

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.553.2.591.5

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАЦИОНА НА РЕОРЕАКЦИЮ МОЛОДИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *ONCORHYNCHUS MYKISS*

© 2020 г. Д. С. Павлов¹, В. В. Костин^{1,*}, Е. Д. Павлов¹, А. А. Кравченко¹

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: povedenie@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.09.2019 г.

После доработки 24.09.2019 г.

Принята к публикации 25.10.2019 г.

У молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* в возрасте 4 мес., получающей разный рацион, определена мотивационная компонента реореакции. Показано, что увеличение рациона на 28% от первоначального уровня снижает мотивацию рыб к движению по течению. При многократном (шесть раз в течение 13 сут.) тестировании особей в гидродинамической установке “рыбоход” их реореакция не изменяется.

Ключевые слова: радужная форель *Oncorhynchus mykiss*, рацион, голодание, реореакция.

DOI: 10.31857/S0042875220030157

Пища – один из важнейших факторов, регулирующих физиологическое состояние и миграционное поведение рыб (Olsson et al., 2006; Павлов, Савваитова, 2008; Ferguson et al., 2019). Ухудшение условий питания мотивирует молодь лососёвых (Salmonidae) на поиск новых мест обитания: стимулирует рыб к коротким миграциям вверх или вниз по течению (Zvezdin et al., 2015) либо к миграциям вниз по течению в море (Павлов, Савваитова, 2008). Проведённые ранее эксперименты (Павлов и др., 2010, 2016) в специализированной гидродинамической установке “рыбоход” показали, что голодание в зависимости от его длительности (от 2 до 12 сут) стимулирует молодь лососёвых к изменению поведения в потоке, мотивируя её двигаться либо по течению, либо против него.

Реореакция – сложное явление, которое выражается в направленном по отношению к течению движении рыб (Павлов, 1979; Pavlov et al., 2010). Известно три типа реореакции: положительный (ПТР) – движение рыб против течения, отрицательный (ОТР) – движение по течению, компенсаторный (КТР) – сохранение положения рыб в потоке относительно неподвижных ориентиров. Каждая особь неоднократно проявляет все три типа реореакции, но с разной вероятностью (Пономарева и др., 2017). Соотношение вероятностей проявления типов реореакции (показатель мотивационной компоненты реореакции) отражает наличие и направленность миграционной активности рыб (миграций и кочёвок) (Pavlov et al., 2010).

Цель работы – оценить, влияет ли увеличение рациона на мотивационную компоненту реореак-

ции молоди радужной форели *Parasalmo mykiss* (= *Oncorhynchus mykiss*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперимент проведён в июле–августе 2019 г. на заводской молоди радужной форели в возрасте 4 мес., имевшей до начала эксперимента среднюю длину по Смитту (*FL*) 6.4 см, массу – 4.6 г, а после завершения эксперимента – 7.4 см и 6.8 г. Молодь содержали в аэрируемом бассейне размером 3.0 × 0.6 × 0.6 м, при уровне воды 0.5 м и средней плотности посадки 550 экз/м³. Водообмен составлял ~1/3 объём/сут, температура воды – 13°C, концентрация кислорода в воде ~9 мг/л, освещённость круглосуточно поддерживалась на уровне ~120 лк.

Для определения соотношения типов реореакции использовали модифицированную прямоточную гидродинамическую установку “рыбоход” (Pavlov et al., 2010). Установка представляет собой прямоугольный лоток (200 × 60 см), разделённый поперечными перегородками на девять рабочих отсеков (20 × 60 см) с шириной прохода между отсеками 7 см. Через установку с помощью погружного насоса мощностью 0.5 кВт создавали проток воды; скорость течения в проходах между отсеками составляла 17.2 см/с (2.3 *FL*/с). Для предотвращения выпрыгивания рыб из установки сверху её закрывали сеткой с ячейй 1 см.

В каждом опыте (тесте) акклиматизация молоди составляла 20 мин, а сам опыт – 30 мин. Доля рыб (от общей численности в опыте) в отсеках № 1–4

являлась экспериментальной оценкой вероятности проявления ПТР, в стартовом отсеке (№ 5) – КТР, в отсеках № 6–9 – ОТР. Для определения степени мотивации рыб к перемещению в конкретном направлении рассчитывали индекс контранатантности (I_k) (Павлов и др., 2016), указывающий, в каком направлении относительно течения и насколько в среднем перемещались рыбы в опытах: $I_k = \Sigma(n_i(N_s - i))/(N_s - 1)\Sigma n_i$, где n_i – число рыб в i -том отсеке установки, экз.; N_s , i – номер стартового и i -того отсека установки. I_k изменяется от 1 (все рыбы переместились из стартовой камеры в верхний отсек № 1) до –1 (все рыбы переместились из стартовой камеры в нижний отсек № 9).

