

## АКВАРИУМЫ РАЗЛИЧНЫХ КОНСТРУКЦИЙ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ

А.К. Смирнов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
пос. Борок Ярославской обл.

Поведение представляет собой один из важнейших элементов взаимосвязи между организмом и окружающей средой. Изучение данного вопроса позволяет более полно понять адаптационные процессы, происходящие в живых системах, в ответ на изменения во внешней среде. Не удивительно, что изучению поведения рыб уделялось, и продолжает уделяться огромное внимание. Исследователями было разработано огромное количество экспериментальных установок, которые на практике представляют собой аквариумы различных конструкций.

Данная работа представляет краткое описание аквариумов и бассейнов необычных конструкций, созданных с целью исследовать те или иные аспекты поведения рыб. Для удобства изложения материала экспериментальные установки разделены по группам, в зависимости от исследуемых в них поведенческих реакций.

### Исследование температурных требований рыб

Рыбы, как и большинство других живых организмов, способны к самопроизвольному выбору оптимальных условий окружающей среды. Если поместить группу рыб в неоднородные по температуре условия, то через некоторое время все они соберутся в зоне с определенным значением температуры. Такая температура называется избираемой или предпочитаемой.

Эксперименты по определению избираемых температур начали проводить в начале прошлого века, но до сих пор эта тема не потеряла своей актуальности. Обычно для изучения температурных предпочтений рыб используют несколько типов установок. Наибольшее распространение получили горизонтальные термоградиенты, представляющие собой удлиненные невысокие горизонтальные аквариумы от одного до нескольких десятков метров длиной (рис.1). Горизонтальный градиент создается путем поддержания контрастных значений температуры на противоположных концах аквариума с помощью устройств автоматического подогрева и охлаждения воды. С целью получения равномерного горизонтального градиента температур, уменьшения конвекционных токов и устранения вертикального градиента аквариум разделен неполными перегородками на несколько секций (камер), в каждой из которых за счет донного расположения аэраторов происходит интенсивное перемешивание воды. Рыбы могут свободно передвигаться из одного конца лотка в другой, выбирая необходимую им температуру.

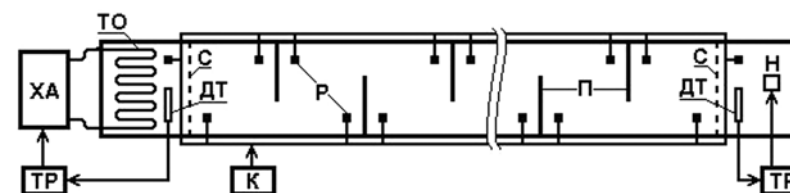


Рис. 1. Схематическое изображение горизонтальной термоградиентной установки (вид сверху) ТР - терморегулятор, ХА - холодильный агрегат, ДТ - датчик температуры, ТО - теплообменник, С - сетка, К - компрессор, Р - распылитель воздуха, П- перегородка, Н - нагреватель

В устройствах с вертикальным градиентом моделируется вертикальная стратификация в естественных водоемах, где помимо температуры с глубиной изменяются: плотность воды, содержание кислорода, освещенность и гидростатическое давление. В экспериментах применяются различные варианты таких устройств, в частности, установки проточного и непроточного типа. На рис. 2 схематически изображен проточный вертикальный градиент-прибор для определения оптимальных температур у личинок рыб. Он представляет собой трубу из оргстекла длиной 90 см и диаметром 6,3 см. Нижний конец этой трубы крепится на пластине и снабжен 3-мя входными штуцерами, а верхний - 3-мя выходными, за счет чего обеспечивается проток холодной воды. Колонка также снабжена продольными трубками меньшего диаметра из нержавеющей стали, по которым сверху вниз подается горячая вода. Девять термисторов, обеспечивают регистрацию температуры в различных участках рабочей камеры.

