УДК 597.442-113.4+597.442-153

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВОГО И ПОИСКОВОГО ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ СТЕРЛЯДИ ПРИ ПРУДОВОМ И БАССЕЙНОВОМ ПОДРАЩИВАНИИ

О. Л. Бондарчук, Ю. В. Герасимов

SPECIFIC FEATURES OF FORAGING AND SEARCHING BEHAVIORS IN JUVENILE STERLET RAISED IN THE PONDS AND CONTAINERS

O. L. Bondarchuk, Yu. V. Gerasimov

Длительное развитие молоди осетровых в условиях сенсорной депривации (в заводских бассейнах) приводит к закреплению у нее неадекватных поведенческих навыков. Обоняние и электрорецепция, основные дистантные органы чувств стерляди при поиске корма в естественных условиях, при питании искусственными кормами в бассейнах практически бесполезны. Особенно электрорецепция, которая предназначена для восприятия чрезвычайно слабых электрических полей, генерируемых кормовыми беспозвоночными. Все это не способствует развитию у рыб важнейших адаптивных форм поискового поведения. Интенсивность питания в экспериментальных условиях закопанными в песок личинками хирономид у молоди стерляди, выращенной в прудах, по сравнению с бассейновой оказалась достоверно более высокой (соответственно, 52±9 и 34±6 экз. личинок хирономид за 15 мин). Питаясь на песчаном субстрате зарытыми в него личинками хирономид, молодь стерляди оставляла "воронки" нарушения поверхности субстрата, распределение которых указывает на то, какую тактику поиска она использует. Прудовая молодь, выедая обнаруженное кормовое пятно, практически не делала «холостых клевков» субстрата, о чем свидетельствует количество воронок, равное количеству кормовых частиц в кормовом пятне, и отсутствие воронок на участках без пищи, на что указывают сходные значения агрегированности воронок и корма (12,5 и 13,1 соответственно). Бассейновая молодь осуществляла случайный поиск корма, проводя постоянное механическое тестирование субстрата на содержание пищевых частиц, оставляя воронки как в пределах кормовых пятен, так и на участках без корма (агрегированность воронок – 3,88). Прудовые особи характеризовались более высокой корреляцией рациона с уровнем двигательной (r = 0.71;активности p < 0.01), чем бассейновые (r = 0.17;p = 0.46). Следовательно, прудовые особи, адаптированные к добыче инфауны, использовали пространство селективно, а бассейновые – случайным образом, что значительно снижало эффективность их питания.

искусственное воспроизводство, стерлядь, бассейновая молодь, прудовая молодь, интенсивность питания, двигательная активность

Prolonged cultivation of the young sterlet sturgeons under sensory deprivation conditions (in the hatchery tanks) builds inadequate behavioural skills in fish. Olfaction and electroreception being the major distant sense organs in sterlets when searching for their feed in the wild are almost useless when feeding on artificial diets in the tanks. This applies particularly for the electric sense which serves for detection of extremely weak electric fields generated by the invertebrate food sources. All the above factors hamper the development of some essential adaptive behaviours in sterlet. Thus, in the test environment, when feeding on chironomid larvae burried in the sand, the young sterlets reared in ponds consumed their food more intensively as compared to the fish reared in tanks (52±9 and 34±6 larvae for 15 minutes). Besides, when taking chironomid larvae hidden in the sand, the young fish created conical depressions ("craters") on the sandy substrate, and the distribution of these "craters" clearly indicates their searching tactics. The pond-reared fish feeding on each found food patch made not idle bites on the substrate which is evidenced by the equal numbers of "craters" and food items in the patch. Another evidence is the absence of the "craters" in the foodless areas (12,5 and 13,1 respectively). The tank-reared young fish performed a random search continuously testing the presence of food items in the substrate physically and creating the "craters" both within the food patches and empty areas (aggregation index of "craters" totaled 3,88). Pond-reared young fish displayed higher correlation of the diet level with their locomotor activity (r = 0.71; p < 0.01) than the tank-reared fish (r = 0.17; p = 0.46). Hence, the pond-reared young fish adapted to infaunal feeding used their environment selectively, while the tank-reared fish performed a random search, which markedly lowered their feed efficiency.

artificial reproduction, sterlet, tank-reared fish, pond-reared fish, feeding rate, locomotor activity

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время большинство популяций стерляди находятся в крайне депрессивном состоянии, во многих водоемах она на грани исчезновения или уже исчезла. Для того чтобы восстановить и поддержать естественные запасы, используется методика искусственного разведения [1]. Биотехника разведения и выращивания молоди осетровых рыб для целей воспроизводства в заводских условиях разработана еще в первой половине прошлого века, но ряд положений требуют уточнения.

