

К. Д. АЛЕКСЕЕВА

**ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА ПРИ ГРУППОВОМ И ОДИНОЧНОМ
СОДЕРЖАНИИ НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ РЫБ**

Целью настоящей работы было выяснение одной из сторон поведения рыб — реакции стайных и нестайных рыб на особей того же вида, определяемой по объективному показателю изменения интенсивности обмена.

Известно, что одним из простых и наиболее содержательных показателей интенсивности обмена является скорость потребления кислорода.

Определение содержания кислорода в воде легко производится с помощью общепринятой методики Винклера, дающей практически, при соблюдении необходимых предосторожностей, достаточно точные результаты.

Первоначально многими авторами делались попытки определения интенсивности обмена по дыхательному коэффициенту. В дальнейшем некоторые исследователи отказались от этого и руководствуются в своих работах показателями скорости потребления кислорода.

В литературе, как отечественной так и зарубежной, имеется много работ, посвященных изучению интенсивности обмена веществ у рыб, и, в частности газообмену. В нашей стране наиболее известны систематические исследования в этом направлении школы С. Н. Скадовского и исследования А. Б. Лозинова, В. С. Ивлева, Е. А. Веселова и др.

В 1956 г. вышла в свет сводка работ по интенсивности обмена у рыб Г. Г. Винберга, в которой автор дает подробный анализ достижений советской и зарубежной науки в этой области.

В настоящей работе изучались взаимоотношения стайных и нестайных морских рыб, находящихся в группе и изолированно, в состоянии относительного покоя. За показатель этих взаимоотношений принималась скорость потребления кислорода. В основе применяемого нами определения скорости потребления кислорода по методу Винклера лежит реакция поглощения растворенного в воде кислорода гидратом закиси марганца.

При постановке экспериментов нас в первую очередь интересовал вопрос, существует ли разница в интенсивности обмена у одиночных рыб и у тех же рыб в группе (так называемый «групповой эффект»).

В литературе на этот счет имеются весьма разноречивые данные. В основном этим вопросом на разных животных занимались исследователи школы Олли (Allee, 1931, 1934, 1951).

Одни авторы (Schuett, 1933; Shlaifer, 1938, 1939; Job, 1955) указывали на существование «группового эффекта», другие (Wells, 1935) наоборот отрицали его наличие.

К сожалению, исследования по этому вопросу проводились в основном или на беспозвоночных или на таких специфически лабораторных животных, как золотые рыбки, и лишь в отдельных экспериментах на морских рыбах. Кроме того, в некоторых случаях использовалась примитивная методика, дающая большой процент ошибок, — это методика залитых маслом аквариумов.

Возможно, что разноречивость данных по этому вопросу, помимо методических погрешностей, вызвана также тем, что изменение потребления кислорода при групповом размещении животных по сравнению с одиночным размещением свойственно не всем видам, а только некоторым, в зависимости от их образа жизни. Поэтому при подготовке и проведении опытов мы учли эти недочеты и по возможности стремились избежать их.

Определение потребления кислорода проводилось нами в замкнутых, герметически закрывающихся сосудах. В одних случаях применялись цилиндры с притертыми крышками, в других — опыты проводились в специальном гидродинамическом лотке.

Цилиндры подбирались с тем расчетом, чтобы обеспечить равные количества воды на каждую рыбу при рассаживании рыб в группе и в одиночку. Группа в опытах в цилиндрах, как правило, состояла из четырех особей.

При проведении опытов с относительным покоем, гидродинамический лоток давал ряд преимуществ по сравнению с цилиндрами, но в то же время имелись и значительные недостатки.