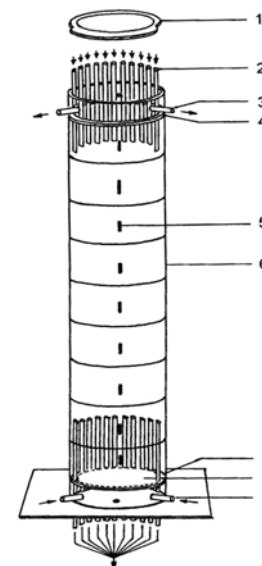


Рис. 2. Схематическое изображение устройства с вертикальным градиентом температур  
1 - крышка, 2 - стальные трубки,  
3 - выходные штуцеры, 4 - верхнее крепежное кольцо, 5 - термистор, 6 - прозрачная трубка, 7 - нижнее крепежное кольцо, 8 - сетка, 9 - входные штуцеры  
(по: Purcell, Shrode, 1983)

За рубежом немалое распространение получили установки, называемые "электронными шаттл-боксами" или "ихтиотронами" (рис. 3). В этой экспериментальной установке, разделенной непрозрачной термо-изоляционной перегородкой на две равные части, рыбы имеют возможность переплывать через тоннель из одной половины аквариума в другую. Перемещения рыбы регистрируются двумя фотоэлементами, когда тело животного перекрывает слабые лучи света, пересекающие тоннель. Направление движения рыбы (или ее местонахождение в правой, либо в левой части аквариума) определяется последовательностью пересечения ею световых лучей. Например, переход рыбы в правую половину аквариума вызывает нагрев воды (со скоростью 3-5°C/час), который прекращается только тогда, когда рыба переплывает в противоположную (левую) половину. В этом случае левая секция аквариума начинает охлаждаться с такой же скоростью. Температура в левой камере всегда поддерживается на 2°C ниже, чем в правой. Таким образом, в данной установке рыба может выбрать оптимальное значение температуры с точностью не более чем 2°C, причем оптимальное состояние характеризуется наибольшей частотой перемещений особи из одной камеры в другую. Главный недостаток таких установок - отсутствие возможности одновременного исследования группы особей.

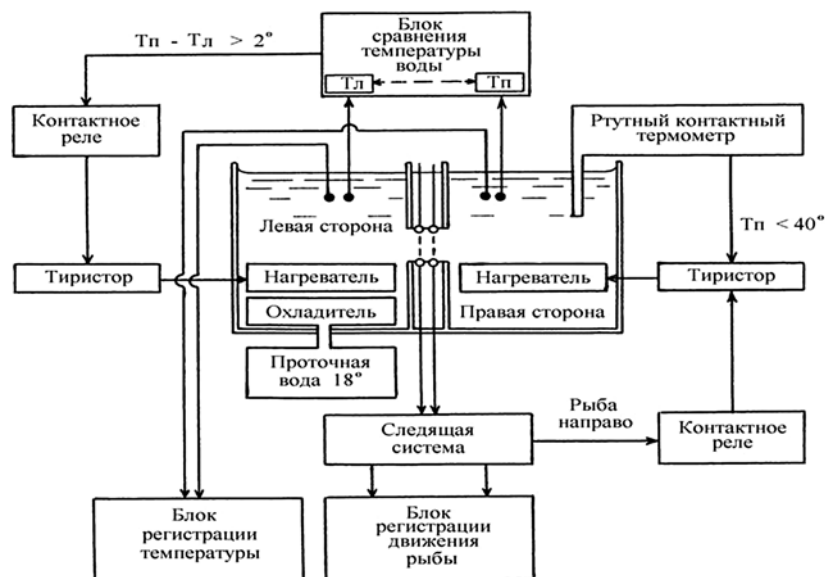


Рис. 3. Схема установки "электронный шаттл-бокс" или "ихтиотрон" (по: Neill et al., 1972)

В настоящее время реакция самопроизвольного выбора температуры продемонстрирована более чем у 250 видов рыб из 60 семейств (Голованов, 1996). Исследованию подверглись виды, обитающие в различных широтах, происходящие из различных таксономических и экологических групп, все они в той или иной мере демонстрируют реакцию термопреферендума. Следует отметить, что принято различать просто избираемую и окончательную избираемую температуры. Первая обычно определяется в непродолжительных экспериментах (от нескольких минут до нескольких часов) и значительно зависит от температурного прошлого особей, времени суток, сезона года и т.д. Вторая определяется в более длительных экспериментах (от нескольких дней до нескольких недель) и не зависит от температур предварительного содержания и фактически не зависит от сезона года. Как правило, окончательные избираемые температуры совпадают с оптимальными температурами для роста.

