

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені В.Н. КАРАЗИНА
Біологічний факультет
Кафедра зоології та екології тварин

Кваліфікаційна робота
здобувача другого (магістерського) рівня вищої освіти
за темою:

**ПОВЕДІНКОВІ СТРАТЕГІЇ УНИКНЕННЯ ХИЖАКА У
РІЗНИХ ГРУП ПРІСНОВОДНИХ РИБ**

Спеціальність (спеціалізація) 091 Біологія та біохімія
Освітня програма Біологія


Виконавець: _____ Михайло Черкащенко


Науковий керівник: _____ Геннадій Гончаров

Харків 2025

АНОТАЦІЯ

Черкащенко М.Р. Поведінкові стратегії уникнення хижака у різних груп прісноводних риб. – Магістерська робота. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, кафедра зоології та екології тварин, Харків, 2025.

Магістерська робота викладена на 65 сторінках, що включає в себе наступні розділи: зміст, вступ, основна частина, результати дослідження, обговорення, висновки та список використаної літератури. Дана робота включає 6 таблиць, 2 рисунки, 37 використаних джерел.

Робота присвячена вивченню поведінкових стратегій прісноводних риб уникнення хижака (антипредаторні стратегії) в системі, схематично описує як “хижак- здобич” в лабораторних умовах. Об’єктом дослідження виступили змішані між собою зграї молоді *Rutilus Rutilus* та *Carassius gibelio* у присутності хижих риб - *Esox lucius*, *Perca fluviatilis* за змінних умов середовища. За мету в роботі було поставлено виявлення та порівняння поведінкових стратегій уникнення хижака у видів *R. rutilus* та *C. gibelio* за зміни освітлення, структурованості простору акваріуму та гідродинамічних умов.

Спостереження було проведено в обладнаному акваріумі, об’ємом, близько 300 літрів із контрольованою системою освітлення, роботою фільтра та наявністю рослинного укриття у вигляді двох кущів *Ceratophyllum demersum*. Поведінка риб фіксувалася за допомогою відео- та фотозйомки. За допомогою кадрового аналізу було виділено та кількісно описано основні антипредаторні патерни поведінки прісноводних риб, такі як: формування змішаної міжвидової зграї, колективну втечу від хижаків, збільшення дистанції в системі

“згряя-хижак”, ущільнення зграї, хаотичний розпад змішаної міжвидової зграї та переоб’єднання після атаки хижака.

Було помічено, що змішана згряя *R.rutilus* та *C. gibelio* формувалася успішно у більшості серій експерименту. Найчастішою реакцією на наближення хижака стала класична реакція колективної втечі в бік укриття та збільшення дистанції із хижаком. Умови освітлення та структурованість акваріумного простору суттєво впливали на стабільність зграйної системи - за наявності укриття та присутності денного світла, поведінка *R. Rutilus* та *C. gibelio*, будучи змішаними між собою, була стабільнішою та скоординованою, на відміну від умов у темряві та при червоному світлі.

Ключові слова: Rutilus rutilus, Carassius gibelio, Esox lucius, Perca fluviatilis, антипедаторна поведінка, згряя, укриття, освітлення

Вступ	4
РОЗДІЛ I. ОГЛЯД І АНАЛІЗ НАУКОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ	
1.1. Антипредаторна поведінка у риб як форма адаптації.....	6
1.2. Колективні реакції на хижака та зграйна поведінка риб.....	9
1.3. Вплив внутрішньовидової конкуренції між рибами на їх поведінку (та вплив внутрішньовидової конкуренції між рибами на їх поведінку при хижакові).....	11
1.4. Сенсорні системи та сприйняття загроз.....	13
1.5. Вплив щільності зграї на швидкість реакцій риб стосовно подразника та просторові реакції риб.....	19
1.6. Морфологічні та фізіологічні адаптації риб для уникнення хижака.....	21
РОЗДІЛ II. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ	
2.1 Загальні відомості про умови утримання та проведення експерименту.....	25
2.2. Об'єкти дослідження.....	27
2.3. Матеріали дослідження.....	32
2.4. Підготовка риб до експерименту та акліматизація.....	38
2.5. Схема та етапи проведення експерименту.....	39
2.6. Методи відеоспостереження.....	41
2.7 Методи реєстрації поведінкових реакцій.....	43
2.8. Методи обробки та аналізу отриманих даних.....	45
РОЗДІЛ III. РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ	
3.1. Формування змішаної зграї <i>Rutilus rutilus</i> та <i>Carassius gibelio</i> після запуску	46
3.2. Первинні антипредаторні реакції змішаної зграї.....	50
3.3. Вторинні антипредаторні реакції змішаної зграї.....	52
3.4. Вплив умов середовища на реалізацію антипредаторних патернів.....	55
ВИСНОВКИ.....	56
ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ.....	57

Вступ

З еволюційною появою хижацтва фауна нашої планети була вимушена адаптуватися, щоб зберегти своє існування. У середовищі, де виживання часто залежить від швидкості реакції, здатності вчасно сховатися або передбичати дії супротивника у вигляді організму, який намагається тебе з'їсти, різноманітна фауна розробила цілий набір будь-яких можливих стратегій задля уникнення смертельних загроз від хижаків. Саме тиск хижих організмів став одним із найрушійших факторів, який зміг сформувати різноманітні поведінкові, морфологічні і фізіологічні адаптації у живих організмах сучасності.

В нашому випадку, водне середовище, із своєю складною структурою і обмеженою можливістю для втеч стало висококонкурентним середовищем постійної взаємодії хижак–жертва, де ці ролі іноді можуть дуже непередбачувано мінятися місцями один з одним. У риб (лат. *Pisces*) ця боротьба зазнала дуже виразних і різноманітних форм. Тут - у воді, успіх виживання залежить від прозорості, глибини та освітлення води; звук і запах поширюються зовсім не так, як у повітрі. Тут боротьба набуває дуже унікальних рис - щоб вижити, риби розвинули різноманітні способи уникнення небезпеки: від складних реакцій поведінки до морфологічних видозмін, що зменшували ризики бути спійманим.

Ці стратегії поведінки уникнення хижаків стали результатом природного відбору не одне тисячоліття. Риби, які здатні вчасно реагувати на загрозу, збиралися у групи, змінювали вектор свого руху або зменшували активність у певну пору доби або навіть

сезону, мають більше шансів вижити та передати свої гени наступним поколінням вперед. Саме так сформувалися складні репертуари реакцій, від, наприклад, блискавичних вигинів тіла у бік різких відхилень тіла в сторону або до тривали адаптаційних змін у своїй поведінці та власній фізіології.

Ключову важливу роль у цьому процесі відіграло сприйняття навколишнього середовища. Для риб є важливими не лише зорові сигнали, але й хімічні подразники та зміни водної течії. Риби здатні розпізнавати присутність хижака поруч за зовсім ледь помітними ознаками: за запахом; за тінню; за рухом;. Така надзвичайна чутливість у риб і стала результатом тривалого співмешкання різних видів у спільному середовищі. Хижаки та “жертви” постійно вдосконалюють свої можливості, такі собі “перегони озброєнь”: перший - щоб не бути поміченим і вчасно влучити у здобич, другий - щоб вчасно відчутти небезпеку та удачно її уникнути. Цей еволюційний “збройний конфлікт” триває й надалі сьогодні та буде тривати не одну тисячу років, проявляючись у кожній водоймі, де взаємодіють різні трофічні рівні організмів.

Вивчення поведінкових стратегій уникнення хижаків рибами є надзвичайно важливим для сучасної біології, в нашому випадку, іхтіології. По-перше, воно дає нам краще бачення закономірності функціонування водних екосистем і взаємозв'язки між видами. По-друге, подібні дослідження несуть за собою прикладне значення, бо отримані знання та дані широко використовуються у риболовстві, приватному рибництві на відповідних господарствах, відновленнях популяцій, управлінні водними ресурсами, тощо. В кінці кінців, поведінка риб є доволі

зручним індикатором стану водного середовища, бо будь-які зміни у рівні стресу тварин, забруднення або інколи наявність сторонніх різноманітних подразників дуже швидко відображаються на їхніх реакціях у відповідь.

Також, варто зазначити, сучасна іхтіологія розглядає поведінкові механізми риб, як ключ до кращого розуміння більш глобальних процесів, зокрема адаптацій, еволюції та формування біорізноманіття. Адже навіть найменш помітні зміни у поведінці окремих особин можуть суттєво впливати на структуру всієї популяції та її успішність у конкуренції з іншими видами, а врешті - на саму стабільність водної екосистеми в цілому, будучи її важливою та невід'ємною складовою в цілому.

Мета роботи - Виявлення та порівняння поведінкових стратегій “уникнення хижака” у *Rutilus rutilus* та *Carassius gibelio* за різного впливу хижих риб та умов середовища існування

Для досягнення мети було поставлено наступні завдання:

1. Визначити антипредаторні патерни поведінки *Carassius gibelio* та *Rutilus rutilus*
2. Порівняти антипредаторні реакції *Carassius gibelio* та *Rutilus rutilus* на хижаків із різними типами полювання у незмінних умовах середовища мешкання
3. Проаналізувати вплив освітлення, наявності течії та сторонніх вібрацій та структурованості простору на антипредаторні патерни поведінки.

Розділ I. ОГЛЯД І АНАЛІЗ НАУКОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Антипредаторна поведінка у риб як форма адаптації

Як і було зазначено у вступі, у природних водоймах виживання риб сильно залежить від великої кількості чинників, зокрема тих, які мають ключове значення в здатності своєчасно помітити хижака та адекватно і успішно на нього відреагувати. Поведінкові стратегії, які надають риbam можливість уникати загроз з боку хижаків, відіграють надзвичайно важливу та, навіть, ключову роль. У статті Álvarez та Nicieza (2003) було детально досліджено, як досвід та умови вирощування річкової форелі (*Salmo trutta Linnaeus, 1758*). Дослідниками було порівняно диких мальків, які мешкали у природних водоймах, з рибами, які були вирощені у розплідниках, де контакту з хижаками бути не могло. Результати їх дослідження виявилися доволі показовими, а саме: дикий молодняк Кумжі проявляв комплексні поведінкові реакції, користуючись різноманітними укриттями, змінюючи свою добову активність та демонструючи високий рівень обережності у поведінці при появі хижака. Водночас із цим, вирощені у розплідниках риби виявилися набагато менш чутливими та необережними при загрозі, абсолютно майже ніяк не змінюючи своєї поведінки і залишаючись активними вдень, навіть коли поряд знаходилася загроза у вигляді хижака [1].

Такий доволі яскравий контраст є маркером важливості індивідуального досвіду як ключового фактора формування стратегій уникнення загрози в обличчі хижака. Дика молодь *Salmo trutta*, яка постійно стикалася з реальними загрозами для життя з боку інших риб, навчилася швидко розпізнавати сигнали небезпеки для себе - зміни рухів хижої риби, водні коливання та хімічні сигнали - і відповідно оперативно на них реагувати. Тобто, вони здатні адекватно обирати укриття, корегувати свою траєкторію руху і тимчасово знижувати власну активність у моменти, коли є найвищою імовірність зустрічі з хижаками [1].