Ежегодно осетровые заводы выпускают в реки десятки миллионов подросшей молоди, но выживаемость рыбы в естественной среде остается на очень низком уровне. Получение искусственно выращенной молоди, которая могла бы с минимальными потерями адаптироваться к условиям жизни в естественном водоеме, является на сегодняшний день наиболее важной и сложной задачей.

Цель работы — изучение особенностей формирования пищевого и поискового поведения у молоди стерляди (Acipenser ruthenus L.) при заводском выращивании в зависимости от длительности её содержания в заводских бассейнах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сравнительные исследования поведения прудовой и бассейновой молоди стерляди проводили в лаборатории экологии рыб ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН в октябре 2012 г. Объект исследования — стерлядь, выращенная разными

способами: тип 1 — прудовая молодь, высаженная в пруд при навеске 1,5 г с 10 июля по 8 октября 2012 г. (В1), тип 2 — бассейновая молодь, постоянно содержавшаяся в бассейнах завода (В4).

В два аквариума площадью дна 0.8 m^2 , на которое насыпали слой песка, помещали по 5 шт. молоди стерляди разных групп отдельно в каждый аквариум. Трижды в сутки (утром, днем, вечером) в течение 15 мин осуществляли кормление молоди стерляди живыми подвижными личинками хирономид (*Chironomus plumosus* L.) в количестве 60 экз. со средней навеской 7.5 ± 0.11 мг, которые нами закапывались в песок группами по 10 экз. (кормовые пятна) по всей площади аквариумов. После каждого кормления подсчитывали количество съеденных личинок хирономид для оценки интенсивности питания. Поведение рыб во время кормления записывали с использованием видеокамеры на компьютер и затем обрабатывали по специальной программе, позволяющей определить следующие показатели: расстояние, пройденное за время наблюдения, время активного плавания, время нахождения на кормовом пятне и количество посещений кормового пятна.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Эксперименты показали значительные различия в поисковом поведении прудовой и бассейновой молоди (рис. 1). Прудовая молодь проходила большее расстояние за меньшее время, меньше времени она находилась на участках дна с кормом и реже совершала их повторные посещения.

Рыбы передвигаются по случайно выбранной траектории (с длинными прямолинейными перемещениями и редкой сменой направления). При нахождении пищевой частицы они останавливаются и после ее поедания начинают перемещаться, часто меняя направление и обследуя ограниченный участок в районе обнаружения корма. Если новые объекты не обнаруживаются, то частота смены направления снижается и рыба покидает участок, возобновляя прямолинейные перемещения до следующего обнаружения корма.

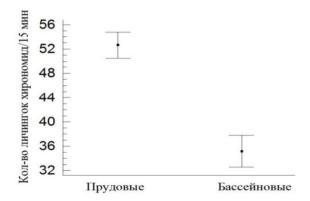


Рис. 1. Интенсивность питания и двигательная активность прудовой и бассейновой молоди стерляди в эксперименте

Fig. 1. Intensity of feeding and locomotor activity in the experiments with juvenile sterlet raised in the ponds and containers

В экспериментальных условиях наибольшее соответствие данной тактической схеме было отмечено у прудовой молоди. При обитании в пруду на естественных кормах ей, в отличие от бассейновой молоди, для насыщения приходится исследовать значительные участки дна. В эксперименте после обнаружения и поедания кормового объекта она сразу начинала обследование прилегающих участков дна и при отсутствии на них корма тут же переходила к дальнейшему поиску, используя длинные прямолинейные перемещения с редкой сменой направления, последовательно изучая всю площадь аквариума.

Бассейновая молодь в течение всего периода содержания в бассейнах подбирала корм со дна бассейна примерно в одних и тех же местах, где этот корм на протяжении всего времени содержания ей задавался (эффект кормушки). Сходное поведение наблюдалось и в экспериментальном аквариуме. После обнаружения и поедания кормового объекта бассейновая молодь стерляди долго оставалась в непосредственной близости от этого места, перемещаясь, часто меняя направление и отказываясь от попыток дальнейшего поиска корма в другой части аквариума (рис. 2).

