

Пальчик Оксана Олександрівна

кандидат сільськогосподарських наук, доцент,
Харківська гуманітарно-педагогічна академія,
oksanapalchik@ukr.net,
ORCID: 0000-0002-7282-9374

ОСОБЛИВОСТІ СОЦІАЛЬНОЇ ОРГАНІЗАЦІЇ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ *HIPPOSCAMPUS*, РОДИНИ *SYNGNATHIDAE*

*В статті представлено аналіз та узагальнення сучасних наукових досліджень стосовно особливостей соціальної організації представників роду *Hipposcampus*, родини *Syngnathidae*, переважна частина яких має охоронний статус. Вивчення соціальної організації цих риб надає можливість їх збереження і подальшого відтворення природних популяцій. Аналіз сучасних досліджень соціальної організації популяції морського коника свідчить про наявність складних поведінкових особливостей вибору партнера, який залежить від оперативного та загального співвідношення статей в популяції в певний період часу. Відхилення від нормального співвідношення статей може порушувати соціальну організацію і впливати на життєздатність популяції в цілому. При доступності вибору партнера можливо явище полігнії, але генетична моногамія є обов'язковою для всіх представників роду *Hipposcampus*.*

Зміна статевих ролей, внутрішньостатева конкуренція самок, у популяціях морських коників тривалий час вважалась характерною рисою, притаманною усім представникам цього роду. Але сучасні дослідження спростовують це уявлення. Доведено, що статеві ролі є пластичними, їх зміни мають винятково пристосувальний характер, залежать від багатьох факторів, що підтверджує перспективність подальших досліджень даного явища.

*В ході аналізу сучасних досліджень соціальної організації представників роду *Hipposcampus* виділено наступні соціальні особливості: виняткова прив'язаність до місця існування; наявність у самців і самок територіальних зон, розмір яких є видовою ознакою; наявність зон соціальних зустрічей, які проявляються у формі взаємних привітань або залищань; прояви агресивної захисної поведінки характерні лише для самців, є рідкісним явищем і виникають як результат внутрішньостатевої конкуренції.*

Ключові слова: *рід *Hipposcampus*; соціальна організація; співвідношення статей; моногамія; полігнія; статеві ролі; внутрішньостатева конкуренція.*

Постановка проблеми. Аналіз останніх публікацій

Родина *Syngnathidae* є надзвичайно дивовижною за своїм пристосуванням до батьківської турботи та змінами статевих ролей, тобто конкуренцією між самками за партнерів. Під час спарювання самка переносить яйця до спеціалізованих структур, які розташовані на животі або хвості самця, де відбувається осморегуляція, аерація та живлення зародків через спеціально пристосовані структури. Усі самці сингнатид демонструють таку форму батьківської турботи [1].

Сучасні дослідження дозволили встановити, що самці деяких сингнатид виводять кілька партій дитинчат на рік. Розрахункова річна репродуктивна продуктивність становить в середньому 871 особин (± 632) [2]. Самці морських коників виношують дитинчат протягом 13 місяців, при цьому 100 % самців є репродуктивно активними. Визначено семимісячний період спокою, після якого відновлюється розмноження [3].

Сингнатидам характерна соціальна моногамія, тобто така репродуктивна стратегія, яка характеризується парним життям і захистом спільної території. Парні зв'язки, які демонструються моногамними видами, є афективною конструкцією, яка включає надання переваги одному партнеру, страждання після розлуки та здатність партнера запобігати стресу [4]. Багато представників родини *Syngnathidae* демонструють моногамну соціальну

структуру, але на сьогодні їх соціальна організація вивчена недостатньо. У соціобіології цих риб залишаються прогалини, що спонукає науковців до подальших досліджень, аналіз яких представлений в даній роботі.

Мета роботи. Аналіз та узагальнення сучасних зарубіжних літературних публікацій стосовно особливостей соціальної організації представників роду *Hippocampus*, родини Syngnathidae.

Результати та їх обговорення

Найбільш вивченими представниками родини Syngnathidae є морські коники (рід *Hippocampus* Rafinesque, 1810). У наш час через кліматичні зміни та антропогенний тиск їх чисельність скорочується і майже половина видів цього роду має охоронний статус [3, 5, 6, 7].

Вивчення соціальної організації цих риб надає можливість їх збереження і подальшого відтворення природних популяцій, тому останнім часом проводилось багато досліджень в цьому напрямку [3, 5, 6, 7, 8, 9].

Відомо, що генетичний механізм забезпечує розщеплення потомства в співвідношенні 1X:1Y (первинне співвідношення статей). Унаслідок неоднакової життєздатності чоловічих і жіночих організмів (різна життєздатність – еволюційно вироблена ознака) це первинне співвідношення часто змінюється на вторинне (характерне під час народження) й третинне (характерне для дорослих особин). Вторинне і третинне співвідношення статей може коливатися в значних межах. Отже, статева структура популяції є стійкою видовою ознакою, яка надзвичайно сильно впливає на взаємовідношення між організмами та їхньою поведінкою.

Доведено, що нормальне співвідношення статей в популяціях *Hippocampus guttulatus* (Cuvier, 1829), *Hippocampus reidi* (Ginsburg, 1933), *Hippocampus breviceps* (Peters, 1869), *Hippocampus barbouri* (Jordan & Richardson, 1908), *Hippocampus histrix* (Kaup, 1856), *Hippocampus barngibanti* (Whitley, 1970), *Hippocampus comes* (Cantor, 1849), *Hippocampus spinosissimus* (Weber, 1913), *Hippocampus trimaculatus* (Leach & Nodder, 1814) та *Hippocampus zosterae* (Jordan & Gilbert, 1882) залишається незмінним 1:1 впродовж репродуктивного сезону [7, 10, 11, 12, 13, 14, 15]. В лабораторній популяції *H. reidi* та *Hippocampus kuda* (Bleeker, 1852) цей показник також становить 1:1 [3, 8].

