

Конспект лекций.

Лекция № 1. Введение в этологию

План лекции:

1. **Этология как наука и ее связь с другими дисциплинами.**
2. **История становления этологии.**
3. **Современное состояние этологии.**

1. **Этология** (от греч. *éthos* - характер, нрав и *lógos* - учение) – наука, изучающая биологические основы поведения животного, а также его значение в процессе онтогенеза и филогенеза для приспособления к среде обитания.

Предметом этологии являются непосредственные акты внешней активности – законченные, координированные действия животных, связанные некоей целесообразностью. Этологов интересуют воплощенные формы поведения животных, в отличие от зоопсихологов они избегают обращения к психике.

Этология тесно связана с зоологией, эволюционной теорией, физиологией, генетикой, сравнительной психологией, зоопсихологией, а также является неотъемлемой частью когнитивной этологии.

Поведение животных, а, следовательно, и рыб — сложный, многоуровневый процесс. «Поведение есть система взаимосвязанных действий, осуществляемых субъектом с целью реализации определённой функции и требующих его взаимодействия со средой». С точки зрения физиологии под «поведением» животных понимаются поведенческие двигательные акты, ответные физиологические реакции, вызванные действием внешних или внутренних раздражителей (света, звука, электрического тока и т. д.).

В.К. Коротков и А.С. Кузьмина (1972) дали определение поведения рыб – «...совокупность двигательных актов и сложных форм поведения, свойственных рыбам данного вида, возникающих в результате различных внутренних и внешних стимулов». Можно заключить, что: поведение рыб - это двигательные реакции в ответ на внешние и внутренние стимулы.

Поведение (взаимодействие) животных в природе происходит благодаря деятельности информационных и ориентационных систем, с помощью которых они связаны друг с другом в сообществе и с окружающей средой.

Различают: поведение на организменном (физиологическом) и групповом (этологическом) уровнях.

Разные виды рыб имеют специфический «поведенческий репертуар». Особенности поведения формируют образ жизни – ареал распространения, условия нагула, зимовки и нереста, питания, миграций, внутривидовые и межвидовые отношения и другие элементы обитания, важные для рыболовства, охраны природы и аквакультуры.

В настоящее время, применяя орудия лова и технические средства управления поведением, мы воздействуем не на скопления в целом и даже не

на отдельные элементарные популяции, а лишь на отдельные группы рыб этих скоплений и популяций.

Поведение животных, а, следовательно, и рыб формируется под влиянием внутренних потребностей (мотиваций). Цель их — поддержание внутренней среды организма в определенных границах. Внутри организма в результате обмена постоянно происходят процессы, способные изменять его внутреннюю среду. Эти изменения улавливаются специальными рецепторами (интерорецепторами), которые сообщают о них в мозг. В результате мозг настраивается на совершение определенных реакций, конечная цель которых состоит в том, чтобы привести внутреннюю среду в нормальное состояние. Так формируется настройка высших отделов нервной системы на совершение данной, поведенческой реакции.

Функциональные схемы поведенческих реакций состоят из систем восприятия внешней или внутренней информации (органов чувств, центрального аппарата переработки информации, включающего наследственные и приобретенные программы поведения) и управления (мозга), а также исполнительных систем (органов движения, секреции и т. д.).

Различают два типа поведенческих реакций:

- наследственный (безусловно рефлекторный)
- ненаследственный (приобретенный).

Реакции первого типа запускаются генетическими программами поведения и предназначены для выполнения многих важных биологических актов: питания, размножения, ритмов активной миграции, некоторых механизмов ориентации и других стереотипных актов. С помощью таких реакций животные приспосабливаются к мало изменяющимся условиям среды.

Ненаследственные условно рефлекторные реакции возникают у животных в результате обучения, с их помощью животные приспосабливаются к сложным изменяющимся условиям окружающей среды. В результате обучения животные среди различных раздражителей запоминают признаки биологически значимых объектов, а некоторые физические или химические стимулы становятся сигнальными в их дальнейшем поведении.

Таким образом поведение животных, а, следовательно, и рыб представляет собой комплекс наследственных и приобретенных реакций, т. е. сложный акт, имеющий определенное приспособительное значение.

У рыб проявляется, выражаясь бытовым языком, и ненависть, и симпатия, и страх, и чувство собственности, и чадолюбие, и привязанность к «дому», и коллективизм, и мизантропия, да и вообще многие чувства, которые владеют «человеком мудрым».

Этологические исследования основываются прежде всего на наблюдении за поведением животных в естественных условиях среды (т. е. в так называемой «дикой природе»), а также в ходе различных экспериментов и опытов в лабораторных условиях. Результаты таких наблюдений позволяют составить так называемые «этограммы». Сравнение этограмм животных, относящихся к разным видам, позволяет приблизиться к пониманию

эволюции их поведения. Другая важная проблема – выявление значимости поведения животного для процесса его приспособления к условиям обитания.

Предмет науки определяется так же целями и задачами, которые данная наука ставит. Одна из основных задач зоопсихологии - изучение развития психики животных в процессах филогенеза и онтогенеза. Современное представление о развитии психики животных можно охарактеризовать следующими положениями:

1) Основной принцип - эволюционный. Более совершенные в эволюционном плане таксоны (систематические группы) животных обладают потенциальной возможностью к более совершенному отражению; (Следует помнить, что таксоны современных животных представляют собой конечные этапы эволюционного процесса и их взаимное расположение по уровню развития - относительное понятие).

2) В рамках близких таксонов фактором, определяющим уровень психического отражения, выступает образ жизни животного;

3) Существует единство и взаимосвязь строения и функции: не только строение определяет функцию, но и функция - строение;

4) Развитие психики связано с развитием нервной системы и органов чувств -вынесенных элементов нервной системы, снабженных дополнительными морфологическими структурами. Параллельно с развитием нервной системы развитие психики связано с развитием защитных оболочек и механизмов, функция которых направлена на защиту от действия стимулов внешней Среды. “В ходе развития и строение нервной системы животных, и ее психофизические функции выступают и как предпосылка, и как результат изменяющегося в ходе развития образа жизни”. (Рубинштейн, Основы общей психологии).

5) Появление новых структур или функций, второстепенных в более низких таксонах, становится определяющим признаком в более высоких таксонах. Скачок нового качества отражения определяется внутри предшествующей стадии. Новые структуры могут быть не обязательно связаны со строением нервной системы. Так, одной из предпосылок возникновения нервной системы явилось образование эпителия как способа защиты от воздействия внешнего мира. (Пример: истерия у наиболее “умных” млекопитающих, возникающая в случае неспособности решить сложную задачу.)

6) Для живого организма защита от стимула представляется более важной функцией, чем ассимиляция стимула.

2. Первые работы по изучению поведенческих реакций животных относятся к XVIII в., когда Д. Уайт и Ш.Ж. Леруа впервые применили научный подход к изучению поведения животных. Основоположником изучения поведения животных является Ч. Дарвин. Своей теорией естественного отбора он заложил основу эволюционной точки зрения на поведение животных. Кроме того, Дарвин провел многочисленные наблюдения за поведением животных, доказывающие эволюционное единство человека как биологического вида с другими животными. Он впервые сформулировал

представление об инстинкте (совокупность врождённых тенденций и стремлений, выражающихся в форме сложного автоматического поведения.), которое было с успехом использовано в классической этологии. Деятельность Дарвина по изучению поведения животных продолжил его последователь Г. Романее. Его работа «Умственные способности животных» (1882) была первой попыткой обобщить данные по сравнительной психологии.

Становление этологии как самостоятельной науки относится к 1930-м гг. XX в. Ее возникновение связано с работами австрийского ученого К. Лоренца и голландского ученого Н. Тинбергена. Вместе со своим учителем О. Хейнротом они основали «объективистскую» школу. Их исследования основывались на проведении наблюдений в естественных условиях. Изучались в основном высшие позвоночные, в меньшей степени — беспозвоночные. Ученые этой школы сформулировали представление о релизерах — это сигналы, которые вызывают инстинктивные реакции у животных, об их значении в поведенческих актах. На основе этих представлений была разработана теория поведения. Лоренц и Тинберген уделяли особое внимание изучению внутренних механизмов поведенческих актов, чем установили связь между этологией и физиологией. Исследования Лоренца и Тинбергена были подготовлены работами американских ученых Уитмена и Крейга и немецкого ученого О. Хейнрота.

Наряду с Лоренцом и Тинбергеном одним из основателей этологии как самостоятельной науки считается немецкий ученый К. Фриш. Его исследования имеют в своей основе тщательные наблюдения за поведением животных и отличаются тонким пониманием биологических функций живых организмов. Основным вопросом научных исследований Фриша было выяснение способов получения животными сведений об окружающей среде. Самым значительным вкладом Фриша в развитие этологии стал его труд о коммуникации медоносных пчел.

В 1973 г. К. Лоренцу, Н. Тинбергену и К. Фришу была присуждена Нобелевская премия по медицине.

Современные этологи при изучении поведения животных руководствуются четырьмя вопросами, которые сформулировал Н. Тинберген в статье «Задачи и методы этологии» (1963).

1. Каковы причины совершения животным того или иного поведенческого акта?

2. Как происходит становление поведенческого акта в процессе индивидуального развития особи?

3. В чем значение этого поведенческого акта для выживания особи?

4. Как проходило эволюционное становление этого поведенческого акта?

3. В целом можно отметить, что этология как наука о поведении животных предполагает определенный круг проблем, которые должны быть решены при изучении каждого конкретного поведенческого акта. Целью таких исследований должна быть не простая фиксация поведенческих форм, а выявление взаимосвязей между ними и событиями в организме и вне его. Эти

события предваряют данный поведенческий акт, сопровождают его или следуют за ним.

Прежде всего при изучении поведения животных чрезвычайно важно провести так называемый «причинный анализ». Суть такого анализа сводится к выяснению взаимосвязей между изучаемыми поведенческими реакциями и теми событиями, которые предшествовали им во времени. При этом временные связи между этими двумя последовательными событиями могут быть сложны и многообразны, лишь иногда ограничиваясь схемой «причина – следствие».

Другой круг проблем этологии связан с анализом причин поведения. При этом обращается внимание на онтогенетический аспект становления поведенческого акта, отмечается влияние, оказываемое на его формирование изменениями окружающей среды. Из этих вопросов возникает и третий круг проблем этологии – выявление следствий поведенческих актов. Такие следствия могут проявляться как через краткий временной промежуток, так и по прошествии длительного периода времени.

Этология на современном этапе развития включает множество гипотез и теорий. В последнее время интенсивно развиваются коммуникативные и социобиологические концепции в этологии. Социобиология (междисциплинарная наука, сформировавшаяся на стыке нескольких научных дисциплин. Социобиология пытается объяснить социальное поведение живых существ набором определённых преимуществ, выработавшихся в ходе эволюции.) как наука нередко противопоставляется самой этологии. Сторонники таких представлений считают, что в круг проблем этологии входит исследование только биологических аспектов поведенческих реакций животных, тогда как социобиология изучает проблемы социальных связей животных и поведенческой этологии.

В современной этологии широко распространён сравнительный подход к изучению поведенческих реакций животных. Чаще всего рассматривают межвидовые различия форм поведения. Накопленный к настоящему времени обширный материал по поведению животных, относящихся к различным систематическим группам, уточняется, обрабатывается статистически. Сравнительный подход позволяет выявить такие типы и формы поведения, которые являются общими для представителей разных систематических групп, определять различия в их поведении, т. е. выделять независимые поведенческие переменные. Кроме того, на основе сравнительного анализа могут быть выдвинуты, уточнены и проверены гипотезы эволюционного становления поведенческих форм.

Сравнительный подход имеет и свои особенности, которые необходимо учитывать при его применении. Прежде всего большие сложности представляет само выделение данных о поведении животных разного уровня исторического развития. Некоторые способности животных, стоящих на высоком уровне эволюционного развития, могут выглядеть простыми по сравнению с аналогичными свойствами более примитивных животных. Кроме того, чрезвычайно важно обращать особое внимание на внутривидовую

изменчивость поведения животных одного вида. Уровень развития какой-либо формы поведения у особи одного эволюционного уровня может превосходить развитие этой же способности у конкретной особи более высокого уровня.

Следует учитывать и тот факт, что сходство в поведении животных, относящихся к разным видам, может быть связано с возникновением параллельной эволюционной адаптации и основываться на совершенно разных причинах. Именно поэтому, для того чтобы проводить глубокий анализ сходства и различия в поведенческих формах, нужно начинать с исследования поведенческих актов близкородственных видов, а затем уже переходить к более далеким видам. При этом основными методами будут служить обобщение и сравнение.

Еще одна проблема сравнительной этологии – подбор таких задач для животных, которые были бы адекватны для многих видов, а кроме того, были бы сравнимы между собой.

Материальным субстратом этологии являются данные функциональной анатомии, физиологии, эндокринологии и других разделов естественных наук. Все эти данные чрезвычайно важны для анализа и прогнозирования множества форм поведения животных и человека. Этология на современном этапе развития имеет нейробиологическую основу. Изучение нервной системы чрезвычайно важно для объяснения результатов наблюдений за животными в естественных или экспериментальных условиях. Между поведением животного и развитием его нервной системы прослеживается прямая зависимость. Чем выше животное по уровню развития, тем сложнее способы его взаимодействия с внешним миром и тем сложнее устроена его нервная система.

Литература:

1. Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебно-методическое пособие. – М.: МГУТУ, 2009. – 64с.
2. Яржомбек А.А. Образ жизни и поведение промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2016. – 200с.
3. Биологические основы управления поведением рыб. (Сб. трудов ин-та эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцева. – Ред. Б.П. Мантейфель). – М.: Наука, 1970.

Конспект лекций

Лекция № 2. Формы поведения рыб и их формирование в онтогенезе

План лекции:

1. Основы онтогенеза поведения.
2. Кинез и таксис как основа поведения рыб.

1. Поведение животных основано на нервной деятельности — работе центральной нервной системы (сл.2). В ходе онтогенеза сама нервная система развивается и совершенствуется, прежде всего, в ранние периоды жизни. При развитии рыбы от эмбриона до взрослой особи происходит огромное увеличение массы и числа клеток головного и спинного мозга.