Гидродинамический лоток представляет собой прибор, выполненный по типу аэродинамической трубы. Прибор был сконструирован в Морском Гидрофизическом Институте и ранее применялся для работы по энергетике рыб (Л. А. Ковалевская, 1952). Лоток состоит из замкнутой кольцеобразной трубы с $d=120$ мм, в которой с помощью пропеллерного винта можно создавать поток воды с разной скоростью. Скорость регулируется изменением напряжения тока, подаваемого на мотор, приводящий в движение винт.*)

Рабочая часть прибора, в которую помещается рыба, составляет прямой отрезок трубы с параллельными стенками длиной 0,5 м. Рабочая часть отделена от остальной части прибора сетками во избежание попадания рыб в лопасти винта. В этой части прибора поток воды имеет наиболее равномерное течение. Для лучшей герметичности она погружена в коробку с водой. В нижней части прибора имеется сосок для выведения воды и взятия проб на кислород; в верхней части — для выпуска пузырьков воздуха. С помощью шлангов и г-образного сифона можно создавать проток с постоянным уровнем воды в течение всего времени выдерживания рыбы в приборе «на привыкание к обстановке».

Весь прибор выполнен из органического прозрачного стекла, что дает возможность наблюдать за состоянием и поведением рыб во время всего эксперимента.

При подборе объектов исследования необходимо было учитывать многие факторы. Важным обстоятельством при проведении опытов являлась возможность вылавливать рыб неповрежденными и хорошая приспособляемость их к выживанию в условиях аквариумов (спокойное плавание, потребление пищи, нормальный прирост

*) Измерение скорости потока воды производится с помощью трубки Пито и соответствующих расчетов по формуле.

и т. д.). Ограничительными факторами были также размеры рыб и их подвижность.

Опыты проводились в течение 1955—1956 гг. В проведении опытов в 1956 г. принимала участие старший лаборант СБС К. К. Яковлева.

Объектами исследования были следующие рыбы: барабуля (*Mullus barbatus ponticus*, Essipov), смарида (*Smaris chryselis*, C. V.), ставрида (*Trachurus mediterraneus ponticus*; Aleev), мерланг (*Odontogadus merlangus euxinus*, (Nordmann)), кефаль (*Mugil auratus*, Risso) и представитель нестойких хищников Черного моря — морской ерш (*Scorpaena porcus*, L.).

Результаты опытов с кефалью не включены в настоящую статью, т. к. они были несколько противоречивы. По всей вероятности, это связано с тем, что кефаль является очень подвижной рыбой и получить в опытах с ней четкие равноценные цифры потребления кислорода в условиях покоя нам не удалось, для этого необходимо провести дополнительные эксперименты, в частности по изучению «активного обмена».

Для опытов использовались рыбы, выловленные мережкой в Севастопольской бухте и выдержанные в условиях проточных аквариумов в течение некоторого времени (от 3 до 30 дней). Для разных рыб время предварительного выдерживания было различным. Таких рыб, как барабуля, смарида и ерш, достаточно было выдерживать в течение 3—7 дней. Рыбы в течение этого срока привыкали к условиям аквариума, вели себя спокойно и начинали брать пищу. Кефаль и мерланг привыкали несколько дольше, первое время волновались, разбивали рыло о стенки аквариума, пищу начинали брать не ранее чем через неделю, иногда две. Общий срок предварительного выдерживания до опыта для таких рыб обычно равнялся месяцу. У ставриды, относящейся к рыбам с частично пассивным типом дыхания, при длительном выдерживании в аквариумах развивалась асфиксия, и поэтому опыты на ней приходилось ставить на 2—3 день после вылова.

В каждый опыт подбирались животные из одного улова и, по возможности, одинаковых возраста и размеров. Кормление рыб прекращалось за сутки до эксперимента.

Время экспозиции, т. е. время выдерживания животных в герметически закрытых сосудах для определения потребления кислорода, обычно составляло 1 час. В некоторых случаях для одиночных рыб время экспозиции было в несколько раз больше (2—4 раза), чем для группы (в отдельных опытах, проводимых в гидродинамическом лотке).

Весь опыт с группой рыб и одиночными рыбами из той же группы проделывался в течение одного дня. В тех случаях, когда сделать этого в один день не удавалось, — опыт продолжался на следующий день в те же часы.