Отже, численні дослідження свідчать, що природне співвідношення статей в популяціях морських коників характеризується нормальним розщепленням 1:1, що характерно для моногамних видів. Але існують дані про зміни нормального співвідношення статей в бік однієї зі статей. Такі зміщення співвідношення статей в бік однієї чи іншої статі можуть супроводжуватись змінами соціальної організації популяції, що відбиваються на життєздатності популяції в цілому.

Дослідження популяції двох видів морських коників *Hippocampus coronatus* (Temminck & Schlegel, 1850) і *Hippocampus mohnikei* (Bleeker, 1853) на морських водоростях у південних прибережних водах Кореї дозволили встановити співвідношення статей зі значним переважанням самок, 1:1,6 для *H. mohnikei* та 1:1,7 для *H. coronatus* [16].

Популяція *Hippocampus abdominalis* (Lesson, 1827) в гирлі річки Деруент, Тасманія, Австралія складалася в основному зі статевозрілих особин із сильно зміщеним у бік самок співвідношенням статей на всіх досліджуваних ділянках. Протягом трьох років (2001-2004р.р.) відмічалось значне зниження чисельності особин, при чому фізико-хімічні умови досліджуваної території за цей період суттєво не змінювались. Можливими причинами зниження кількості морських коників дослідники вважають репродуктивне обмеження через ефект Аліеє [9].

Дослідження зникаючої популяції бразильського морського коника *H. reidi* показали зміни співвідношення статей 1:3 зі значним переважанням самок [3].

У популяції *Hippocampus capensis* (Boulenger, 1900) співвідношення статей було зміненим у бік самців в більшості трансепт [17].

В популяції *Hippocampus zosterae* (Jordan & Gilbert, 1882) збільшення кількості самців незалежно від щільності збільшувало конкуренцію, рівень активності та агресію, що призводило до ненормального перенесення яєць та втрачання виводку, тобто призводило до зниження репродуктивного успіху [12].

На сьогоднішній день доведено, що підвищення температури здебільшого призводить до зміщення співвідношення статей в бік самців [18]. Але дослідження впливу теплових аномалій, викликаних Ель-Ніньо в Південній Атлантиці, на популяцію *H. reidi* показали, що співвідношення статей не відхилялось від нормального 1:1 [7]. Висувається припущення, що трансгенераційна пластичність може пом'якшувати вплив потепління на співвідношення статей у деяких популяціях [18].

Отже, співвідношення статей в популяціях морських коників може суттєво змінюватись в бік однієї зі статей, але інформація щодо змін соціальної організації, пов'язаної з цим, є недостатньою, що дозволяє визначити цей напрямок досліджень перспективним.

Цікаво, що одним із факторів, який характеризує соціальну поведінку представників різних статей в популяції *H. guttulatus*, є оперативне співвідношення статей (OSR), яке визначається співвідношення конкуруючих статевих активних самців до конкуруючих статевих активних самок. Цей показник суттєво відрізняється від загального співвідношення статей популяції, яке враховує всіх особин, в тому числі тих, які статеві неактивні і не конкурують за партнерів. Було встановлено, що тоді як популяційне співвідношення статей *H. guttulatus* залишалось незмінним впродовж репродуктивного сезону, OSR значно зміщувалось відносно самців наприкінці сезону розмноження. OSR позитивно корелювало з конкуренцією за партнера, але взаємозв'язок між OSR та вибором партнера виявився більш складним та багатограним. За результатами дослідження сила та напрямок вибору партнера залежав не тільки від OSR, а й від потенційного рівня продуктивності статей, затрат кожної статі на відтворення потомства, статевих відмінностей партнерів [11].

Дослідження за лабораторною популяцією *Hippocampus fuscus* (Ruppell, 1838) виявили, що OSR серед морських коників, які мали пару, становило 1:1, оскільки самці та самки фактично мали однакову репродуктивну швидкість. OSR одиноких морських коників, які шукали пару, було зміщене в бік самців, тому що вільні самці можуть підготуватися до спаровування швидше та залишатися готовими до спаровування довше, ніж неспарені самки. Таким чином, OSR є зміщеним в бік самців серед статевих активних особин популяції, які конкурують за пару [19].

На соціальну організацію впливає не тільки співвідношення статей, а й фенотипові ознаки особин різних статей.

Доведено, що самці серед знайомих та незнайомих самок, різних за розмірами тіла, частіше обирали великих незнайомих самок, а не менших за розмірами знайомих. Навпаки, вибір самками самців суттєво не відрізнявся від випадкового [11] (Naud et al., 2009). Інші дослідження природної популяції *H. abdominalis* узгоджуються з наведеними вище, вони свідчать про те, що самці віддають перевагу великим самкам і спаровуються з ними, тоді як самки не віддають перевагу спаровуванню на основі розміру. Мультимодальна інтеграція статевих специфічних переваг партнера у шлюбній поведінці свідчить про існування взаємного вибору партнера у цього виду. Результати, свідчать про те, що більш детальні дослідження шлюбної поведінки, враховуючи переваги як самки, так і самця щодо багатьох ознак, можуть привести до більш тонкого розуміння того, як статевий відбір діє в природних популяціях [20].