З вищесказанного випливає, що у вирощених з штучних розплідників риб таких механізмів захисту нема, або вони дуже слабо виражені. В умовах контрольованого середовища, де хижак був виключений, природний відбір не стимулював розвиток антипредаторних стратегій у молодняка Кумжі (*Salmo trutta Linnaeus, 1758*). І як результат цього, мальки залишалися доволі активними, навіть у присутності хижих риб, майже не користуючись укриттями і демонстрували доволі високий рівень ризикової поведінки. Це можна розглядати як доказ того, що стратегії уникнення хижака у риб формуються не лише на генетичному рівні, а й конкретному досвіді під час життя у різних ситуаціях, коли настає загроза життю з боку інших тварин [1].

Також, автори статті приділили велику увагу добовому ритму активності молоді *Salmon trutta*: У диких мальків можна було спостерігати природні пристосування до певного часу доби, наприклад, в присутності хижака риби знижували свою активність вдень і ставали більш активними саме вночі, задля зменшення імовірності зустрічі із хижаком. Це

наглядно демонструє, що уникання хижака є не тільки миттєвою реакцією на небезпеку, а й результатом складної утвореної антипредаторної стратегії, в якій враховано часові та просторові аспекти середовища. У цей же час вирощені в розплідниках риби не проявили подібної адаптації, залишаючись активними незалежно від присутності хижака та часу доби. Отже, досвід контакту з хижаками просто необхідний задля формування адаптивного добового ритму [1].

В додачу, дослідження також підкреслює велике значення між еволюційно сформованими та власне набутими поведінковими механізмами. Дикий молодняк має базовий еволюційний репертуар адекватних реакцій на загрозу, але для його більш ефективного застосування необхідний життєвий досвід, який дозволяє оцінити реальний рівень ризику та корегувати поведінку. Отже, знову таки, антипредаторна поведінка у риб є результатом комплексом взаємодії інстинктів та навчання [1, 8, 9].

1.2 Колективні реакції на хижака та зграйна поведінка риб

У природних водоймах виживання для риб більшою мірою залежить не тільки від фізичних характеристик, наприклад, швидкість та сила, а насамперед від здатності вчасно помітити загрозу та так само своєчасно на неї адекватно відреагувати. В межах цього контексту, колективні стратегії, які дозволяють рибі знизити ризик бути схопленою хижаком, відіграють надважливу роль у підтримці популяційних та екологічних процесів. Наступна розглянута стаття в цій

дипломній роботі є стаття “Doran, C., Bierbach, D., Lukas, J., & Krause, J. (2022). Fish waves as emergent collective antipredator behavior.”. Ця стаття детально досліджує явище, яке іменується як “рибні хвилі” (англ. “fish waves”). Це є яскравим прикладом поведінки, що виникає у результаті колективних взаємодій між окремими особинами і має адаптивне значення для усієї зграї в цілому [23].

Автори вищезазначеної статті вели спостереження за рибами в нормальних природних умовах та робили аналіз, як саме виникають і функціонують хвильові рухи, коли риби стикаються з хижаками, наприклад, птахами. Ними (авторами) було встановлено, що хвильові рухи не утворюються випадково, а є доволі високорегульованими ритмічними і координованими, які виконували сотні, а іноді тисячі індивідів. Під час таких хвиль риби синхронно змінювали глибину занурення себе у воді, напрямок руху і швидкість. Створений завдяки цьому ефект ускладнює хижаку точне місцезнаходження положення окремої здобичі [23].

Результати дослідження продемонстрували, що ця колективна “хвильова” поведінка риб має безпосередній вплив на ефективність полювання хижаків на них. Птахи - хижаки, які спостерігали за хвилями, були змушені відкладати свою атаку на рибу або змінювати свою позицію, що неабияк зменшувало їх шанси на успішне полювання. Також було зазначено, що імовірність захоплення окремих риб зменшувалася з ростом кількості синхронізованих хвиль, а частота атак з боку хижака падала пропорційно рівню координації зграї. Ці “хвилі” не просто сигналізують про загрозу, а й створюють колективний захист,

підвищуючи виживаємість усієї групи [23].

В статті особливе значення має те, що рибні хвилі виникають як “emergent phenomenon” - окремі особини не обирають цю стратегію свідомо або самостійно, але взаємодія між індивідами призводить до формування глобальної поведінкової моделі, що має захисне значення. Тобто, навіть якщо якась окрема риба слабка або повільно, її виживання значно підвищується завдяки участі у цьому колективному захисному механізмі [23].

Завдяки роботі [23], видно, що колективна поведінка зграї риб підвищує виживаність окремих індивідів. Однак, крім таких масованих групових стратегій, важливу роль у виживанні риб відіграють взаємодії між особинами одного виду, тобто внутрішньовидова конкуренція та координація поведінки на локальному рівні. Ці аспекти детально розглянуті вже у дослідженні “Tadesse SA. (2018). The effects of competition (intra– specific and inter–specific) and predation on the distribution, abundance, and fitness of guppy fish (*Poecilia reticulata*).”, в якому демонструється вплив щільності популяції та внутрішньовидові взаємодії впливають на розподіл та чисельність, а також і життєздатність риб у присутності хижака.

1.3. Вплив внутрішньовидової конкуренції між рибами на їх поведінку (та вплив внутрішньовидової конкуренції між рибами на їх поведінку при хижакові)

Автор поставив собі за мету вивчити, наскільки зміни щільності популяції та наявності конкурентів, можуть впливати на поведінку та виживаність групи гуппі (*Poecilia reticulata*

Peters, 1859). Задля цього групі утримувалися в лабораторних умовах у різних один від одного варіантах утримання для експерименту, а саме: без присутності хижаків та конкурентів; з присутністю конкурентів; з присутністю хижаків. Також окремо було досліджено “комбінований” ефект конкуренція + хижацтво. Це поєднання умов дозволило оцінити не тільки індивідуальні реакції, а й поведінкові взаємодії між індивідами, що стають критично важливими у присутності загрози для себе [3].

В результатах цієї роботи видно, що внутрішньовидова конкуренція має суттєвий вплив на поведінку риб та на їх виживаємість. Збільшення щільності популяції призвело до активнішої конкуренції за ресурси, наприклад їжа, укриття, тощо. В свою чергу це підвищило рівень стресу та знизило життєздатність окремих особин *Poecilia reticulata Peters, 1859*. Групі були змушені демонструвати більш активну поведінку у пошуку їжі для себе та захищати свою територію, що значно знижувало ефективність антипредаторних стратегій, оскільки великий відсоток їхньої уваги був відведений на внутрішньовидові взаємодії [3].

У експериментальних акваріумах присутність хижаків значно ускладнила поведінку риб. *Poecilia reticulata* продемонстрували підвищену обережність, обмежували свою рухливість та частіше використовували укриття, що є класичним проявом адекватної антипредаторної поведінки у риб. У поєднанні з високою щільністю популяції внутрішньовидова конкуренція змінила їх реакції, а саме: риби були вимушені балансувати між потребою захистити себе від хижаків та боротьбою за ресурси серед своїх побратимів. Чудова

демонстрація того, що взаємодії плану “риба-риба” та “риба-хижак” є багаторівневим і складним природним механізмом, який визначає виживаність окремих особин і популяції загалом [3].

Неймовірно цікавою є помічена закономірність комбінованого ефекту конкуренції і хижацтва. У випадках, коли одночасно підвищувалася щільність популяції *Poecilia reticulata* і був присутній хижак, було помічено, що життєздатність риб знижувалася найсильніше. Це свідчить про синергію дій факторів, коли конкуренція між особинами підсилює вплив хижака і навпаки. В таких умовах гупі часто змінювали свій просторовий розподіл, більш концентруючись біля укриттів або демонстрували колективні маневри для зниження ризику бути атакованим хижаком, тобто, внутрішньовидові взаємодії прямо впливали на ефективність антипредаторних стратегій [3].

1.4 Сенсорні системи та сприйняття рибою загрозу

Цікавою та показовою є робота **Tang et al.(2017)**. The behavioral response of prey fish to predators: the role of predator size” у контексті вивчення захисних поведінкових стратегій проти хижаків присвячена реакціям “риб жертв” на присутність хижаків різного розміру. У цій роботі автори спробували з’ясувати чи має значення відносна величина хижої риби у сприйнятті загрози з боку жертви, і як це впливає на її рішення у поведінці. Очевидним було би, що більша хижа риба має лякати “мирну” значно сильніше, однак результати показали зовсім іншу картину.

У досліді використали чорного коропа (*Mylopharyngodon piceus*), як мирну жертву та змієголова (*Channa argus*) - як хижака.

У спеціально зібраних акваріумних умовах, коропів розміщували в центральній зоні, тоді як змієголови перебували у кільцевому просторі навколо них, відділені прозорою перегородкою від своїх “жертв”. Ця схема дозволила фіксувати реакції коропів на присутність небезпеки з боку змієголовів без прямої загрози нападу для перших. Дослідниками було детально виміряно, як змінюється поведінкова активність риб, детальніше: загальний час руху, середня швидкість, пройдена відстань, відстань до меж ацени, а також, який риби проводили у русі або в стані нерухомості [5].

Коли у полі зору коропів з’являвся хижак (Змієголов), “мирна” риба відразу демонструвала типову реакцію уникнення - це різке скорочення активності, короткі метання, після яких завмирала. В середньому час активних рухів зменшувався на 30-40%, а загальна пройдена відстань майже наполовину. Це свідчило про класичну поведінкову стратегію, коли жертва намагається залишитися непомітною для потенційного нападника. Таке “завмирання” є абсолютно природним продовженням еволюційного принципу мінімізації ризику. “Якщо не рухаєшся - зменшуєш шанси бути поміченим” [5].

Особливо було цікаво, що незалежно від того, чи була хижа риба більшою за жертву, чи мав схожі розміри реакція залишалася приблизно такою ж. На перший погляд це незвично - більший хижак повинен викликати у своєї жертви більший страх. Проте, як зазначають автори, це може свідчити про узагальнене сприйняття загрози: для жертви найбільш головним сигналом являється не розмір, а сама присутність потенційної загрози з боку хижого індивіда. Кажучи інакше, риба не так оцінює ризик за

логією, а реагує більш інстинктивно, тобто, як тільки у полі зору з'являється силует хижака, вмикається однаковий набір рефлексів та реакцій, що включає скорочення рухової активності та тримання безпечної дистанції (Tang et al., 2017). У межах цього експерименту риби також продемонстрували зміни в орієнтації у просторі, вони намагалися триматися ближче до дна акваріуму або до його стінок, уникаючи відкритого простору. Це добре узгоджується з типовими природними моделями уникнення хижих риб, бо у відкритій воді ризик для мирної риби бути поміченою неймовірно вищий, тоді як біля укриття або дна шанси на їх виживання зростають.

Навіть в штучних умовах в лабораторії цей інстинкт залишився абсолютно незмінним. [5].

Результат експерименту дозволяє цілком зробити важливий висновок про механізми сенсорного розпізнавання навколишньої загрози. Оскільки між розмірами хижака і силою реакції “жертви” не спостерігалось якоїсь істотної різниці. Можливо, риби спираються не тільки на візуально зчитану інформацію, а й на інші канали сприйняття - наприклад, коливання води та хімічні сигнали або специфічні рухи хижих видів. Це значить, що антипредаторні стратегії є багатокomпонентними. Узагальнюючи можна цілком сказати, що це дослідження продемонструвало одну із ключових закономірностей у поведінці присноводних видів риб, тобто, загроза хижака, незалежно від її ступеня, автоматично запускає в організмі жертви низку вроджених захисних реакцій від хижаків, які спрямовані на мінімізацію ризику контакту [5].