В день эксперимента рыбы пересаживались в сосуды, в которых предполагалось проводить опыт, и выдерживались до экспозиции в течение 1 часа, а в некоторых случаях до 2—4 часов, в проточной воде (так называемое «привыкание к условиям»).

Предварительное выдерживание рыб до экспозиции в проточной воде необходимо для успокоения животных и устранения, хотя бы частично, последствий возбуждения, вызываемых пересадкой.

Некоторые авторы (Keys, 1930; Wells, 1932, 1935) отмечают, что при пересадке рыб интенсивность обмена резко изменяется и для получения нормальной интенсивности обмена необходимо длительное, в те-

чение нескольких часов, а иногда и суток, выдерживание животных в опытных сосудах после пересадки. Другие исследователи (Ивлев, 1938) указывают, что время выдерживания животных до экспозиции для разных рыб различно.

Опытным путем нами было найдено, что предварительное выдерживание рыб в экспериментальных сосудах в течение одного часа является достаточным для «привыкания к условиям» и не дает ощутимых изменений в нормальной скорости потребления кислорода. При меньшем сроке предварительного выдерживания происходило, как правило, снижение четкости получаемых цифр, выражающееся в значительных расхождениях результатов однотипных проб.

После предварительного выдерживания рыб в экспериментальных сосудах, вода в сосудах перемешивалась, и брались пробы на содержание кислорода, при условии сохранения морского протока (по три склянки из каждого сосуда). Одновременно производилось измерение температуры. Тотчас же после взятия проб прекращался проток, сосуды герметически закрывались крышками, и животные выдерживались в них в течение необходимого времени. По истечении этого времени крышки приоткрывались, вода в сосудах осторожно перемешивалась и снова брались пробы на кислород, производилось повторное измерение температуры воды.

При постановке опытов в гидродинамическом лотке вода перемешивалась в течение всего опыта через каждые 10—15 минут слабыми поворотами пропеллерного винта. Такое перемешивание воды приводило к меньшему расхождению данных по трем склянкам соответствующей пробы, что обуславливается, по-видимому, более равномерным использованием рыбами растворенного в воде кислорода.

Обычно в начале опыта исследовалась интенсивность обмена всей группы рыб, а затем интенсивность обмена тех же самых рыб, рассажённых в одиночку. Для контроля был проведен ряд опытов в обратном порядке: вначале одиночные рыбы, а затем группа. Если опыты проводились в цилиндрах, то исследования на всех одиночных рыбах из группы проводились одновременно. Зрительный контакт между особями, сидящими в разных цилиндрах, был исключен: между цилиндрами ставились перегородки. В тех случаях, когда опыты проводились в гидродинамическом лотке, каждая рыба из группы (но не всегда все особи) последовательно помещалась в прибор и выдерживалась в течение часа в закрытом сосуде. Порядок проведения опыта сохранялся таким же, как описано выше (выдерживание на привыкание каждой рыбы, соблюдение покоя и т. д.).

Все опыты проводились с соблюдением следующих условий: 1) количество кислорода в 1 л воды в конце экспозиции не должно было снижаться более, чем на $\frac{1}{3}$ первоначальной величины, те опыты, в которых при подсчетах обнаруживалось, что снижение превышало $\frac{1}{3}$ первоначальной величины, не включались в данную статью; 2) сохранение относительного постоянства температуры воды в течение всего опыта. Как правило, колебания температуры ограничивались десятыми долями градуса и никогда не превышали 1° .

После опыта рыбы взвешивались и измерялись их объем и длина. У некоторых рыб определялись возраст и пол.

На первом этапе работы взвешивание производилось следующим образом: рыбу вынимали из аквариума, заворачивали в мокрую марлю

и взвешивали. Затем вычисляли чистый вес рыб. Такое взвешивание часто приводило к гибели рыб вследствие того, что рыбы сильно бились и повреждали наружные покровы и плавники. Впоследствии мы отказались от этого способа, т. к. часть рыб использовалась нами в опытах повторно. В дальнейшем взвешивание производилось в сосуде с водой (кристаллизаторе или мерном цилиндре), и по разнице веса посуды с рыбой и без рыбы вычислялся вес животного.