Залежність репродуктивного успіху від розмірів самки, а не самця, встановлено для дикої популяції *Hippocampus whitei* (Bleeker, 1855) [21]. Репродуктивний успіх *H. guttulatus* також суттєво корелює зі стандартною довжиною самців [22], і потенційно обидві статі можуть вигравати, вибираючи більшого партнера, якщо їм буде доступний вибір. Результати показують, що вибір партнера, а не конкуренція, може стимулювати статевий відбір у морських коників [11].

Самці *Hippocampus capensis* (Boulenger, 1900) були довшими за самок, мали коротші голови та довші хвости, але були схожі за кольором і волокнами шкіри [23].

Найбільш цікавим є збіг у змінах експресії генів, викликаний спаруванням як у самців морських коників, так і у самців лугових полівок, включаючи компоненти гормональних систем, що регулюють розмноження. В даному дослідженні також вивчались зміни кольору (яскравість), яка є потенційною формою соціального спілкування та поведінкової синхронії між партнерами. Коли морський коник будь-якої статі взаємодівав зі своїм партнером, зміни яскравості виявляли високий кореляційний взаємозв'язок, який був достовірно вищим, ніж під час взаємодії з незнайомцем протилежної статі [4].

Експерименти з *H. reidi* оцінювали індивідуальні реакції на нове середовище існування, нові об'єкти, рівень бездіяльності та соціальної взаємодії. Продемонстровано, що приблизно половина морських коників мала сміливий характер, вони охоче досліджували нові місця проживання, нові об'єкти, спорадично соціально взаємодіючи з іншими морськими кониками. Решта спокійних особин мали високий рівень бездіяльності та не перевіряли нові об'єкти на своїх територіях. Самці не мали більш спокійний характер порівняно з самками, як припускалось дослідниками, не було виявлено статистичних відмінностей між статями з точки зору цих аспектів. Подібна частота обох типів серед самців та самок свідчить про те, що ці риси можуть бути збалансованими та еволюційно стабільними у вибірці [24].

Отже, фенотипові ознаки особин різних статей, такі як розмір тіла, колір (яскравість), сила індивідуальних реакцій, обумовлюють соціальну складову популяційних взаємодій особин в популяції.

Багато представників родини Syngnathidae демонструють моногамну соціальну структуру, але на сьогодні їх соціальна організація вивчена недостатньо, тому нами було проаналізовано ряд досліджень стосовно даного напрямку наукових досліджень.

Попереднє генетичне дослідження популяції західноавстралійського морського коника *Hippocampus subelongatus* (Castelnau, 1873) показало, що самці спаровуються лише з однією самкою для кожного окремого виводка. Мікросупутниковий аналіз батьківства показав, що вісім з досліджуваних самців повторно спаровувалися з тією ж самкою, а шість – з новою. Таким чином, було задокументовано тривалу генетичну моногамію морського коника. Доведено, що зміни партнерів відбуваються, але полігінні самці мають довші інтервали між виводками, порівняно з моногамними, але це не змінює високий ступінь соціальної моногамії цього роду риб в цілому [25]. Wilson підкреслює, що не зважаючи на багаторазове спарювання, яке є звичайним явищем для морських коників, вони є винятковими завдяки строгій генетичній моногамії [26].

Дослідження внутрішньостатевої та міжстатевої конкуренції доводять, що в популяції морського коника *H. guttulatus* це взаємопов'язані типи поведінки [11].

Дослідження розмноження морських коників довели, що самці та самки австралійського виду *H. whitei* утворюють пари, які спарюються неодноразово, виключно з одним партнером. Партнери щодня вітають один одного і уникають спілкування з іншими особинами. Морські коники незвичайні тим, що обидві статі надають чіткі візуальні докази спарювання (самець вагітніє, коли самка переносить зволожену ікру), що дозволяє бути впевненим, що ці риби є статеві вірними. Пари не розлучаються, і парний зв'язок припиняється лише тоді, коли один із партнерів гине [21].

У популяції морського коника *H. abdominalis* спостерігалось безладне залицяння, але усі досліджувані самці були генетично моногамними як у лабораторних, так і в природних популяціях. Фізіологічні обмеження, пов'язані з інкубацією ембріонів, можуть пояснити відсутність багаторазового спарювання у морських коників, можливо, саме це зіграло важливу роль у розвитку унікальної репродуктивної поведінки, типової для цих видів [26].

Поведінка залицяння короткомордого морського коника *Hippocampus hippocampus* (Linnaeus, 1758) відповідала підтримці парних зв'язків, тобто моногамній соціальній організації [2].

Зміна статевих ролей, внутрішньостатева конкуренція самок, у популяціях морських коників тривалий час вважалась характерною рисою, притаманною усім представникам цього роду. Але сучасні дослідження спростовують це уявлення.

Всупереч усім очікуванням, заснованим на вагітності самців, нещодавні дослідження показують, що морські коники демонструють звичайні статеві ролі під час шлюбної конкуренції: самці морських коників більше змагаються за отримання яєць, ніж самки, щоб віддати їх [19].

Лабораторні експерименти демонструють, що, всупереч очікуванням, морські коники демонстрували звичайні статеві ролі: самці морських коників змагались більш інтенсивно, ніж самки, за доступ до партнера як у перший, так і в останній дні залицяння. Конкуруючі самці більш активні, ніж конкуруючі самки у залицянні та змагальній поведінці [27]. В дослідженнях *Wilsona* відмічено, що усі морські коники *H. abdominalis*, які вивчались, мали звичайні статеві ролі з більшою конкуренцією між самцями за доступ до самок, незважаючи на те, що вони мали найскладнішу структуру виводка в родині [26].