В отличие от человека, по мере роста рыбы в постэмбриональный период число клеток, составляющих мозг, постоянно увеличивается. С ростом мозга увеличиваются его возможности, и усложняется поведение рыб. Однако основную роль в развитии поведения играют внешняя среда и усложнение связей среды и организма в ходе онтогенеза.

Наиболее простые, фактически физиологические двигательные реакции становятся все более сложными и целесообразными, то есть появляются адаптивные (приспособительные) формы поведения.

Уже у эмбриона в икринке имеется некоторое очень простое поведение, которое по мере развития становится все более разнообразным (сл. 3). Самая элементарная двигательная реакция на внешнее раздражение — сокращение мускулатуры туловища и хвоста подвижного эмбриона.

В оболочке икринки эмбрион реагирует на химические и механические раздражения подвижностью свободного хвостового конца тела, глазных мышц, ресничек. Эмбрион никуда не может уплыть из оболочки, но он может вызвать перемешивание перивителлиновой жидкости и ее обмен с окружающей средой через оболочку.

Продукты метаболизма, по-видимому, раздражающие рецепторы и нервные окончания эмбриона. Это, прежде всего угольная кислота и аммиак, но может быть, раздражителями являются и другие метаболиты — аминокислоты, мочевины, молочная кислота и др. При движении эмбриона улучшаются условия дыхания.

На конечных этапах эмбрионального периода движения вызывают более равномерное действие на внутреннюю поверхность оболочки ферментов желез вылупления. Сами движения хвоста в конечном итоге приводят к разрыву утонченной и разрыхленной оболочки.

Сильные, активные эмбрионы выходят хвостом вперед, а слабые, малоподвижные «прожигают» оболочку в области головы, где находятся железы, выделяющие ферменты, которые растворяют оболочку.

Самая простая двигательная реакция на раздражение называется **КИНЕЗ** (сл. 4). У эмбриона движения туловища — это простые дугообразные изгибы то в одну, то в другую сторону, но они не вызывают поступательного движения. К моменту вылупления уже формируется волнообразное движение

туловищно-хвостового отдела с распространением локомоторной волны от головы к хвосту, что вызывает поступательное движение головой вперед.

2. Личинка имеет возможность двигаться в пространстве (сл. 5). Часто это неориентированное движение в ответ на раздражение — химическое воздействие, колебание среды, касание, резкое изменение освещенности.

Личинки делают "пробежки-свечки" различной продолжительности, чередуемые с отдыхом. Эти движения тем чаще, энергичнее и продолжительнее, чем сильнее раздражители. Если ничто не раздражает, личинка движется очень мало.

В результате, таких кинезов, без какого-либо направленного перемещения личинки скапливаются в зоне, наиболее благоприятной для обитания.

Разновидностью кинеза можно считать *мобилизационно паническую оборонительную реакцию* мелких стайных рыб — верховки, атерины, хамсы (сл. 6).

При этой реакции на сильный испуг, вызванный появлением хищника в непосредственной близости от стаи, при резких и сильных звуковых или зрительных раздражениях члены стаи начинают двигаться со всей возможной скоростью в самых различных направлениях (Рис. 1).

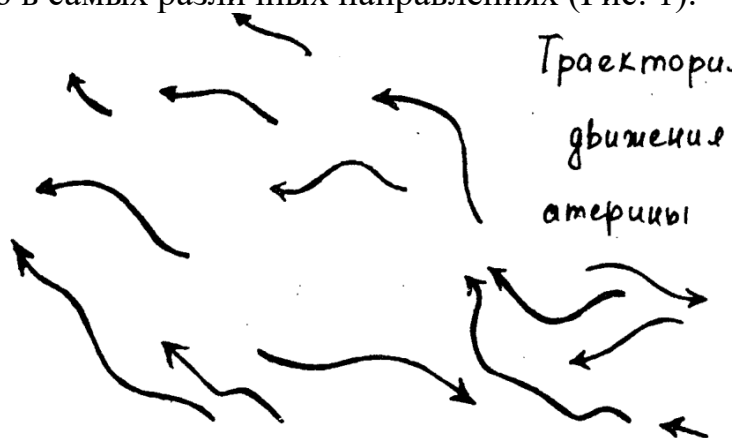


Рис. 1 Траектория беспорядочного движения в стае атерины (по кино съемке). Такое хаотическое движение оказывается целесообразным, так как дезориентирует нападающего хищника, не дает ему возможности сосредоточить погоню на одной особи, которая, без сомнения, быстро стала бы жертвой.

Панические реакции на неожиданный раздражитель являются реакциями мобилизационными, они обычно помогают при появлении опасности, далее движение становится более экономным и дозированным (сл. 7).

Мобилизационную реакцию могут вызвать не только неожиданные абиотические явления и нападения хищников, но и социальные акты — например, агрессивные выпады особи, охраняющей территорию, полового соперника.

Более сбалансированное поведение, следующее за мобилизационной панической реакцией, В. В. Выскребенцев и Н. В. Савченко [1973] назвали «реакцией адаптационного баланса», но эти реакции совсем другого, более

высокого ранга, и они, хотя и следуют за мобилизационной реакцией, не являются ее эволюционным последствием, развитием (сл. 8).

Усложнением кинеза является направленное движение — *таксис* (сл. 9). Такое движение подразумевает наличие ориентировки, рецепции, управления направлением движения. Наиболее известным является *фототаксис* — стремление к свету, источнику света, более освещенной зоне, более светлому объекту.

Фототаксисом обладают личинки многих фитофильных рыб. Они стремятся к свету, одновременно оказываясь в зоне более благоприятного кислородного режима.

Так называемый отрицательный фототаксис, то есть избегание света, можно рассматривать как стремление к темноте — он характерен для многих личинок литофильных и псаммофильных рыб, прежде всего лососевидных. Их личинки развиваются в галечно-песчаном грунте и, оказавшись вне грунта, активно в него внедряются, особенно хорошо это проявляется у личинок кижуча.

К темноте стремятся также многие взрослые рыбы, особенно при испуге. Примером могут служить многие карповые — карп, плотва, подкаменщики, а также налимы, горбыли и многие другие рыбы. Совершенно очевидно, что стремление к темноте связано с укрытиями и убежищами.

Из других таксисов рыб весьма четко проявляется стремление к грунту донных рыб, стремление личинок и мелких мальков цихлидовых рыб, прячущихся в ротовой и жаберной полости родителей, к темным пятнам и областям контрастной окраски, что сигнализирует о наличии убежища-родителя.

Убежище. (сл. 10) Реакция убежища и затаивания определенно связана с остановкой после бегства панического типа. Убежищем могут служить различные природные объекты — скопление водных растений, щели между камнями, пространство под корягами, неровности дна, сам грунт.

Убежищем для стайных рыб являются сами стаи, для молодежи некоторых рыб — стрекающие кишечнополостных: северные медузы — цианеи для молодежи тресковых, жгучие ризостомы — для мальков морских карасей на Черном море, актинии — для морских клоунов.

Обычно рыбы в качестве убежищ используют естественные образования, но известны виды делающие норы в грунте. Такая форма поведения, несомненно, происходит от самозакапывания. Зарываются в песок песчанки, камбалы, звездочеты. Однако песок не сохраняет форму и осыпается, а в иле нора может сохраняться.

Место постоянного обитания, или убежища, обеспечивает рыбе многие преимущества, связанные прежде всего с тем, что, в поведении появляются привычные, а поэтому быстрые и эффективные динамические стереотипы, позволяющие легче избегать хищников и добывать корм.

Кроме мест постоянного обитания, к которым они привязаны, многие рыбы временно выбирают себе места для нереста, ухода за икрой и ранними

стадиями личинок. Обычно привязанность к месту постоянного или временного обитания дополняется сложным комплексом целесообразного поведения, связанным с охраной убежища, нерестилища или домашнего участка.

Охрана территории. (сл. 11) Всегда выражается в агрессивном поведении по отношению к конкурентам - обычно особям своего вида. Однако агрессивное поведение имеет несомненную связь с питанием и пищедобывательным поведением.

Пищевое поведение сл. 12, безусловно, связано с врожденным влечением (таксисом) к объектам, которые могут служить пищей. Однако стереотип схватывания и заглатывания пищи иногда проявляется столь рано, что его следует считать отдельным и изначальным.

У одного из видов бычков обнаружено эмбриональное питание путем заглатывания неких псевдо фекалий, извергаемых зачаточным пищеварительным трактом и состоящих из желтка.

Связь агрессивного поведения у рыб со стереотипом питания обусловлена тем, что операционная деятельность рыбы почти исключительно ограничена возможностями челюстного аппарата.

В этом смысле рыбы отличаются от животных, имеющих рога, копыта, жала и прочие функциональные элементы, которыми можно активно повредить противника. У некоторых рыб, правда, имеются колючки и шипы, иногда даже ядовитые, но это исключительно органы пассивной обороны.

Агрессивные действия рыб — это обычно разнообразные толчки и реже — укусы. В ряде случаев агрессия ограничивается демонстративной угрозой со специфическими телодвижениями и изменением окраски.

Охрана территории и агрессивность имеют место как при отстаивании убежища (реализация самосохранения), так и при охране охотничьего участка (реализация обеспечения питанием), но, кроме того, и при половом поведении — брачных танцах, турнирных стычках, охране икры и потомства (реализация самовоспроизведения). Эти три мотивировки поведения — страх, голод и любовь — являются основными стволами развития форм поведения.

(сл. 13) Сложные формы поведения могут быть результатом синтеза более простых форм поведения, происходящих от трех основных стволов (Рис. 2).

Естественно, что формы поведения, связанные с размножением, появляются после полового созревания в нерестовой период, но арсенал поведенческих элементов может быть взят из стереотипов поведения в ранние периоды жизни.

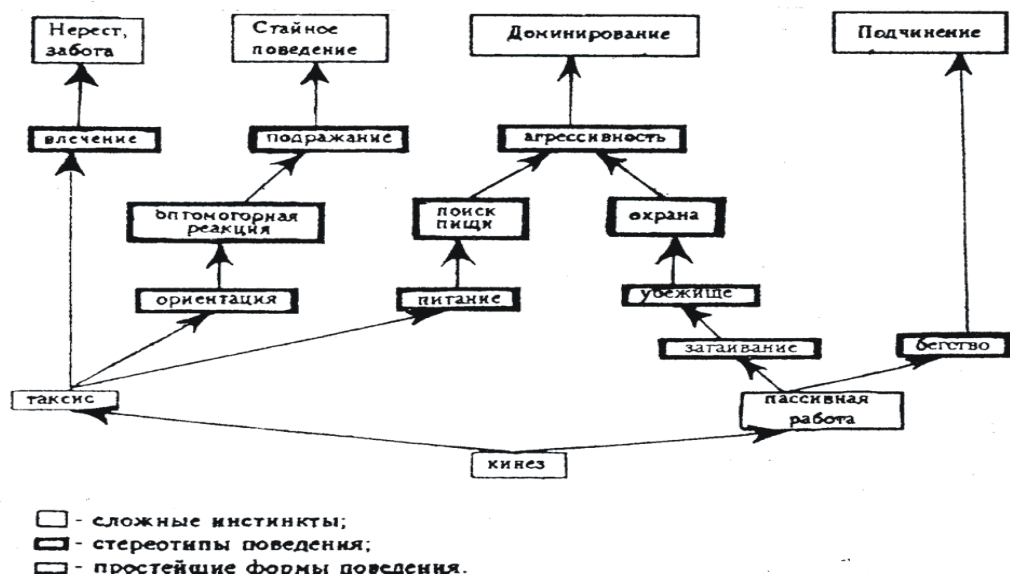


Рис. 2 Схема развития форм поведения в онтогенезе.

Молодь лососевых рыб осуществляет при некоторых условиях охрану территории и агрессивность. Эти же элементы используются во время нереста.

То же можно сказать и о бычках, лабиринтовых рыбах, морских собачках, цихлидах.

Рыбам, которым не свойственно агрессивное поведение в мальковый период, демонстрируют простое поведение и во время нереста – например карп, сельдь.

Литература:

1. Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебно-методическое пособие. – М.: МГУТУ, 2009. – 64с.
2. Иванов А.А. Физиология рыб. – М.: Мир, 2003.
3. Биологические основы управления поведением рыб. (Сб. трудов ин-та эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцева. – Ред. Б.П. Мантейфель). – М.: Наука, 1970.
4. Протасов В.Р. Поведение рыб. – М.: Наука, 1989.

Конспект лекций

Лекция № 3. Биологические ритмы активности

План лекции:

1. Модальности биологических ритмов в зависимости от сезона.

2. Циркадная (суточная) активность рыб.

1. Ритмы (регулярные явления) жизнедеятельности имеют различные модальности, связанные с сезонами, чередованием дня и ночи, приливо-отливными явлениями, лунным циклом, эндогенными циклическими явлениями.

В boreальных областях с ярко выраженными сезонными колебаниями температуры воды кормовая активность большинства массовых промысловых рыб, обеспечивающая нагул и рост приходится на тёплое время года. Наоборот, некоторые, холодноводные по своему происхождению виды более активны в зимнее время – налим, навага, сайка. В отличие от многих тропических рыб нерест, как правило, приурочен к определённому сезону – весне, лету, осени и даже зиме.

2. По циркадной (суточной), прежде всего пищепоисковой активности рыбы могут быть разделены на дневных, сумеречных и ночных (Мочек, 1987). Ночные виды в светлое время суток находятся в убежищах, укрытиях, затененных участках, в глубине, малоподвижны: угри, скорпена, морской налим, коралловые рыбки-кардиналы, минога, жаба-рыба (*Opsanus tau*), полосатая собачка (*Chasmodes hosculanus*), миксина. Ряд мелких стайных рыб (харенгулы, манхуа, атериноморфус) в дневное время образуют плотные защитные стаи в затененных местах и на отмелях. В тёмное время они находятся в более разреженном состоянии и охотятся на зоопланктон, который по ночам также поднимается к поверхности и приближается к берегам. Отмечается наличие ночной активности на определенных стадиях развития. Мальки речного окуня в отличие от крупных, демонстрировали активность ночью, выходя из-под пресса дневных хищников – щук и крупных окуней. Пресноводные миноги активны по ночам во время нерестового периода, летом же активны и днём (Sjoberg, 1977). Ночная активность неполовозрелых угрей сменяется круглосуточной у созревающих катадромных особей (Van Veen, Andersson, 1982). У полярного налима летом имеет место ночная активность, а зимой она меняется на дневную (Kroneld, 1974). Миссисипский планктофаг-веслонос в демонстрационном аквариуме двигался постоянно и днём и ночью (Schroder, 1972). У большинства рыб двигательная пищепоисковая активность наблюдается в сумеречные предрассветные и закатные часы (речной окунь, окунь-солнечник, малоротый окунь, черный морской окунь, судак, сомик-икталурус, карповые).