#### Исследование двигательной активности рыб.

Для исследования двигательной активности рыб было разработано и предложено множество различных установок, остановимся лишь на некоторых из них. Кольцевой коридор представляет собой круглый плоский аквариум с установленным внутри таким же аквариумом, но меньшего диаметра (рис. 4). Вода наливается между стенками этих емкостей и таким образом образуется кольцеобразный коридор, в который помещают рыбу. Данные установки обычно используются с дистанционной съемкой на видеокамеру, чтобы избежать нежелательного воздействия на объект исследования. При анализе данных подсчитывают протяженность пути, пройденного рыбой по часовой и против часовой стрелки в течение заданного периода.

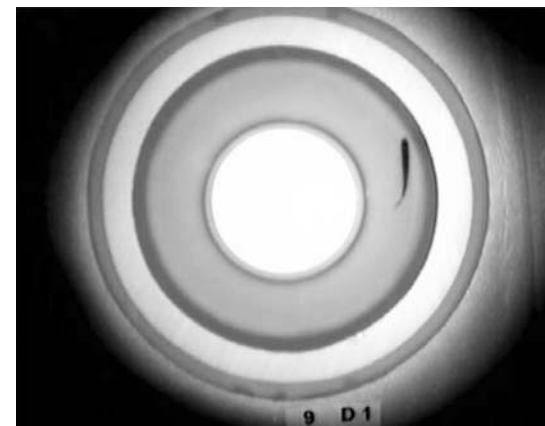


Рис. 4. Установка для регистрации движения рыб в кольцевом коридоре (съемка инфракрасной видеокамерой)

Экспериментальные установки такого типа предназначены для исследования поведенческой асимметрии у рыб. В ходе изучения данного вопроса было показано, что поведенческая асимметрия находится в корреляционной зависимости с функциональной и морфологической асимметрией мозга и сенсорных систем (Непомнящих, Извеков, 2007). Другими словами среди рыб, также как и среди людей, встречаются "левши" и "правши".

Так, например, соотношение особей с правой и левой асимметрией в популяции хищника может определяться его взаимодействием с жертвой. Хищник *Perissodus microlepis* (Cichlidae) из оз. Танганьика нападает на других рыб и поедает их чешую. У данного вида имеет место асимметрия рта, который у одних особей смещен влево, а у других - вправо, причем знак асимметрии наследуется. Соответственно, левосторонние особи атакуют с правой стороны, а правосторонние - с левой стороны по отношению к жертве. Знак асимметрии, характерный для большинства особей, изменяется с периодом приблизительно в 5 лет, так что в популяции преобладают то левосторонние, то правосторонние особи.

Это можно объяснить тем, что хищники с более редким знаком асимметрии получают преимущество, поскольку атакуют жертву с "неожиданной" стороны. В результате доля таких особей в популяции растет, пока они не окажутся в большинстве, после чего начинает расти доля особей с противоположным знаком асимметрии (Nogi, 1993).

Установка "открытое поле" представляет собой широкий плоский аквариум на дно, которого нанесена разметка в виде одинаковых квадратов (секторов). Как и в предыдущей установке, наблюдение осуществляется дистанционно с записью на видеокамеру с последующей обработкой на компьютере. Данная установка предназначена для определения индивидуальной двигательной и исследовательской активности рыб. Здесь учитывается время от момента посадки рыбы в аквариум до ее активного плавания (латентное время); общее количество пересеченных рыбой квадратов в течение 15 мин; время нахождения в каждом из квадратов; общее количество сделанных рыбой поворотов в течение 10 мин; скорость перемещения рыбы (количество квадратов/мин).