У наступному дослідженні простежували зв'язок між щільністю, спаруванням і конкурентною поведінкою карликового морського коника *H. zosterae*. Особин розміщували у 38-літрових резервуарах із різною щільністю та співвідношенням статей (від 2-8 тварин на резервуар), репродуктивну та соціальну поведінку спостерігали від моменту розміщення у резервуарі до спарування. Автори відмічають, що в природних популяціях морських коників *H. zosterae* середня та максимальна щільність були незмінно нижчими, ніж ті, що використовувалися при лабораторному розведенні, але вони відповідали варіаціям щільності інших видів диких морських коників [12]. Найвища щільність *H. reidi* виявлена на наймілкіших ділянках [3].

Було досягнуто розмноження *H. guttulatus* в неволі. На поведінку морських коників і репродуктивну продуктивність впливали різні умови вирощування. Щільність тварин збільшила активність морських коників і вплинула на кількість утворених груп, тоді як доступність кріплення вплинула на розмір групи. Морські коники зазвичай зустрічалися в парах самець і самка, які не були стабільними з часом і, як правило, вибирали партнерів такого ж розміру або більших. Конкуренція самців була досить частою і залежала від співвідношення статей. Залицання відбувалося протягом усього дня, протягом усієї вагітності самця привітань не спостерігалось. Глибина товщі води та конкуренція самців призвели до переривання спарювання та зменшення кількості та розміру молоді в штучних умовах [28].

Карликові морські коники *H. zosterae*, утворюють моногамні пари. Щоденні спостереження за поведінкою пар морських коників дозволили виділити чотири чіткі фази залицяння. Перша фаза залицяння відбувається за 1-2 дні до копуляції і характеризується взаємним тремтінням, що складається зі швидких вібрацій тіла з боку в бік, які по черзі демонструють самці та самки. Наступні фази залицяння відбуваються в день копуляції. Друга фаза залицяння характеризується тим, що самки рухаються вгору у товщі води. У третій фазі залицяння самці починають рух вгору за самками. Під час останньої фази залицяння пара морських коників неодноразово піднімається разом у товщі води, в результаті чого відбувається перенесення самкою яєць безпосередньо до виводкового мішка самця під час короткої копуляції. Рівень активності залицяння (що представляє відсоток часу, витраченого на залицяння) зростає від відносно низького рівня під час першої фази залицяння до дуже активного залицяння в день спарювання. Залицання самців у дні перед копуляцією вказує на те, що ці морські коники не змінюють статевих ролей, як вважалося раніше [12].

Встановлено, що в популяції *H. guttulatus* 16,4 % взаємодій були демонстраційними, більшість з яких (81 %) стосувались самців, які демонстрували яскраву закличну поведінку самкам, які переважно не реагували [11].

Дослідження експресії генів парних самців порівняно з одинаками морських коників *Hippocampus erectus* (Perry, 1810) під час і після процесу спарювання свідчать про зміни, пов'язані з процесами метаболізму та гормональної активності [4, 29]. У карликових морських коників *H. zosterae* конкретні показники метаболізму відрізнялися лише за

статтю під час вагітності самців, коли фіксувалось підвищення рівня метаболізму від 10 до 52 % порівняно з рівнями до вагітності. Виводок, що розвивається, пояснює лише 4-31% цього збільшення [12]. Це дозволяє припустити перспективність наукових розвідок щодо з'ясування існуючої різниці метаболізму.

Аналіз сучасних досліджень соціальної організації популяції морського коника свідчить, що відхилення від нормального співвідношення статей може порушувати соціальну організацію і впливати на життєздатність популяції в цілому. Соціальна моногамія не є обов'язковою. При доступності вибору партнера можливо явище полігнії, але генетична моногамія є обов'язковою для всіх представників роду *Hippocampus*. Сстатеві ролі є пластичними, їх зміни мають винятково пристосувальний характер, залежать від багатьох факторів, що підтверджує перспективність подальших досліджень даного явища.

Відмічається, що популяція *H. reidi* має чітко визначені екологічні характеристики, такі як точне місце проживання та високоструктурована соціальна організація [30].

Спостереження за природною популяцією *Hippocampus breviceps* (Peters, 1869) на двох дослідницьких ділянках дозволило встановити середню щільність 0,21 особин/м² та загальне співвідношення статей 1:1. Морські коники показали різний ступінь прив'язаності до місця існування: 12 із 38 зареєстрованих дорослих особин протягом 5-тижневого періоду дослідження залишались на своїх ділянках. Вони рухались в межах від 1 до 12 м². Кожна просторова ділянка перекривалась з 2-10 іншими. Самки використовували значно більші ділянки ніж самці. Основні зони, найчастіше співпадали з морськими водоростями, на яких щоранку знаходились стабільні групи від двох до п'яти морських коників. Ці основні перекривні зони зазвичай були місцем соціальних зустрічей. Встановлено, що статевозрілі самці морських коників *H. breviceps* демонстрували закличну поведінку та контактували з партнерами протилежної статі, хоча не щодня і не обов'язково з тим самим партнером під час кожної зустрічі [10].