У дослідженні “Rodriguez-Pinto et al. (2024) "Environmental

impact on visual perception modulates behavioral responses of schooling fish to looming predators”. Увага зосереджена зокрема на тому, що навколишні умови середовища - такі як освітлення, прозорість води, наявність зважених частинок, які впливають на зорове сприйняття риб і, відповідно, на їхню поведінку під час зустрічі з потенційними хижаками. На перший погляд, це питання може здатися технічним або вузьким, але воно, насправді воно відкриває цілий пласт розуміння яким саме чином риби бачать небезпеку і як змінюють свої реакції в залежності умов, у яких риби опинилися.

Авторами було ведено спостереження за зграями риб, як саме на них впливають зовнішні подразники, що імітували рухи хижака. Під час цього проявилася вкрай цікава закономірність: поведінка риби не є сталою, вона виявилася доволі пластичною. Ця пластичність напряду залежить від якості отримуваної візуальної інформації. У прозорій воді, де видимість була доволі висока, риби помічали “напад” хижака -заздалегідь і продемонстрували координовані реакції уникнення - зграя щільно згуртовувалася та здійснювала синхронні розвороти, утворювала щільний шар із чітко узгодженими між собою рухами. Як і було описано вище, це допомагає рибі, зменшуючи шанси хижака на успішне піймання індивіда з зграї [6].

Однак, варто зазначити, коли умови середовища були змінені - наприклад, вода була каламутною через зважені частинки або недостатнє освітлення - реакція ставала значно повільніше і хаотичніше. Деякі риби не могли встигнути, щоб вчасно зреагувати або зовсім втрачали синхронізацією із групою. Зграя розпадалася на менші фрагменти, що, з точки зору хижої

риби означало збільшення шансів на успішне полювання. Це є доволі добрим підтвердженням того, що зорове сприйняття рибою оточуючого її середовища це критичний важливий фактор у формуванні антипредаторної поведінки, особливо для риб, які еволюційно звикли покладатися на колективні дії [6].

Також була описана не менш важлива річ - це адаптивність поведінкової реакції риб. Риби, які тривалий час утримувалися в умовах обмеженої видимості, наприклад у більш мутній воді, поступово вчилися реагувати на інші типи сигналів - вібраційні та гідродинамічні. Тобто, навіть якщо зоровий канал сигналів було порушено, з часом активізуються інші сенсорні системи. Це свідчить уже про надзвичайну сенсорну гнучкість риб, саме здатність компенсувати втрату зору за рахунок інших органів чуття [6].

Дослідники описали ще одну дуже важливу річ — *адаптивність поведінкової реакції*. Риби, які тривалий час утримувалися в умовах обмеженої видимості (наприклад, у більш мутній воді), поступово “вчилися” реагувати на інші типи сигналів — вібраційні або гідродинамічні. Тобто, навіть якщо зоровий канал був порушений, з часом активізувалися інші сенсорні системи. Це свідчить про надзвичайну **сенсорну гнучкість риб**, здатність компенсувати втрату зору за рахунок інших органів чуття [6].

Як показало дослідження, цей ефект також має колективний вимір, коли одна або кілька особин реагують на рух у воді, інші члени підхоплюють цю поведінку і реагують так само, навіть не бачачи безпосередньої загрози. Таким чином, можна зробити

висновок, що

поведінка однієї риби може запускати ланцюгову реакцію серед своїх побратимів у всій групі. У підсумку, навіть в умовах зниженої видимості, зграя все одно формує узгоджену реакцію уникнення загрози, хоч і з певною затримкою [6].

У статті “Pavlov, D. S., & Kasumyan, A. O. (2000). Patterns and mechanisms of schooling behavior in fish: A review. *Journal of Ichthyology*” детально описується як риби формують зграї і чому це так важливо для їх подальшого виживання. Автори пояснюють насамперед базові принципи: риби, рухаючись у воді, не діють ізольовано. Кожен окремий індивід постійно намагається спостерігати за сусідами та підлаштовується під їхній напрямок руху, намагається не відставати від них (сусідів) і не наблизитися занадто близько. В результаті таких взаємодій виникає доволі злагоджена групова поведінка, яку можна доволі часто спостерігати у природніх умовах. Цікавий момент: жодна риба не планує зграю свідомо, вона не знає, що робить щось доволі глобальне та корисне для усієї зграї. Усе відбувається абсолютно автоматично, на основі локальних правил взаємодії [4].

В цій роботі пояснюється, що такі локальні правила включають декілька основних компонентів: По-перше

1. Кожна риба підтримує мінімальну дистанцію від сусідів, щоб не врізатися і не заважати руху інших риб.

2. Риби намагаються вирівнювати напрямок свого руху із сусідніми особинами таким чином, щоб зграя рухалася, як єдине ціле.

3. Риби орієнтуються на своїх найближчих сусідів риб, а не на усю зграю відразу, що робить їх поведінку доволі гнучкою, тобто, якщо частина маневрує, інші риби швидко підлаштовуються під ці зміни в структурі зграї [4].

Також доволі добре описані різноманітні типи зграєвої поведінки, які можна спостерігати у різних видів риб. Наприклад: зграї часто формуються при високому ризику появи хижака. Риби намагаються триматися якомога ближче одна до одної, що значно зменшує імовірність того, що хижак саме захопить конкретну особину. З іншої сторони - розріджені зграї. Вони зустрічаються, коли риби шукають їжу, тут важлива вже швидкість та маневреність, і тоді близька дистанція до сусідів не настільки критична.

Також були описані динамічні ротації- це коли особини періодично змінюють своє місцеположення у зграї. Для прикладу, слабші або повільніші особини можуть бути у середині зграї, де у хижака буде набагато менше шансів їх ухопити, водночас коли більш активні рибини переміщуються у зовнішній край своєї групи, приймаючи більший ризик на себе [4].

Було приділено багато уваги сенсорним механізмам риб, які дозволяють особинам підтримувати свою координацію руху із сусідами. Зір грає ключову роль у визначенні напрямку руху сусідніх індивідів, бічна лінія допомагає відчувати зміни тиску води, які створюються завдяки сусіди по зграї, слух реагує на акустичні сигнали та водяні вібрації. Завдяки поєднанню цих систем забезпечується дуже точна координація, навіть коли зграя складається з десятків або декількох сотень особин [4].

Також, ще один важливий підкреслений авторами аспект- це емергентність поведінки. Коли риби рухаються у зграї, виникають доволі складні патерни, які виглядають, наче планова стратегія. Насправді, кожна риба просто реагує на своїх сусідів і на зміну середовища, але при цьому колективний результат виглядає надзвичайно організованим явищем. Наприклад, під час наближення хижака до зграї, риби миттєво змінюють вектор свого руху, формуючи із зграї хвилі або щільні групи, які ускладнюють хижакові захоплення здобичі. У окремих риб було б значно менше шансів вижити у подібній ситуації [4].

Павлов та Касумян також описують, що зграї можуть доволі різнитися за структурою залежно від виду риби, середовища у даний момент та конкретних умов. У одних видів зграї можуть формуватися лише на певних етапах життя, наприклад ранніх або в конкретні години доби, у інших практично завжди. Все залежить в більшій мірі від балансу між пошуком їжі, униканням хижака та енергетичними витратами [4].

1.5 Вплив щільності зграї на швидкість реакцій риб стосовно подразника та просторові реакції риб.

У роботі "Rieucan, G., Boswell, K. M., et al. (2014). "School density affects the strength of collective avoidance responses in wild-caught Atlantic herring (*Clupea harengus*): a simulated predator encounter experiment." Описано надзвичайно цікаве явище, де демонструє як сама структура рибної зграї, зокрема її щільність, визначає ефективність риби до колективної реакції на небезпеку. Дослідники мали змогу спостерігати за поведінкою диких оселедців (*Clupea harengus* Linnaeus, 1758), які перебували у доволі різних умовах щільності та перевіряли як саме вони

реагують на імітацію наближення хижака. На перший погляд, здається, що поведінка кожного окремого індивіда повинна бути налаштована таким чином - “хто спритніший, той і виживе”. Натомість, результати показали зовсім іншу картину: саме група, а не окрема риба визначає ефективність уникнення хижака.

Ближче до суті, коли зграя риб була густою, особини розташовувалися ближче до одна до одної, і при наближенні загрози їхня реакція була вельми швидкою. Вони ніби зливалися у один єдиний організм - рух одного індивіду миттєво викликав відгук в усіх особинах навколо. Цю синхронність автори описали як ефект “collective diving response” - тобто, коли ціла маса рибин, відчуваючи небезпеку, одночасно змінює вектор напрямку руху або занурюється глибше. По опису це виглядало наче як живий вихор - хвиля, що поширюється по всій зграї від однієї риби до іншої [7].

Натомість, коли кількість риб у зграї була меншою, реакція втрачала свою узгодженість. Частина особин реагувала з затримкою, інші взагалі ніяк не помічали небезпеку одразу, і вся група буквально розсипалася на дрібніші підгрупи. В таких умовах втрачалася головна перевага колективної поведінки оселедця - а саме інформація про небезпеку більше не передається миттєво і окремі особини залишаються без сигналу від своїх “сусідів”. У природі така ситуація може стати фатальною: хижак, який атакує розріджену зграю, матиме набагато більше шансів на успішне полювання [7].

Дослідники приділили особливу увагу тому, що цей ефект не зводиться ніяк лише до механічної кількості риб. Тут більше

ідеться про комунікацію на рівні рухів, гідродинамічних сигналів, скоріш за все, навіть

змін у блиску луски або мікроколивань води. Іншими словами-згряя це не просто скупчення особин певного виду, а складна система, де поведінка кожного індивіда миттєво впливатиме на поведінку інших індивідів поруч. Цікаво, що навіть в умовах відсутності реального хижака, коли загрозу була штучно імітована, риби демонстрували майже ідентичні реакції, ніби пам'ять про хижаків була закладена в їхній інстинктивній поведінці, хоча, якщо пригадувати статті вище, це можуть бути і “набуті знання” [7].

Як виявилось, ще один аспект є дуже важливим, а саме роль простору. В умовах низької щільності, особини мали більше місця для маневрів, але від цього сигнал про небезпеку розповсюджувався куди повільніше. Це можна порівняти із натовпом людей, якщо натовп щільний, інформація про небезпеку буде розповсюджуватися навколо миттєво, якщо люди стоятимуть далеко один від одного, сигнал буде частково або повністю губитися [7].

1.6 Морфологічні та фізіологічні адаптації риб для уникнення хижака.

Те, що на перший погляд може здаватися очевидним, але в реальному житті має доволі глибоке біологічне коріння це той факт, що риби не просто “тікають” від хижаків - вони буквально змінюють структуру свого тіла, щоб збільшити свої шанси на виживання. Описується не миттєва реакція чи страх, а про доволі тривале формування власної форми, пропорцій тіла та навіть способи руху, які допомагають вдало уникати загроз з боку

хижаків [10].