Экспериментальные данные

Мы уже упоминали, что одним из ограничительных факторов при подборе рыб является их подвижность. Большая подвижность рыб, их беспокойное поведение во время опытов очень затрудняют работу с такими рыбами, особенно при исследованиях в состоянии покоя. Движения животных вызывают повышение интенсивности обмена, учесть же эти движения при вычислениях потребления кислорода не представляется возможным вследствие их беспорядочности.

а) Опыты с барабулей.

Одним из удобных объектов, с этой точки зрения, оказалась черноморская барабуля. Эта небольшая стайная рыбка хорошо себя чувствует и активно питается в условиях аквариума.

Будучи придонной рыбой, барабуля, как правило, спокойно сидит на дне аквариума, что дает возможность использовать ее без особых оговорок в опытах с «покоем». В то же время барабуля является относительно неплохим пловцом и может быть также использована в опытах с «движением».

Результаты опытов с барабулей приведены в таблице 1. Интенсивность обмена выражена в единицах потребления кислорода за 1 час на килограмм веса животного. Опыты проводились в состоянии относительного покоя.

Свобода движений рыб не ограничивалась и они могли плавать в пределах сосуда. Во время опытов мы старались соблюдать относительную стандартность условий (тишина, одинаковая освещенность и т. п.) — все то, что способствовало сохранению спокойного состояния рыбы. Рыбы во время опытов чаще всего сидели на дне сосудов и лишь некоторые из них слегка двигались. Те экземпляры, которые вели себя беспокойно, обычно исключались из опытов.*) Если же движения животных были незначительны, но тем не менее это сказывалось на скорости потребления кислорода — такие случаи отмечались в таблице звездочкой.

Опыты с барабулей большей частью проводились в гидродинамическом лотке. Недостатком этих опытов является то обстоятельство, что количество кислорода в замкнутом пространстве прибора снижается в течение часа значительно быстрее в том случае, когда в приборе находится группа рыб, чем в случае одиночной рыбы. Конечная величина содержания кислорода в воде, при этом, будет находиться в прямой зависимости от количества рыб в опыте. Однако, возражения, которые могут быть предъявлены в отношении неравнозначности условий выдерживания группы и изолированных рыб не имеют существенного значения в наших опытах при большой емкости прибора (24 л), относительно небольшой длительности опыта и малых размерах исследуемых рыб. Кро-

*) Часть опытов, в которых были получены скачущие цифры потребления кислорода при явном беспокойном состоянии рыб, не включены в данную таблицу.

Таблица 1

Интенсивность обмена барабули

№№ п.п.	Дата	Темпе- ратура воды	Количе- ство рыб	Вес рыб в г.	Потребление О ₂ в мг на 1 кг веса за 1 час	Прибор, в котором проводился опыт	Примечание
1	13/V 55 г.	14,5°	5	55,7	344,70	Гидродина- мический лоток	Предварительное выдерживание до опыта 1 час
			1	10,2	435,29		
			1	12,1	654,54*		
			1	10,9	440,37		
2	8/VI 55 г.	17,5°	3	55,5	202,70	Гидродина- мический лоток	Возраст 2 +
			1	25,0	369,60		самка выдерживались 4
			1	16,3	400,00		самец часа до опыта
3	10/VI 55 г.	18,0°	6	89,0	288,54	Гидродина- мический лоток	Предварительное выдерживание до опыта 1 час
			1	17,5	370,29		
			1	13,2	454,50		
			1	14,3	469,90		
4	15/VII 55 г.	18,0°	8	118,55	236,86	Гидродина- мический лоток	— —
			1	13,50	693,33		
			1	13,85	606,50		
5	14/VII 55 г.	22°	9	114,55	343,60	Гидродина- мический лоток	— —
			1	14,00	471,40		
6	1/VIII 55 г.	23°	6	57,73	361,70	Гидродина- мический лоток	Возраст 1 +
			1	10,05	477,61		самка выдерживались до
			1	12,20	413,10		самка опыта
			1	9,00	426,70		самец 1 час
			1	8,55	449,12		самец
7	2/XII 55 г.	11°	5	187,37	77,72	Цилиндры с притер- тыми крышками	Предварительно выдерживались до опыта 2 часа
			1	29,80	79,50		
			1	41,00	109,81		
			1	38,47	189,65*		
			1	46,60	101,81		
			1	31,50	126,60		
8	13/VI 56 г.	20,3°	4	89,90	239,29	Цилиндры с притер- тыми крышками	Возраст 2 +
			1	20,67	301,40		самец 1/2 час.
			1	23,74	393,33		самка 2 час.
			1	22,16	360,65		самка 2 час.
			1	23,33	335,69		самка 2 час.
			1	23,33	335,69		самка 2 час.

