

1. Зыкова А.В., Бритаев Т.А., Иваненко В.Н., Михеев В.Н. Планктонные и симбиотические организмы в питании рыб-кораллобионтов // Вопросы ихтиологии, 2011. 51 (6). – С. 1-7.
2. Михеев В.Н., Зыкова А.В. Роль паразитов в симбиотических ассоциациях рыб-кораллобионтов // Доклады Академии Наук, 2011. 440 (4). – С. 561-564.
3. Zyкова A.V., Ivanenko V.N., Britaev T.A. Symbiotic crustaceans in the diet of three species of coral fishes associated with *Acropora* sp., Southern Vietnam // 10th International conference on Copepoda. Abstracts, 2008. – P. 226.
4. Зыкова А.В. Питание рыб-кораллобионтов рода *Dascyllus*: роль планктонных и симбиотических организмов // Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Москва, 2010. – С. 129-135.
5. Зыкова А.В., Михеев В.Н. Структура симбиотических ассоциаций и выбор колонии-хозяина у рыб-кораллобионтов *Dascyllus reticulatus* (сем. Pomacentridae) // Материалы IV Всероссийской конференции с международным участием «Поведение рыб». Борок, 2010 год. – С. 85-90.
6. Зыкова А.В., Михеев В.Н. Рыбы-кораллобионты в симбиотической ассоциации со склерактиниевыми кораллами // Материалы II научно-практической конференции молодых ученых ФГУП «ВНИРО» «Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса». Москва, 2011. – С. 86-89.