Установка гидродинамическая труба ("стамина") представляет собой аквариум, выполненный в виде кольцеобразной трубы, расположенной в вертикальной плоскости (рис. 5). В нижней части установки расположен двигатель, с помощью которого создается однонаправленный ток воды, а в верхней расположена рабочая камера для наблюдений. Данная камера отделяется от основного объема сетчатой и ламинарной решетками, снижающими турбулентность потока воды внутри камеры. Наблюдения осуществляются с использованием секундомера. С помощью данной установки исследуется плавательная способность рыб, т. е. время, которое они способны сопротивляться сносу течением воды. Измеряется скорость водяного потока и продолжительность сопротивления рыб сносу.

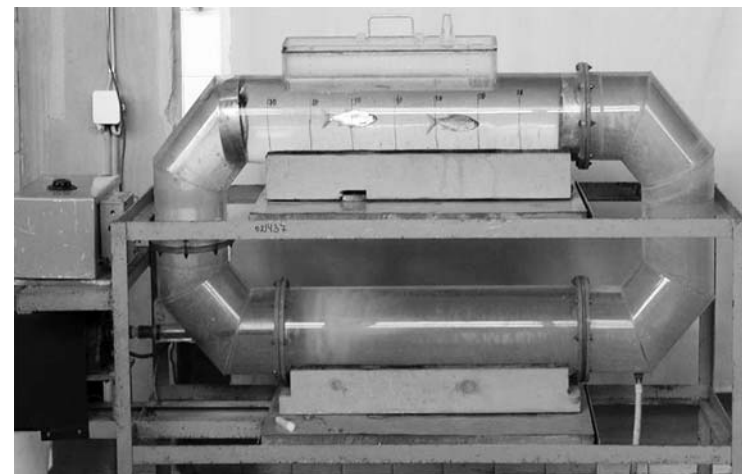
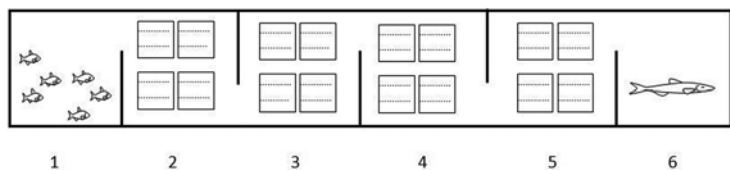


Рис. 5. Гидродинамическая установка

В качестве примера использования двух последних установок можно привести следующий эксперимент. Три группы молоди плотвы, полученной от одних производителей, выращивались в различных условиях. Первая содержалась на течении, вторая без течения, но с присутствием хищника (в изолированном сетчатом садке), а третья без течения и без хищника. После полугодия выращивания все они были подвергнуты исследованию с применением различных поведенческих тестов. Цель данной работы состояла в выявлении влияния неоднородности среды на ранних этапах онтогенеза на дальнейшее поведение рыб. Как показали эксперименты, проведенные в этих установках, различия в обогащении среды обитания при выращивании молоди накладывают отпечаток на дальнейшее поведение подросших особей (Герасимов, Смирнова, 2007).

#### Исследование пищевого поведения у рыб

Для экспериментального исследования влияния хищника-засадчика на поведение и условия кормодобывания мирных рыб была создана установка следующей конструкции (рис. 6). Данная установка была выполнена в невысоком удлиненном аквариуме из органического стекла. Пространство аквариума было разделено на шесть отсеков с помощью неполных перегородок из непрозрачного материала. В четырех центральных отсеках равномерно размещали кормовые организмы. Чтобы избежать перераспределения корма по отсекам при движении воды во время плавания рыбы, на дно укладывались специальные пластины с высверленными в них лунками, в которые и помещали кормовые объекты. Хищник и молодь располагались в крайних отсеках установки.