Итого за 2 часа

Продолжение таблицы 1

№№ п.п.	Дата	Темпе- ратура воды	Количе- ство рыб	Вес рыб в г.	Потребление O ₂ в мг на 1 кг веса за 1 час	Прибор, в котором проводился опыт	Примечание
9	16/VII 56 г.	20,0°	4	69,12	273,36	Гидродина- мический логок	Предварительное вылерживание до опыта 1 час
			1	15,09	426,08		
			1	18,61	498,02		
			1	17,28	503,25		
			1	18,14	441,20		
10	17/VIII 56 г.	21,5°	4	78,65	245,21	Цилиндры с притер- тыми крышками	—
			1	20,20	379,42		
			1	18,35	401,12		
			1	21,53	348,90		
			1	18,57	386,85		
11	30/VIII 56 г.	23,5°	4	100,54	254,37	Цилиндры с притер- тыми крышками	Созрел 2 + самка самка самка самка
			1	26,80	438,33		
			1	20,42	340,88		
			1	26,95	329,14		
			1	26,37	454,57		

ме того, специально для проверки, были поставлены опыты в цилиндрах с соблюдением объемных отношений воды на каждую рыбу. Результаты тех и других опытов совпадают. Как в опытах в гидродинамическом лотке, так и в опытах в цилиндрах, интенсивность обмена в группе всегда значительно ниже, чем у тех же рыб, находящихся по одиночке. Это различие достигает 1,5—2 раз.

Таким образом, интенсивность обмена у барабули, измеряемая по скорости потребления кислорода, изменяется в зависимости от того, находится ли данная рыба изолированно (в одиночку) или в группе с особями своего вида. Разница направлена в сторону увеличения потребления кислорода у одиночных рыб по сравнению с группой.

б) Опыты со смаридой.

Как и в предыдущей серии производилось определение интенсивности обмена рыб в группе и в одиночку с той только разницей, что большая часть опытов была проделана в цилиндрах с соблюдением объемных отношений воды на каждую рыбу. Порядок проведения опытов тот же.

Смариды является несколько более подвижной и пугливой рыбой, чем барабуля и поэтому, в опытах с относительным покоем, приходилось соблюдать большую осторожность.

Опыты со смаридой (как видно из таблицы 2) дали результаты равнозначные тем, которые получены на барабуле. Интенсивность обмена, выраженная в единицах потребления кислорода, у одиночных рыб в 1,5—2 раза превышала интенсивность обмена у тех же рыб в группе.