Дневная активность характерна для морских хищников-кочевников (каранксы, ставриды, сарганы, барракуды). В Черном море дневными рыбами являются губановые (зеленушки, рулены, перепёлки), барабули. Мальки проходных лососей в ручьях проявляют пищевую активность днём. Суточные

ритмы активности вызваны главным образом динамикой естественной освещенности. При содержании радужной форели в условиях полной темноты характерный ритм её активности пропадал, то есть он не был эндогенным (Bachman, Reynolds, Casterlin, 1979). Однако, в ряде случаев обнаруживается наличие суточных ритмов, не нарушаемых изменением динамики освещенности.

Возможно, достаточно длительное обитание в условиях некоторой динамики освещенности ведёт к выработке определённого стереотипа поведения. Как суточную, так и сезонную динамику двигательной активности ручьевой форели описали Ф. Холлидей и сотрудники (Holliday et al., 1974). Максимальная сезонная активность и наибольшие домашние участки имели место в марте. В течение суток активность повышалась в сумерках и на рассвете. При исследовании пестряток сёмги в условиях естественной суточной динамики освещения 10 особей из 16 демонстрировали ночную активность, а 6 дневную. При постоянном освещении суточный ритм двигательной активности исчезал, а при постоянной темноте проявлялся нечетко. Шестичасовое смещение ритма освещенности сдвигало суточный ритм (Varelli, Macleave, 1974).

В течение суток в связи с изменением освещенности наблюдаются изменения в глубине обитания и стайности пелагических рыб. В ночное время пропадает или кардинальным образом затрудняется визуальный контакт между рыбами в стаях. Стаи распадаются или становятся более рыхлыми, большие косяки распадаются на мелкие стайки (ставрида, корюшка, ряпушка, минтай).

Пелагические и даже придонно-пелагические рыбы совершают ежесуточные вертикальные перемещения – днём в глубину, ночью к поверхности, как полагают в связи с перемещением скоплений кормового планктона и нектона. С.Г. Зуссер (1970) указывает, что в разных широтных поясах утренний подъём к поверхности и вечернее заглубление пелагических рыб имеет разную динамику. В северо-бореальной области эти перемещения длятся 3-5 ч, в южно-бореальной 1-2 ч, в тропической 15-20 мин – возможно по причине разной продолжительности сумерек. Ставрида перед восходом солнца опускается на глубину со скоростью 4-9 см/с, образуя у самого дна довольно плотные стаи, пригодные для облова тралом. С заходом солнца она поднимается в верхние горизонты (20-70м) также со скоростью 5-9 см/с, но в безлунные ночи и в пасмурную погоду поднимается к самой поверхности, изменяется структура стай. Начало вертикального перемещения может быть более быстрым и постепенно замедляться (Коротков, 1998). То же известно о суточных перемещениях скумбрии, сайки, светящихся анчоусов, путассу, макруросов, мойвы и питающейся мойвой трески, анчоуса, и питающегося им хека. На литорали зал. Анива (Южный Сахалин) днём на мелководье оставались только бычки и стаи малоротой корюшки. Ночью в ловушки попадали камбалы, терпуги и наваги.

У донных и придонных рыб в течение суток наблюдается изменение двигательной, в основном поисковой активности. Ряд рыб, таких как налим,

речной угорь вообще являются ночными хищниками. Днём они обитают в убежищах, а ночью охотятся пользуясь по-видимому в основном обонятельными и тактильными рецепторами. Днём в зал. Балтики (почти пресноводном) в районе Тыстамаа угрей увидеть не удаётся, хотя ночью они ловятся.

Широко известно, что охотничья и поисковая активность рыб приурочена ко времени низкой, сумеречной освещенности при рассвете и закате. В это время зрительные возможности более крупных рыб превышают таковые их жертв и делают охоту более успешной, чем при высокой освещенности и при полной темноте. М. Огура (Ogura, 1994) сообщает, что дальневосточные лососи при миграции днём находятся на глубинах от 9 до 50 м, ночью от 0 до 20 м (рис. 4.1).

У дневных рыб ночью наблюдается состояние похожее на сон. Донные рыбы пребывают в неподвижности на дне или в убежищах. Ряд пелагических рыб «спит» прямо в пелагиали (атерина, анчоус спаровые, сельдь) (Guldenschuh, 1981). Через иллюминаторы подводной лодки «Северянка» исследователи наблюдали ночной «сон» беломорской сельди. На фотографиях особи ориентированы в пространстве беспорядочно, частью брюхом кверху. У многих «дневных» рыб наблюдается или полный покой, или очень сильное понижение двигательной активности. Покой наблюдается при наступлении темноты и до предрассветного времени. «Сон» наблюдался по ночам у некоторых акул, причем они могут «спать» в пещерах, где им не нужно поддерживать плавательную активность (Кусто, Паккале, 1982). При помощи электрофизиологических исследований обнаружено два типа покоя. Один из них, сопровождающийся понижением сердечной и дыхательной деятельности напоминает сон высших животных (Карманова, Тишков, Попова, 1976). Даже освещение не сразу вызывает их двигательную активность. Другие рыбы, например, карпы, тилапии просто находятся в некотором заторможенном состоянии с пониженной двигательной и дыхательной активностью

Литература:

1. Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебно-методическое пособие. – М.: МГУТУ, 2009. – 64с.
2. Яржомбек А.А. Образ жизни и поведение промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2016. – 200с.
3. Иванов А.А. Физиология рыб. – М.: Мир, 2003.
4. Биологические основы управления поведением рыб. (Сб. трудов ин-та эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцева. – Ред. Б.П. Мантейфель). – М.: Наука, 1970.
5. Протасов В.Р. Поведение рыб. – М.: Наука, 1989.

Конспект лекций.

Лекция № 4. Миграции и другие перемещения в пространстве

План лекции:

1. Миграции рыб.

2. Активные и пассивные миграции.

3. Вертикальные перемещения

Миграциями называют целесообразные перемещения рыб в водоёмах на самые различные по протяженности расстояния. У большинства промысловых рыб имеются нерестовые, нагульные и зимовальные миграции. Интерес представляют конечные пункты, сроки, пути и скорости перемещений. Изменение района уловов даёт представление о перемещении основной массы рыб.

Имеется множество примеров определения миграций массовых промысловых рыб – сельдей, трески, минтая, ставриды и др. по изменению мест эффективного промысла. Мечение рыб – обычный приём изучения миграций и местных перемещений. При рассмотрении данных о вторичной поимке меченых рыб получают данные о расстоянии, на которое сместилась рыба от точки мечения, хотя действительные траектории и скорости плавания остаются неизвестными. Небольшие расстояния между точками выпуска и вторичного вылова указывают на привязанность к определённым местам.

Мечение рыб ультразвуковыми излучателями позволяет проследить траектории и скорости перемещения в реках, водохранилищах и морях. Установлено, что неполовозрелые нагуливающиеся лососи в море движутся в отличие от идущих на нерест по сложными траекториями. *Пелагида за ночь уходит на 25-106 км и утром возвращается на банку.* Технический уровень современных исследований позволяет проводить длительное слежение за мигрирующими рыбами со спутников с применением сложных прикрепляемых электронных устройств (Lacroix, 2013). Под понятие «**ихтиопланктон**» попадают личинки рыб, переносимые морскими течениями – минтай, треска, сельдевые, камбаловые, угри и другие важные промысловые объекты. *Лептоцефалы европейского угря постепенно перемещаются в течение трёх лет на расстояние порядка 9000 км (рис 5.1) от Саргассова моря к Европе со средней скоростью порядка 10 см/с. Скорость северо-атлантического течения имеет величину от 25-50 см/с на юге до 11- 19 см/с на северо-востоке. Учитывая возможное меандрирование течений, можно полагать, что миграция лептоцефалов носит в основном пассивный характер.*

Молодь рыб на более продвинутых стадиях развития может иметь более активное отношение к течениям. *Сравнение скорости течения р. Камчатка (3-5 км/ч) и длительности ската мальков чавычи, кижуча и нерки из оз. Азабачье (35 км за 3-5 сут) показывает, что покатная молодь может заметно сопротивляться пассивному сносу или делать временные задержки.*

2. Активные перемещения и пассивный снос могут чередоваться в ходе онтогенеза. Можно разделить **активные** миграции направленные к определённой цели (нерестилищу, месту нагула, зимовки) и **пассивные** миграции (перемещение течениями, сдвиги места обитания температурными фронтами, смещение градиентами обилия пищи, оттеснение хищниками и конкурентами). По некоторым представлениям миграции это направленные перемещения рыб, т.е. движение туда, где они уже когда-то были, в места, которые они запомнили (Jones, 1968, Morris et al., 2014). В таком случае **миграция** — это возврат после вынужденного странствия.

Придаётся большое значение в ареалах обитания популяций океанических рыб большим (сотни километров) замкнутым вихревым течениям, когда длительный пассивный дрейф приносит икру и личинок в районы с хорошими условиями для развития молоди, а повзрослев, рыба успешно проделывают обратный путь. *Примерами являются атлантическая сельдь, сардины, сардинопсы, сардинеллы, камбалы, морские окуни, атлантическая треска, мерлузы, минтай, тунцы, скумбрия, ставрида и другие объекты, обеспечивающие более 60% мирового вылова.*

Но многие важные промысловые виды осуществляют крупномасштабные регулярные нагульные и нерестовые миграции вне связи с циклоническими и антициклоническими вихрями. *Личинки, а затем мальки баренцевоморской трески уносятся течением от мест нереста у берегов Норвегии на северо-восток к Шпицбергену. Возвратиться к местам нерестилищ они могут не иначе как двигаясь против течения. Европейский угорь в раннем онтогенезе икрой и личинками в течение трёх лет следует от Саргассова моря к берегам Старого света, где он в пресных водах в течение нескольких лет живёт до возраста полового созревания, а потом совершает «хоуминг» – возвращение к местам рождения, пройдя в частности через Балтийское и Северное моря, Атлантический океан, двигаясь в основном против господствующих течений. Кета японских рыбопроизводных заводов из рек Хоккайдо и Хонсю мальком уходит на нагул в Берингово море (более 3000 км). По пути преодолевая Курильское и Камчатское течения со скоростью порядка 20 см/с (не менее нескольких месяцев) она растёт, проводит в море совершая сезонные перемещения протяженностью в несколько сотен километров и в возрасте 3-5 лет возвращается к родным берегам, временами двигаясь в попутных течениях (Восточно-Камчатское, Ойясио).*

Скат по рекам в моря мальков проходных и полупроходных рыб (лососи, осетровые, вобла, волжская сельдь) имеет в общем пассивный характер, но поведение мальков на покатной стадии способствует их благополучному сносу течением. Мальки демонстрируют положительную реореакцию, отрываются от дна, могут плыть по течению. Стимулом к началу ската лососей являются физиологические изменения организма, сопровождающиеся активацией тиреоида и функциональной перестройкой осморегуляционной системы. Внешним проявлением готовности к скату является посеребрение покровов, исчезновение пятнистости – «молтификация». В корне меняется поведение. Пропадает привязанность ко дну и агрессивная охрана участка

обитания у тех видов, которым это свойственно (семга, кижуч, чавыча). Готовые к скату «смолты» в потоке движутся по течению в отличие от пестряток, которым свойственна оптомоторная реакция держаться встреч течению. *Скат горбуши в море происходит в реках в раннем возрасте по ночам, когда стаи не образуются. В эстуариях рек можно встретить плывущие по течению стайки мальков горбуши в приповерхностных слоях воды, причем встречающиеся препятствия, такие как притопленные ветки они обходят сверху, а не «подныривая». Скат может происходить как в стрежневой, так и в прибрежной части реки. В притоках Амура молодь кеты мигрирует только в ночное время, за исключением редких случаев, когда сильные паводки повышают мутность воды. В русле Амура мигрирующая молодь остается днем на мелководье.*

У лососевых нет в материальном виде ни карты, ни компаса, ни часов, ни календаря. «Запаховый импринтинг» (запоминание) родных мест может играть роль только в непосредственной близости от нерестовых рек. Никакие течения им не могут быть помощниками в ориентации – одни возвращаются по течению, другие против течения и даже пересекают господствующие течения. Лососи разных нерестовых стад нагуливаются в одних и тех же акваториях «бок о бок», а созревая расходятся разными маршрутами – американские в Америку, азиатские в Азию, магаданские к Магадану, камчатские на Камчатку. Несомненно, должна существовать некая генетическая программа, руководящая их миграционным поведением.

Для объяснения дальних миграций можно привлечь три гипотезы: естественный ход событий, детерминированный условиями обитания, генетическую память, выработанную на протяжении множества поколений и личную память – «формирование внутренней карты» пройденных маршрутов. В этом случае особь должна запоминать все свои направления и длительности перемещения. Рыбы могут смещаться под давлением различных обстоятельств – сноситься течениями, уходить из области некомфортных температур, (пассивные перемещения) и искать акватории для усиленного питания, места, подходящие для нереста (активные миграции).

В сезонных «батиметрических» перемещениях камбал, терпугов, бычков – весной к прибрежным мелководьям, к зиме – на материковый склон могут играть роль температурные предпочтения. Во многих случаях факторы, обуславливающие приход и уход рыб в районах промысла, могут быть объяснены и поняты. Весной подход косяков мойвы на нерест к берегу сопровождается активным подходом на откорм трески, пикши, сайды, зубатки, камбалы-ерша, ската, менька, лиманды и других промысловых объектов побережья. Хищники могут следовать за перемещающимися косяками жертв. Есть нагульные миграции, которые могут быть названы пассивными с меньшей определённойностью. Летние подходы тресковых к берегам наблюдаются после развития в заливах макропланктонных сообществ и концентрирования на участках локальных фронтов личинок и молоди рыб. Осенью скопления у берегов песчанки и молоди сельди привлекают косяки трески, сайды и других придонных хищников. В зимне-весенний период

(декабрь - март) в прибрежье Мурмана наблюдается минимальный уровень численности кормовых объектов и низкая температура. Промысловые рыбы откочевывают от берегов. Целесообразность нагульных перемещений несомненна, но непонятно «знают» ли рыбы сезонные характеристики распределения кормовых организмов или они каждый год активно ищут места для нагула.

3. Вертикальные перемещения, изменения глубины обитания могут иметь регулярный сезонный и суточный характер. Обитатели бореальной пелагиали при осеннем захлаживании опускаются ниже слоя гомотермии. Многие виды морских донных промысловых рыб (камбалы, палтусы, сельди, терпуги и др.) совершают сезонные изменения глубины обитания – заглубление при зимовке и выход на мелководья для нагула. Изменение глубины обитания в таком случае сопровождается горизонтальной миграцией от прибрежья в сторону материкового склона как правило на десятки километров. Суточные вертикальные перемещения представляют собой изменение глубины обитания – обычно днём в глубину, ночью к поверхности. Они могут иметь разный масштаб. Б.П. Мантейфель (1961) полагал, что регулярные вертикальные миграции — это наследственно закрепленные поведенческие акты, связанные с питанием и защитой от хищников. Л.И. Серебров (1972) предполагал, что изменение горизонта обитания стайных рыб может быть связано с суточной динамикой освещенности – при некоторых низких показателях освещенности рыбы поднимаются ближе к свету для поддержания зрительного контакта необходимого для образования стай. Н.В. Парин (1988) обсуждал причины вертикальных миграций с точки зрения здравого смысла. Причина ночного всплытия (вслед за кормовым планктоном и его потребителями) вопросов не вызывает. Менее понятно дневное погружение. По его мнению не выдерживает критики предположение об избегании хищников и вызывает сомнение погружение в более холодные воды для экономии энергии. Общие закономерности вертикальных миграций могут нарушаться по понятным или пока непонятным причинам.

Изменение давления на одну атмосферу у закрытопузырных рыб занимает несколько часов. На глубине давление сдавливает пузырь, рыба становилась тяжелее воды. В этом случае рыба ориентирована головой вверх и делает плавательные движения, направленные к поверхности для предотвращения погружению. Через некоторое время газовая железа обеспечивает необходимый объем пузыря и рыба принимает горизонтальное положение. Если адаптированную к давлению на глубине рыбу поднимать на более высокий горизонт, её плавучесть увеличивается из-за увеличения объема пузыря, при уменьшении давления – рыба осуществляет плавательные движения, направленные ко дну до тех пор, пока резорбтивная система пузыря не уменьшит объем пузыря. Быстрое погружение рыбы в глубину травм не вызывает. Возможно, одной из причин дневного погружения рыб является перемещение на комфортную «гидростатическую» глубину, где пузырь не распирает тело. Всплытие рыбы «в полводы» должно вести к увеличению давления в пузыре вдвое. По-видимому, такое явление переносимо для

придонных особей минтая при всплывании во время нереста и может способствовать вымету (выдавливанию) половых продуктов. При регулярных вертикальных перемещениях количество газов в пузыре по-видимому может иметь некое промежуточное значение.

Приливо-отливные явления изменяют глубину на прибрежной литорали моря, а также образуют течения разных направлений. Высота приливов и степень обмеления при отливах, сила приливо-отливных течений связаны с положением солнца и фазами луны. Эти явления оказывают как непосредственное, так и сигнальное влияние на поведение рыб. *Во время прилива (глубина 1,5 м) крупные рыбы (акулы, скаты, летрунусы, лутяны) выходят на мелководную литораль. При отливе (глубина 30-50 см) крупные рыбы уходят на глубину. На отмели появляются рыбоядные цапли, представляющие опасность для постоянно обитающих на литорали местных рыб. У фузу (*Fugu niphotes*) нерест происходит в июне - июле у побережья п-ва Мура в течение 5-7 сут после полнолуния или новолуния и оканчивается с полными приливами. В течение суток нерест происходит при нарастающем полном приливе, непосредственно перед закатом на песчаных и скальных грунтах. Образуются группы 10-60 экз. Икра уносится отливом. Камбалы (*Pleuronectes platessa*) при миграциях в открытом море используют приливные течения, когда они совпадают с направлением их перемещений – рыбы отрываются ото дна и поднимаются в толщу водной массы (Walker et al., 1978).*

Отмечается влияние ветровых явлений на поведение и распределение рыб эпипелагиали. В штиль пелагические рыбы, в т.ч. молодь, поднимаются в самые верхние слои воды, где наиболее обильна и разнообразна кормовая база. При усилении ветра рыба уходит в толщу воды, избегая волнения. При устойчивых штормовых ветрах пелагические скопления распадаются, и рыба рассредоточивается на обширной акватории. *По исследованиям Л.К. Маринина и А.С. Литвинова (1991) уклея при штиле в Плещеевом озере встречалась в слое от поверхности до 5 м, а при ветрах 4-6 м/с демонстрировала максимум концентрации на глубине порядка 3 м. На различных горизонтах рыба оказывалась под влиянием разнонаправленных ветровых и компенсаторных течений, которые ночью дрейфовали в разные стороны от мест дневных скоплений. При длительных штормах рыбы смещались на большие расстояния (до 10-12 км). Процесс восстановления происходил в течение нескольких суток.*

Механизм ориентации при этих огромных по масштабам миграциях пока не получил вразумительного толкования. Для объяснения путей масштабных миграций рыб могут быть применены различные гипотезы. 1. Естественный ход событий – перемещение течениями и движение в соответствии с градиентами биотических и абиотических факторов. 2. Нахождение нужного места по ориентирам и признакам – блуждание до тех пор, пока не встретится место с искомыми характеристиками (температура, солёность, «пейзаж», запах, корм и т. д.). 3. Врожденные стереотипы направления и продолжительности плавания. 4. Создание «внутренней карты»

для поиска путей возвращения. Возможно, эти факторы действуют одновременно.

Во время нерестового хода могут наблюдаться задержки для отдыха и даже для «зимовки на ямах» (сёмга осеннего захода, осетровые). Для объяснения ориентации дальних миграций (нагульных, зимовальных, нерестовых, хоуминга) предпринимаются попытки привлечь определённо существующие в разной степени у разных рыб способности к астрономической навигации и геомагнитной чувствительности. *В.В. Овчинников (1976) полагает, что при дальних миграциях scombroидных рыб ориентирами являются гидрофизические и гидрохимические факторы (направления течений, температура, солёность, ориентиры «глобального характера»).*

Освоение пространства в водной среде, где видимость ограничена обычно несколькими метрами, а ареал обитания может иметь протяженность в тысячи километров требует приёмов ориентировки мало похожих на те, что используются людьми. Несомненно, солнце и луна могут служить временными ориентирами для поддержания направления движения поскольку они движутся по небосводу относительно медленно.

Для ориентировки (поддержания выбранного направления) могут служить также звуки, гидравлические, электрические, геомагнитные явления, астрономические ориентиры, факторы, определяемые хеморецепторами. Рыбы находят места постоянного обитания (убежища, нерестилища, кормовые участки) уходя от них даже на значительное расстояние имея представление о «карте местности» и местных приметах (White, Brown, 2015). *Сравнение в аквариальных условиях бычковых рыб, живущих среди нагромождений и в монотонных ландшафтах показало, что первые ориентируются лучше по заметным ориентирам, а вторые больше ориентируются с помощью «телесной памяти» – поворотов и пройденных расстояний в пределах «внутренней карты». Слепые пещерные рыбы определённо используют для ориентации органы боковой линии, которые дают им представление о близости и характере окружающих предметов.*

Рыбы не могут знать о расположении различных биотопов, но могут натолкнуться на такие ориентиры случайно и остаться на привлекательном участке. Отмечается приверженность разных донных и придонных рыб к различным грунтам и подводным ландшафтам. Для коралловых рифов характерна совершенно специфическая многообразная ихтиофауна – внешне исключительно привлекательная, но по большей части непромысловая. Специфическая ихтиофауна характерна для зарослей, скальных нагромождений, песчаных и илистых равнин.

Литература:

1. Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебно-методическое пособие. – М.: МГУТУ, 2009. – 64с.
2. Яржомбек А.А. Образ жизни и поведение промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2016. – 200с.

3. Иванов А.А. Физиология рыб. – М.: Мир, 2003.
4. Биологические основы управления поведением рыб. (Сб. трудов ин-та эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова. – Ред. Б.П. Мантейфель). – М.: Наука, 1970.
5. Протасов В.Р. Поведение рыб. – М.: Наука, 1989.

Конспект лекций.

Лекция № 5. Стайность, одиночность, социальность

План:

1. Стайность и социальность у рыб.

2. Одиночные рыбы.

1. Рыбы могут создавать скопления по разным причинам. Попадание рыб в улов фильтрующего, ставного или крючкового орудия лова еще не означает, что они были в составе одной стаи. Наличие нескольких рыб в поле зрения наблюдателя тоже может быть случайным.

Рыб может сконцентрировать какое-либо препятствие — например, водопад, сеть, плотина. Они могут быть привлечены общим стимулом — кормом, светом, звуком, запахом. В таких скоплениях, несмотря на их вынужденный характер, наблюдаются особые элементы поведения, так как поведение окружающих рыб является сигналом для отдельных особей. Однако рыбы могут держаться вместе благодаря взаимному влечению.

Обычно это касается особей одного вида в следующих случаях:

1. *нерестовые группы*: самец + самка, самка + несколько самцов, много самцов и самок;
2. *семейные группы*: пара родителей + молодежь, родитель + молодежь;
3. *группа, обитающая на одной территории*, — особи одного вида или разных видов;
4. *«бродячие» или мигрирующие группы* из особей одного или нескольких видов.

Есть различные определения групп, стай, косяков, но, разумеется, дело не в названии, а в сути явления с точки зрения расшифровки поведенческих аспектов.

Если группа рыб сформирована не случайно, то между особями наблюдается взаимное притяжение, стремление не удаляться от коллектива и двигаться вместе с ним.

Обычно совместное обитание стайных рыб обеспечивает большую безопасность в случае нападения хищников, выгоды при поиске скоплений пищевых организмов, облегчения ориентации, энергетический выигрыш при миграциях.

Большие и достаточно плотные скопления рыб одного вида и близкого промыслового размера обеспечивают массовый эффективный промысел крупномасштабными орудиями лова, такими как тралы, кошельковые неводы, ставные орудия лова. Они являются главными объектами поиска промысловой разведки с применением самолетов, эхолотов, подводных обитаемых аппаратов.

Прежде всего, это скопления пелагических рыб пантофагов и хищников — сельди, сардины, мойвы, песчанки, ставриды, скумбрии, анчоуса, бекаса, тунца, желтовата и других рыб, стайное обитание которых является нормой и которые в одиночку не живут.

Величины таких скоплений могут быть огромны, размер их может измеряться километрами, а численность миллиардами. В таких скоплениях рыбы имеют визуальный и гидродинамический контакт только с ближайшими соседями, которые для них являются и ориентирами, и защитой, и источником информации.

Механизм поведения всей массы рыб складывается из поведения отдельных особей и их взаимного влияния. При облове крупномасштабными активными орудиями лова косяки рассматриваются как одно подвижное тело, которое меняет форму, подвержено отпугивающим и привлекающим стимулам, имеет инерцию, может распадаться на части и даже вообще рассредоточиваться.

Скорость передвижения косяка, естественно, приблизительно такая же, как у каждой составляющей его особи. В результате взаимного влияния особей реакции типа «лидер-ведомый» и «актер-зритель» информация может передаваться по стае, усиливаясь или затухая.

Главную роль в синхронизации скорости и направления перемещения особей, составляющих стаю, играет зрение, но синхронизация первой реакции на стимул (например, мобилизационно паническая реакция, Ф-образный маневр, резкое изменение направления движения) происходит при гидродинамической стимуляции сейсмодатчиков боковой линии.

Ночью при исчезновении зрительного контакта между рыбами стаи обычно распадаются, пропадает согласованность действий, поляризация (направление движения особей в одну сторону).

Расстояние, на котором происходит визуальное реагирование друг на друга, и общий маневр, например, следование в ту же сторону, куда остальная стая, зависят от прозрачности воды и размеров рыб.

Плотность рыб в стаях меняется в зависимости от состояния стаи, она увеличивается с ростом скорости и целенаправленности движения. Плотность питающейся стаи некрупной рыбы обычно порядка 1 шт./м² при неторопливом движении — несколько длин тела друг от друга, при общем рывке во время испуга плотность возрастает и возможен даже непосредственный контакт рыб.

Анализ движения рыб в большой стае показал, что они образуют внутри себя временные группы по 10-12 особей, объединенных общим маневром. Маневр такой группы может вызывать подражание окружающих и следование.

Преимущества согласованных действий стаи могут иметь место при агрегатном, пятнистом распределении кормовых организмов — планктона, криля, мелкой рыбы и т. п. Один край стаи, натолкнувшись на скопление кормовых организмов, сигнализирует своим поведением всей стае. В не очень больших стаях — до нескольких сотен особей — заметно несомненное влечение рыб друг к другу, особенно проявляющееся при нападении хищника. Вопреки бытующему мнению в стаях нет вожака, «косяшника».

Особь в стае экvipотенциальна, то есть равнозначна, нет элементов доминирования и борьбы. Однако какие-то рыбы могут служить лидерами, актерами, примерами для подражания.

На массиве стаи образуется как бы выступ выходящих и возвращающихся особей, выступ удлиняется, и вся стая может, как бы перетечь в другое место. Сформировавшаяся стая может быть устойчива весьма долго, во всяком случае, много месяцев. Удавалось проследить стаю карпов, ушедших из сетчатого садка в заливе Балтийского моря, в течение не менее полугода.

Настоящие стайные рыбы чувствуют себя вне стаи дискомфортно: ведут себя беспокойно или, наоборот, впадают в полную апатию, перестают питаться, демонстрируют стрессовое состояние — в частности, увеличивают частоту дыхательных движений и потребление кислорода.

Стайное поведение рыб может нарушаться при ухудшении состояния здоровья, условий существования (загрязнение среды, понижение содержания кислорода и т. д.). Такие изменения поведения используют для мониторинга качества воды.

Среди придонных и рифовых рыб наблюдаются стаи, состоящие из двух и более видов. Обычно это «бродяги», которым не досталось подходящих домашних участков. Их объединение может доставлять одностороннюю или взаимную выгоду партнерам по стае.

Стаи, состоящие из рыб одного вида, также, как правило, бывают одноразмерными. Особенно это относится к быстро перемещающимся стаям, где рыбы сортируются по размерам из-за различий в доступных скоростях плавания.

Оседлые стаи рыб могут состоять из рыб разных размеров. При этом лидерами в стаях не всегда являются наиболее крупные особи. Что же касается агностических отношений, которые обычно характерны для оседлых скоплений рыб, то в них доминируют, как правило, более крупные особи. Структура стаи указывает на ее функцию [Радаков, 1972]:

1. *ходовая стая* — рыбы поляризованы, все плывут в одну сторону;
2. *стая с круговым обзором в состоянии покоя* — рыбы малоподвижны, ориентированы беспорядочно, что и обеспечивает круговой сторожевой обзор;
3. *оборонительная стая* — сильно уплотненная, поляризованная, расположение рыб зависит от положения и движения нападающего хищника;
4. *питающаяся стая планктофагов* — ориентация типа круговой обороны, но движения быстры и неравномерны, с нацеливаниями и бросками;
5. *питающаяся стая хищников* — рыбы нередко ориентированы головами в сторону окруженных жертв или образуют вокруг них «карусель».

Одновидовые объединения. Некоторых рыб можно считать «факультативными» стайными видами — их можно наблюдать как поодиночке, так и в стаях. Стаи ставриды — типичное явление, но приходилось наблюдать на Черном море одиночных ставрид «пасущих» стаю атерины. Несмотря на сугубую важность минтая для рыбного хозяйства до сих пор нет определённых сведений об его стайности помимо нерестового периода и нагула. Огромные плотные скопления нагульного минтая могут не быть стаями в точном смысле слова, а скоплениями, обусловленными многочисленностью.

Факультативно стайными рыбами являются большинство придонных промысловых тресковых рыб. В быстро перемещающихся пелагических стаях (тунцы, ставриды, скумбрии, сельди, сардины), рыба сортируется по размерам из-за различий в доступных скоростях плавания. Концентрация лососей в море может быть определена по уловам активных (трал) и пассивных (дрифтерные сети) орудий лова. Уловы тралов дают интегральную характеристику обилия рыбы на акватории.

При подходе к устьям нерестовых рек концентрация лососей, судя по уловам, многократно возрастает естественным образом, а перед началом хода вверх по рекам они образуют плотные *«рои»* численностью от нескольких штук (кижуч), сотен (нерка) до тысяч (горбуша). Эти рои можно наблюдать в эстуариях и в предустьевой акватории моря даже на расстоянии в милю от берега. Рыбы находятся на самой поверхности в слое воды опресненной реками. Рыбы в роях расположены почти вплотную, демонстрируя взаимное влечение, по-видимому пока не связанное с нерестовым поведением.

Эти рои однослойные – в море над поверхностью выступают спинные плавники. В море эти рои имеют хаотическую ориентацию (Кудрявцев, 2013) или находится в медленном вращательном движении (мельницы), в эстуарии на мелководьях лососи ориентированы головой против течения. При приближении судна, человека или медведя они бурно уходят на несколько десятков метров, но через 15-20 мин возвращаются на прежнее место. В составе роёв рыбы ещё не имеют выраженного брачного наряда, не агрессивны и не демонстрируют нерестового поведения. В это время завершается осморегуляторный метаморфоз – превращение морской рыбы в пресноводную. После этого возвращение рыбы в море невозможно (Fontene, 1975). После роения лососи начинают анадромную миграцию к нерестилищам – в верховья рек, а нерка к озёрам как косяками, стаями, небольшими группами, так и поодиночке.

Стайная объединенность при попадании в открытое пространство может появляться у зарослевых рыб, не являющихся стайными. В открытом море наблюдаются не только ситуативные агрегации, но и поляризованные стаи, состоящие из совместно обитающих барракуд, элагатов, сериол, ваху, акул и даже дельфинов.

Среди придонных и рифовых рыб наблюдаются скопления из двух и более видов. Обычно это «бродяги», которым не досталось подходящих домашних участков. Их объединение может доставлять одностороннюю или взаимную выгоду. Так, растительноядные «бродячие» рыбы-хирурги образуют общие стаи с некрупными хищниками-эупомацентрусами и другими.

Значительные скопления рыб, не являющихся стайными наблюдаются и используются для масштабного промысла при нересте, нагуле зимовке. Таковы нагульные, нерестовые и зимовальные скопления камбал, трески, наваги, бычков в море, осетровые, карповые в континентальных водах.

Иерархические отношения. В однородных многочисленных стаях особи «эквипотенциальны» т.е. иерархические отношения в них отсутствуют или

заторможены. Поведение рыб в небольших группах, где особи могут «знать друг друга в лицо» коренным образом отличается от поведения в многочисленной стае. Элементы поведения меняются в зависимости от числа рыб в скоплении (Magurán, Pitcher, 1983). У гольянов и карасей с возрастанием числа рыб в группе от 2 до 20 увеличивается интенсивность питания, уменьшается подвижность и снижается интенсивность оборонительного поведения.

Неоднократно отмечалось наличие в небольших стаях рыб (корифен, каранксов) не только доминантов, но и лидеров (Пупышев, 1978) – объектов подражания. Однако, наблюдаются и случаи настоящей агрессивной иерархии. У пары верховок (стайных рыб), отсаженных в отдельный аквариум быстро складываются иерархические отношения. Одна особь становится «доминантом» и постоянно терроризирует подчиненную особь не только при питании, но и «просто так».

При создании стай состоящих из доминантов или субдоминантов социализация снова образовывалась в таких же отношениях. Различия особей в размерах не отражались на индивидуальной агрессивности – различия основывались на «силе характера». Доминантные особи могли в течение недели «уставать» от собственной агрессивности и «опускаться» в социальной иерархии. Такая организация способствует выравниванию размеров особей в стае, общему выживанию т.к. отстающие в росте подчиненные особи становятся объектами каннибализма и первыми жертвами хищников при обитании небольших групп.

Известно не только агрессивное, но и умиротворяющее, подчиненное поведение в иерархических сообществах. Подчиненные особи при невозможности побега демонстрируют «стояние» головой вверх или вниз.

Лидерство – двусмысленный термин иногда относимый к доминантной особи. В стаях рыб, как и у других общественных животных, явственно проявляется подражание «лидерам» – особям ведущим себя уверенно, без колебаний, что обычно свидетельствует о накопленном опыте.

2. Одиночные рыбы. Для ряда рыб характерно постоянное или временное одиночное обитание с равнодушным или даже враждебным, агрессивным отношением к особям своего вида или других видов. Разумеется, даже у одиночных рыб во время нереста или спаривания возникает необходимость в контактах с особями противоположного пола.

Представители ряда донных рыб агрессивно отстаивают участок постоянного обитания. Агрессивная территориальность может возникать у неагрессивных рыб в нерестовый период (лососи, терпуги, колюшки). Охраняемая территория характерна для хищников-засадчиков (щука, скорпена, крупная форель, горбыль, мурена). Охраняют участок дна обитатели ручьев, питающиеся проплывающим по течению «сносом» (молодь лососей, форели, некоторые гольцы).

Оседлые растительноядные (морские рыбы-кролики, хирурги, ручьевые) активно изгоняют со своих «угодий» соседей и «бродяг». Донные

одиночные обитатели живут на определённом, удобном для добывания корма, участке. Часто ориентиром является камень или другой заметный предмет.

Литература:

1. Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебно-методическое пособие. – М.: МГУТУ, 2009. – 64с.
2. Яржомбек А.А. Образ жизни и поведение промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2016. – 200с.
3. Иванов А.А. Физиология рыб. – М.: Мир, 2003.
4. Биологические основы управления поведением рыб. (Сб. трудов ин-та эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцева. – Ред. Б.П. Мантейфель). – М.: Наука, 1970.
5. Протасов В.Р. Поведение рыб. – М.: Наука, 1989.

Конспект лекций.

Лекция № 6. Объекты и способы питания

План лекции:

1. Питание и пищевые взаимоотношения рыб: классификация рыб по характеру потребляемой пищи и ее разнообразию.

2. Способ поиска и добычи объектов питания.

Среди рыб есть как виды специализированные по объектам питания, так и «эврифаги». Травоядные (пресноводные белые амуры, морские сиганусы, собирающие водорослевые обрастания в ручьях) щиплют растительность губами. Планктофаги весьма многочисленны и многообразны. Личинки большинства рыб являются и планктоном и планктофагами. Размер личинок колеблется от 2 мм у рыб с мелкой икрой до 2 см у рыб с крупной икрой (лососи). Мелкие личинки питаются коловратками, науплиями ракообразных, личинками моллюсков, более крупные планктонными ракообразными. Личинки рыб хватают объект челюстями. *У лептоцефалов угря даже имеются относительно большие зубы для удержания жертв. Следует сказать, что хотя у лептоцефалов имеется кишечник, оформленной пищи в нём никто не наблюдал. Предполагается, что они высасывают схваченные жертвы.*

Личинки большинства рыб зубов не имеют, и хватание жертв происходит посредством «втягивания» – резкого увеличения объёма ротовой полости в непосредственной близости от жертвы (1-2 мм). Эффективность лова у них развивается не сразу. Для выбора цели личинки пользуются исключительно зрением, т.е. для питания личинок необходимо достаточное освещение – не менее 1 люкса. Ранние личинки реагируют на потенциальную жертву с расстояния приблизительно одной длины тела, т.е. не более 1 см. По мере роста это расстояние увеличивается. *Личинка сельди с желточным мешком реагирует на пищу с расстояния 2-8 мм, а длиной 15-20 мм с расстояния 40 мм). Личинки карпа хватают любой оформленный объект вне зависимости от его пригодности для питания, например, неусвояемые скорлупки яиц атремии, которые закупоривают их кишечник и становятся причиной гибели. Позже они переходят на питание подвижными планктонными организмами, но их можно приучить питаться «крупкой» искусственного корма. Охота ранних личинок судака также далека от целесообразности. Они могут нападать на объекты равные себе по размеру и даже больше себя. Рано развивается каннибализм. Личинку, схватившую с хвоста другую личинку может атаковать следующая.* Встречаются цепочки из нескольких особей, пожирающих друг друга (Cull, 1980). Каннибализм у рыб широко распространен – питание личинками, мальками и молодью своего вида. Исключение составляют виды с выраженной заботой о потомстве. Успешность атак на жертву увеличивается по мере развития личинки. Успех при первом кормлении зависит от сформированности личинки (Drost, 1987). Акт всасывания занимает 5-20 миллисекунд. Скорость втягивания жертв

(науплиусы артемии, копеподы) – до 0,8 м/с. Тем не менее жертвам нередко удаётся ускользнуть.

Полноценное питание личинок требует определённой концентрации планктона для успешного поиска и освоения. *Е.В. Носкова (1990) приводит сведения о питании личинок снетка копеподами. При плотности менее 100 экз/л у большей части личинок кишечники были пусты. Максимальное наполнение достигалось при концентрации порядка 200-500 экз/л.*

Вся аквакультура зиждется на кормлении рыб гранулированными сухими кормами – вплоть до крупных лососей, сомов и осетров. Приучение личинок и товарной рыбы к питанию гранулами требует времени. Способ поиска и добычи объектов питания меняется по мере развития и роста рыбы от ничтожной личинки, через мелкого малька, иногда до взрослой особи весьма крупного размера. *Щурята сначала питаются планктонными организмами, а далее переходят на личинок рыб, и позже становятся типичными хищниками. Белый амур не сразу становится травоядным – в личиночном и раннем мальковом возрасте он питается зоопланктоном. Мальки длиной 10-15 см уже чисто травоядные. Мелкие морские рыбы питаются в основном ракообразными, средне- и крупноразмерные могут быть и планктофагами, и детритофагами, и бентофагами, и хищниками. Крупные новорожденные и вылупившиеся из яичевой капсулы особи акул и скатов сразу становятся хищниками.*

У большинства рыб основным приёмом захвата пищи является всасывание – резкое открывание рта расширение ротовой полости. Ртом всасываются объекты с расстояния приблизительно в половину величины головы питающегося. Значит, на такое расстояние рыба должна подобраться к пищевому объекту. *В.Р. Протасов (1965) описывает действия белуги при захвате жертв. Характеристики ее зрения, малоподвижные глаза не позволяют ей прицеливаться на жертву. По-видимому, мелкие рыбы не реагируют на крупных белуг как на хищников и подпускают их на близкое расстояние. Белуга производит очень небольшие броски. Перед захватом она резко выбрасывает воду через рот, закрывая жаберные щели. Затем, продолжая держать закрытыми жаберные щели, она растягивает вниз жаберную перегородку, создавая в ротовой полости разрежение. При резком открывании рта вода втягивается вместе с пищей.*

Взрослые планктофаги могут быть фильтраторами или хватателями. *Белые толстолобики, некоторые анчоусы и скумбрии фильтруют фитопланктон. Другие фильтраторы добывают зоопланктон, ихтиопланктон, а гиганты (гигантская и китовая акулы, скат-манта) даже могут захватывать стаи мелких рыб. При фильтрации рыба широко раскрыв рот в течение некоторого времени плывёт работая хвостом время от времени делая глотательные движения. Очень широкий рот, приспособленный для фильтрации при плавании на умеренной скорости имеют анчоусы, скумбрии, светящиеся анчоусы, веслоносы. Фильтрующие скумбрии захватывают разинутой пастью, ложась набок у поверхности, даже поверхностный плейстон. Анчоусы, сельдь (*Alosa pseudoharengus*) и другие фильтраторы*

могут становиться хватателями, когда концентрация планктона невелика, а также, когда жертвы крупные (Janssen, 1976). Сиговые пододя к жертвам делают частые (2-3 в сек) хватательные движения.

Бентофаги не только подбирают малоподвижных моллюсков и охотятся за подвижными ракообразными, но также могут добывать хирономид и олигохет из мягкого грунта.

Детритофаги (пресноводные индийские «большие карпы», морские и пресноводные кефали, чукучаны) собирают губами детрит со дна 70 и с обрастаний. Детрит и обрастания составляют значительную часть рациона обычных карповых рыб – сазана, плотвы, леща, линя. Многие детритофаги и растительноядные являются «хорошо сложенными» быстрыми пловцами (кефали, чукучаны, индийские карпы). Высокие плавательные способности помогают им не в питании, а в сезонных миграциях и при избегании хищников.

Хищниками следует считать не только рыбоядных, но тех, которые используют в пищу крупные подвижные организмы. Х.М. Нигматулин (2010) делит хищников на специфические группы.

1. Малоактивные «пасущиеся» хищники-собиратели: акулы (гигантская, китовая, большеротая), летучие рыбы, сайра, макрелешуки, пресноводные щуки, луна-рыба.

2. Высокоактивные нападающие хищники: акулы (белая, тигровая, мако), молоты, лисьи, длиннокрылая), меч-рыбы, копырылые, змеиная макрель, большая корифена, алепизавры, кинжалозубы.

3. Хищники-оппортунисты: крупные тунцы.

Тактика фуражирования хищников (питание крупными объектами и рыбой) многообразна. Жерех (хищник-«угощик») непрерывно медленно (3-5 см/с) плавает меняя направления. Заметив жертву на расстоянии 0,5-1 м быстро разворачивается и устремляется увеличив скорость вдвое. На расстоянии порядка 2 см от убегающей жертвы он в течение 60-80 миллисекунд хватает жертву открывая и закрывая рот. При промахе делает ещё несколько бросков. Известны факта упорной погони крупной (2 м) меч-рыбы за небольшими (0,5 м) тунцами (Божко, 1975). На использование меч-рыбой своего «меча» для поражения указывают находки обломков рыла в теле акул и раны на теле, хотя считается, что «меч» служит в основном для обеспечения сверхскоростных бросков. Хищник-«засадчик» щука обычно неподвижна. Заметив жертву на большом расстоянии быстро поворачивается, на значительной скорости (0,5 м/с) приближается на расстояние порядка 20 см, затем медленно (от 2 мм/с до 3 см/с) подплывает почти вплотную, принимает S-образную стартовую позицию и делает бросок.

Хищники бросаются на жертву, направляясь на её оптический центр, упреждения как правило не наблюдается. Хищные рыбы не пересекают траекторию жертвы, не движутся на опережение, им не хватает «сообразительности» обойти ширму, за которой скрылась жертва рациональным образом (Очинская, 1972). Хищники с режущими зубами

(акулы, гемпилы, пираньи) могут откусывать кусок жертвы или сильно её ранить, чтобы потом окончательно растерзать или проглотить целиком.

Тактика при нападении различна. Мелкие стайные рыбы не беззащитны. Несмотря на меньшую скорость они более маневренны и менее инерционны. Стая не даёт возможность хищнику сосредоточиться на определённой жертве. Одиночный хищник сделав короткий (порядка 1 секунды) наскок на стаю и не добившись отделения единичной особи обычно оставляет её на некоторое время в покое. Стайные хищники более эффективны. Менее подвижных рыб они отсекали от стаи, отгоняли в пелагиаль, окружали и расправлялись (Schmitt, Strand, 1982). Эффективность охоты увеличивалась при нападении стай, причем более успешны были идущие впереди лидеры.

Спектр жертв меняется с возрастом. Беспозвоночные пропадают из спектра питания форели на 2-м году жизни, а у судака на 3-м году. Охота судака приурочена к сумеречному времени, в то время как форель питается в светлое время суток. Оба вида избегают колючих перцид (окуня и ерша).

Примерами крайней степени специализации можно назвать рыб-чистильщиков, питающихся паразитами более крупных рыб, рыбу-луну питающуюся желетелыми организмами, миног, паразитирующих на лососях, камбаловых и других рыбах.

В.А. Рекубратский (1967) предложил разделить черноморских рыб по характеру поиска пищевых объектов на два типа.

1. Совершают более или менее длительные кормовые миграции: сельди, хамса, атерина, барабуля, скумбрия, ставрида, сарган и др. пелагические стайные виды. Питаются на местах скопления подвижного корма.

2. Не совершающие длительных кормовых миграций: скаты, каменный окунь, дракончик, скорпена, тригла, бычки, камбаловые, зеленухи и другие донные и зарослевые одиночные донные рыбы. Среди них хищники-засадчики (калкан, дракончик, скорпена, каменный окунь) подстерегают в основном крупную добычу. При приближении жертвы принимают удобное для броска положение, действуют почти без промаха. При длительном отсутствии жертв они перебираются на новое место, могут подкрадываться. Другие придонные рыбы отыскивают планктон в прибрежной зоне среди водорослей и камней.)

Фуражирование животной фауны можно разделить на несколько стадий (Jonsson et al., 2013): поиск, нахождение, атака, схватывание, проглатывание.

Бентофаги пробуют вкус жертвы, могут её отвергнуть, могут помяв и пожевав выплюнуть, а потом взять снова.

Моллюскоеды сокрушив раковину выплёвывают моллюска и снова захватывают уже без раковины. Карпы способны разжевывать сухое зерно и выплёвывать шелуху. Молодь осетровых и взрослые стерляди, севрюги и осетры питаются в основном бентосом, ощупывая дно чувствительными усиками. Некоторые рыбы прибрежий и мелководий могут добывать пищу вне воды – таковы илистые прыгуны, угри (рис. 8.2). Сравнение содержимого желудков и кормовой фауны большинства пелагических рыб (Осипов, 1968, Парин, 1988) показывает, что они питаются любым доступным кормом

подходящего размера. Размер жертв зависит от ширины рта и растяжимости глотки.

Рыбы питающиеся планктоном и мелким nekтоном как правило демонстрируют пищевую активность на рассвете и закате, когда острота их зрения больше, чем у жертв. Детальное изучения суточного ритма питания указывает на различия в зависимости от образа жизни и вида добычи. Голодность рыбы зависит от наполнения пищеварительного тракта. В соответствии с этим насыщение уменьшает интенсивность и настойчивость поиска и захвата объектов. Наличие соперников и сотрапезников увеличивает «жадность». Присутствие хищника заставляет предпочитать более лёгкую (мелкую) добычу.

Литература:

1. Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебно-методическое пособие. – М.: МГУТУ, 2009. – 64с.
2. Яржомбек А.А. Образ жизни и поведение промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2016. – 200с.
3. Иванов А.А. Физиология рыб. – М.: Мир, 2003.
4. Биологические основы управления поведением рыб. (Сб. трудов ин-та эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцева. – Ред. Б.П. Мантейфель). – М.: Наука, 1970.
5. Протасов В.Р. Поведение рыб. – М.: Наука, 1989

Конспект лекций

Лекция № 7. Нерестовое поведение рыб

План лекции:

1. Простое нерестовое поведение

2. Сложное нерестовое поведение

1. *Простое нерестовое поведение.* Нерестовое поведение имеет целью синхронизацию икрометания и выделения молок и непосредственную близость нерестующих рыб. Это особенно важно для пресноводных, у которых спермии живут в пресной воде очень короткое время (минуты). Кроме того, образование перивителлинового пространства в течение нескольких минут после попадания в воду в набухающей икре делает невозможным проникновение спермия в икринку. У морских рыб спермии живут в воде дольше, поэтому нерестовое поведение у пелагических рыб с высокой плодовитостью и мелкой икрой может быть достаточно простым. Созревающие производители собираются большими массами в местах подходящих для успешной инкубации икры, где происходит массовый нерест.

При нересте в толще воды рыбы называются **пелагофилами**. К этой группе относятся важные *тресковые рыбы минтай, треска, пикша, морские сельдеобразные (сардины, анчоусы, шпроты, тюльки), проходные сельди (волжская, чернотинка, азово-черноморская проходная сельдь), ряд реофильных карповых рыб (толстолобики, чехонь), массовые пелагические окунеобразные (корифены, тунцы, ставриды, скумбрии)*. Внутри этих скоплений могут происходить некоторые индивидуальные контакты. Рыбы амурского комплекса (амуры, толстолобики) нерестятся в родных водоёмах и в местах акклиматизации на участках рек с сильным течением на большом протяжении, с неровным дном, где образуются турбулентные потоки, обеспечивающие развитие икринок во взвешенном состоянии.

Ряд важных промысловых рыб, хоть и не заботится об отложенной икре, но собирается в определённых местах и откладывает массу клейкой икры. Рыбы, откладывающие икру на камни и гравий называются **литофилами**, на песок – **псаммофилами**, на растения – **фитофилами**. У океанических сельдей клейкая икра откладывается на растительность (тихоокеанская сельдь) или на неорганическую поверхность дна (атлантическая сельдь).

Ряд рыб прячет оплодотворённую икру. Мойвы, грунионы нерестятся на песчаных пляжах в полосе прибоя и оставляют ее в песке. Крупные лососевые зарывают икру в галечный грунт. Карепрокты, луцаны прячут икру в раковины створчатых моллюсков (т.н. остракофилы), под панцыри крабов, в полости губок (Чернова, 2014). В раковины моллюсков с помощью длинного яйцевода помещают икру амурские горчаки. В губки прячут икру некоторые нототениевые. У карепроктов перед икрометанием происходит внутреннее оплодотворение с помощью «большой крючковидной анальной папиллы» самцов. У других видов этой группы самец, выбрав подходящий биологический объект, сначала впрыскивает

туда молоки, а потом самка откладывает икру. *Простое нерестовое поведение.* Скопление производителей в местах подходящих для нереста также является своего рода заботой о потомстве. Весьма простое брачное поведение наблюдается у многих карповых, щук, сиговых, осетровых. Нерестовое поведение стимулируется наличием субстрата – песчаного дна у «псаммофлов», гравия и камней у «литофилов», травы у «фитофилов». Обычно готовую к вымету икры самку преследует несколько самцов стараясь быть в непосредственной близости и касания боками. При вымете икры появляются облака спермы.

Карповые рыбы разнообразны по выбору мест нереста, как правило образуют скопления в местах подходящих для откладки икры с зарослями водной растительности, оголённых корней, галечного грунта. Это не только донные и придонные рыбы (лещ, карп, карась, плотва), но и стайные пелагические виды (укляя, верховка). Среди карповых рыб имеются виды, нерет которых происходит в водной толще рек при наличии турбуленции (толстолобики, амуры, чехонь). Наблюдается двигательная активность и преследование самок самцами. Самцы ручьевого голяна в яркой брачной окраске толпятся на каменистом перекате ручья. Готовая к икрометанию самка заходит в стаю самцов и выбрасывает икру. В этот момент появляются облака спермы. Клейкая оплодотворённая икра закатывается между камней.

Достаточно простое нерестовое поведение характерно для массовых, стайных пелагических рыб – сардин, ставрид, скумбрий.

2. *Сложное нерестовое поведение.* Образование нерестовых пар и групп, строение «гнезд», охрана икры и раннего потомства наблюдается у многих видов рыб, принадлежащих к разным систематическим группам. Специфическое поведение рыб, связанное с размножением, детально изучено и описано у мелких объектов аквариального содержания и небольших прибрежных рыб. Специфическое нерестовое поведение имеет место у лососей. При непосредственном наблюдении констатируются совместное однонаправленное плавание над нерестовой ямой, толчки, дрожание, разевание пасти, колебательные движения. Эти «танцы» заканчиваются синхронными конвульсиями и выделением половых продуктов. В ходе нереста дальневосточных лососей наблюдается как соперничество самцов за участие в нересте, так и «игровая» агрессивность брачной пары. Самки отгоняют от гнезда других самок и проводят у гнезда несколько дней до потери жизненных сил и своей запрограммированной гибели. Самцы могут участвовать в нересте последовательно с несколькими самками, также до гибели.

Нерка нерестится на оз. Азабачье (бассейн р. Камчатка) на прибрежных песчаных отмелях, где по температуре грунта можно констатировать выходы холодных (3-5 °С) вод, происходящих из снежников окружающих гор.

Ряд мелких «аквариальных» зарослевых рыб при нересте образуют постоянные родительские пары (скалярии, гурами, макроподы, бойцовые рыбки). У многих массовых рыб пары формируются только во время акта оплодотворения.

Самцы сига в скоплении активно ищут готовых к нересту самок, натываясь на самцов отходят. Найдя самку самец притискивается к ней обхватывая ее грудным и брюшным плавниками, которые во время нереста имеют специфические бугорки. Пара на гребне волны устремляется к берегу. Часто к паре присоединяется ещё один самец припадающий к самке, с другой стороны. Пара или тройка с заплеском оказывается на песке и энергичными движениями хвостов и плавников образует неглубокую ямку лужицу, в которую выметываются половые продукты. После нереста обессиленные производители лежат неподвижно и смываются в море очередной волной. Весь нерест длится не более 5 сек.

У них отмечается видоспецифическое преднерестовое ухаживание и агрессивность. Икра этих рыб всплывает или находится во взвешенном состоянии. У рыб встречаются способы оплодотворения, не связанные с икрометанием. У хрящевых рыб (акул, скатов, химер) – не икра, а яйца – в скорлупе, как у птиц или эмбрионы развиваются в теле самки. Оплодотворение в таком случае может произойти только до того, как образуется роговая оболочка яйца, т.е. это внутреннее оплодотворение – введение самцом молок в половые пути самки. Многие акуловые – живородящие. У самцов имеются специальные органы, называемые «миксоптеригиями», «птеригоподиями», которые вводятся в клоаку самки при копуляции. Самцы в это время обвивают тела самок. При копуляции скатов они соединяются в положении брюхо к брюху. Преследование и заигрывание самцов в отношении готовых к спариванию самок у акул наблюдалось неоднократно. У самок акул грудные и спинные плавники бывают подраны хватанием самцов. Очевидно, созревающие самки выделяют половые феромоны стимулирующие активность самцов. У костистых рыб также встречается внутреннее оплодотворение со спариванием и соответствующим поведением. При этом, копуляция может иметь место не только у живородящих рыб (мелкие карпозубые, морской окунь-клевач), но и икромечущих (морской окунь, африканский сом, карепрокт). В этом случае вскоре после копуляции и внутреннего оплодотворения происходит икрометание.