Для сравнимости результатов ранее проведённых исследований (Павлов и др., 2010, 2016) с результатами данной работы соотношение типов реореакции определяли поэтапно – в 1-е, 3-и, 6-е, 8-е, 11-е и 13-е сут эксперимента. С этой же целью 60 одних и тех же рыб тестировали на каждом этапе эксперимента. В предыдущих работах повторное использование особей допускалось, так как опытная и контрольная группы рыб подвергались одинаковым манипуляциям. В данной работе сравнение показателей реореакции необходимо было провести на рыбах, которые сначала получали низкий рацион, а затем увеличенный. В этом случае одинаковое число манипуляций возможно только при использовании на каждом этапе эксперимента наивных рыб – первый раз попавших в экспериментальную установку. Поэтому чтобы обеспечить корректность методики и получить сравнимые данные, было одновременно проведено две серии опытов: в 1-й серии для каждого последовательного этапа эксперимента использовали наивных особей, во 2-й все этапы эксперимента выполнены на одних и тех же особях (опытных).

Рыб кормили стартовым кормом “Coppens advance” (ФРГ) с гранулами 0.8 и 1.2 мм. Корм давали один раз в сутки в 19.00 (к этому времени завершались все тесты в “рыбоходе”) в двух разных дозах: в течение первых 5 сут по 0.10 г/экз. в день, а с 19.00 6-х по 13-е сут эксперимента – по 0.13 г/экз. Эти дозы были выбраны так, чтобы рыбы полностью съедали весь предложенный корм. Для каждого дня эксперимента были рассчитаны рационы исходя из модели линейного увеличения массы рыб. Первоначально выбранный рацион (низкий) изменялся в связи с ростом рыб от 1.75% массы тела особей в 1-е сут эксперимента до 1.64% на 6-е сут, а повышенный рацион – от 2.11% на 7-е сут (~28% при сравнении с рационом 6-х сут) до 1.96% на 13-е сут. И низкий, и повышенный рационы были меньше рекомендованного производителем корма для оптимального роста молоди радужной форели (2.09–2.52% при температуре 12–14°C).

Молодь, использованную в разных сериях эксперимента, содержали в одном бассейне, разделённом сетчатой перегородкой на два отделения – одно для наивных рыб, а другое для опытных. Первоначально все рыбы (360 экз.) были в одном отделении бассейна (для наивных рыб). В первый день эксперимента на наивных особях провели шесть тестов, после которых их помещали в ранее пустовавшее отделение, сформировав таким образом группу для 2-й серии опытов из 60 опытных особей. Эти 60 экз. и использовали в “рыбоходе” в каждый из последующих дней эксперимента.

В следующие дни проведения опытов в “рыбоход” чередовали тесты с рыбами из 1-й и 2-й серий. Наивных особей после тестов в установке пересаживали в другой бассейн, они более не участвовали в эксперименте. Для исключения повторного использования в течение суток одних и тех же опытных особей после теста их временно помещали в садок объёмом 0.06 м³, расположенный в том же отделении бассейна, в котором их содержали. В целом за день проводили 12 опытов на 120 особях.

Статистический анализ материала проводили с использованием *H*-критерия Краскела–Уоллиса (непараметрического дисперсионного анализа), критерия Стьюдента для долей (Лакин, 1973) и коэффициента корреляции Кендалла.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты эксперимента показали, что проявления типов реореакции у наивных и опытных рыб оказались сходными (таблица). Различия в величинах вероятностей для каждого типа реореакции в каждые сутки эксперимента у них оказались недостоверными ($p > 0.05$, критерий Стьюдента для долей). Также недостоверными были и различия между этими рыбами по I_k ($p = 0.53$, *H*-критерий Краскела–Уоллиса). Это указывает на отсутствие изменений реореакции рыб при повторном использовании особей в установке. При увеличении рациона значения I_k достоверно повысились как у наивных ($p = 0.038$), так и у опытных рыб ($p = 0.025$).

У молоди радужной форели в течение эксперимента (независимо от изменения рациона) преимущественно были выражены динамические типы реореакции (ПТР, ОТР). При всех использованных рационах средняя величина вероятности КТР (0.07) была одинаковой, а изменилось соотношение динамических типов реореакции (рис. 1).