Это хорошо иллюстрирует следующий эксперимент. При питании на песчаном субстрате зарытыми в него личинками хирономид молодь стерляди оставляла "воронки" – нарушения поверхности субстрата (рис. 2), распределение которых указывает на то, какую тактику поиска она использует.

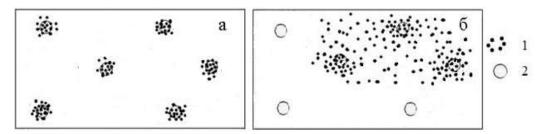


Рис. 2. Распределение нарушений поверхности песчаного субстрата (1) на участках без пищи и с пищей (2) в экспериментах с прудовой (a) и бассейновой (δ) молодью стерляди

Fig. 2. Distribution of disturbances of sand substratum surface (1) at the sites without food and with food (2) in the experiments with juvenile sterlet raised in the ponds (a) and containers (b)

Прудовая молодь, выедая обнаруженное кормовое пятно, практически не делала «холостых клевков» субстрата, о чем свидетельствует количество воронок, равное количеству кормовых частиц в кормовом пятне, и отсутствие воронок на участках без пищи, на что указывают сходные значения агрегированности воронок и корма (11,3 и 10,4 соответственно) (рис. 2, а). Бассейновая молодь осуществляла случайный поиск корма, проводя постоянное механическое тестирование субстрата на содержание пищевых частиц, оставляя воронки как в пределах кормовых пятен, так и на участках без корма (агрегированность воронок — 5,21) (рис. 2, б). Следовательно, прудовые особи, адаптированные к добыче инфауны, использовали пространство более селективно, а бассейновые — случайным образом.

Прудовые особи характеризовались более высокой корреляцией рациона с уровнем двигательной активности (r = 0.83; p < 0.01), чем бассейновые (r = 0.24; p = 0.57).

При визуальном наблюдении за кормлением молоди стерляди было отмечено, что бассейновая молодь стерляди, проплывая около кормового организма (личинки хирономид) даже в нескольких миллиметрах, не хватала его до тех пор, пока не касалась своими усиками. При захвате корма бассейновая особь долгое время держала личинку хирономиды во рту до того, как её проглотить.

Прудовая молодь стерляди на расстоянии обнаруживала кормовой организм, целенаправленно двигалась к нему и при захвате пищи сразу проглатывала ее, а затем приступала к систематическому поеданию корма на обнаруженном кормовом пятне. После выедания всех личинок хирономид в пределах кормового пятна прудовая особь продолжала поиск до обнаружения следующего скопления кормовых организмов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как обитатели донных биотопов, осетровые рыбы полагаются главным образом на тактильное чувство и на другие незрительные сенсорные системы (обонятельную, наружную вкусовую рецепцию, электрорецепцию). Установлено, что у осетровых рыб обоняние играет роль ведущего дистантного органа чувств, с помощью которого они получают информацию о присутствии кормовых объектов и мест их локализации в водоеме [2-4]. Обонятельная чувствительность к пищевым химическим сигналам возникает в онтогенезе осетровых рыб сразу же после перехода молоди к полному экзогенному питанию, а дефинитивный уровень обонятельной чувствительности к пищевым запахам достигается в течение второго месяца жизни [3,5]. Проведенные на молоди осетровых рыб исследования пищедобывательной и оборонительной условно-рефлекторной деятельности показали, что в раннем возрасте (12-20 сут) скорость выработки тех и других условных рефлексов у дикой и заводской молоди севрюги практически одинакова, тогда как в более старшем возрасте (35-50 и 50-70 сут) дикая молодь обучается лучше, и условные рефлексы вырабатываются у нее быстрее, чем у выращенной бассейновым способом [6].

Из всех перечисленных рецепторов в заводских условиях эффективно участвуют в поиске пищи только тактильные и вкусовые. Роль обоняния как дистантного органа чувств при поиске корма в условиях постоянной циркуляции воды в бассейнах, когда запах корма быстро распространяется по всему бассейну, невелика. Практически бесполезны и органы электрорецепции, предназначенные для восприятия чрезвычайно слабых электрических полей природного происхождения [7]. В естественных условиях они позволяют осетровым находить добычу — беспозвоночных, которые эти поля генерируют, но только в живом виде. Кроме того, в условиях завода на эти высокочувствительные рецепторы, вероятно, могут воздействовать сильные электрические поля многочисленных электроприборов (освещение, электромоторы и т.д.), что, очевидно, также не способствует выработке полезных в естественных водоемах условных рефлексов на слабые электрические раздражители.