Hippocampus capensis (Boulenger, 1900) зустрічався найчастіше в насадженнях з низькою щільністю рослинності (≤ 20 % покриву). Щільність морських коників іншим чином не корелювала з типом середовища існування або глибиною. Розмір просторових ділянок не відрізнявся для самців і самок. Обидві статі були репродуктивно активними, але не спостерігалось вітання чи залицання [23].

У неволі морські коники *H. guttulatus* були активними вдень і більш ізольованими вночі, віддаючи перевагу вертикальному кріпленню на водоростях [28]. Для популяції довгомордого морського коника *H. reidi* в естуарній системі на північному сході Бразилії встановлено використання мангрового коріння як основного субстрату для прикріплення [30].

Цікавими виявляються спостереження внутрішньопопуляційних соціальних контактів між особинами. Встановлено, що більшість взаємодій *H. guttulatus* були взаємними привітаннями (77,4 %) або залицаннями (5,4 %). Одинадцять пар, які віталися або залицалися, були перервані іншим самцем, і з цих взаємодій десять завершилися демонстрацією агресивної захисної поведінки самців, яка виражалась у боротьбі хвостами та переслідуванні. Дві пари, які віталися, були перервані самками, але у даному випадку агресії не спостерігалось [11].

Унікальними виявились спостереження такої захисної поведінки як територіальна оборона самців *H. reidi* під час розмноження, яка характеризувалася хапанням один одного за хвосту, після чого кожен зайняв окрему ділянку. Хоча територіальна оборона є звичайною для видів з нерівномірним розподілом особин та сидячих організмів, для виду *H. reidi* її було описано вперше [3].

Отже, аналіз сучасних досліджень соціальної організації представників роду *Hippocampus* дозволяє виділити наступні соціальні особливості: прив'язаність до місця існування; наявність у самців і самок територіальних зон, розмір яких є видовою ознакою; наявність зон соціальних зустрічей, у формі взаємних привітань або залицань; прояви агресивної захисної поведінки характерні лише для самців, є рідкісним явищем і виникають як результат внутрішньостатевої конкуренції.

Висновки

Проведено аналіз та узагальнення сучасних наукових досліджень стосовно особливостей соціальної організації представників роду *Hippocampus* родини Syngnathidae (*H. reidi*, *H. guttulatus*, *H. breviceps*, *H. capensis*, *H. abdominalis*, *H. erectus*, *H. zosterae*, *H. hippocampus*, *H. whitei*, *H. subelongatus*). Аналіз сучасних досліджень соціальної організації популяції морського коника свідчить про наявність складних поведінкових особливостей вибору партнера, який залежить від оперативного та загального співвідношення статей в популяції в певний період часу. Відхилення від нормального співвідношення статей може порушувати соціальну організацію і впливати на життєздатність популяції в цілому. При доступності вибору партнера можливо явище полігнії, але генетична моногамія є обов'язковою для всіх представників роду *Hippocampus*.

Зміна статевих ролей, внутрішньостатева конкуренція самок, у популяціях морських коників тривалий час вважалась характерною рисою, притаманною усім представникам цього роду. Але сучасні дослідження спростовують це уявлення. Доведено, що статеві ролі є пластичними, їх зміни мають винятково пристосувальний характер, залежать від багатьох факторів, що підтверджує перспективність подальших досліджень даного явища.

В ході аналізу сучасних досліджень соціальної організації представників роду *Hippocampus* виділено наступні соціальні особливості: виняткова прив'язаність до місця існування; наявність у самців і самок територіальних зон, розмір яких є видовою ознакою; наявність зон соціальних зустрічей, які проявляються у формі взаємних привітань або залицянь; прояви агресивної захисної поведінки характерні лише для самців, є рідкісним явищем і виникають як результат внутрішньостатевої конкуренції.

Список використаної літератури

1. Wilson A.B., Ahnesjo I., Vincent A.C.J., Meyer A. The dynamics of male brooding; mating patterns; and sex roles in pipefishes and seahorses (family Syngnathidae). *Evolution*. 2003. Vol. 57, № 6. P. 1374–1386. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00345.x>.
2. Curtis J.M.R., Santos S.V., Nadeau J.L., Gunn B., Wilner K.B., Balasubramanian H., Overington S., Lesage C.-M., D'entremont J., Wieckowski K. Life history and ecology of the elusive European short-snouted seahorse *Hippocampus hippocampus*. *Journal of Fish Biology*. 2017. Vol. 91, № 6. P. 1603–1622. DOI: <https://doi.org/10.1111/jfb.13473>.
3. Freret-Meurer N. V., Andreatta J. V. Field studies of a Brazilian seahorse population; *Hippocampus reidi* Ginsburg; 1933. *Braz. arch. biol. technol.* 2008. Vol. 51, № 4. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1516-89132008000400012>.
4. Mederos S.L., Duarte R.C., Mastoras M., Dennis M.Y., Settles M.L., Lau A.R., Scott A., Woodward K., Johnson C., Seelke A.M.N., Bales K.L. Effects of pairing on color change and central gene expression in lined seahorses. *Genes; Brain and Behavior*. 2022. Vol. 21, № 5, e12812.
5. Ponzi M. Evaluation and effective use of artificial structures in seahorse habitat recovery. Sapiientia. 2021. <http://hdl.handle.net/10400.1/18183>.
6. Correia M. Monitoring of Seahorse Populations, in the Ria Formosa Lagoon (Portugal), Reveals Steep Fluctuations: Potential Causes and Future Mitigations. *Proc. Zool. Soc.* 2022. Vol. 75. P. 190–199. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12595-021-00394-2>.
7. Freret-Meurer N. V., Fernández T.C., Vaccani A.C. Influence of the Atlantic Ocean thermal anomaly on the Longsnout seahorse *Hippocampus reidi* in a Brazilian estuary. *Journal of Fish Biology*. 2022. Vol. 101, № 4. P. 960–971. DOI: <https://doi.org/10.1111/jfb.15156>.
8. Job S.D., Do H.H., Meeuwig J.J., Hall H.J. Culturing the oceanic seahorse, *Hippocampus kuda*. *Aquaculture*. 2002. Vol. 214, № 1-4. P. 333–341. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00063-7](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00063-7).
9. Martin-Smith K.M., Vincent A.C.J. Seahorse declines in the Derwent estuary, Tasmania in the absence of fishing pressure. *Biological Conservation*. 2005. Vol. 123, № 4. P. 533–545. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.003>.
10. Moreau M.-A., Vincent A.C.J. Social structure and space use in a wild population of the Australian short-headed seahorse *Hippocampus breviceps* Peters; 1869. *Marine and Freshwater Research*. 2004. Vol. 55, № 3. P. 231–239. DOI: <https://doi.org/10.1071/MF03159>.
11. Naud M.-J., Curtis J.M.R., Woodall L.C., Gaspar M.B. Mate choice; operational sex ratio; and social promiscuity in a wild population of the long-snouted seahorse *Hippocampus guttulatus*. *Behavioral Ecology*. 2009. Vol. 20, № 1. P. 160–164. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/arn128>.
12. Masonjones H.D., Emily R. When more is not merrier: Using wild population dynamics to understand the effect of density on ex situ seahorse mating behaviors. *Plos one*. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218069>.