При увеличении рациона рыбы стали чаще перемещаться против течения и реже – по течению ($p < 0.01$, здесь и далее по критерию Стьюдента для долей). При низком рационе рыбы чаще ($p < 0.001$) двигались по течению, чем против него. При повышенном рационе они стали больше двигаться

Вероятности проявления типов реореакции у наивной и опытной молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss*

Время, сут.	Рацион, % от массы тела	Наивные особи			Опытные особи		
		ПТР	КТР	ОТР	ПТР	КТР	ОТР
1	1.75	0.35	0.08	0.57	—	—	—
3	1.71	0.36	0.02	0.62	0.30	0.08	0.62
6	1.64	0.30	0.07	0.63	0.38	0.08	0.54
8	2.08	0.52	0.05	0.43	0.47	0.05	0.48
11	2.00	0.42	0.10	0.48	0.42	0.07	0.51
13	1.96	0.40	0.08	0.52	0.43	0.05	0.52

Примечание. Типы реореакции: ПТР – положительный, КТР – компенсаторный, ОТР – отрицательный.

против течения, а различие между вероятностями проявления ОТР и ПТР стало недостоверным ($p > 0.05$). Соотношение динамических типов реореакции хорошо отражает I_k (рис. 2). Изменение индекса контранатантности проходило синхронно с изменением рациона. Коэффициент корреляции Кендалла ($0.99, p = 0.005$) оказался близким к единице. У рыб при низком рационе I_k варьировал в пределах $-0.24...-0.20$, а при увеличенном – от -0.12 до -0.02 . По H -критерию Краскела–Уоллиса I_k достоверно ($p = 0.0019$) различался при разных рационах. Внутри периодов низкого и увеличенного рационов достоверные различия по I_k не обнаружены: с 1-х по 6-е сут $p = 0.86$, а с 8-х по 13-е $p = 0.14$. На 8-е сут эксперимента (2-е сут после увеличения рациона) величина I_k достигла максимума, затем немного снизилась. При этом различия между I_k при рационах в 1-е, 3-и, 6-е сут и в 11-е и 13-е сут оставались достоверными ($p = 0.027$).

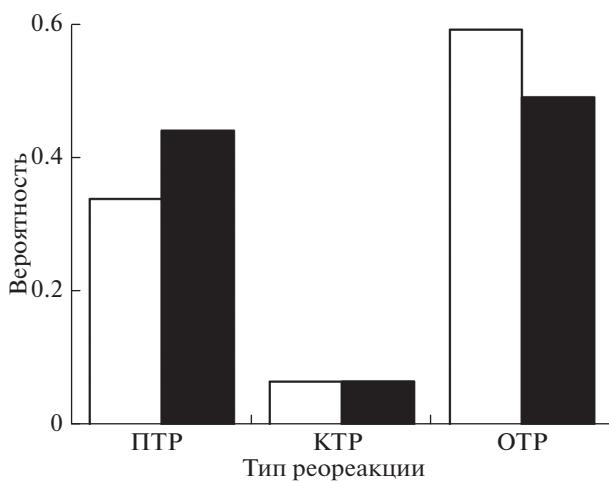


Рис. 1. Вероятность проявления типов реореакции у молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* при низком (□) и повышенном (■) рационе. ПТР – положительный, КТР – компенсаторный, ОТР – отрицательный типы реореакции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты показывают, что в зависимости от рациона поведение рыб в потоке воды изменялось. Первоначальный рацион был заметно ниже (на 16–30%) рекомендованного производителем корма для оптимального роста молоди радужной форели и мотивировал её преимущественно на движение по течению. Такое поведение является первичной реакцией рыб на голодание (Павлов и др., 2010, 2016). По-видимому, это связано с тем, что использованный рацион не соответствовал потребностям рыб и у них начала формироваться мотивация к покатной миграции. Увеличение рациона на 28% – до уровня близкого к рекомендованному – привело к тому, что особи практически в равной степени стали двигаться как против течения, так и по нему. Такое поведение рыб в потоке воды характерно для динамического способа сохранения места обитания (Пономарева и др., 2017), т.е. мотивация к покатной миграции больше не проявлялась. Это согласуется с тем, что кормление плотвы *Rutilus rutilus* прерывает или снижает интенсивность вечернего выхода личинок на поток – начального этапа их покатной миграции (Кириллов, 2007; Павлов и др., 2007). Голодание (недостаток пищи) является

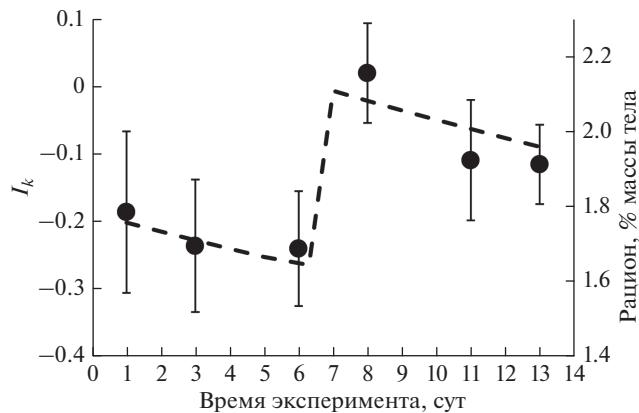


Рис. 2. Влияние рациона на индекс контранатантности (I_k) молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss*: (●) – среднее значение I_k и его ошибка, (—) – рацион.