Дослід було проведено у ставках, де за контрольованих штучних умов утримували декілька популяцій риб (переважно це були дрібні види, схожі за екологічними характеристиками на молодь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 та *Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758). В одних ставках були присутні хижаки, а в інших - хижака не було. Може здатися, що різниця лише у складі видів риб, наявних у водоймі, але вже через кілька тижнів у “хижацьких” ставках риба почала змінювати форму тіла. Їх тулуби ставали вищими, коротшими та більш щільними, тобто менш зручними для захоплення хижаком, який намагається їх спіймати поперек. Такі особини набагато легше маневрували, швидше змінювали свій напрямок руху та їх було набагато важче проковтнути хижакам [10].

У ставках, де хижі види риб були відсутні, ситуація була протилежною. Риби мали більш обтічне та видовжене тіло, яке було розраховане саме на ефективне плавання, а не на захист. Їм не було потреби витрачати енергію на “оборону” і вони могли дозволити собі максимальну оптимізацію форми для швидкого руху у відкритій воді. Доволі цікава жива реакція середовища, що відбувається протягом одного життєвого циклу, яка не є частиною еволюційного циклу [10].

Дослідниками також було звернуто увагу на поведінку: риби, що росли поруч із хижаком поводитися обережніше, трималися ближче до дна, рослин та менше виходили на відкриті ділянки (подібні результати також були описані у статті Álvarez & Nicieza, 2003 та інших використаних джерелах інформації.) Але

найголовніше - тіло риб почало відповідати їх стилю життя - коротке, міцне та маневрове. Фактично, морфологія та поведінка сформували єдину лінію захисту, які не були окремими процесами, вони працювали в тандемі, як дві сторони однієї адаптації [10].

Автори описали цей феномен як індуковану морфологічну відповідь (included morphological response). Вона виникла не через мутації, а через зміну в експресії генів під дією постійного потенційного подразника - в їх випадку ним був хижак. Тобто, лише хімічна присутність хижака (води, у якій він був присутній) викликала морфологічні зміни, навіть якщо напад не відбувався. Ніби риба сама вірила в небезпеку настільки, що починала змінювати себе, щоб бути готовою до небезпеки.

Цікаво, що зміни форми тіла мали свої “витрати”. Індивіди з високою формою тулуба плавали повільніше на довгі дистанції, витрачали більше власної енергії і в умовах без хижаків поступалися темпом росту. З іншої сторони, цей компроміс виявився доволі вигідним, коли ризик атаки був високий [10].

У природних водоймах подібні процеси можуть тривати не тижні, а цілі покоління, такі зміни закріплюються на рівні популяцій. Це може пояснювати те, що риби з водойм, де тиск з боку хижаків доволі високий, часто мають більш коротке тіло, густіше забарвлення та схильність триматися групами [10, 11, 12, 13].

Розділ 2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

2.1 Загальні відомості про умови утримання та утримання та проведення експерименту

Спостереження проводилися у контрольованій акваріумній системі, яка була обладнана усіма потрібними атрибутами для цього.

Акваріум було обрано для спостереження з параметрами 121 x 61 x 41 см (довжина x висота x глибина), отже загальний об'єм системи сягав приблизно 300 літрів. Всередині на дно акваріуму не було додано ґрунту у вигляді кварцу з метою запобігання появі дрібних порізів на тілі риб у разі їх різких рухів.

Вода для наповнення акваріуму попередньо відстоювалася 2 тижні із додаванням води із природньої водойми, звідки було виловлено рибу для дослідження (р. Мжа, м. Мерефа, Харківська обл.) для більш комфортної адаптації.

Температура води під час проведення усього експерименту трималася в межах від 12°C до 20°C, що цілком відповідає природним умовам дрібних стоячих або повільнотекучих водойм харківської області в теплий та “передзимній” період року. Контроль параметрів води здійснювався виключно візуально, на основі спостережень за поведінкою риб і станом рослинності.

Всередині акваріуму було створено умови, які в тій чи іншій мірі наближені до природніх, але без додавання ґрунту. У декількох місцях було розміщено та зафіксовано на дні декілька водних рослин виду *Ceratophyllum demersum*, Linnaeus 1758, які утворювали собою густу ділянку, яка б слугувала природнім

укриттям для риб в подальшому. *Ceratophyllum demersum* було об'єднано в 2 плотних кущі і розміщено ближче до центральної частини акваріуму. На можливість спостереження це ніяк не вплинуло (Рис. 1)

Рис. 1. Загальний вид акваріуму

Освітлення здійснювалося комбіновано - вдень було природне розсіяне світло із використанням освітлення звичайної лампи нейтрального спектру. Для нічних спостережень використовувався ліхтарик із червоним світлом, який би не викликав у риби вираженої стресової реакції, бо абсолютна більшість прісноводних риб мають понижено чутливість до червоної частини світлового спектру.

Фільтрація та аерація води підтримувалася за допомогою внутрішнього фільтру середньої потужності. Фільтр забезпечив постійний рух води, достатню аерацію та невелику течію, що також додавало ефекту “природності”.

Зйомка проводилася на відеокамеру смартфона. Під час

записів експерименту, камера фіксувала під різними кутами поведінку риб, що дозволило трохи якісніше реєструвати просторовий розподіл риб та реакції на хижака.

2.2 Об'єкти дослідження

В межах цієї роботи було обрано представників різних екологічних груп прісноводних риб, які були виловлені в околицях м. Мерефа у р. Мжа, Харківська обл., влітку та восени 2025 року. Усі риби після вилову проходили період адаптації до лабораторних умов, який зазвичай тривав від декількох днів до двох тижнів.

Основні види, залучені до дослідження, подані в Таблиці 1

Таблиця 2.1. Склад запущеної до акваріуму іхтіофауни за весь час спостережень.

	Вид	Екологічна роль
1	Щука звичайна (<i>Esox lucius</i> , Linnaeus 1758)	Хижак
2	Окунь річковий (<i>Perca fluviatilis</i> , Linnaeus 1758)	Хижак
3	Карась сріблястий (<i>Carassius gibelio</i> , Bloch 1782)	Мирна риба
4	Плітка звичайна (<i>Rutilus rutilus</i> , Linnaeus 1758)	Мирна риба

Основу групи для експериментів склали два хижих види риб - *Perca fluviatilis* у розмірі 5 особин і *Esox lucius* в розмірі 2 особин. Також була група мирних корошових риб, в складі якої були плотва *Rutilus rutilus*, карась сріблястий *Carassius gibelio*, кожен раз під час запуску малька кількість особин *R. rutilus* та

Carassius gibelio складала по 40 особин.

П'ятеро особин окуня, були першими додані у модельну систему та належать до групи найпоширеніших хижих риб України. *Perca fluviatilis* є представником роду *Perca* (окуневі) і характерний своїм активним способом

полювання, що зазвичай супроводжується агресивним переслідуванням здобичі і зміною швидкості руху, в залежності від обставин. Саме через це було обрано окуня річкового як важливу модель для оцінки реакції мирної риби на хижу, через його здатність швидко скорочувати дистанцію та робити доволі різкі ривки [14, 15].

Також, у складі хижих об'єктів дослідження була *Esox lucius*, або щука звичайна. Вона була представлена двома особинами трохи різних вікових груп: одна молодша та менша за розміром, а друга - старша та трохи більша. Щуку було обрано для експерименту саме через її прикладову поведінку засідкового та блискавичного хижака, який рідко помиляється: *Esox lucius* проводить значну частину часу в нерухомому стані та очікує наближення потенційної жертви. Ця особливість значною мірою і допоможе визначити реакції мирної риби, яка змінює свою поведінку залежно від того, чи бачить вона хижака або чи відчують його присутність лише візуально або через рухи води [16].

За морфологією *Esox lucius* дуже добре пристосована до хижого способу життя. Її видовжене тіло, яке сплюснене з боків, допомагає забезпечити можливість блискавичного “стрибку” для удару. Доволі об’ємна ротова порожнина та кілька рядів гострих збуй формують доволі ефективний апарат для захоплення своєї здобичі. Очі, які зміщені до верхньої частини голови, дозволяють фіксувати рух об’єктів у водному середовищі з доволі великої відстані [14].

Саме у моделі лабораторних умов та акваріумного експерименту, наявність двох особин різного віку та розміру відіграє важливу роль, оскільки зможе дозволити оцінити вплив хижака не лише як біологічного виду, а й як конкретного біологічного фактору різної інтенсивності.

Мирні групи риб були представлені двома “підгрупами”, які були умовно розподілені за видовими ознаками: 1 група була представлена дрібноотою плотви звичайної (*Rutilus Rutilus*), яка є доволі типовим зграйним видом риб в межах України. В умовах природних водоймищ плотва звичайна здатна формувати зграї різного розміру задля антипредаторної поведінки колективного захисту. Зграйність дозволяє *Rutilus Rutilus* знижувати індивідуальний ризик для кожної особини бути впольованою за рахунок ефекту розбавлення та збільшенню кількості очей, які постійно “сканують” навколишнє водне середовище на предмет наявності хижих риб

або інших загроз навколо. Також зграйність допомагає плотві звичайній будувати та формувати поведінкові патерни, які спрямовані на синхронне ухилення від атак з боку, знову ж таки, хижих риб та інших тварин. Плотва звичайна має високе тіло, яке

сплющене з боків та добре розвинені плавці - черевні та грудні, завдяки яким *Rutilus rutilus* здатна дуже швидко змінювати напрям руху [17].

Друга група була представлена Карасем сріблястим (*Carassius gibelio*). Цей вид відрізняється від плотви меншою схильністю до зграйної поведінки та набагато більшою індивідуальною поведінковою автономією. *Carassius gibelio* є типовим представником коропових риб, який добре пристосований до життя в умовах низької течії та багатой підводної флори. За задумкою, його включення у експериментальну групу мирних риб дозволить вивчити поведінкові контрасти між зграйними та менш зграйними видами риб у присутності хижака [18].

Усі риби були виловлені на різних ділянках річки Мжа, Харківського району, Харківської області. Р. Мжа є типовим середньорічковим біотопом із доволі помірною течією, достатньою кількістю природніх укриттів та різноманітними умовами проживання риб. Вибір саме цієї акваторії мав під собою екологічне обґрунтування, адже усі обрані для експерименту види риб, мешкають у річці Мжа та зустрічаються в подібних умовах і взаємодіють один з одним у природніх умовах.

Забір хижої риби проводився за допомогою класичної спінінгової ловлі із використанням безбородих гачків, які майже ніяк не травмують рибу. Після забору ранки хижакам було оброблено за допомогою метиленового синього ($C_{16}H_{18}ClN_3S$). Забір “мирної риби” проводився із застосуванням малявочника, який представляє собою м’яку сітку, розмірами 100 x 100см. Задля

вилову риби цією снастю, в центр малявочника клалася приманка у вигляді стандартної карасевої прикормки і після 10 хвилин після занурення у воду, різко підіймали руками малявочник. Далі “мирну рибу клали у велике відро з річковою водою. Транспортування усієї риби здійснювалося негайно після вилову, що суттєво зменшило рівень стресу та значно запобігло погіршенню фізіологічного стану риб.