13. Muhammadar A.A., Nasir M., Affan J., Agung S.B., Putr D.F. Observation of male and female seahorse food types in the waters of Weh Island Indonesia. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2021. DOI 10.1088/1755-1315/674/1/012067.
14. Laksanawimol P., Bahe M., Lamthaisong H. Spatial variations in biological aspects of Hippocampus spp. in the Gulf of Thailand. *Journal of Science & Technology*. 2021. Vol. 43, № 5. P. 1400–1407.
15. Carmo T. F., Santos L. N., Bertoncini Á. A., Freret-Meurer N. V. Population structure of the seahorse Hippocampus reidi in two Brazilian estuaries. *Ocean and Coastal Research*. 2022. v70: e22009. DOI: <https://doi.org/10.1590/2675-2824070.21016tfdc>.
16. Choi Y.U., Rho S., Park H.S., Kang D.H. Population characteristics of two seahorses, Hippocampus coronatus and Hippocampus mohnikei, around seagrass beds in the southern coastal waters of Korea. *Ichthyological research*. 2012. Vol. 59. P. 235–241. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10228-012-0285-z>.
17. Bell E.M., Lockyear J.F., McPherson J.M. et al. First Field Studies of an Endangered South African seahorse; Hippocampus capensis. *Environmental Biology of Fishes*. 2003. Vol. 67. P. 35–46. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1024440717162>.
18. Geffroy B., Wedekind C. Effects of global warming on sex ratios in fishes. *Journal of Fish Biology*. 2020. Vol. 97, № 3. P. 596–606. DOI: <https://doi.org/10.1111/jfb.14429>.
19. Vincent A.C.J. Operational Sex Ratios in Seahorses. *Behaviour*. 1994. Vol. 128. № 1-2. P. 153–167. DOI: <https://doi.org/10.1163/156853994X00091>.
20. Bahr A., Sommer S., Mattle B., Wilson A.B. Mutual mate choice in the potbellied seahorse (*Hippocampus abdominalis*). *Behavioral Ecology*. 2012. Vol. 23. № 4. P. 869–878. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/ars045>.
21. Vincent A.C.J., Giles B.G. Correlates of reproductive success in a wild population of Hippocampus whitei. *J. Fish Biol.* 2003. Vol. 63, № 2. P. 344–355. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00154.x>.
22. Curtis J.M.R. Validation of a method for estimating realized annual fecundity in a multiple spawner; the long-snouted seahorse (*Hippocampus guttulatus*); using underwater visual census. *Fish Bull.* 2007. Vol. 10. P. 327–336.
23. Bell E.M., Lockyear J.F., McPherson J.M. et al. First Field Studies of an Endangered South African seahorse; Hippocampus capensis. *Environmental Biology of Fishes*. 2003. Vol. 67. P. 35–46. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1024440717162>.
24. Freret-Meurer N.V., Alves M.A.S. Personality in the longsnout seahorse; Hippocampus reidi Ginsburg; 1933: Are males shy than females? *Behavioural Processes*. 2018. Vol. 157. P. 106–110. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.09.006>.
25. Kvarnemo C., Moore G. I., Jones A. G., Nelson W. S., Avise J. C. Monogamous pair bonds and mate switching in the Western Australian seahorse Hippocampus subelongatus. *Journal of Evolutionary Biology*. 2000. Vol. 13, № 6. P. 882–888. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00228.x>.
26. Wilson A.B., Martin-Smith K.M. Genetic monogamy despite social promiscuity in the pot-bellied seahorse (*Hippocampus abdominalis*). *Molecular Ecology*. 2007. Vol. 16. № 11. P. 2345–2352. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03243.x>.
27. Vincent* A.C.J. Seahorses exhibit conventional sex roles in mating competition; despite male pregnancy. *Behaviour*. 1994. Vol. 128, № 1-2. P. 135–151. DOI: <https://doi.org/10.1163/156853994X00082>.
28. Faleiro F., Narciso L., Vicente L. Seahorse behaviour and aquaculture: How to improve Hippocampus guttulatus husbandry and reproduction? *Aquaculture*. 2008. Vol. 282. № 1-4. P. 33–40. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.05.038>.
29. Zhang H., Liu Y., Qin G., Lin Q. Identification of neurohypophysial hormones and the role of VT in the parturition of pregnant seahorses (*Hippocampus erectus*). *Frontiers in Endocrinology*. 2022. Vol. 13. DOI: 10.3389/fendo.2022.923234.
30. Schwarz J.R., Franco A.C.N.P., Ribeiro A.S., Martins M.A., Soeth M., Cardoso O.R., Spach H.L. Ecological and growth patterns of the longsnout seahorse Hippocampus reidi inferred by mark-recapture techniques in a tropical estuary. *Biota Neotrop.* 2021. Vol. 21, № 2. DOI: <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2020-1130>.