ся одной из причин начала нагульной миграции, а увеличение рациона можно рассматривать как причину её приостановки.

В целом изменение рациона быстро меняет реореакцию рыб, что отражает и высокая степень корреляции между рационом и индексом контранатантности. Время, необходимое для изменения реореакции в ответ на изменение рациона, оказалось одинаковым (2 сут) как при голодании рыб (Павлов и др., 2010, 2016), так и при небольшом увеличении рациона (на 28%) в наших экспериментах. То есть скорость изменения мотивационной компоненты реореакции не зависит от направления изменения рациона – его увеличения или уменьшения. Ранее (Павлов и др., 2016) было установлено, что голодание снижает индекс контранатантности молоди радужной форели с положительного на отрицательный. Разница по индексу контранатантности при низком и увеличенном рационах (~0.2) меньше, чем разница между сытыми и голодными рыбами (~0.3) в предыдущих экспериментах (Павлов и др., 2016). Следовательно, чем меньше у рыб удовлетворена потребность в пище, тем выше у них мотивация к покатной миграции.

Известно (Olsson et al., 2006; Павлов, Савваитова, 2008; Ferguson et al., 2019), что лососевые выбирают проходную жизненную стратегию в том случае, если условия обитания в реке неблагоприятны, в частности, из-за снижения количества корма. Такие рыбы характеризуются преобладанием ОТР (Павлов и др., 2010) по сравнению с особями, выбравшими резидентную жизненную стратегию. Повышение рациона на 28% в нашем эксперименте снижает мотивацию радужной форели к покатной миграции. Вероятно, заметное увеличение рациона в период формирования у рыб анадромной жизненной стратегии может не только снижать их миграционную активность, но и активировать механизм десмолтификации, сопутствующий сохранению места обитания.

Как показали результаты исследования, молодь радужной форели не изменяет свою поведение в установке “рыбоход” при многократном тестировании (шесть раз в течение 13 сут). Этот результат хорошо согласуется с ранее полученными данными на нескольких видах рыб, свидетельствовавшими о том, что поведение в “рыбоходе” определяется мотивацией рыб, возникшей до их помещения в данную установку (Павлов и др., 2010; Pavlov et al., 2010; Zvezdin et al., 2015). Низкий рацион вызывает миграцию молоди радужной форели преимущественно по течению, а увеличение рациона снижает мотивацию к покатной миграции, и их реореакция становится характерной для особей, сохраняющих своё место обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Племенному форелеводческому заводу “Адлер” за предоставленную молодь радуж-

ной форели; А.О. Касумяну (МГУ) за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кириллов П.И.* 2007. Экспериментальные исследования влияния условий питания личинок плотвы на их двигательную активность при выходе на течение // Вестн. ТвГУ. Сер. Биол. экология. Вып. 5. С. 103–107.
- Лакин Г.Ф.* 1973. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Павлов Д.С.* 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А.* 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.* 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 211 с.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю.* 2010. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 251–261.
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Костин В.В., Ганжа Е.В.* 2016. Реореакция молоди радужной форели при воздействии сурфагона // Онтогенез. Т. 47. № 2. С. 110–116. <https://doi.org/10.7868/S0475145016020075>
- Пономарева В.Ю., Павлов Д.С., Костин В.В.* 2017. Разработка и апробирование методики исследования соотношения типов реореакции рыб в кольцевом гидродинамическом лотке // Биология внутр. вод. № 1. С. 100–108. <https://doi.org/10.7868/S0320965217010156>
- Ferguson A., Reed T.E., Cross T.F. et al.* 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment // J. Fish Biol. V. 95. № 3. P. 692–718. <https://doi.org/10.1111/jfb.14005>
- Olsson I.C., Greenberg L.A., Bergman E., Wysujack K.* 2006. Environmentally induced migration: the importance of food // Ecol. Lett. V. 9. № 6. P. 645–651. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00909.x>
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu.* 2010. On methods of determination of the rheoreaction type in fish // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 977–984. <https://doi.org/10.1134/S0032945210110020>
- Zvezdin A.O., Pavlov D.S., Kostin V.V.* 2015. On the mechanism of orientation and navigation of sockeye salmon underyearlings (*Oncorhynchus nerka* Walb.) during feeding migration in the inlet–lake–outlet system // Inland Wat. Biol. V. 8. № 3. P. 287–295. <https://doi.org/10.1134/S1995082915030189>