Таблица 2

Интенсивность обмена смариды

№ № п.п.	Дата	Темпе- ратура воды	Ко- лич. рыб	Вес рыб в г	Потребление O ₂ в мг на 1 кг веса за 1 час	Прибор, в котором провод. опыт	Примечание
1	25/IV 55 г.	12°	5 1	42,1 8,7	<u>228,03</u> 386,21	Гидроди- намич. лоток	
2	25/VII 55 г.	22°	3 1 1 1	33,19 10,91 11,09 11,19	<u>347,45</u> 619,65 543,37 632,53	Цилиндры с притер- тыми крышками	
3	8/VIII 55 г.	22,5°	5 1 1 1 1	29,07 6,04 7,00 7,03 5,60	<u>371,84</u> 802,42 1514,94* 943,07 841,70	Цилиндры с притер- тыми крышками	
4	10/VIII 55 г.	23°	4 1 1	28,19 5,95 6,07	<u>495,74</u> 712,97 710,92	Цилиндры с притер- тыми крышками	
5	25/II 56 г.	11,5°	4 1 1	94,4 17,6 23,8	<u>339,28</u> 453,60 484,98	Цилиндры с притер- тыми крышками	
6	18/V 56 г.	15°	4 1 1 1	100,80 26,96 25,26 25,92	<u>217,50</u> 387,65 385,65 429,41	Цилиндры с притер- тыми крышками	Возраст 3 + самка самка самец
7	18/VII 56 г.	22°	4 1 1 1 1	61,0 11,2 11,7 18,1 20,0	<u>198,7</u> 603,46 360,51 496,16 546,87	Цилиндры с притер- тыми крышками	Возраст 2 + самка самка самец самец

Продолжение таблицы 2

продолжение таблицы 2

№№ п.п.	Дата	Темпе- ратура воды	Ко- лич. рыб	Вес рыб в г	Потребление O ₂ в мг на 1 кг веса за 1 час	Прибор, в котором провод. опыт	Примечание	
8	27/VII— 56 г.	20,5°	4	49,91	313,82	Цилиндры с притер- тыми крышками	Возраст 1 + самец самка самка	
			1	10,75	402,41			
			1	10,84	684,02			
			1	10,50	682,66			
9	3/VIII— 56 г.	22°	4	46,10	351,48	Гидроди- намич. лотоқ		
			1	10,85	536,71			
			1	11,50	498,86			
			1	12,03	521,18			
			1	11,72	509,49			
10	27/XI— 56 г.	9,5°	2	36,86	97,52	Гидроди- намич. лоток	30 м. 1 час 1 час	Время экспо- зиции
			1	13,55	141,61			
			1	23,31	144,00			

в) Опыты с мерлангом.

В опытах с черноморской пикшей (мерлангом) в состоянии покоя приходилось соблюдать еще большую осторожность, т. к. эти рыбы очень подвижны. Кроме того, работать с ними можно было только в определенное время года, исходя из их экологии.

Мерланг относится к холодолюбивым рыбам и вылавливается мережкой поздней осенью и весной, когда температура воды держится в пределах 10—16°.

Обычно при низких температурах воды мерланг хорошо привыкает к условиям аквариума, при повышении температуры, начиная с 16—18° в большинстве случаев гибнет. В первые дни после вылова мерланг волнуется, беспокойно тычется рылом в дно и стенки аквариума и пищи не берет. Через несколько дней, а иногда и на следующий день, успокаивается, свободно плавает в аквариуме и начинает есть. Через неделю — две на такой рыбе можно ставить опыты. За это время можно выявить и отобрать тех рыб, которые по тем или иным причинам в опыты не годятся: повреждены при вылове и пересадке, плохо привыкают к условиям аквариума и т. п. Часть рыб при этом неизбежно погибает.

За этот период обычно выявляются также ослабленные или больные экземпляры, которые выделяются своей вялостью, отказом от пищи, потерей естественной окраски и т. п. Иногда по внешним признакам не удается установить заболевших рыб, и это выявляется только в процессе опыта. Такие экземпляры ведут себя необычно по сравнению с другими рыбами, к концу опыта начинают метаться или наоборот забиваться в угол. Особенно четко это проявляется в опытах с движением. Ослабленные рыбы плывут в потоке воды очень неравномерно, рывками и очень быстро перестают справляться с течением и прибывают к заградительной решетке прибора.