References

1. Wilson, A.B., Ahnesjö, I., Vincent, A.C.J., & Meyer, A. (2003). The dynamics of male brooding; mating patterns; and sex roles in pipefishes and seahorses (family Syngnathidae). *Evolution*, 57 (6), 1374–1386. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00345.x>.
2. Curtis, J.M.R., Santos, S.V., Nadeau, J.L., Gunn, B., Wilner, K.B., Balasubramanian, H., Overington, S., Lesage, C.-M., D'entremont, J. & Wieckowski, K. (2017). Life history and ecology of the elusive European short-snouted seahorse Hippocampus hippocampus. *Journal of Fish Biology*, 91 (6), 1603–1622. <https://doi.org/10.1111/jfb.13473>.
3. Freret-Meurer, N. V. & Andreatta, J. V. (2008). Field studies of a Brazilian seahorse population; Hippocampus reidi Ginsburg; 1933. *Braz. arch. biol. Technol.*, 51 (4). <https://doi.org/10.1590/S1516-89132008000400012>.
4. Mederos, S.L., Duarte, R.C., Mastoras, M., Dennis, M.Y., Settles, M.L., Lau, A.R., Scott, A, Woodward, K., Johnson, C., Seelke, A.M.N. & Bales, K.L. (2022). Effects of pairing on color change and central gene expression in lined seahorses. *Genes; Brain and Behavior*, 21(5), e12812.

5. Ponzi M. (2021). Evaluation and effective use of artificial structures in seahorse habitat recovery. *Sapientia*. <http://hdl.handle.net/10400.1/18183>
6. Correia, M. (2022). Monitoring of Seahorse Populations, in the Ria Formosa Lagoon (Portugal), Reveals Steep Fluctuations: Potential Causes and Future Mitigations. *Proc. Zool. Soc.*, 75, 190-199. <https://doi.org/10.1007/s12595-021-00394-2>.
7. Freret-Meurer, N. V., Fernández, T.C., & Vaccani, A.C. (2022). Influence of the Atlantic Ocean thermal anomaly on the Longsnout seahorse *Hippocampus reidi* in a Brazilian estuary. *Journal of Fish Biology*, 101 (4), 960-971. <https://doi.org/10.1111/jfb.15156>
8. Job, S.D., Do, H.H., Meeuwig, J.J., & Hall, H.J. (2002). Culturing the oceanic seahorse, *Hippocampus kuda*. *Aquaculture*, 214 (1-4), 333-341. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00063-7](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00063-7).
9. Martin-Smith, K.M., & Vincent, A.C.J. (2005). Seahorse declines in the Derwent estuary, Tasmania in the absence of fishing pressure. *Biological Conservation*, 123 (4), 533-545. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.003>.
10. Moreau, M.-A., & Vincent, A.C.J. (2004). Social structure and space use in a wild population of the Australian short-headed seahorse *Hippocampus breviceps* Peters; 1869. *Marine and Freshwater Research*, 55 (3), 231-239. <https://doi.org/10.1071/MF03159>.
11. Naud, M.-J., Curtis, J.M.R., Woodall, L.C., & Gaspar, M.B. (2009). Mate choice; operational sex ratio; and social promiscuity in a wild population of the long-snouted seahorse *Hippocampus guttulatus*. *Behavioral Ecology*, 20 (1), 160-164. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn128>.
12. Masonjones, H.D., & Emily, R. (2019). When more is not merrier: Using wild population dynamics to understand the effect of density on ex situ seahorse mating behaviors. *Plos one*, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218069>.
13. Muhamadar, A.A., Nasir M., Affan J., Agung S.B., & Putr D.F. (2021). Observation of male and female seahorse food types in the waters of Weh Island Indonesia. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. doi 10.1088/1755-1315/674/1/012067.
14. Laksanawimol, P., Bahe, M., & Lamthaisong, H. (2021). Spatial variations in biological aspects of *Hippocampus* spp. in the Gulf of Thailand. *Journal of Science & Technology*, 43 (5), 1400-1407.
15. Carmo, T. F., Santos, L. N., Bertoncini Á. A., & Freret-Meurer, N. V. (2022) Population structure of the seahorse *Hippocampus reidi* in two Brazilian estuaries. *Ocean and Coastal Research*, v70, e22009. <https://doi.org/10.1590/2675-2824070.21016tfdc>.
16. Choi, Y.U., Rho, S., Park, H.S., & Kang, D.H. (2012). Population characteristics of two seahorses, *Hippocampus coronatus* and *Hippocampus mohnikei*, around seagrass beds in the southern coastal waters of Korea. *Ichthyological research*, 59, 235-241. <https://doi.org/10.1007/s10228-012-0285-z>.
17. Bell, E.M., Lockyear J.F., McPherson, J.M. et al. (2003). First Field Studies of an Endangered South African seahorse; *Hippocampus capensis*. *Environmental Biology of Fishes*, 67, 35-46. <https://doi.org/10.1023/A:1024440717162>.
18. Geffroy, B., & Wedekind, C. (2020). Effects of global warming on sex ratios in fishes. *Journal of Fish Biology*, 97 (3), 596-606. <https://doi.org/10.1111/jfb.14429>.
19. Vincent, A.C.J. (1994). Operational Sex Ratios in Seahorses. *Behaviour*, 128 (1-2), 153-167. <https://doi.org/10.1163/156853994X00091>.
20. Bahr, A., Sommer, S., Mattle, B., & Wilson, A.B. (2012). Mutual mate choice in the potbellied seahorse (*Hippocampus abdominalis*). *Behavioral Ecology*, 23 (4), 869-878. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars045>.
21. Vincent, A.C.J., & Giles, B.G. (2003). Correlates of reproductive success in a wild population of *Hippocampus whitei*. *J. Fish Biol.*, 63, 344-355. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00154.x>.
22. Curtis, J.M.R. (2007). Validation of a method for estimating realized annual fecundity in a multiple spawner; the long-snouted seahorse (*Hippocampus guttulatus*); using underwater visual census. *Fish Bull.*, 10, 327-336.
23. Bell, E.M., Lockyear J.F., McPherson, J.M. et al. (2003). First Field Studies of an Endangered South African seahorse; *Hippocampus capensis*. *Environmental Biology of Fishes*, 67, 35-46. <https://doi.org/10.1023/A:1024440717162>.
24. Freret-Meurer, N.V., & Alves, M.A.S. (2018). Personality in the longsnout seahorse; *Hippocampus reidi* Ginsburg; 1933: Are males shy than females? *Behavioural Processes*, 157, 106-110. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.09.006>.
25. Kvarnemo, C., Moore G. I., Jones A. G., Nelson W. S., & Avise J. C. (2000). Monogamous pair bonds and mate switching in the Western Australian seahorse *Hippocampus subelongatus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 13 (6), 882-888. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00228.x>.
26. Wilson, A.B., & Martin-Smith, K.M. (2007). Genetic monogamy despite social promiscuity in the pot-bellied seahorse (*Hippocampus abdominalis*). *Molecular Ecology*, 16 (11), 2345-2352. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03243.x>.
27. Vincent*, A.C.J. (1994). Seahorses exhibit conventional sex roles in mating competition; despite male pregnancy. *Behaviour*, 128 (1-2), 135-151. <https://doi.org/10.1163/156853994X00082>.
28. Faleiro, F., Narciso, L., & Vicente, L. (2008). Seahorse behaviour and aquaculture: How to improve *Hippocampus guttulatus* husbandry and reproduction? *Aquaculture*, 282 (1-4), 33-40. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.05.038>.