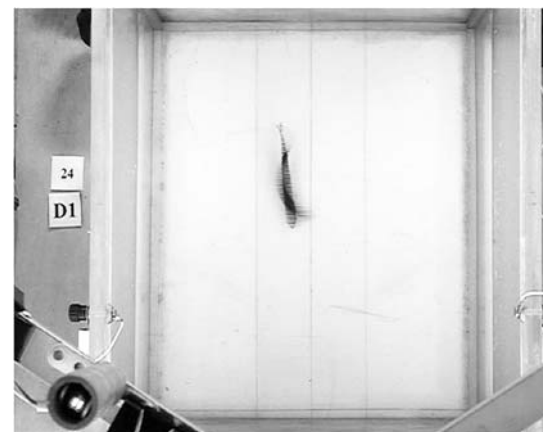
**Рис. 6.** Экспериментальная установка для изучения влияния хищника-засадчика на поведение и условия кормодобывания мирных рыб (вид сверху)  
1 - отсек для запуска молоди карповых рыб; 2,3,4,5 - отсеки с кормовыми объектами; 6 - отсек для запуска хищника-засадчика (щука)

Первая серия экспериментов была проведена в отсутствии хищника. Было показано, что наиболее посещаемыми являлись 1 - 3 отсеки, при этом во 2-4 отсеках корм был полностью выеден. В 5 отсеке осталось около 5% корма. Вторая серия экспериментов проводилась с неадаптированным хищником, т.е. хищник не питался. Было выявлено снижение посещаемости 4 и 5 секторов, а остаток пищи в 5 отсеке увеличился до 15%. Третья серия экспериментов прошла в присутствии адаптированного (питающегося) хищника. Наиболее посещаемым стал 2 отсек, а 5 отсек перестал посещаться. Остаток корма в 4 отсеке увеличился до 10%. В 4 серии экспериментов хищник был убран из эксперимента. При этом посещаемость отсеков восстановилась до уровня 1 серии уже на третий день, в то время как интенсивность питания оставалась низкой, и ее увеличение шло более медленно, чем восстановление посещаемости.

Таким образом, было показано, что присутствующий в водоеме хищник, не только выедает часть популяции мирных рыб, но и значительно ухудшает условия для нагула остальных доступных для хищника особей. Хищничество является одним из факторов, уменьшающих доступность кормовых объектов мирным рыбам, вследствие, сокращения кормовой площади и снижения активности пищевого поведения за счет исследовательского и оборонительного (Герасимов, Линник, 1988).

### Изучение оборонительного поведения рыб

Установка для изучения асимметрии реакции избегания рыб при электрической стимуляции представляет собой небольшой плоский аквариум из непрозрачного материала с размещенными на двух противоположных стенках электродами (рис. 7). Съемку ведут с помощью видеокамеры с последующей покадровой обработкой на компьютере.



**Рис. 7.** Установка для изучения асимметрии реакции избегания рыб при электрической стимуляции  
*Частота синусоидальных электрических колебаний 50 Гц, уровень воды - 12 см, электропроводность 33-38 мСм/м*

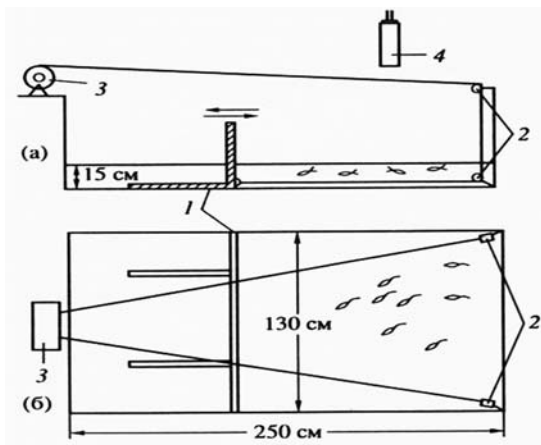
Для тех же целей применяется установка для изучения асимметрии реакции избегания рыб при акустической стимуляции. Она представляет собой круглую емкость из непрозрачного материала, которая располагается над источником звука. Как и в предыдущей установке, запись ведут с использованием видеокамеры.

При неожиданном воздействии раздражителя (звук или ток) тело рыбы изгибается в виде буквы "С", обращенной вправо или влево ("С-старт"). За изгибом следует резкий бросок позволяющий уйти от потенциальной опасности. Данные, полученные при электрической и звуковой стимуляции, носят сходный характер. Это позволяет использовать любую из представленных установок для изучения асимметрии реакции избегания у рыб.