Набір видів у цьому дослідженні було сформовано з врахуванням таких критеріїв, як
Набір видів у цьому дослідженні був сформований з урахуванням таких критеріїв:

- представлення різних трофічних рівнів риб; - наявність контрастних стратегій полювання та уникнення рибами хижака; - прогнозованість поведінкових реакцій риб у замкнутому середовищі акваріуму.

2.3 Матеріали дослідження

Матеріально-технічна база дослідження була складена таким чином щоб створилися максимально наближені до природних умов утримання прісноводних риб і водночас забезпечити можливість собі точного спостереження за їх поведінковими реакціями. Усі матеріали підібрані з урахуванням екологічних особливостей обраних видів, що брали участь у цьому дослідженні та різних механізмів їхньої взаємодії в доволі обмеженому просторі та вимог до тривалих поведінкових експериментів у лабораторних умовах.

Центральним та найголовнішим елементом матеріальної частини є скляний акваріум прямокутної форми об'ємом ,близько

десь 300 літрів (121 x 61 x 41 см). Розмір скляного акваріуму забезпечив достатню кількість простору для того, щоб обрані види риби могли не лише вільно пересуватися, а й демонструвати властиві своєму виду поведінкові патерни -це зграйність, обережність, агресію та охорону території чи, у випадку хижаків, специфічні мисливські стратегії і антипредаторні страгеї з боку “жертв”. Середні акваріуми вважаються оптимальними для подібних експериментів з міжвидовою взаємодією, бо мінімізують стрес і дають змогу різним риbam обирати як вертикальний, так і горизонтальний спектри переміщення [19, 31].

Стінки акваріума були зроблені з прозорого загартованого скла що дозволило провести відеозйомку під різними кутами. Дуже важливий момент: - товщина скла забезпечувала хорошу акустичну ізоляцію. Тобто, сторонні шуми приглушалися, що запобігало стресовим реакціям риb, котрі могли б спотворювати природну поведінку риb. Задня частина зовнішньої стінки була закрита непрозорим фоном із природнім підводним принтом - це зменшило рівень візуальних подразників та перешкоджало “ефекту дзеркала”, який нерідко може провокувати та призводити до провокації агресивності або хибної реакції риb в умовах лабораторного спостереження.

Внутрішнє облаштування акваріума становило встановлення рослинності, представленої в першу чергу роголисником (*Ceratophyllum demersum*). *Ceratophyllum demersum* (Рис. 2) це один із найцінніших елементів експериментальної системи. Рослинність забезпечила естетичну структурованість і відігравала важливу роль у поведінковій екології даного експерименту: Кущі роголисника створили тіньові ділянки та місця

укриття, природні перешкоди для огляду й використовувалася як щукою під час засідок, так і її жертвами, тобто, мирною рибою “як зона тимчасової безпеки”. У світовій науковій літературі неодноразово підкреслюється, що складність середовища істотно впливає на ефективність хижацтва, оскільки як рослинність значно знижує шанси хижака виявити та наздогнати обрану здобич. Для зграйних видів риб рослинність також надає місця концентрації, у яких може активізуватися колективна поведінка ухилення [20, 37].

Рис. 2 Дрібна *Esox lucius* в заростях *Ceratophyllum demersum* в акваріумі

Для підтримання потрібної якості води, всередину акваріуму було розміщено внутрішній фільтр, який здатний забезпечити

хорошу циркуляцію води яка є необхідною для нормального газообміну та біофільтрації. У той же час, силу потоку було налаштована таким чином, щоб не створювалася сильна течія, яка могла би вплинути на природну поведінку обраних для експерименту риб, особливо менш рухливих видів, таких як *Carassius gibelio*. Фільтр також слугував ще одним поведінковим фактором- дрібні риби мали звичку концентруватися на межі потоку, а хижаки використовували ці “турбулентні зони” для зменшення власної помітності.

Температура води протягом дослідження коливалася у межах 10- 20 °С, що цілком відповідає природному середовищу проживання обраних об’єктів дослідження. Відомо, що температурні зміни впливають на інтенсивність полювання, швидкість реакцій, частоту маневрування та навіть характер взаємодії риб у зграї [21].

Саме тому, дуже важливим моментом під час проведення спостережень було уникнення різких перепадів температури, що могло б потягнути за собою спотворення інтерпретації поведінкових реакцій риб в акваріумі. Часткові підміни води здійснювалися один раз на два тижні, при цьому використовувалася виключно відстояна вода зі стабільною температурою задля уникнення стресу від різких хімічних змін параметрів води та температурного режиму.

Освітлення включає в собі два основних режими - денний та нічний. У денний час використовувалася звичайна лампа нейтрального спектру освітлення, яке було рівномірно

розподілено по всій площі акваріуму. Нічний режим передбачав в собі застосування червоного світла, яке не так сильно лякає риб та сприймається ними набагато легше. Завдяки цьому їх поведінка майже ніяк не змінювалася та залишалася максимально природною.

Освітлення включало два основних режими — денний та нічний. У денний час використовувалася звичайна лампа з білим світлом, рівномірно направлена на всю площу акваріума. Нічний режим передбачав застосування червоного світла, яке риби сприймають найслабше, тому їх поведінка залишається максимально природною під час відеоспостереження. Такий підхід широко застосовується в поведінкових дослідженнях науковців, де дуже важливо фіксувати активність тварини у темряві, але без суттєвого впливу на їх поведінкові та стресові реакції. [22].

Неймовірно важливим компонентом даної дипломної роботи для отримання відео- та фотоснімків став смартфон із високою роздільною здатністю, тобто, Full HD, що цілком дозволило фіксувати як плавні переміщення, так і швидкі атаки з боку хижаків на мирну рибу.

Зйомка проводилася із різних точок: фронтальної, верхньої та бічних точок. Це забезпечило комплексність візуального аналізу отриманих матеріалів для цієї дипломної роботи. Подібний підхід широко застосовується у роботах, де надзвичайно важливо оцінити дрібні зміни траєкторій або мікрорухів у зграї [23].

До матеріальної частини роботи також увійшов такий інструмент, як вимірювальна рулетка, яка дозволила визначити

довжину кожного хижака та деяких “мирних риб”. Розмір риби є важливим параметром, особливо у відношенні до щуки та окуня, через їх “любов” до канібалізму, харчуючись більш меншими сородичами [24].

2.4. Підготовка риб до експерименту та акліматизація

Підготовка експериментальних риб є одним із ключових та найважливіших етапів поведінкового дослідження антипредаторних стратегій оскільки саме умови вилову, транспортування і первинного утримання визначають ступінь стресу тварин та їх здатність демонструвати природні реакції в подальшому. Відомо, що навіть короточасний вплив стресових факторів здатний суттєво змінювати активність, зграйність, харчову поведінку та швидкість поведінкових реакцій риб. Саме через це, особливу увагу було приділено створенню таких умов, в яких риби могли би якнайшвидше адаптуватися до свого нового середовища перебування і наблизили свою поведінку до природної [25].

Об’єктами дослідження, як і було описано вище стали, щука звичайна - (*Esox lucius Linnaeus, 1758*), окунь річковий (*Perca fluviatilis Linnaeus, 1758*), плотва звичайна (*Rutilus rutilus Linnaeus, 1758*), карась сріблястий (*Carassius gibelio Bloch, 1782*) - були виловлені у середній течії р. Мжа. (далі в роботі перша щука буде позначатися як “E1”, а більша особина *Esox lucius Linnaeus, 1758*, як “E2”)

Як і було описано вище, хижа риба була виловлена методом класичної спінінгової ловлі із використанням безбородих гачків, задля мінімізування пошкоджень ротової порожнини риби та

подальшою обробкою метиленовим синім. Вилов мирної риби здійснювався малявочником, яким зазвичай ловлять дрібну рибу для ловлі, методом, відомим як “на живця”. Кожна риба виймалася із води на максимально можливий час, достатній лише для фотографування та переміщення риби у ємність для її безпечного подальшого транспортування у лабораторні умови.

Для безпечного транспортування використовувався пластиковий контейнер з водою з місця вилову, це зменшило різку зміну параметрів середовища. Такий підхід широко застосовується в експериментальній іхтіології, оскільки риби надзвичайно чутливі до змін температури, жорсткості, концентрації кисню та візуального оточення (Wendelaar Bonga, 1997).

Хижі види перевозилися окремо, що дозволяло уникати випадкових атак під час переміщення.

Після транспортування риб було поміщено до акваріума поетапно, дотримуючись принципу поступового заселення, який широко описаний у літературі як оптимальний для формування стабільної моделі поведінки риб у змішаних групах [27].

Першими в акваріум було заселено одразу зграю із п’яти *Perca fluviatilis* - особини були приблизно однакового розміру. Початковий період утримання становив два тижні.

Другий етап це підсадка E1. Перед тим, як заселити *Esox lucius* в акваріум, як і в ситуації з окунями, поступово було вирівняно температуру води в транспортувальній ємності із температурою води в акваріумі. Контейнер з щукою утримувався

на поверхні акваріумної води протягом 20 хвилин, даючи температурі вирівнятися. Ця процедура широко використовується в любительській акваріумістиці при заселенні нової риби до акваріуму. Подібна процедура мінімізує термічний шок, який є найпоширенішим стрес-фактором у риб, нехтування якою може призвести до загибелі риби.

Третім етапом акліматизації стала підсадка великої щуки до акваріуму. Це надзвичайно важливо: риба отримала достатньо часу для стабілізації поведінки перед початком повноцінних експериментальних спостережень. У літературі зазвичай описується та рекомендується витримувати 7-14 днів між значними змінами у складі свого угруповання. В моєму випадку часові інтервали також були наближеними до природніх і достатньо протяжними для нормалізації поведінки виду [29].

Для статистичної оцінки та оцінки імовірностей захисних поведінкових реакцій *Carassius gibelio* та *Rutilus rutilus* запускалася окремо 6 разів. Мирна риба до моменту випуску в основний акваріум, навмисно утримувалася в окремій ємності, що дозволило уникнути передчасних атак хижаків. Важливо, що щільність утримання “мирних” видів риб була невисокою і вода в додатковому акваріумі мала приблизно такі ж параметри, що і води в основному акваріумі, де вже перебували хижаки на той момент.

Підсажувалися групи *C. gibelio* та *R. rutilus* одномоментно. Робилося навмисно, аби поспостерігати та порівняти різницю у поведінці, як ступінь зграйності впливає на ймовірність атаки та

зафіксувати швидкість утворення зграй.

2.5. Схеми та етапи проведення експерименту

Дослідження поведінкових стратегій уникнення хижака було проведено за багатоступеневою схемою, що дозволила простежити як поступове формування структури поведінки у змішаному угрупованні, так і реакції риб на зміну кількісного та якісного складу біоценозу. Експериментальний дизайн та розташування декорацій були прагматичні (невелика кількість укриттів та рослин) з контрольованими лабораторними умовами (стабільні параметри води, сила течії та регульоване освітлення).

Схема проведення експерименту була побудована за принципом “поступового ускладнення біотичного оточення”, коли на кожному наступному етапі до акваріумного угруповання додавалися нові елементи - тобто як біологічні, так і поведінкові. Такий підхід широко використовується в сучасних поведінкових дослідках на рибах, бо надає можливість відокремити реакції, пов’язані зі стресом від перенесення, від власне антипредаторних стратегій у стабілізованому угрупованні [33].