29. Zhang, H., Liu, Y., Qin, G., & Lin, Q. (2022). Identification of neurohypophysial hormones and the role of VT in the parturition of pregnant seahorses (*Hippocampus erectus*). *Frontiers in Endocrinology*, 13. doi: 10.3389/fendo.2022.923234.
30. Schwarz, J.R., Franco, A.C.N.P., Ribeiro, A.S., Martins, M.A., Soeth, M., Cardoso, O.R., & Spach, H.L. (2021). Ecological and growth patterns of the longsnout seahorse *Hippocampus reidi* inferred by mark-recapture techniques in a tropical estuary. *Biota Neotrop.*, 21 (2). <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2020-1130>.

Palchyk O.O. Features of social organization of representatives of the genus Hippocampus, family Syngnathidae

Introduction. Many representatives of the family Syngnathidae show a monogamous social structure, but their social organization is not sufficiently studied today. Gaps remain in the sociobiology of these fish, which prompts scientists to further research, the analysis of which is presented in this work.

Purpose. Analysis and generalization of modern foreign literary publications regarding the features of the social organization of representatives of the genus *Hippocampus*, family Syngnathidae.

Methods. General scientific method of theoretical analysis and synthesis of scientific literature.

Results The analysis of modern studies of the social organization of seahorse populations indicates the presence of complex behavioral features of mate choice, which depends on the operational and general sex ratio in the population in a certain period of time. Deviations from the normal sex ratio can disrupt the social organization and affect the viability of the population as a whole. Polygyny is possible when mate choice is available, but genetic monogamy is mandatory for all members of the genus *Hippocampus*.

Originality The change of sex roles, intersexual competition of females in seahorse populations has long been considered a characteristic feature inherent in all representatives of this genus. But modern research refutes this idea. It is proved that sex roles are plastic, their changes are exclusively adaptive, depend on many factors, which confirms the prospects of further research of this phenomenon.

Conclusion During the analysis of modern studies of the social organization of representatives of the genus *Hippocampus*, the following social features were identified: the exceptional attachment to the habitat; the presence of territorial zones in males and females, the size of which is a species characteristic; the presence of social meeting zones, which are manifested in the form of mutual greetings or courtship; manifestations of aggressive protective behavior are characteristic only for males, are rare and arise as a result of intersexual competition.

Key words: genus *Hippocampus*, social organization, sex ratio, monogamy, polygyny, sex roles, intersexual competition.

Одержано редакцією: 31.10.22

Прийнято до публікації: 27.11.22