У многих важных промысловых видов нерестовое поведение не изучено, но наличие сложных индивидуальных «игр» можно подозревать у рыб с выраженным половым диморфизмом.

Многие рыбы не только выбирают подходящие условия и место для нереста, но и обустривают «гнездо» разной степени сложности. Гнездостроительное поведение детально описано в том случае, когда его удаётся наблюдать на неглубоких местах через поверхность воды (миноги, лососи) или на небольшой глубине доступной дайверам. Гнездостроительное, нерестовое поведение, забота о потомстве описано по наблюдениям в аквариумах для мелких рыбок. Рытье нерестовой ямы и последующее зарывание оплодотворенной икры свойственно самкам крупных лососей и гольцов. Само устройство гнезда может иметь варианты в зависимости от особенностей нерестилища (Веселов, 1996, Кузнецов и др., 2010), но общий план одинаков. Гнездовую яму роют, а после откладки икры закапывают специфическими движениями всего тела исключительно самки. Мелкие ленки, как и мелкие гольцы не имеют достаточной мощи для устройства гнезда.

Выметанная самками икра закатывается между камушками. Ручьевой голец (*S. fontinalis*) зарывает икру в грунт, в то время как озёрный (*S. nanaicush*) рассыпает икру на каменистом мелководье (Carey, 1985).

Самец колюшки выбирает место для постройки гнезда, в частности избегая гладкий субстрат (стекло), для постройки гнезда (комка материала), использует по преимуществу водоросли, но в аквариуме может применять льняные, хлопчатобумажные и шерстяные волокна. Материал для постройки самец приносит держая в ртом и склеивает выделениями, в комке пробуравливает полость.

Черноморские бычки сооружают полость под плоскими камнями и другими предметами, очищают «потолок», на который приклеивается икра. Очищают листья растений при нересте скалярии и другие аквариальные рыбки. Некоторые цихлиды делают круглые лунки в песке. Миноги обустроивают место нереста перемещая камушки.

Устройство гнезда и забота об икре самцом наблюдается у ряда донных промысловых рыб (бычков-гобиид, бычков-коттид, терпугов, пинагоров, цихлид, сросточелюстных). Самцы азовско-черноморских бычков, байкальского бычка-желтокрылки выбирают место для нереста под камнем так, чтобы самка могла отложить икру на «потолок» нерестовой камеры. Нерест пелагических бычков-желтокрылок в прибрежье Байкала происходит на дне, как и у донных бычков. Комок отложенной икры самец оплодотворяет и разравнивает головой. После этого он специфическим поведением и демонстрацией брачной окраски привлекает следующую самку. Таких «браков» может быть до десятка. Отложенную икру самец охраняет и вентилирует работой грудных плавников (Дмитриева, Остроумов, 1978).

Самцы белопятнистого иглобрюха (*Torquigener albomaculatus*) строят на песке круглое красивое гнездо, привлекающее самок (Kawase et al., 2015). Оно имеет диаметр порядка метра с волнистой краевой зоной и центральным «блюдом» чистого песка, куда привлекается самка. Во время икрометания самец плотно прижимается к самке ухватив её за щеку.

Литература:

1. Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебно-методическое пособие. – М.: МГУТУ, 2009. – 64с.
2. Яржомбек А.А. Образ жизни и поведение промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2016. – 200с.
3. Иванов А.А. Физиология рыб. – М.: Мир, 2003.
4. Биологические основы управления поведением рыб. (Сб. трудов ин-та эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцева. – Ред. Б.П. Мантейфель). – М.: Наука, 1970.
5. Протасов В.Р. Поведение рыб. – М.: Наука, 1989.

Конспект лекций.

Лекция № 8. Защитное и оборонительное поведение

План лекции:

1. Оборонительная реакция у рыб.

2. Убежище как способ защиты.

При опасных или пугающих воздействиях рыбы предпринимают различные пассивные защитные действия. Хищниками для рыб являются более крупные хищные рыбы и акулы, головоногие, китообразные, морские звери, рыбацкие птицы. Угрожающими для рыб являются также активные орудия лова. Пугающим под водой является быстрое приближение достаточно крупного объекта. Нападающая с воздуха птица представляет собой при взгляде из воды тёмный силуэт, рыб пугает надвигающаяся тень.

В модельных условиях мелкие горчачи спасались от большеротого окуня (Sullivan, Atchison, 1978) различными способами – образованием стай и шарообразных агрегаций, уходом в заросли растительности или к поверхности воды. Одиночные рыбы или удаляются от пугающего объекта или прячутся. Удаляться рыбы могут до границы видимости – обычно на несколько метров, или, если погоня не продолжается, на «безопасное расстояние», обычно на расстояние в несколько длин тела. На открытой воде бегство происходит по прямой от пугающего объекта – при наличии укрытий (водорослей, камней, скал, откосов) – в направлении убежищ. Таковыми могут служить, в частности, борта судов, очень крупные рыбы и киты.

Некоторые рыбы, например, колюшки, камбалы, песчанки после побежки по прямой зарываются в грунт. Рыба обитающая на «домашнем участке» обычно имеет убежище (корягу, камень, пещерку), куда довольно спокойно уходит. Убежище иногда может быть общим для стайки мелких донных рыб.

Защитное от хищника поведение молоди сёмги имеет врожденный характер. *Исследования как в реке так и в аквариальных условиях показали, что при нападении налима смолты всплывали к поверхности, при нападении щуки они уходили ко дну (Jacobsen, Jarvi, 1976).*

Реакцию бегства у мальков обычно вызывает тень хищной птицы. Спугнутая камбала отплывает на расстояние меньше 10 м и затаивается. Малоподвижные донные рыбы прячутся в убежище или просто отплывают на несколько метров. Стайные рыбы при пугающем стимуле сначала проявляют беспорядочную активность, которую Б. В. Вискребенцев и Н.Г. Савченко (1973) назвали «мобилизационно-панической реакцией».

Начало бегства при предыдущей неподвижности или медленном перемещении начинается с принятия стартовой позы – L-образного или S-образного изгиба тела. В первом случае направление движения

труднопредсказуемо и изменение направления невозможно без потери скорости, во втором случае оно направленное (Webb, 1984). Сначала рыбы «бросаются враспынную» – в ту сторону, куда направлена голова, но через доли секунды стая уплотняется и движения становятся более целесообразными, происходят различные защитные маневры. Через секунду или чуть более паника сменяется организованными стайными маневрами.

Исследования Д.В. Радакова (1972) показали, что пугающий зрительный стимул передаётся внутри плотной стаи от рыбы к рыбе в виде волны возбуждения и изменения направления движения. Реакция на хищника или преследующего дайвера стаи небольших рыб заключается в совершении защитных маневров (Яржомбек, 1975, 1994, 2008). Так называемый Ф-образный маневр состоит в том, что стая расступается и снова соединяется позади пугающего объекта. Стая обтекает не только приближающийся, но и вообще всякий контрастный объект. Если объект малоподвижен, то «пустота» вокруг него ограничена расстоянием всего в несколько длин тела.

При приближении потенциального врага часто наблюдается «циркуляционный маневр» (Яржомбек, 1974 А) – стая уходит в сторону и движется по окружности небольшого диаметра (1,5-2 м).

Рыбы длиной 5 см (атерина) и несколько более крупные (хамса, барабуля) по своим скоростным возможностям при прямолинейном движении уступают пловцу с ластами, но при круговом маневре их скорость даже по абсолютной величине может давать им преимущество.

На открытой воде, рыбы могут сбившись вплотную, прятаться друг за друга.

Наблюдения защитного поведения черноголовых гольянов и большеротого окуня показали, что жертвы могут сбиваться в стаю и даже образовывать плотные шарообразные рои, подниматься к поверхности и даже выпрыгивать из воды, а при возможности уходить в заросли. В некоторых случаях рыбы образуют дезориентирующие хищника «ложные цели». При ярком солнце вблизи дна на мели тени рыб на дне видны значительно лучше, чем сами рыбы. Это затрудняет охоту рыбоядных птиц. Рыбы при погоне стремятся в тень.

Африканские цапли даже образуют из крыльев зонтик, чтобы создать тень и привлечь рыб. Мелкие рыбы вблизи гладкой водной поверхности неотличимы от собственных отражений, которые затрудняют выбор жертвы при нападении снизу под некоторым углом.

Важное значение для понимания и предсказания поведения в естественных условиях, в эксперименте и при промысле имеет понятие о **пороге оборонительной реакции**. Порог реакции может выражаться в расстоянии, на котором рыба реагирует на внешний объект. Реакция на материальные объекты – суда, предметы, орудия лова, хищников, кормовых организмов определяются при наблюдениях как в эксперименте, так и в природе.

Избегание у личинок появляется по достижении некоторой стадии развития. На самых ранних этапах развития личинки избегают неожиданного касания, вибрации. У личинок плотвы, густеры, и верховки избегание хищников (мальков щуки 35-65 мм) начинается по достижении размера 13-20 мм (Лещева, Жуйков, 1998). При длине 20-40 мм у мальков вырабатываются защитные маневры – избегание при приближении хищника на 40-50 мм, т.е. несколько раньше, чем начинается бросок щурёнка (30-40 мм). В дальнейшем оборонительная реакция совершенствуется.

Рыбы-жертвы ведут себя по-разному в зависимости от поведения потенциального хищника. Характер и степень реакции зависит от отношения рыбы к явлению. Внезапные и сильные раздражители (внезапная тень, неожиданный шумный гидравлический удар) обычно вызывают резкую двигательную реакцию. Малоподвижный, медленно приближающийся объект обычно воспринимается рыбами равнодушно. При отсутствии попыток погони, медленном приближении, жертвы могут подпускать в себе близко (хотя и не вплотную). Стая рыб в однообразной среде избегает приближаться вплотную к любому контрастному объекту.

Реакция рыб на внешние стимулы подвергается изменениям. Реакция непуганой рыбы на подводного пловца в 50-х г. XX в. отличалась от поведения «наученной горьким опытом» в XXI в. в местах рекреации. Прежде удавалось ударить в Черном море крупную кефаль заточкой на расстоянии вытянутой руки, теперь рыба обнаруживается на границе видимости и только на короткое время. Прозрачность воды изменяет дистанцию реагирования. На движущуюся траловую доску при видимости 15-20 м стайные промысловые рыбы реагируют на расстоянии 7-10 м и более, при видимости 10 м рыба реагирует на расстоянии 5 м, при прозрачности 4-5 м оборонительная реакция может возникнуть ещё до зрительного обнаружения, по-видимому используются не зрительные, а акустико-гидравлические сигналы.

Придонные рыбы – морские караси, каменные окуни, ронки, зубаны, лутьяны, пагры подпускают к себе распорную доску трала до 4-5 м, после чего быстро уходят в зону облова или из нее. Малоподвижные донные обитатели такие как камбалы, барабули, плоскоголовы не реагируют на приближающийся ваер, но уходят от доски с расстояния 2-3 м (Коротков, 1998).

При промысле донных рыб снюрреводом рыбы сгоняются к сетному мешку мутьевыми шлейфами протаскиваемых по дну кабелей-урезов. Плотная завеса из воздушных пузырьков, выходящих из перфорированной трубы на дне, останавливает рыб. Неподвижный наблюдатель на берегу, как всякие постоянные силуэты (деревья, столбы) не вызывает бегства рыб. Движение человека по берегу, вместе с акустическими явлениями от шагов, вызывает бегство. Состояние рыб меняет отношение к происходящему. Малейшее движение рядом с «роем» лососей вызывает бурное бегство.

Однако, идущие вверх по реке лососи, слабо реагируют на силуэты наблюдателей, но явственно реагирует на характер дна.

Известно (Wesche, 1979), что обилие кумжи в реках лимитируется количеством убежищ (нависающие берега, топляки, крупный булыжник). На коралловых рифах в убежищах-кавернах прячутся не только одиночные (быкоглаз, сладкогуб, хирурги), но и мелкие придонные стайные рыбы при приближении крупных объектов. Убежища при настойчивом преследовании покидаются рыбами.

Мелкие рыбы могут находить временное убежище у борта дрейфующего судна (Пупышев, 1987), «в тени» крупных акул, осуществляя «лоцманирование» в так называемой присоединённой массе воды, у самой поверхности крупного подвижного объекта. Для мальков некоторых промысловых рыб убежищем могут служить медузы. Мальки минтая ассоциировались с крупной жгучей медузой-цианеей. Однако, при пугающем стимуле они не прятались среди щупалец, а уходили в глубину (Van Hyning, Cooney, 1974).

Отмечен симбиоз мальков пикши, наваги и некоторых других рыб с крупными медузами (Brodeur, 1993). Хорошо известен симбиоз амфиприонов рыб-клоунов со жгучими актиниями, которые как ни странно не приносят им вреда. Использование укрытий-засад известно для разных видов мурен. В убежищах днём прячутся речные угри, налимы, гольцы-подкаменщики. В песок закапываются песчанки, морские угри, дракончики и другие виды.

Охрана территории убежища происходит путём агрессивного поведения по отношению к особям своего вида и других видов.

Литература:

1. Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебно-методическое пособие. – М.: МГУТУ, 2009. – 64с.
2. Яржомбек А.А. Образ жизни и поведение промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2016. – 200с.
3. Иванов А.А. Физиология рыб. – М.: Мир, 2003.
4. Биологические основы управления поведением рыб. (Сб. трудов ин-та эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцева. – Ред. Б.П. Мантейфель). – М.: Наука, 1970.
5. Протасов В.Р. Поведение рыб. – М.: Наука, 1989.

Конспект лекций.

Лекция № 9. Рецепция и реакция на внешние стимулы

План лекции:

1. Зрение.

2. Тактильная ориентация.

3. Искусственное освещение для управления поведением.

4. Отношение рыб к температуре.