Отсутствие или недоразвитие поведенческих навыков поиска пищи с использованием обоняния и электрорецепции у бассейновой молоди обуславливает особенности её пищевого поведения в экспериментальных условиях. У прудовой молоди, которая активно использует обоняние и электрорецепцию, при обнаружении кормового пятна сразу несколько кормовых частиц или все это пятно попадали в зону, контролируемую этими органами обоняния рыбы (рис. 3, а). В результате они за одно посещение выедали все кормовое пятно, целенаправленно переплывая от одной кормовой частицы к другой, не прибегая к поиску.

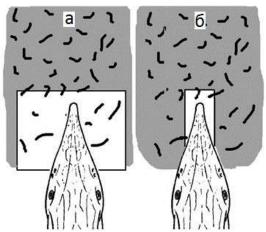


Рис. 3. Соотношение зон (белые прямоугольники), контролируемых органами обоняния у прудовой (слева) и бассейновой особей (схема)

Fig. 3. Proportion of the zones (white rectangles) checked by olfactory organs in the juvenile sterlet raised in the ponds (left) and containers (scheme)

Бассейновые особи, которые в основном использовали тактильные и вкусовые органы чувств, позволяющие обнаруживать корм только при непосредственном контакте с ним (рис. 3, б), после нахождения и схватывания первой кормовой частицы, поиск следующей продолжали, тестируя субстрат случайным образом.

Следовательно, отсутствие или недоразвитие поведенческих навыков поиска пищи с использованием обоняния и электрорецепции значительно снижают эффективность поискового поведения бассейновой молоди стерляди, и особенно негативно это должно отразиться на поиске организмов инфауны, которые, находясь в толще субстрата, плохо регистрируются вкусовыми, и тем более, тактильными рецепторами.

Это объясняет то, что в питании в естественной среде у молоди, три месяца до выпуска содержавшейся в бассейнах, преобладали организмы эпибентоса, их рыбы могли обнаружить с помощью вкусовых и тактильных рецепторов, в то время как доля беспозвоночных инфауны, для поиска которых необходимы обоняние и электрорецепция, была минимальной. В результате спектр питания для этой молоди в наибольшей степени отличался от спектра питания дикой молоди. Вместе с тем у нее были отмечены минимальные индексы наполнения

желудка и, как следствие, отсутствие весового и линейного прироста к концу периода прудового содержания.

Кроме того, после подачи искусственного корма в бассейн часть его в виде мелких частиц остается на поверхностной пленке воды, в результате у бассейновой молоди закрепляется поведение, не свойственное для дикой молоди. Для добывания корма с поверхностной пленки бассейновая молодь часто перемещается под ней кверху брюшком. Подобное поведение в течение всего эксперимента ни разу не было отмечено у прудовой молоди. В естественных условиях перемещение молоди под поверхностью воды кверху светлым брюшком резко повышает ее доступность для рыбоядных птиц.

Трудности с обнаружением закопанных в субстрат личинок хирономид у бассейновой молоди усугублялись тем, что в условиях бассейнов в отсутствие донного субстрата у нее закреплялось поведение, при котором она плавала над дном в среднем на расстоянии 11 мм. Прудовая молодь стерляди опускалась ко дну намного ниже (3 мм), касаясь усиками донного субстрата.

Таким образом, уровень информационной обогащенности среды, в которой выращивается молодь рыб на ранних стадиях онтогенеза, является одним из определяющих факторов, способствующих развитию у нее важнейших адаптивных форм поведения. Длительное развитие молоди в условиях сенсорной депривации приводит к закреплению у нее неадекватных поведенческих навыков, что затрудняет процесс условно-рефлекторного переключения при попадании такой молоди в естественную среду.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ

- 1. Burtsev, I.A. Problems of conserving the sturgeon phylogenetic adaptations at their industrial reproduction while changing the natural selection spectrum // 6th International Symposium on Sturgeon. Book of Abstracts. Posters. October 25-31. Wuhan, China, 2009. P. 103-105.
- 2. Касумян, А. О. Поведенческая реакция молоди осетровых рыб на естественные химические пищевые сигналы / А. О. Касумян, А. А. Кажлаев // Хемочувствительность и хемокоммуникация рыб. Москва: Наука, 1989. С. 167-174.
- 3. Касумян, А. О. Поведенческие ответы ранней молоди Сибирского осетра и севрюги на вещества, вызывающие основные типы вкусовых ощущений / А. О. Касумян, А. А. Кажлаев // Вопросы ихтиологии. − 1993. − № 3. − Т. 33. − С. 427-435.
- 4. Павлов, Д. С. Роль органов чувств при питании молоди осетровых рыб / Д. С. Павлов, Ю. И. Сбикин, И. К. Попова // Зоологический журнал. Москва: Наука. 1970. Вып. 6. С. 872 880.
- 5. Касумян, А. О. Формирование поисковой поведенческой реакции и обонятельной чувствительности к пищевым химическим сигналам в онтогенезе осетровых рыб (Acipenseridae) / А. О. Касумян, А. А. Кажлаев // Вопросы ихтиологии. 1993. №2, Т33. С. 271-280.