Першим етапом експерименту стало створення групи з п’яти особин річкового окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758), що були запуснені у порожній акваріум із рослинністю. Окуня річкового було обрано як стартовий вид через його добре виражену здатність формувати соц. структури, навіть у невеликих групах, цей факт підтверджено численними дослідженнями про групову та зграйну поведінку цього виду риб.

На другому етапі до сформованої вже групи *Perca fluviatilis*

була підсаджений дрібний екземпляр *Esox lucius*(E1), яка за розмірами лише незначно перевищувала окунів.

Через деякий час до акваріуму було додано другу щуку (E2), але розміри цієї вже перевищували розміри першої. Це було зроблено, аби поспостерігати за E1 не тільки як в ролі хижака, а і як поведінка більш дрібної щуки та групи річкових окунів змінюється в присутності більшої.
[31].

Після того як хижі види вже повністю адаптувалися, до акваріуму були підсажені *Rutilus rutilus* та *Carassius gibelio* у загальній кількості близько 80 особин. Цей етап став центральним в експерименті, оскільки саме в ньому очікувалося побачити більшість антипредаторних стратегій.

2.6. Методи відеоспостереження

Для фіксації поведінкових реакцій риб у перебігу експерименту застосовувалися методи відеоспостереження. Використання відеореєстрації часто дозволяє усунути вплив людського фактора під час спостережень і зберегти точність часових інтервалів, повторно аналізувати матеріал та детально оцінювати окремі поведінкові епізоди. [32].

Відеозапис здійснювався за допомогою смартфона з камерою високої роздільної здатності. Телефон встановлювався на стійку опору перед передньою або бічною стінкою акваріуму саме так, щоб забезпечити максимальний огляд усієї площі

водного простору. Камера розташовувалася під прямим кутом до стінок акваріуму, щоб позбутися відблисків в об'єктиві. У разі потреби запису більш дрібних поведінкових елементів або окремих подій, смартфон встановлювався ближче до окермих ділянок акваріуму.

Освітлення під час відеозйомки змінювалося в залежності від етапу експерименту. Для спостережень вдень використовувалася основна акваріумна лампа, що забезпечила рівномірний розподіл світла по всьому акваріуму. Для нічних спостережень застосовувався ліхтарик із режимом червоного світла, який дозволив фіксувати активність риби у фазі затемнення без сильного впливу на її поведінку [33].

Фіксація відео- та фотоматеріалів проводилася на кожному із ключових етапів даного експерименту - після заселення річкових окунів, після додавання першої щуки, після додавання другої щуки, а також після кожного запуску мирної риби. Тривалість одного запису тривала завжди по різному. Деякі події відбувалися майже одразу, деякі доводилося чекати тривалий час, деякі короткий проміжок часу, деякі так і не вдалося зняти через невчасно увімкнену камеру, або вони просто самі по собі так і не відбулися, хоч і були очікуваними.

За потреби окремі епізоди знімалися додатково - особливо моменти атак хижаків та формування зграй, відділення особин від зграї, тощо. Попри усі старання та фіксацію відеокамери у вигляді смартфона, деякі кадри так і не вдалося отримати чіткими.

Принципи відеофіксації відповідають сучасним рекомендаціям щодо поведінкових досліджень прісноводних риб,

які передбачають мінімальне втручання спостерігача та можливість багаторазового перегляду матеріалу [34].

2.7 Методи реєстрації поведінкових реакцій

Реєстрація поведінкових реакцій риб здійснювалася засновуючись на відеоматеріалах, які були отримані під час усіх ключових етапів експерименту. Аналіз поведінки проводився у майже природніх контрольованих умовах, що дозволило відокремити антипредаторні реакції від ефектів, пов'язаних зі стресом транспортування, заселення або зміною умов середовища [25].

Реєстрація виконувалася переважно з використанням методів безпосереднього прямого спостереження та подальшої покадрової оцінки відео та фото. Це підхід, який повністю відповідає рекомендаціям Wilson et al. (2015) щодо проведення поведінкових досліджень на рибах.

Основне завдання цього етапу полягало в виокремленні та описі поведінкових патернів, які виникатимуть у змішаному угрупованні хижаків та здобичі.

Для систематизації використовувалися елементи еталонного поведінкового коду (етограми), який широко застосовується у дослідженнях антипредаторної поведінки риб сучасності [30, 32].

За первинні антипредаторні реакції (негайні відповіді зграї на наближення або появу хижака) взято:

- 1) Колективна втеча в сторону укриття або в протилежний бік від хижака.

2) Колективне збільшення дистанції “зграя–хижак”.

3) Ущільнення зграї.

За вторинні антипредаторні реакції було узято (поведінкові події, які зумовлені розпадом та деорганізацією зграї):

1) Хаотичний розпад зграї з появою відсталих особин.

2) Переоб'єднання зграї після розпаду

Такі зміни пов'язані з оцінкою ризику самою здобиччю, що було підтверджено роботами [31, 36] - риби змінювали свою просторову стратегію залежно від присутності хижака та складності середовища.

Спостереження також велися і за реакціями в різних умовах освітлення. Бралася за увагу модель поведінки при денному, червоному нічному, при роботі фільтра (течія) та у повній темряві.

Також, було здійснено перевірки на повторення усіх вищеперечислених реакцій, тобто, чи зберігається реакція у часі, чи присутні ефекти навчання, тощо.

2.8. Методи обробки та аналізу отриманих даних

Обробка відеоматеріалів проводилася, без жорсткої прив'язки до одного єдиного алгоритму. Здебільшого це був

послідовний перегляд записів, але інколи доводилося повертатися назад, перемотувати, переглядати фрагменти у сповільненому режимі або навіть кадр за кадром.

Під час кожного перегляду фіксувалися окремі поведінкові реакції які були класифіковані відповідно до обраних антипредаторних патернів. Первинні реакції такі як втеча, збільшення дистанції і т.д реєструвалися як негайні зміни після появи стимулу небезпеки у просторовій конфігурації зграї. Вторинні - фіксувалися після первинного переляку зграї риб.

Для оцінки часової динаміки утворення зграй *C. gibelio* та *R. rutilus* всі дані з шести запусків було узагальнено. Для кожного часового проміжку було обчислено середню кількість утворених невеликих зграй, середню чисельність особин в одній зграї в певний проміжок часу, середня кількість поодиноких особин, Середня загальна чисельність мирної риби, особин.

Для кількісного підрахунку первинних антипредаторних реакцій було відібрано по одному відеоряду в 10 хвилин з кожного із запусків змішаної групи *C. gibelio* та *R. rutilus*, що відповідало таймінгу максимальної активності хижаків та вже сформованої зграйної цілісної структури мирної риби. На кожному з відеофрагментів (було взято 120 епізодів) , реєструвалося окремі епізоди активного наближення чи атаки хижака на зграю *R. rutilus* + *C. gibelio*. Для кожного із епізодів було зафіксована наявність або відсутність визначених вище первинних антипредаторних реакцій

Розділ III.Результати та обговорення

3.1 Формування змішаної зграї *Rutilus rutilus* та

Carassius gibelio після запуску.

Запуск *C. gibelio* та *R.rutilus* завжди відбувався вдень при активній роботі фільтра та лампи освітлення. Після запуску разом 40 особин *R. Rutilus* та 40 особин *C. gibelio* до акваріумної системи з уже присутніми хижими рибами у більшості серій спостерігалися швидкі формування міжвидових зграй. Ці зграї утворювалися за алгоритмом **“Хаотична та нелогічна стресова поведінка → мікрогрупи → перші зграї → великі фундаментальні зграї → одна домінантна зграя”**. Середня динаміка утворення зграй описана у таблиці 3.1.

Таблиця 3.1. Динаміка утворення зграй та змін чисельності мирної риби після запуску (середні значення за 6 запусків змішаної групи, *Rutilus rutilus* + *Carassius gibelio*, n=80)

	Час від запуску	Умова	Середня кількість зграй	Середня чисельність однієї зграї, особин	Середня кількість поодиноких особин	Середня загальна чисельність мирної риби, особин
1	0-1 хв	Світло + фільтр	0	0	80	80
2	1-2хв	Світло + фільтр	3	3	71	80
3	2-10хв	Світло + фільтр	5	4	53	70

4	10-30х в	Світло + фільтр	8	4	34	60
5	30-60х в	Світло + фільтр	2	25	8	60
6	1 год.- 10год.	Темрява + фільтр	1	50	5	55
7	10 год+	Світло + фільтр	1	50	5	55

Згідно отриманих даних під час спостереження в часовий проміжок 0- 1 хвилини, усі особини перебували у стані стресу, рухалися хаотично по всьому об'єму акваріуму. На інтервалі в 1-2 хв уже приблизно з'являлися перші дрібні зграї риб близько 3 штук, які вміщували в собі в середньому 3 особини. В цей час абсолютна більшість особин *C.gibelio* та *R. rutilus* рухалися хаотично. В інтервалі від 2 до 10 хвилин середня кількість зграй складала 5, кожна згря вміщувала в середньому в цей час уже 4 індивіди, в цей же час кількість поодиноких особин в середньому складала 53%, що може відображати середній потрібний час для переходу від хаотичних рухів до утворення перших зграй та багатозграйної структури, ці зграї всеодно ще доволі вразливі до атак хижаків. На часовому відрізку від 10 до 30

хвилин в середньому формувалося 8 дрібних зграй, але до цього моменту загальна кількість риб скорочувалася до ~60 особин через атаки хижаків. В період між 30 хвилинами та годиною зазвичай вже утворювалося 2 повноцінні зграї, які нараховували $\approx 25-50$ особин, кількість поодиноких риб була мінімальною – момент стабілізації зграйної структури при зменшенні загальної чисельності групи.

Окремо було також проаналізовано видовий склад змішаної зграї *R. rutilus* та *C. gibelio* для кожного з шести запусків. Результати наведено у таблиці 3.2.

Таблиця 3.2. Формування змішаної зграї *Rutilus rutilus* та *Carassius gibelio* після запуску.

№ Запуску	R. rutilus у складі зграї, N (із 40)	C.gibelio у складі зграї, N (із 40)	Загальни й розмір зграї, N (із 80)	Rutilus у складі зграї, %	Carassi us у складі зграї, %	Загаль на частка особин у змішані й зграї, %
6	33	10	43	82,5	25	53,8
1	38	30	68	95	75	85
2	36	29	65	90	70	81,3
3	36	31	67	90	80	83,8
4	35	32	67	87,5	85	83,8

5	39	28	67	97,5	75	83,8
---	----	----	----	------	----	------

Отримані дані з усіх шести запусків *R. rutilus* + *C. gibelio* демонструють такий результат: в більшості випадків, зграя формувалася цілком надійно. Перші п'ять запусків до складу змішаної зграї від 65 до 68 особин з 80, тобто, 81-85% усієї зграї риб.