Таблица 3

Интенсивность обмена мерланга

№№ п.п.	Дата	Темпе- ратура воды	Количе- ство рыб	Вес рыб в г	Потребление O ₂ в мг на 1 кг веса за 1 час	Прибор, в котором проводился опыт
1	27/IV 55 г.	13°	5	93,4	197,86	Гидродинамический лоток
			1	14,4	266,70	
			1	25,1	286,85	
2	23/V 56 г.	16°	4	59,53	225,70	Цилиндры с притертыми крышками
			1	15,10	370,85	
			1	14,60	385,16	
			1	14,00	408,25	
			1	15,83	398,04	

г) Опыты со ставридой.

Ставрида—стайная пелагическая рыба, хороший пловец. Дыхание у нее осуществляется в основном пассивно, за счет пропускания воды через жабры во время движения. Таким образом, нормальное дыхание у ставриды может осуществляться при условии быстрого и свободного плавания (движения). Естественно, что жить долго в условиях ограниченного пространства небольших аквариумов эта рыба не может, несмотря на хорошую проточность последних.

Поэтому опыты со ставридой приходилось проводить не позже чем через 2—4 дня после вылова, т. к. на 7—10 день у этих рыб начинают проявляться признаки асфиксии (по всей вероятности, асфиксия развивается раньше, в указанный срок выявляются лишь видимые признаки), которые быстро прогрессируют и приводят к гибели животных. Эти явления сопровождаются появлением белого налета на боковых и хвостовых частях тела, нарушением кровоснабжения этих частей, размягчением и распадом чешуйного и кожного покровов. В дальнейшем на этих местах образуются трофические язвы. Иногда изъязвления настолько сильны, что обнажается спиной хребет, хвост при этом обычно отваливается. Особенно сильно это проявляется при потеплении воды, когда температура превышает 18°.

В связи с вышеуказанным часть опытов с пикшей и ставридой пришлось исключить, т. к. полученные при этом результаты не могут считаться достоверными вследствие плохого состояния рыб.

Результаты немногих включенных в таблицу опытов можно считать достоверными, т. к. состояние рыб было вполне удовлетворительным и рыбы продолжали жить в течение некоторого времени после опытов.

Как видно из таблицы 3 и 4, у мерланга и ставриды также наблюдается увеличение интенсивности обмена при одиночном содержании рыб, в то время как в группе интенсивность обмена всегда значительно ниже.

Интенсивность обмена ставриды

Таблица 4

№ № п. п.	Дата	Темпе- ратура воды	Количе- ство рыб	Вес рыб в г	Потребление O ₂ в мг на 1 кг веса за 1 час	Прибор, в котором проводился опыт
1	6/VII— 55 г.	22°	6	72,00	600,07	Гидродинамический лоток
			1	12,30	798,25	
			1	12,51	802,06	
			1	11,55	753,86	
2	25/VI— 56 г.	21°	4	61,25	401,04	Гидродинамический лоток
			1	11,95	718,42	
			1	12,48	794,76	
3	28/VIII— 56 г.	23°	2	18,39	417,29	Гидродинамический лоток
			1	8,47	793,09	
			1	9,92	967,33	

д) Опыты с морским ершом.

Работая со стайными рыбами, мы установили разницу в интенсивности обмена между одиночными рыбами и теми же рыбами в группе. Представляло интерес установить, существует ли это различие у нестайных рыб. В качестве объекта мы взяли типичного черноморского хищника ерша-скорпену. Скорпена ведет нестайный образ жизни. Обычно этот хищник спокойно сидит в течение нескольких часов где-нибудь между скал в ожидании добычи. Он очень хорошо маскируется под окружающую обстановку и трудно различим даже при внимательном рассмотрении. Увидев добычу, ерш делает быстрое движение типа броска и заглатывает добычу, после этого вновь садится в засаду.

Ерш является очень удобным объектом для наших опытов и, как правило, в течение всего эксперимента не двигается и сидит уткнувшись рылом в оградительные решетки лотка или в дно цилиндра.