В ходе исследований было показано, что групповая асимметрия одной и той же поведенческой реакции у рыб разных видов нередко имеет противоположный знак. Это может указывать на независимое появление асимметрии в разных таксонах рыб. Знаки асимметрии разных поведенческих реакций у одной и той же особи зачастую не совпадают, но, тем не менее, часто наследуются совместно. Пока остается неизвестным, чем объясняется генетическая связь между асимметрией разных реакций (Непомнящих, Извеков, 2007).

Оборонительное поведение бывает не только индивидуальным, но и групповым (стайным). Для изучения последнего была разработана установка для определения оборонительно-стайного поведения рыб (рис. 8). Она представляет собой бассейн, в который помещается специальная подвижная конструкция, состоящая из деревянной рамы обтянутой капроновой делью и двигаю-

щаяся по направляющим расположенным вдоль дна. Рама передвигается вплотную к боковым стенкам и дну бассейна, в ее нижней части оставлены отверстия для прохождения рыбы из одной части бассейна в другую. Движение рамы осуществляется под действием лебедки и тросов. Уровень воды в аквариуме поддерживается на низком уровне, что способствует распределению стаи рыб в одной плоскости. Наблюдение ведется с использованием видеокамеры, с последующей покадровой обработкой на компьютере.



**Рис. 8.** Схема экспериментальной установки для исследования поведения рыб в условиях изменяющегося объема воды  
а - вид сбоку, б - вид сверху. 1 - подвижный элемент для концентрации рыбы, 2 - блоки, 3 - лебедка, 4 - телекамера

Эксперименты показали, что уменьшение свободного объема воды оказывает влияние на структуру стаи. Сокращение расстояния между отдельными особями в стае до критического (в среднем до 0,3 длины тела) вызывает дискомфорт у рыб и заставляет их метаться и выпрыгивать из воды. Полученные данные хорошо согласуются с общими закономерностями поведения объектов лова в натурном трале (Карпенко и др., 1997).

Таким образом, применение аквариумов и бассейнов необычных конструкций помогает выявить все новые и новые аспекты поведения гидробионтов. Полученные исследователями данные представляют не только теоретический, но и практический интерес. Некоторые результаты научных работ уже достаточно активно используются на практике для управления поведением рыб. Сюда входит обучение молоди рыб, выпускаемой рыбоводными предприятиями, предотвращение засасывания молоди водозаборными сооружениями, управление миграционными путями рыб, а также совершенствование техники и способов рыболовства и аквакультуры.

#### Автор благодарит:

Сотрудников лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН Герасимова Ю.В., Извекова Е.И., Голованова В.К., Свирского А.М., Смирнову Е.С. и др. за помощь в подготовке материала.

#### Литература

**Герасимов Ю.В., Линник В.Д.** Влияние присутствия хищника-засадчика на поведение и условия кормодобывания мирных рыб // Вопр. ихтиол. 1988. Т. 28, вып. 6. С. 1034-1038.

**Герасимов Ю.В., Смирнова Е.С.** Влияние условий среды на ранних стадиях онтогенеза на формирование поведенческой реакции у молоди рыб при искусственном воспроизводстве // Матер. междунар. симпозиума "Тепловодная аквакультура и биологическая продуктивность водоемов аридного климата", Астрахань, 16-18 апр. 2007 / 2007. С. 261-262.

**Голованов В.К.** Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всероссийск. совещ. "Поведение рыб". - Борок. 1996. С. 16-40.

**Карпенко Э.А., Лапшин О.М., Герасимов Ю.В.** Экспериментальные исследования поведения рыб при взаимодействии с элементами тралов в модельных условиях // Вопр. ихтиол. 1997. Т. 37, № 2, с. 253-260.

**Непомнящих В.А., Извеков Е.И.** Асимметрия поведенческих реакций костистых рыб: наследование, адаптивное значение и морфофункциональные корреляты // Вопр. ихтиол. 2007. № 6. С. 827-836.

**Hori M.** Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating fish // Science. 1993. V. 260. P. 216-219.