Можна виділити майже постійне характерне включення до змішаного ядра зграї для *R. rutilus*. У різних серіях в складі зграї перебувало від 33 до 39 особин із 40, тобто, приблизно 82,5-97,5%. Фактично, *R. rutilus* практично завжди брала участь в утворенні зграйної структури і виконувала роль умовного “каркасу”. *C. gibelio* в поведінці були більш варіабельні: в перші п'ять запусків спільна зграя нараховувала в собі від 28 до 32 особин із загальної кількості в 40 *C. gibelio*, це приблизно 70 – 80%. *C. gibelio* хоч і активно приєднувався до зграї, тим не менш, частина особин регулярно залишалася на периферії або ближче до дна акваріума.

Шоста серія стала винятковою: до складу змішаної зграї увійшло 10 особин *C. gibelio*, це 25% від початкової чисельності цього виду. *R. rutilus* були представлені більшою часткою, а саме: 33 з 40, тобто, приблизно 82,5%. В результаті цього запуску загальний розмір змішаної зграї значно зменшився - до 43 особин, фактично 53,8% від усієї групи. Цю подію можна розглядати як, коли *C. gibelio* обрали переважно часткове згуртування, зберігаючи більш донну ізольовану стратегію.

3.2 Первинні антипредаторні реакції змішаної зграї.

Відповідно до Розділу 2.7, під первинними

антипредаторними реакціями риб маються на увазі негайні зграйні відповіді *C. gibelio* та *R. rutilus* при атаках хижаків. До типу цих реакцій було внесено:

1. Колективна втеча в бік укриття або в протилежному напрямку від хижака.
2. Колективне збільшення дистанції між зграєю та хижаком
3. Ущільнення структури зграї.

Оцінка кількості антипредаторних реакцій проводилася методом покадрового аналізу. Було відібрано 120 епізодів (по 10 хв з 6 запусків). На кожному з відібраних відеофрагментів було зафіксовано окремі епізоди активного наближення або атаки хижаків на змішану зграю *R. rutilus* + *C. gibelio*. Для кожного епізоду відзначалося, чи спостерігалися первинні антипредаторні реакції. Одна атака хижака на зграю могла призвести до кількох реакцій одночасно, тому сумарна кількість зафіксованих окремо реакцій не дорівнює числу епізодів. Узагальнені результати наведені в таблиці 3.3

Таблиця 3.3. Частота прояву первинних антипредаторних реакцій змішаної зграї *Rutilus rutilus* та *Carassius gibelio* при атаках хижаків (n = 120 епізодів)

Первинна антипредаторна реакція	Кількість епізодів, у яких реакція зафіксована, N	Частка від загальної кількості епізодів,
---------------------------------	---	--

		%
Колективна втеча в бік укриття або в протилежному напрямку від хижака	102	85.0

Колективне збільшення дистанції між хижаком і зграєю	88	73.3
Ущільнення зграї (скорочення дистанцій між окремими особинами у групі)	71	59.2

На таблиці 3.3 демонструється, що найтипівішою первинною антипредаторною реакцією є колективна втеча - її було зафіксовано у 102 з 120 епізодів, це близько 85% усіх випадків. В більшості ситуацій це являло собою короткий ривок зграї *R. rutilus* + *C. gibelio*, частіше просто в протилежну сторону від подразника (хижака), рідше - в сторону *Ceratophyllum demersum*.

Колективне збільшення дистанції між зграєю та хижаком було зафіксовано у меншій кількості - 88 епізодів, близько 73,3% атак. В таких випадках зграя робила не лише короткий ривок, а й намагалася підтримувати більшу відстань в просторі між собою і хижаком, активно уникаючи повернення в зону їх активних маневрів.

Ущільнення зграї як реакція спостерігалася в 71 епізоді,

близько 59,2%. Ця реакція виникала одразу або перед атакою. Виглядає ця реакція як різке зменшення відстані між особинами в змішаній групі *R. rutilus* та *C. gibelio*. Ця реакція знизувала шанс для хижака виділити якусь одну певну жертву.

3.3 Вторинні антипредаторні реакції змішаної зграї.

За вторинні антипредаторні реакції було взято поведінкові події, які виникають після первинної антипредаторної реакції на атаку і пов'язані з дезорганізацією та відновленням організації зграї.

Було розглянуто:

1. Хаотичний розпад зграї з появою відсталих особин.
2. Переоб'єднання зграї після розпаду. Повне або часткове.

Кількісна оцінка вторинних антипредаторних реакцій змішаної зграї *R. rutilus* + *C. gibelio* проводилася в тій же самій вибірці матеріалу, що й для первинних реакцій. На кожному епізоді оцінювалося: чи супроводжувалася атака вираженням розпадом зграї, чи спостерігалися поодинокі відсталі від зграї особини та чи відбулося повне або часткове переоб'єднання зграї протягом 30 секунд після початку атаки з боку хижака на зграю.

Узагальнені результати подано в таблиці 3.4

Таблиця 3.4. Вторинні антипредаторні реакції змішаної зграї *Rutilus rutilus* та *Carassius gibelio* при атаках хижаків (n = 120 епізодів)

Показник	Кількість епізодів	Частка від усіх епізодів, %	Частка від епізодів із розпадом зграї, %
Епізоди з хаотичним розпадом зграї та появою відсталих особин	69	57,5	100
Успішне переоб'єднання зграї протягом 10 секунд	42	35	60.9
Успішне переоб'єднання зграї протягом 10 - 30 секунд	19	15,8	27,5

(частина особин залишається відокремленою)			
Відсутність повного переоб'єднання до кінця 30 секундного інтервалу	8	6,7	11,6

На таблиці 3.4, виражений хаотичний розпад зграї з появою відсталих від зграї особин спостерігався більше ніж у половині

випадків атаки хижака - 69 із 120 епізодів, 57,5%. В подібних епізодах зграю втрачала свою компактність і частина риб відходила на значну відстань від зграйного ядра, утворюючи дрібні тимчасові групи й окремі поодинокі особини, які відстали від загальної зграї. Разом з цим, у більшості епізодів розпаду зграї та появою відсталих особин, відбувалося відновлення зграйної структури. Протягом перших 10 секунд після атак хижака риби повністю переоб'єднувалися у 42 епізодах, що у відсотках складає близько 35% від усієї вибірки і 60,9% серед епізодом із розпадом зграї. У цих 42х епізодах *C.gibelio* та *R.rutilus* вдавалося швидко відновити компактну змішану зграю. *R.rutilus* зазвичай першою формувала ядро, до якого вже потім в результаті підтягувалися особини *C. gibelio*.

Також було зафіксовано, що в 19 епізодах (це 15,8% від усіх атак та 27,5% із розпадом), переоб'єднання змішаної зграї відбувалося повільніше або було частковим. Під час таких епізодів основна частина групи відновлювала зграйність до 30 секунд з початку атаки, однак з'являлася помітна кількка відсталих особин від зграї, вони певний час залишалися біля дна.

У 8 епізодах(6,7% від усіх та 11,6% серед епізодів з розпадом змішаної зграї) було зафіксовано відсутність повного переоб'єднання в межах аналізованого інтервалу часу. Частина риб продовжувала рух розрізненно один від одного, що потенційно підвищувала їх ризи бути атакованим при повторній атаці хижака.

3.4 Вплив умов середовища на реалізацію антипредаторних патернів.

Для цього підрозділу вибірка з 120 епізодів була додатково

поділена на 4 групи за актуальними умовами в момент атаки:

1. Світло+ фільтр - денне освітлення, працюючий фільтр та наявність *Ceratophyllum demersum* як укриття.

2. Світло без фільтра - денне освітлення, відсутність течії та вібрацій від фільтра і збереження рослинності.

3. Червоне світло - нічний режим із червоним освітленням та працюючий фільтр.

4. Темрява + фільтр - повна темрява і працюючий
фільтр

Для кожного із цих груп епізодів було оцінено частку епізодів, у яких фіксувався виражений хаотичний розпад зграї; частку епізодів, де протягом 30 секунд після атаки відбувалося повне або майже повне переоб'єднання зграї; частку епізодів, у яких більша частина змішаної зграї риб переходила до зони рослинного укриття у вигляді (*Ceratophyllum demersum*). Узагальнені результати подано в таблиці 3.5.

Таблиця 3.5. Вплив умов середовища на вторинні антипредаторні реакції змішаної зграї *R. rutilus* та *C. gibelio* (за даними 120 епізодів атак)

Умови середовища	Епізоди з хаотичним розпадом зграї, % від епізодів у цих умовах	Епізоди з переоб'єднанням зграї ≤ 30 с, %	Епізоди, де більша частина зграї переходила до укриття з роголиснику, %
Світло + фільтр	≈45	≈80	≈70
Світло б фільтра ≈		≈75	≈50

Червоне світло	≈65	≈55	≈40
Темрява фільтр ≈		≈50	≈30

Отримані дані демонструють що найбільша зграйна структура спостерігалася за умов увімкненої лампи денного освітлення та активної роботи фільтра. В “режимі світло + фільтр” розпад зграї було зафіксовано близько в 45% епізодів атак, причому майже 80%

авипадків зграя змогла відновити компактну зграйну структуру протягом перших 30 секунд з початку атаки. Більшість з особин з змішаної зграї *R. rutilus* + *C.gibelio*. В таких умовах, більшість з мирних риб використовувала активно *Ceratophyllum demersum* в 70% випадків.

У режимі “світло без фільтра” була увімкнена лише лампа денного освітлення та був вимкнений фільтр, не створювалися вібрації та рух води був відсутнім. Частота хаотичних розпадів змішаної зграї в таких умовах становила 35% епізодів, але й частка епізодів з переходом більшої частини зграї в зарості *Ceratophyllum demersum* зменшилася на 50%. Скоріш за все, за стабільніших умов зграя частіше розтягується у водному просторі.

За умов червоного освітлення та в темряві ситуація була більш нестабільною. В цих режимах частота хаотичного розпаду зграї сягала близько 65-75% епізодів. При цих умовах повне або майже повне переоб’єднання зграї в межах 30 секунд було зареєстровано лише в близько 50-55% епізодів. Одночасно з цим і зменшувалася частка , в яких більшою частиною змішаної зграї *R. rutilus* + *C.gibelio* використовувалося укриття у вигляді

Ceratophyllum demersum. За низького рівня освітлення візуальні орієнтири для риби стають менш інформативними та зграйна координація зазнає погіршення, тобто, зростає кількість відсталих від зграї особин та відновлення структури змішаної зграї після атаки часто було неповноцінним.

Висновки

1. Засновуючись на результатах покадрового аналізу відеозаписів, було виокремлено первинні первинні зграйні антипредаторні реакції у змішаній зграї *R.rutilus* та *C.gibelio*-колективна втеча в сторону укриття або від хижака, ущільнення зграї та колективне збільшення дистанції між зграєю та хижаком. Вторинні антипредаторні реакції, які пов'язані з деорганізацією та навпаки реорганізацією(повного або часткового переоб'єднання після атаки хижака на зграю).

2. *R. rutilus* та *C.gibelio* реалізують схожий комплекс антипредаторних реакцій за структурою, але мають деякі відмінності. В режимі денного освітлення за наявності течії та укриття *R. rutilus* послідовно формує та активно підтримує основне “ядро” змішаної зграї. *C. gibelio* частіше залишається біля дну, а після розпаду зграї довше залишається серед відсталих від зграї особин. В окремій серії відсоток *C. gibelio* у змішаній зграї різко зменшилася. При цьому якісний набір зграйних антипредаторних реакцій *C. gibelio* та *R.rutilus* залишився спільним.

3. Хаотичний розпад зграї з супутньою появою відсталих від зграї особин було зафіксовано майже в 57,5% атак. Але у більшості з цих випадків згряя повністю або майже повністю віновлювалася протягом 30 секунд з початку атаки хижака.

Найбільш оптимальними для підтримки цілісної зграї був режим із увімкненою лампою денного освітлення та увімкнений фільтр - частка розпадів була нижчою, а частка використання укриттів і переоб'єднання зграї - вищою аніж у режимах з використанням червоного світла та темряви. За низького рівня освітлення розпади зграї фіксувалися частіше, разом із відставанням окремих особин від зграї і неповне відновлення зграйної структури та цілістності, як свідощтво про ключову роль візуального контакту та контролю між членами зграї.

4. Після запуску 80 особин *R.rutilus* та *C. gibelio* одночасно до акваріуму у присутності в ньому хижаків, у більшості серій запусків було зафіксовано послідовний перехід від хаточиної стресової поведінки до стадії мікрогруп, з яких потім утворювалися дрібні зграї, а з них уже і 2 великі зграї, з яких утворювалася одна найбільша. У перших п'яти запусків у змішаній групі мирних риб утримувалося в середньому вид 65 до 68 особин із загальної кількості в 80 риб(це 81-85% від загальної чисельності мирної риби). Отже, формування змішаної зграї є стійкою

та відтворюваною антипредаторною стратегією в умовах тиску з боку хижаків.

Перелік посилань

1. Álvarez, D., & Nicieza, A. G. (2003). Predator avoidance behaviour in wild and hatchery-reared brown trout: the role of experience and domestication. *Journal of Fish Biology*, 63(6), 1565–1577.
2. Doran, C., Bierbach, D., Lukas, J., & Krause, J. (2022). Fish waves as emergent collective antipredator behavior. *Current Biology*, 32(4), 708–714.e4
3. Tadesse SA. (2018). The effects of competition (intra-specific and inter-specific) and predation on the distribution, abundance, and fitness of guppy fish (*Poecilia reticulata*). *International Journal of Avian & Wildlife Biology*, 3(5), 358-365.
4. Pavlov, D. S., & Kasumyan, A. O. (2000). *Patterns and mechanisms of schooling behavior in fish: A review. Journal of Ichthyology*
5. Tang, Z., Huang, Y., Wu, H., & Liu, J. (2017). The behavioral response of prey fish to predators: the role of predator size. *Ecology and Evolution*, 7(9), 2833–2841
6. . Rodriguez-Pinto, I. I., Theobald, J. C., Rieucau, G., Handegård, N. O., & Boswell, K. M. (2024). *Environmental impact on visual perception modulates behavioral responses of schooling fish to looming predators. Journal of Experimental Biology*, 227(6), jeb246665.
7. Rieucau, G., Boswell, K. M., De Robertis, A., Macaulay, G. J., & Handegård, N. O. (2014). *School density affects the strength of collective avoidance responses in wild-caught Atlantic herring (Clupea harengus): a simulated predator encounter experiment. ICES Journal of Marine Science*, 71(4), 957–965.
8. Bierbach, D., Lukas, J., Bergmann, A., & Plath, M. (2013).

- Predator avoidance in extremophile fish. Life*, 3(1), 161–180.
9. Fu, C., Cao, Z. D., Fu, S. J. (2015). *Flow and stress acclimation both enhance predator avoidance in a common cyprinid fish. Aquatic Biology*, 2(3), 233–241.
 10. Eklöv, P., & Svanbäck, R. (2006). *Predation risk influences adaptive morphological variation in fish populations. Ecology*, 87(6), 1634–1641.
 - 11.. Heynen, M., Lienart, G. D. H., Gillet, C., & Seehausen, O. (2016). *Facing different predators: adaptiveness of behavioral and morphological traits. Behavioral Ecology*, 27(2), 556–564.*
 12. Ros, A. F. H., Vink, J., & Meunier, F. J. (2019). *Anti-predator mechanisms in evolutionarily predator-naïve vs. experienced prey. Ecosphere*, 10(5), e02699.*
 13. Sun, L., Zhang, X., & Wang, Y. (2023). *Relationship between fish morphological differentiation and predator pressure in freshwater ecosystems. Ecological Indicators*, 155, 110214.
 - 14.. Мовчан, Ю. В. (2011). Риби України. Київ: Зоологічний музей НАН України, 444 с.
 - 15.. Craig, J.F. (1987). *Percid Fishes: Systematics, Ecology and Exploitation*. Chapman & Hall, London
 - 16.. Bry, C. (1996). *Role of prey behavior and morphological constraints in the hunting strategy of pike (Esox lucius)*. *Journal of Fish Biology*, 48(3), 495–507.
 - 17.Jacobsen, L., & Berg, S. (1998). *Diel variation in habitat use by roach (Rutilus rutilus) in a shallow lake. Hydrobiologia*, 364, 195–201.
 18. Mikheev, V. N., & Wanzenböck, J. (1999). *Behavioural responses of juvenile fish to visual exposure of a piscivorous predator. Environmental Biology of Fishes*, 56(1–2), 191–200.

19. Jacobsen, L., Berg, S., Jepsen, N., & Skov, C. (2004). Does roach behaviour differ between shallow lakes of different environmental state? *Journal of Fish Biology*, 65(1), 135–147.
20. Hölker, F., D. Dorner, S. Schulze-Haertel-Borer, S. D. Peacor & T. Mehner (2002). *Effects of piscivore-mediated habitat use on growth, diet and zooplankton consumption of roach. Freshwater Biology*, 47(9): 1747-1758.
- 21.. Diana, J. S. (1987). Simulation of mechanisms causing stunting in northern pike populations. *Transactions of the American Fisheries Society*, 116, 612–617.
22. Brönmark, C., & Miner, J.G. (1992). Predator-Induced Phenotypical Change in Body Morphology in Crucian Carp. *Science*, 258(5086), 1348–1350.
23. Doran, C., Bierbach, D., Lukas, J., et al. (2022). Fish waves as emergent collective antipredator behavior. *Current Biology*, 32(6), 708–714.
24. Tang, Z.-H., Huang, Q., Wu, H., Kuang, L., & Fu, S.-J. (2017). The behavioral response of prey fish to predators: the role of predator size. *PeerJ*, 5:e3222.
25. Schreck, C. B., & Tort, L. (2016). The Concept of Stress in Fish. In: *Biology of Stress in Fish*. Academic Press, pp. 1–34.
26. Wendelaar Bonga, S. E. (1997). The stress response in fish. *Physiological Reviews*, 77(3), 591–625.
27. Makaras, T., Stankevičiūtė, M., Šidagytė-Copilas, E., Virbickas, T., & Razumienė, J. (2021). Acclimation effect on fish behavioural characteristics: determination of appropriate acclimation period for different species. *Journal of Fish Biology*, 99(2), 502–512.
28. Killen, S. S., Norin, T., & Halsey, L. G. (2017). Do method and species lifestyle affect measures of maximum metabolic rate in

- fishes? *Journal of Fish Biology*, 90(3), 1037–1046.
29. Martins, C. I. M., Galhardo, L., Noble, C., Damsgård, B., Spedicato, M. T., Zupa, W., Beauchaud, M., Kulczykowska, E., Planellas, S., & Kristiansen, T. (2011). Behavioural indicators of welfare in farmed fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 21, 15–40.
 - 30.. Ferrari, M. C. O., Wisenden, B. D., & Chivers, D. P. (2010). Chemical ecology of predator–prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 88(7), 698–724.
 - 31.. Skov, C., & Koed, A. (2004). Habitat use of 0+ year pike in experimental ponds in relation to cannibalism, zooplankton, water transparency and habitat complexity. *Journal of Fish Biology*, 64, 448–459.
 32. Peuhkuri, N., & Hirvonen, H. (2003). Effects of predators on the behaviour of juvenile fish: does humic water interfere with the behavioural cascade. *Ecology of Freshwater Fish*, 12(4), 305–312.
 33. Karakatsouli, N., Papoutsoglou, S. E., Panopoulos, G., Papoutsoglou, E. S., Chadio, S., & Kalogiannis, D. (2008). Effects of light spectrum on growth and behaviour of gilthead seabream (*Sparus aurata*) juveniles. *Aquaculture Research*, 39(10), 1050–1058.
 34. Wilson, A. D. M., Voesenek, C. J., Torrez, H. M., & van de Meent, M. (2015). A practical guide for using behavioural observation methods in fish research. *Journal of Fish Biology*, 87(5), 531–556.
 - 35.. Domenici, P., & Blake, R. W. (1997). The kinematics and

- performance of fish fast-start swimming. *Journal of Experimental Biology*, 200, 1165–1178.
36. Perrow, M. R., Jowitt, A. J. D., & Phillips, G. L. (1996). The influence of submerged macrophytes on fish–habitat associations in two shallow lakes differing in plant density. *Hydrobiologia*, 340, 219–224.
37. Persson, L., & Greenberg, L. A. (1990). Optimal foraging and habitat shift in perch (*Perca fluviatilis*) in a resource gradient. *Ecology*, 71(5), 1756–1769.

ANNOTATION

Cherkashchenko M.R. Behavioral strategies for avoiding predators in different groups of freshwater fish. – Master's thesis. – V.N. Karazin Kharkiv National University, Department of Zoology and Animal Ecology, Kharkiv, 2025.

The master's thesis is 65 pages long and includes the following sections: table of contents, introduction, main part, research results, discussion, conclusions, and list of references. This work includes 6 tables, 2 figures, and 37 references.

The thesis is devoted to the study of behavioral strategies of freshwater fish to avoid predators (anti-predator strategies) in a system schematically described as “predator-prey” in laboratory conditions. The object of the study was mixed schools of young *Rutilus Rutilus* and *Carassius gibelio* in the presence of predatory fish - *Esox lucius*, *Perca fluviatilis* under variable environmental conditions. The aim of the study was to identify and compare the predator avoidance behavioral strategies of *R. rutilus* and *C. gibelio* species under changing lighting, aquarium space structure, and hydrodynamic conditions.

The observation was conducted in an equipped aquarium with a volume of about 300 liters with a controlled lighting system, a filter, and plant cover in the form of two *Ceratophyllum demersum* bushes. The behavior of the fish was recorded using video and photography. Using frame analysis, the main anti predator behavior patterns of freshwater fish were identified and quantitatively described, such as: the formation of mixed interspecific shoals, collective escape from predators, increasing the distance in the “school-predator” system, school compaction, chaotic disintegration of mixed interspecific schools, and regrouping after a predator attack.

It was noted that mixed shoals of *R. rutilus* and *C. gibelio* formed successfully in most series of experiments. The most common response to the approach of a predator was the classic response of collective escape towards cover and increasing the distance from the predator. Lighting conditions and the structure of the aquarium space significantly affected the stability of the shoaling system—in the

presence of shelter and daylight, the behavior of *R. rutilus* and *C. gibelio*, when mixed together, was more stable and coordinated, unlike in conditions of darkness and red light.

Keywords: Rutilus rutilus, Carassius gibelio, Esox lucius, Perca fluviatilis, anti predator behavior, shoal, shelter, lighting