- 6. Касимов, Р. Ю. Сравнительная характеристика поведения заводской и дикой молоди осетровых в раннем онтогенезе / Р. Ю. Касимов. Баку: Элм, 1980. 135 с.
- 7. Протасов, В. Р. Введение в электроэкологию / В. Р. Протасов, А. И. Бондарчук, В. М. Ольшанский. Москва: Наука, 1882. 336 с.

REFERENCES

- 1. Burtsev I. A. Problems of conserving the sturgeon phylogenetic adaptations at their industrial reproduction while changing the natural selection spectrum. 6th International Symposium on Sturgeon. Book of Abstracts. Posters. October 25-31. Wuhan, China, 2009, pp. 103-105.
- 2. Kasumjan A. O., Kazhlaev A. A. Povedencheskaja reakcija molodi osetrovyh ryb na estestvennye himicheskie pishhevye signaly [Behavioural reaction of young sturgeon on natural chemical food signals]. *Hemochuvstvitel'nost' i hemokommunikacija ryb* [Chemosensing and chemocommunication of fishes]. Moscow, Nauka, 1989, pp. 167-174.
- 3. Kasumjan A. O., Kazhlaev A. A. Povedencheskie otvety rannej molodi Sibirskogo osetra i sevrjugi na veshhestva, vyzyvajushhie osnovnye tipy vkusovyh oshhushhenij [Behavioural responses of young Siberian sturgeon and stellate sturgeon on the substances exciting main types of taste senses]. *Voprosy ihtiologii*, 1993, vol. 33, no. 3, pp. 427-435.
- 4. Pavlov D. S., Sbikin Ju. I., Popova I. K. Rol' organov chuvstv pri pitanii molodi osetrovyh ryb [The role of sensory organs in feeding of young sturgeon]. *Zoologicheskij zhurnal*, 1970, no. 6, pp. 872-880.
- 5. Kasumjan A. O., Kazhlaev A. A. Formirovanie poiskovoj povedencheskoj reakcii i obonjatel'noj chuvstvitel'nosti k pishhevym himicheskim signalam v ontogeneze osetrovyh ryb (Acipenseridae) [Formation of searching behavioural reaction and olfactive sensitivity to food chemical signals in the ontogenesis of sturgeon (Acipenseridae)]. *Voprosy ihtiologii*, 1993, vol. 33, no. 2, pp. 271-280.
- 6. Kasimov R. Ju. *Sravnitel'naja harakteristika povedenija zavodskoj i dikoj molodi osetrovyh v rannem ontogeneze* [Comparative analysis of behaviour of hatchery-raised and wild young sturgeon in the early ontogenesis]. Baku, Jelm, 1980, 135 p.
- 7. Protasov V. R., Bondarchuk A. I., Ol'shanskij V. M. *Vvedenie v jelektrojekologiju* [Introduction to electroecology]. Moscow, Nauka, 1882, 336 p.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Бондарчук Ольга Леонидовна – Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Ярославская обл., пос. Борок; аспирант лаборатории экологии рыб; E-mail: vasura08@mail.ru

Bondarchuk Olga Leonidovna – I. D. Papanin Institute for biology of inland waters Russian Academy of Sciences, Yaroslavl region, Borok; post-doctoral student of laboratory of fish ecology; E-mail: vasura08@mail.ru Герасимов Юрий Викторович – Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Ярославская обл., пос. Борок; доктор биологических наук, профессор; заместитель директора по науке, заведующий лабораторией экологии рыб; E-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru

Gerasimov Yuriy Viktorovich – I. D. Papanin Institute for biology of inland waters Russian Academy of Sciences, Yaroslavl region, Borok; doctor of biological sciences, professor; deputy director on science, head of laboratory of fish ecology;

E-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru