

ЭЛЕМЕНТЫ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО И ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ РЫБ В СТАЕ

Многие виды рыб в различные периоды своей жизни, а некоторые и постоянно, держатся в стае. Однако, несмотря на то, что явление стайности у рыб известно с давних пор (первые высказывания о том, что рыбы могут жить в одиночку и в стае, мы находим у Апулея (1956), исследователи, занимающиеся изучением поведения рыб, до сих пор не пришли к единому мнению о том, что такое «стая». Это объясняется, очевидно, тем, что к определению «стая» зачастую подходят односторонне, а также с различными методологическими предпосылками. Поэтому мы считаем необходимым кратко изложить свои взгляды на стайное поведение рыб. Эти взгляды сложились в результате изучения литературных данных, а также собственных наблюдений над поведением рыб в экспериментальной и природной обстановке.

Стайное поведение вслед за Г. В. Никольским (1955) рассматривается как одно из приспособительных свойств вида, обеспечивающих его единство со средой. Реакции стаи на изменение окружающей обстановки рассматриваются как способ разрешения тех противоречий, в которые вступают рыбы в своих отношениях со средой в процессе жизнедеятельности.

При различном физиологическом состоянии рыбы по-разному относятся к одним и тем же элементам окружающей обстановки, и, в свою очередь, изменения среды по-разному действуют на рыб, находящихся в различном физиологическом состоянии. Литературные данные и собственные наблюдения в природе и в условиях эксперимента убеждают нас в том, что наиболее лабильной формой адаптивного ответа животных при изменениях отношений со средой являются изменения в их поведении.

В настоящее время существует много определений понятия «стая», данных разными авторами. Так, Пар (Parry, 1927), основываясь на специальном экспериментальном изучении поведения *Scombrus colias*, понимает под стайей «...тип стада рыб, которое имеет сравнительно постоянный характер и обусловлено пространственными отношениями между особями...». Такие стада он противопоставляет временным скоплениям, обусловленным временными и локальными стимулами. Он полагает, что «кажущееся»

еся общественное поведение стайных рыб является просто случайным результатом механически объединенных, сравнительно простых и автоматических реакций особей, именно, стремление сблизиться и параллельно двигаться; эти стремления можно рассматривать как автоматические рефлексy, вызванные специализированным тропизмом».

Близкое определение дает Спунер (Spooner, 1931), подразумеваемая под стайей «объединение рыб, которое является не просто случайным сборищем рыб под действием привлечения некоторыми внешними условиями, но в котором определенно имеет место обоюдная реакция особей одной на другую». Кинлисайд (Keenleyside, 1955, 185) определяет стаю как «скопление, образующееся вследствие того, что одна рыба воздействует на одну или множество рыб тем, что она задерживается вблизи них. В этом определении исключаются, таким образом, признаки постоянства существования стаи и стереотипности поведения, но далее оговаривается, что брачное поведение, попадающее под указанные признаки, также не включается.

При разборе этих и некоторых других определений понятия «стая», например Бридера и Хелперна (Breder and Helpern, 1946, 165) и Морроу (Mogrow, 1948, 27), мы видим, что они односторонни и включают в себя элементы механицизма. Фактический материал, излагаемый в работах этих авторов, зачастую противоречит их определениям стаи.

Другие же авторы, например Ю. Ю. Марти (1948), под косяком и стайей подразумевают «группу рыб одного вида, сходных по физиологическому состоянию и длине, объединенных в единое целое стремлением своего движения», и тем самым в понятие «стая» вводят ряд признаков, характерных для элементарной популяции, чрезмерно расширяя понятие «стая».

Нам представляется необходимым на любом этапе разработки вопроса иметь рабочую гипотезу — временные определения стаи и стайного поведения, базирующиеся на нынешнем состоянии наших знаний.

По нашим представлениям (Милановский и Рекубратский, 1960), стая есть форма агрегации животных со сходными биологическими потребностями, при которой ведущие противоречия организмов, составляющих группу, разрешаются путем их координированных действий и направлены на сохранение биологической однородности членов группы. Стая может иметь различное приспособительное значение, но общим для нее (в норме) будет то, что на все изменения своих отношений со средой стая внешне отвечает как единое целое, потому что рыбы в стае подражают движениям тех рыб, движения которых для них биологически более важны. Данное определение, однако, не претендует на полноту.

Работа проводилась в аквариальных и природных условиях.

В природных условиях велись непосредственные подводные наблюдения над поведением стай барабули (*Mullus barbatus ponticus* Essipov), ставриды (*Trachurus mediterraneus ponticus*), зеленушек (*Crenilabrus quinquemaculatus*), атерин *Atherenidae*, ласточек (*Chromis chromis*) и др. Для сравнения проводились также подводные и аквариальные наблюдения и над рыбами, ведущими обычно одиночный образ жизни: морскими дракончиками *Trachinus draco*, морскими ершами *Scorpaena porcus*, бычками *Mesogobius*, морскими собачками *Blennius*, морскими лиликами *Raja clavata*, каменными окунями *Serranus scriba*.

Одним из основных методических принципов нашей работы нужно считать постоянно соблюдавшееся параллельное исследование отдельных элементов поведения рыб в эксперименте и в природе.

В природных условиях наблюдения проводились с помощью плавательного матрасика типа «аквалюк» и дыхательных аппаратов типа «Украина», работающих на сжатом воздухе. Подводные наблюдения рыб при помощи плавательного матрасика проводятся следующим образом: наблюдатель в подводном комплекте № 1 ложится на матрасик и опускает лицо в воду. При прозрачной воде можно довольно детально наблюдать поведение рыб, находящихся на глубине до 15 м. Передвигаются на матрасике посредством работы ручными или ножными ластами.

При наличии ветра наблюдатель на матрасике отпускается по ветру на конце, а затем, подтягиваясь к шлюпке, стоящей на якоре, обследует интересные для него места. На плавательном матрасике удобно обследовать мелководья (приходилось наблюдать охрану икры бычком на глубине 0,25 м). При помощи плавательного матрасика удавалось также наблюдать рыбу, держащуюся в верхних слоях воды. Так, в мае 1960 г. мы наблюдали поведение стай смарида, держащейся на глубине 30—50 см от поверхности воды.

Для подводных наблюдений также использовались дыхательные аппараты на сжатом воздухе «Украина». С аппаратами этого типа можно обследовать глубины до 40—50 м. Опускаясь с дыхательным аппаратом, наблюдали способы поиска, нахождения, схватывания и поедания корма как стаями, так и одиночными рыбами. Кроме того, отмечались реакции различных видов рыб при испуге, т. е. старались наблюдать их оборонительное поведение в различных ситуациях.

Пищедобывательное поведение рыб на местах их откорма можно разделить на два этапа: 1) поиск мест концентраций корма; 2) поиск и добыча корма на местах его концентраций. В аквариуме поведение стаи кефали, занятой поисками корма, представляет такую картину: рыбы плавают по аквариуму вытянутой стайкой, затем одна или несколько рыб, а за ними и вся стая совершают скребущие движения по дну аквариума. При более дли-

тельном содержании в аквариуме и кормления кефали гаммаридами такие скребущие движения совершаются реже и питание кефалей начинает напоминать питание пелагических рыб.

В природных условиях питающиеся стаи кефали невелики и состоят обычно из 5—25 особей. Значительное количество особей (150—200) насчитывают питающиеся стаи атерин, а также стаи хамсы *Engraulis encrasicolus*. Впрочем, питающиеся стаи атерин иногда насчитывают 25—40 особей, такое же количество особей наблюдается и у питающихся стай смариды и ставриды. Обычно немногочисленны питающиеся стаи барабули (3—8 особей). Различное число особей в стаях рыб различных видов, очевидно, зависит от характера распределения и величин концентраций корма этих рыб (Рекубратский, 1959).

Питание стай пелагических рыб происходит следующим образом. Поиск концентрации корма совершается стайкой, имеющей несколько вытянутую форму. Когда стая находит концентрацию корма, совершается как бы бросок всей стаей и дальше торопливые и быстрые движения поедания корма, в это время стая как бы рассеяна, причем степень рассеянности зависит от степени дисперсности корма. Затем, когда корм выедается, стая снова принимает первоначальную форму. Сходные данные по характеру питания приводил Токарев (1955).

Большинство рыб, живущих в прибрежной зоне Черного моря, по типу своего питания хищники-засадчики. Разберем тип питания хищника-засадчика на примере питания морского ерша. По нашим наблюдениям, обычно скорпена находится в засаде либо среди зарослей цистозиры, либо среди мидий или камней — во всяком случае в местах, где она меньше всего заметна. И заметить скорпену было бы почти невозможно, если бы не ее чрезвычайно подвижные глаза. При приближении рыб скорпена принимает удобное положение для броска, и почти всегда ее бросок удачен. После броска скорпена переплывает на новое место и снова затаивается. Причем, если около нового места засады держится рыба, скорпена плавает чрезвычайно осторожно, как бы ползет по дну, в то время как при отсутствии добычи в месте новой засады можно наблюдать, как скорпена довольно неуклюже переплывает туда.

Очень похожую картину пищедобывательного поведения проявляют и такие хищники-засадчики, как каменный окунь, морская лисица, налим (*Gaidropsarus mediterraneus*), ошибень (*Orhiodon barbatum*), морской дракончик, звездочет (*Uranoscopus scaber*), бычки, крупные особи морских собачек.

В особую группу по способу питания следует выделить морских коньков, морских игл и зеленушек. Рыбы эти малоподвижны и питаются обычно в зарослях, как бы высматривая свою добычу и схватывая ее очень точным броском. Причем при питании они издают довольно громкие звуки. Звуки, издаваемые при пи-

тании морскими коньками и морскими иглами, слышны даже без усилительных приборов. Очевидно, эти звуки имеют сигнальное значение для других рыб, так как, когда одна рыба начинает схватывать корм, к ней начинают подплывать и остальные, ориентируясь на звуки, издаваемые ею при питании. При таком «близоруком» поиске корма, какой наблюдается у этих рыб, они, естественно, не могут направленно плыть к кормящейся рыбе при помощи зрения. Однако для более определенного заключения о форме взаимосвязи этих рыб при питании необходимо провести специальные эксперименты.

Интересная особенность отмечается при питании всех наблюдаемых нами стайных рыб как в природе, так и в эксперименте. Это явление уже описано нами у пресноводных рыб (Рекубратский, 1958; Милановский и Рекубратский, 1960) и названо «скрадывание». Заключается оно в том, что от стаи, находящейся в некотором отдалении от корма, отделяется одна или несколько рыб, быстро схватывают корм и тут же возвращаются обратно. Затем может наступить групповое «скрадывание», т. е. вся стая быстро подплывает к корму, схватывает, отплывает в сторону и т. д. «Скрадывание» можно часто наблюдать при выработке у рыб пищевых двигательных условных рефлексов: при действии условного раздражителя отдельные особи подплывают к сигналу, совершают глотательные движения, тычутся рылом в сигнал и снова возвращаются к стае.

Данилевский и Радаков (1958) описывают аналогичное явление для хамсы. Физиологическое объяснение этому явлению мы пока дать затрудняемся. Скорей всего это проявление пищевого возбуждения на общем фоне оборонительного поведения. В питании очень многих видов рыб образование стаи имеет приспособительное значение, заключающееся, главным образом, в более быстром отыскивании корма стаями, нежели одиночными рыбами.

На большое приспособительное значение стаи при питании указывает и тот факт, что только что отловленные в море рыбы начинают питаться гораздо быстрее при наличии в аквариуме уже начавших брать корм особей. Легче также переходят на питание другим, не свойственным им видом корма рыбы, помещенные в аквариум, где сидят рыбы, которые уже питаются этим кормом. Так, к стае кефали, которую мы кормили мелко нарезанным мясом мидий, были посажены 1 ставрида и 2 смариды. Через некоторое время к производящим поиск корма кефалям начали присоединяться ставрида и смариды, еще через некоторое время они начали поедать мясо мидий. Ставриды же, содержащиеся отдельно длительное время, не берут неподвижного корма.

По данным Уэлти (Welthy, 1934) рыбы в группе обучаются быстрее, чем порознь, и притом быстрее в тех группах, где уже

имеются обученные рыбы, по сравнению с группами, целиком состоящими из невыдрессированных рыб. Хотиним (1947) было показано, что подражательное поведение при пищедобывательной деятельности в группе карасей проявляется сильнее в том случае, когда в этой группе отсутствуют особи, обладающие индивидуально приобретенными навыками, препятствующими проявлению пищедобывательной деятельности на сигнал пищи.

Богомолова, Саакян, Казаровицкий (1959), изучавшие подражательное поведение у карасей, показали возможность образования подражательного пищевого условного рефлекса со зрительного анализатора, «подкрепляемого возможным наблюдением зрителями» и подкрепляемого пищей условнорефлекторного поведения «рыбы-актера», отделенной от зрителя стеклом.

Подражание при питании стаи молоди сайды в аквариуме описывает Д. В. Радаков (1958). Однако он необоснованно характеризует бросок сайды за особями, заметившими корм, как проявление инстинкта подражания.

Кинлисайд отмечает, что вид питающейся трехиглой колюшки имеет сигнальное значение для других рыб в стае, и в результате специально поставленных экспериментов приходит к выводу, что питающаяся колюшка больше привлекает рыб, чем отдельно предъявленные рыбам корм или колюшка.

Вначале мы считали, что «более уверенные» движения отдельных особей в стае способны мобилизовать всю стаю (Милановский, 1958). Но более детальные наблюдения и эксперименты показали, что эти «более уверенные» движения являются естественными движениями рыб, совершаемые ими при питании, испуге и т. д. Эти движения четко дифференцируются рыбами и являются в каждом конкретном случае биологически более важными, чем те движения, которые совершают остальные особи стаи.

Мы можем сказать, что рыба, ищущая корм, будет реагировать на рыбу, нашедшую корм, тем, что подплывает к ней и начинает искать корм в этом же месте. Рыба, которая кормится, никогда не подплывает к рыбе, ищущей корм, но последует за рыбой, бегущей от опасности. Таким образом, естественные движения рыб, имеющие определенное сигнальное значение для других рыб, можно расположить в ряд по степени их значимости: поиск мест концентрации корма, поиск корма на месте, нахождение корма, «скрадывание», движения испуга.

Перейдем к описанию элементов оборонительного поведения рыб. Оборонительное поведение рыб различно в зависимости от степени их испуга. Так, при незначительном испуге рассеянная, например при питании, стая рыб становится компактной и ориентированной по направлению к опасности. Если испуг проходит, стая может снова перейти к питанию или, если ей угрожает опасность, быстро уплыть в другое место. Причем часто бывает так, что испуганная при питании стая рыб как бы совершает бросок в сторону, затем снова возвращается на прежнее ме-

сто и продолжает питаться. (Подводные и аквариальные наблюдения поведения при испуге кефали, атерины, хамсы, смариды и ставриды.) Подобным образом реагируют и одиночные хищники-засадчики, находясь в засаде. Так, скорпена, каменный окунь, бычки и другие при незначительном испуге, совершив небольшой бросок в сторону, снова возвращаются на прежнее место засады. Это явление, очевидно, аналогично вышеописанному явлению «скрадывания», только здесь имеет место проявление испуга на фоне сильного пищевого возбуждения.

У некоторых хищников-засадчиков иногда наблюдается проявление поведения «угрозы». Особенно часто это удавалось наблюдать у морского дракончика: рыба расправляет плавники и, изогнувшись, боком двигается рывками в сторону опасности, например на руку наблюдателя. Если резко взмахнуть рукой, то обычно наблюдается бегство дракончика. Аналогичные картины часто наблюдаются при драках самцов трехиглой колюшки и некоторых других рыб во время размножения. Часто можно наблюдать рассредоточивание или распадание стаи на несколько стай в результате сильного испуга.

Подобное явление мы наблюдали и при выработке у молоди кефали и ставриды оборонительных условных рефлексов. При слабом электроболевым подкреплении наблюдалась четкая побегка всей стаи. Если же повысить напряжение поля электрического тока, то наблюдаются метания рыб по аквариуму, потеря ими направления, т. е. испуг может быть настолько велик, что нарушается контакт между членами стаи.

На основании изучения элементов пищедобывательного и оборонительного поведения рыб как в природе, так и в эксперименте, а также на основании анализа литературных данных, мы приходим к следующим выводам.

1. Поиск корма стаями рыб осуществляется не беспорядочно, а на местах, которые условно связаны у них с кормом.

2. Характер поиска корма в различных местах водоема, моря, аквариума различен:

- а) места, в которых рыбы обычно находят корм, т. е. места, которые условнорефлекторно связаны у рыб с кормом, обследуются тщательно и плотной стаей;

- б) места, на которых рыбы находят корм редко или вообще не находят, обследуются быстро и разреженной стаей.

3. Естественные движения стай рыб при различных этапах пищедобывания и оборонительном поведении ясно разграничены, и мы можем при визуальных наблюдениях определить, какой деятельностью занята в данный момент рыба и как изменится ее поведение в последующем.

4. Естественные движения рыб, совершаемые ими при испуге, могут служить натурными раздражителями при выработке оборонительного условного рефлекса.

ЛИТЕРАТУРА

- Апулей. 1956. Апология, метаморфозы. Флориды. Изд-во АН СССР, М.
- Богомоллова Е. М., Саакян С. А., Козаровицкий Л. Б. 1959. Подражательные условные рефлексы у рыб.—Тр. совещания по физиологии рыб. М., 51—54.
- Данилевский Н. И. и Радаков Д. В. 1958. Наблюдения за реакцией черноморской хамсы и некоторых других рыб на искусственные раздражители.—Тр. ВНИРО, т. XXXVI, М., 25—32.
- Марти Ю. Ю. 1948. Промысловая разведка рыбы. Пищепромиздат.
- Милановский Ю. Е. 1958. Некоторые элементы стайного поведения рыб.—Тр. совещ. по физиологии рыб. 1956, 55—57.
- Милановский Ю. Е., Рекубратский В. А. 1960. К вопросу о методах изучения стайного поведения рыб.—Научн. доклады высшей школы, сер. биол., в. IV, 77—81.
- Никольский Г. В. 1955. О биологическом значении стаи у рыб.—Тр. совещ. по вопросам поведения и разведки рыб. Изд-во АН СССР, 104—107.
- Радаков Д. В. 1958. О приспособительном значении стайного поведения молоди сайды.—Вопросы ихтиологии, вып. II, 69—74.
- Рекубратский В. А. 1958. Объективные методы изучения стайного поведения рыб.—Тезисы межвузовской студенческой конференции по вопросам биологии и сельского хозяйства. М.
- Рекубратский В. А. 1959. К биологии голянов. *Phoxinus czecanowskii* Dyb. и *Ph. lagowskii* Dyb. придаточных водоемов верховьев Амура.—Тезисы II всесоюзной научной конференции студентов-биологов, посвященной памяти Ж. Ламарка и Ч. Дарвина.
- Токарев А. К. 1955. Об особенностях поиска пищи и характера питания стай пелагических рыб.—Тр. совещания по вопросам поведения и разведки рыб. Изд-во АН СССР, 158—166.
- Хотин Б. И. 1947. К вопросу о фило- и онтогенезе подражания у животных.—Тр. Ин-та мозга им. Бехтерева, т. 18, 35—44.
- Breder G. G., Halpern F. 1946. Innate and acquired behaviour affecting the aggregation of fishes.—J. Physiol. Zool., v. 19, 154—190.
- Keenleyside M. H. A. 1955. Some aspects of the schooling behaviour of fish.—Behaviour, v. 8, 183—248.
- Morrow J. E. 1948. Schooling behaviour in fishes.—Quart. Rev. Biol., v. 23, 27—38.
- Parr A. E. 1927. A contribution to the theoretical analysis of the schooling behaviour of fishes.—Occasion. Papers Bingham Oceanogr. Collect., N 1.
- Spooner G. M. 1931. Some observations on schooling in fish.—J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 17, N 2.
- Welthy J. C. 1934. Experiments in group behaviour of fishes.—Physiol. Zool., v. 7, N 1.