1. Зрение характеризуют острота, контрастная чувствительность, спектральная чувствительность, цветовосприятие, реакция на конфигурацию образа. От этих показателей зависит дальность обнаружения и идентификации объектов, образование и распад стай, успех охоты и избегания хищников и орудий лова.

Острота зрения (разрешающий угол между двумя точками) естественным образом зависит от освещенности и свойств самого зрения. Она различается у разных видов и увеличивается с возрастом. Дальность обнаружения жертвы у сельди увеличивается от 0,5 см у личинки до 30 см у взрослой (Сбикин, 1980). Личинки верховки прекращают питаться при 1 лк, а взрослые продолжают при освещенности в сотые доли люкса. При освещенности в десятые доли люкса прекращали потреблять планктон и личинки и взрослые сельди (Сбикин, 1980).

«Сумеречные» рыбы (щука, окунь, ставрида, смарида) в десятки и сотни раз чувствительнее к свету. Глубоководные рыбы, в частности планктофаги-макрурусы, постоянно обитают при освещенности до 1/1000 лк. Одни глубоководные рыбы имеют огромные глаза, у других они недоразвиты или практически отсутствуют.

В то же время существуют виды, в поиске пищи у которых зрение не играет или почти не играет роли. Это ночной хищник налим, угорь, а также осетровые, которые могут питаться как днём, так и в полной темноте, и даже будучи ослеплёнными (Сбикин, 1980). В таком случае их охота на подвижную добычу (питание белуги каспийскими кильками) ночью должно быть более эффективной чем днём. *При выключении зрения рыбы могут приспосабливаться – выращивание карпа с кормлением гранулами в полной темноте мало влияет на скорость роста.*

Расстояние, на котором рыба различает жертву зависит от размера объекта. Форель обнаруживает дафнию размером 1 мм на расстоянии 4 см, а размером 2,5 мм на расстоянии 20 см при яркой окраске и на расстоянии 10 см, если дафния бесцветная. Для увеличения контрастности единичных мелких объектов у поверхности воды рыбы прицеливаются снизу под углом порядка 56°, чтобы изображение проецировалось на тёмный фон водной поверхности, отражающей глубину, а не на «окно» просвечивающего неба.

Контраст – это отношение яркости объекта к яркости фона. Пелагические рыбы реагируют на различия контраста в 1-3%, донные на

различия в 10-20%. Контрастная чувствительность уменьшается приблизительно на 1/10 с уменьшением освещенности по сравнению с дневной (100 лк и более) в 100 раз. Мутность воды уменьшает контрастность и в большей степени затрудняет избегание жертвы чем охоту хищника «в мутной воде».

Общий зрительный образ внешнего объекта играет важную роль в реакции рыб. Считается, что акулы избегают нападать на объекты больше себя по размеру. При ритуальных заплывах между японскими островами пловцы прикрепляют к поясу длинные шелковые ленты, чтобы увеличить свой общий размер.

Многие виды рыб с развитым зрением распознают весьма тонкие нюансы зрительных образов. Они отличают: особей своего вида от чужих, доступных жертв от недоступных, узнают и подпускают «чистильщиков», избирательно относятся к кормовым организмам, оценивают эмоциональное состояние партнёров, готовность к нересту, «боевую раскраску» доминантов, реагируют на своё отражение в зеркале, принимая его за соперника. Они узнают «пейзаж» участка обитания, в экспериментах они отличают геометрические фигуры, их размер, характер окраски и т.п.

Информативность формы образа меняется у рыб с возрастом. *Мелкие гольяны (2,1-2,2 см) следовали за изображениями рыб, движущихся как вперёд головой, так и хвостом. Более крупные (5-7 см) реагировали на движущиеся хвостом вперёд изображения неустойчиво.* Однако, и бентофаги и хищники могут быть приучены питаться пищевыми гранулами.

Большинство промысловых рыб обладает *цветовосприятием*. Отсутствие цветового зрения обнаружено у скатов. У рыб, живущих в условиях высокой освещенности обнаруживается четкое различение цвета. Мальки лосося при первом предъявлении предпочитают икру, окрашенную в красный цвет, но могут быть приучены предпочитать зелёную, желтую или коричневую. Цветная окраска зрелых самцов трёхиглой колюшки имеет сигнальное значение для самок и самцов. Слишком высокая освещенность также может нарушать поисковую способность рыб. При наличии зрительных ориентиров рыбы, находящиеся в потоке могут удерживаться на выбранном месте благодаря оптомоторной реакции – стремлению сохранять видимые образы в поле зрения путём регулирования скорости плавания.

Пелагические рыбы при наличии освещенности плавали в соответствии со скоростью течения. Длительное пребывание в условиях высокой или низкой освещенности вызывает световую или темновую адаптацию глаз.

2. Тактильная ориентация в потоке (по ощущению гидродинамических явлений и касания окружающих объектов) характерна для осетровых

с плохо развитым зрением, а также для пещерных рыб. Некоторым рыбам на этой глубине хватало зрения для поддержания контакта в стаях (лутиановые, минтай).

В естественной среде оптомоторная реакция осуществима в условиях видимости дна, волн, небесных светил, облаков. При обитании в пелагиали на глубине для осуществления оптомоторной реакции нет условий.

При малых скоростях потока рыба имеет свободу двигаться и медленно, и быстро, при больших скоростях потока скорость плавания более определённо соответствует скорости потока.

Малоподвижные донные рыбы, такие как бычки, могут только следить глазами за бегущими ориентирами,

Отношение к потоку воды: предпочтение или избегание движения воды, движение против течения, или по течению называется *реореакцией*. Это отношение осуществляется днём в результате оптомоторной реакции – с использованием зрения и внешних ориентиров. Поблизости от неподвижного субстрата (дна, стенок) реореакция может осуществляться при слабой освещенности и даже во тьме с помощью сейсмодатчиков органов, дающих информацию о гидродинамических явлениях, турбулентных вихрях.

Сейсмодатчик системы внутреннего уха рыб реагирует на ускорение и вращение, что также может иметь отношение к ориентации в темноте. Движение навстречу течению характерно для анадромных рыб при движении к нерестилищам в верховьях рек. Активное или пассивное движение по течению наблюдается при скате молоди на места нагула. При скате может наблюдаться пассивное отношение к течению (рыбы в стае располагаются случайным образом), активно-пассивное (рыбы движутся по течению, но ориентированы головой против течения) и активное движение по течению (Павлов, Скоробогатов, 2014).

3. Искусственное освещение для управления поведением. Сильное ночное искусственное надводное и подводное освещение не свойственно для естественных водоёмов. Однако, в рыболовстве используется положительная реакция многих подвижных пелагических рыб на искусственные источники света. Бен-Ями (Ben-Yami, 1988) полагал, что привлечение рыб источником света при ночном промысле связано с их обычной или привычной реакцией на естественное освещение. Те рыбы, которые днём поднимаются ближе к поверхности, подходят ближе к источникам света. Положительно реагируют на источник света и ловятся многие сельдеобразные ставридовые.

Макрели, молодь тунцов держатся дальше от освещения, дальше всех – крупные хищники. Он утверждает, что во время нереста рыбы светом не привлекаются. Особенно распространён лов с применением света дальневосточной сайры.

Фототропизм рыб заключается в том, что они ориентируются спиной к свету. Если освещение снизу – рыба с нарушенным вестибулярным аппаратом переворачивается, нормальная становится под углом к свету. При освещении снизу уходит в сторону. Фототаксис, отношение рыб к источнику света, может быть положительным или отрицательным и меняться в зависимости от стадии

развития. Молодь сельди демонстрирует положительный фототаксис, взрослые при сильном освещении уходят в глубину. После вылупления личинки фитофильных карповых имеют положительный фототаксис – стремятся от дна к поверхности определённо в связи с кислородными условиями и необходимостью наполнить газовый пузырь.

В связи с развитием активной подвижности отношение к освещенности может меняться на противоположное в связи с избеганием хищников. Личинки лососевых и осетровых после вылупления имеют отрицательный фототаксис – прячутся в грунте и под камнями. С развитием подвижности — это отрицательное отношение пропадает. Но стремление уйти в тень у мальков лососевых рыб проявляется как реакция на испуг. У взрослых рыб развивается сложное поведение в значительной мере связанное с освещенностью.

Суточная ритмика активности и вертикальных перемещений определяется солнечными циклами и явлениями, связанными с луной. Отрицательное отношение к освещению демонстрируют личинки миноги – их скат в море наблюдается только в тёмное время суток (Назаров и др., 2014).

4. Отношение рыб к температуре Терморцепция рыб отличается от таковой у существ с постоянной температурой тела. У большинства рыб нет эталона для сравнения. Их телесная температура мало отличается от температуры воды, если рыбы достаточно долго находятся в одном месте. Тело имеет некоторую температурную инерцию и достаточно быстрые и резкие изменения температуры воды, например, в связи с изменением глубины, могут быть рыбой почувствованы. Рыбы ощущают разницу температур в 0,1 °С, а некоторые даже 0,03 °С (Hoar, Rendal, 1970).

О температурных предпочтениях промысловых рыб можно судить по сезонным ареалам их обитания. Рыбы эпипелагиали зимой смещаются в воды с более высокой температурой (лососи, акулы, сельди, сардины, ставриды). Многие морские донные рыбы, летом обитающие в прогретом мелководье, при осеннем захлаживании уходят под промежуточный холодный (200-300 м, порядка 0 °С) слой в область с постоянной температурой 2-3 °С (камбалы, палтусы, терпуги). Особо холодолюбивые рыбы, такие как навага, наоборот, при зимнем охлаждении выходят из глубин в более комфортное для них побережье

Промысловых рыб принято делить на теплолюбивых и холодолюбивых по температуре «эколого-физиологического оптимума», при которой происходит наиболее эффективный рост. В то же время теплолюбивым рыбам boreальных водоёмов приходится зимой обитать при температурах близких к нулю градусов. Рыбам континентальных водоёмов некуда деться из мест постоянного обитания. Холодолюбивые пресноводные рыбы при предоставлении выбора предпочитают температуры 10-20 °С (лососевые, сиговые, налим). Весьма низкие температуры не являются барьерами при миграциях.

В естественных условиях рыбам чаще приходится иметь дело с вертикальным градиентом температуры. Летом поверхностный слой прогревается до комфортных температур или до слишком высоких для вида значений. На глубине от нескольких метров до нескольких десятков метров летом образуется более или менее выраженный «слой температурного скачка» или «термоклин», под которым находится более холодная вода. Осенью на всю зиму в водоёмах образуется низкотемпературная «гомותרмия» до глубины от десятков до 200 м.

Нерестовые температуры рыб весьма разнообразны поскольку рыбы делятся, во-первых, на тепловодных и холодноводных, а во-вторых на нерестующих в разные сезоны. Нерест часто происходит не при температуре «эколого-физиологического оптимума», а при более низких температурах, если это оказывается более целесообразным для успеха воспроизводства.

Химическая чувствительность Хеморецепция (нюх и вкусовая рецепция) играют важную роль в ориентации, внутривидовой коммуникации, пищевом поведении. Рыбы реагируют на растворенные в воде вещества. То, что ощущается обонятельными ямками (ноздрями) называется запахом. То, что ощущается вкусовыми почками во рту, на губах, на усиках и на других частях тела, называется вкусом. Вкусы и запахи могут быть аттрактивными (привлекательными) или репеллентными (отталкивающими).

Растворённые в воде вещества – «запаховый фон» влияет на интенсивность пищепоисковой активности и питания. У сумеречных и ночных хищников обоняние является ведущим фактором в пищевом поведении.

Ольфакторная рецепция (нюх) считается, как и у высших животных способом определения очень малых концентраций вещества. Нюху рыб придаётся большое значение при объяснении поиска «родной» реки, привычного местообитания.

Вкусовая рецепция осуществляется вкусовыми почками, расположенными как в ротовой полости, так и на поверхности тела, прежде всего на губах и усиках. Объекты питания могут быть обнаружены при прикосновении и, наверное, при небольшой дистанции. Потенциальные объекты питания могут быть для рыб привлекательными по вкусу, нейтральными и отталкивающими.

Со вкусовой чувствительностью возможна реакция рыб на *солёность воды*. Наиболее известны факты отношения к солёности у рыб, меняющих в течение жизни солевые условия обитания (проходные и полупроходные рыбы).

Реакция на рН Рыбы обитают в водоёмах с некоторым подходящим для них показателем кислотности или щелочности. Во всяком случае, в аквариумистике подчеркивается важность величины рН при содержании рыб для их жизнедеятельности и размножения.

Реакция на содержание кислорода Внешних рецепторов содержания кислорода в воде у рыб по-видимому нет. Однако, недостаток кислорода может ощущаться по «ухудшению самочувствия» и вести к поиску более комфортных условий для дыхания. Очевидно, дефицит кислорода вызывает «одышку» и заставляет рыб «рыскать» и успокаиваться в комфортной области. Рыбы при заморных условиях поднимаются к поверхности и хватают ртом воздух. Если у рыб нет выработанного или врожденного стереотипа избегания кислородного дефицита, наблюдается гибель, иногда массовая. Рыба не знает «карты» океанологических показателей, при обширной области кислородного дефицита уйти некуда. В то же время, рыбы могут некоторое время «мириться» с недостатком кислорода, например, ради питания.

Реакция рыб на звуки, Слух Рыбы в разной степени обладают чувствительностью к колебаниям среды в широком диапазоне частот. Острота слуха определяется величиной слухового порога – минимальной громкостью, на которую определяется поведенческая реакция. Инфразвуки не воспринимаются рыбами во взвешенном состоянии без контакта с грунтом. Обычно считается, что ультразвуковое зондирование не влияет на поведение рыб. Однако описаны случаи реакции лососей в эстуариях, когда они при ультразвуковых зондирующих сигналах косаток прижимались ко дну.

Литература:

1. Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебно-методическое пособие. – М.: МГУТУ, 2009. – 64с.
2. Яржомбек А.А. Образ жизни и поведение промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2016. – 200с.
3. Иванов А.А. Физиология рыб. – М.: Мир, 2003.
4. Биологические основы управления поведением рыб. (Сб. трудов ин-та эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцева. – Ред. Б.П. Мантейфель). – М.: Наука, 1970.
5. Протасов В.Р. Поведение рыб. – М.: Наука, 1989.