Как видно из таблицы 5, у ерша не наблюдается различия в интенсивности обмена между групповыми рыбами и одиночными. У большинства рыб интенсивность обмена в группе не отличается от интенсивности обмена одиночных рыб. Интенсивность обмена у одиночных рыб иногда несколько больше, иногда несколько меньше, чем в группе.

Опыты от 6, 10 и 13 июля проводились на одних и тех же рыбах. Это было сделано с целью выяснения индивидуальных различий в интенсивности обмена отдельных рыб (если таковые имеются).

В двух опытах 6 и 10 июля, ерш, весящий 20 г, дал завышенные цифры потребления кислорода, однако это было связано с видимым активным движением рыбы. 13 июля рыба в течение всего опыта не проявляла признаков волнения, и цифры были значительно ниже.

Из данной серии опытов можно вывести, что интенсивность обмена нестайного хищника — морского ерша не зависит от того, находится ли указанная рыба изолированно от других особей своего вида или в группе с ними.

Таблица 5

Интенсивность обмена морского ерша

№№ п.п.	Дата	Темпе- ратура воды	Ко- лич. рыб	Вес рыб в г	Потребление O ₂ в мг на 1 кг веса за 1 час	Прибор, в котором проводился опыт	Примечание
1	19/IV — 56 г.	21°	4	90,63	110,25	Цилиндры с притер- тыми крышками	
			1	20,77	89,30		
			1	27,53	79,19		
			1	15,10	81,41		
			1	27,23	112,64		
2	6/VII — 56 г.	20,5°	4	94,0	163,43	— . —	
			1	27,0	88,47		
			1	20,0	175,00*		
			1	24,0	110,40		
			1	23,0	92,64		
3	10/VII — 56 г.	21°	4	93,5	194,28	— . —	Те же самые рыбы, что в предыдущем опыте
			1	27,0	130,60		
			1	20,0	199,67		
			1	24,0	81,25		
			1	22,5	76,57		
4	13/VII — 56 г.	21,5°	4	93,0	100,36	— . —	Те же рыбы, что в предыду- щих 2 опытах
			1	27,0	98,58		
			1	20,0	85,90		
			1	24,0	86,20		
			1	22,0	73,33		
5	6/IX — 56 г.	21,5°	4	137,05	139,33	Гидродина- мический лоток	Время предвари- тельного выдер- живания 2 часа
			1	33,89	134,37		
			1	36,55	216,37*		
			1	36,60	196,43		
			1	30,01	143,78		
6	19/X — 56 г.	14,5°	4	109,07	103,63	Аквариумы, залитые сверху вазелиновым маслом	
			1	37,10	105,01		
			1	38,69	69,32		
			1	33,28	147,22		
7	5/XI — 56 г.	13,2°	4	158,98	96,02	Гидродина- мический лоток	
			1	41,10	104,94		
			1	38,85	74,02		
			1	40,00	106,76		
			1	38,63	86,87		
8	12/XI — 56 г.	10,5°	4	192,05	52,10	Гидродина- мический лоток	Время экспози- ции 2 часа
			1	48,99	78,23		
			1	41,45	104,05*		
			1	47,95	79,93		
			1	53,66	58,02		

Обсуждение результатов

Таким образом, было установлено, что у некоторых стайных морских рыб (барабули, смариды, мерланга и ставриды) наблюдается снижение интенсивности обмена (так называемый «групповой эффект») при размещении их в группе, по сравнению с одиночным содержанием, в то время как у нестайных рыб (морского ерша) различий в интенсивности обмена обнаружено не было. Такое снижение интенсивности обмена указывает на более экономное расходование энергии при групповом содержании стайных рыб.

На основании всего вышеизложенного можно сделать заключение, что интенсивность обмена, измеряемая по потреблению кислорода, у стайных морских рыб в группе значительно отличается от интенсивности обмена одиночных рыб. Различие это, по всей вероятности, вырабатывалось как приспособление к стайному образу жизни и шло по линии экономичности стаи, т. е. снижения энергетических затрат при образовании группировок.

В литературе эти различия в групповом поведении обозначаются термином «групповой эффект». «Групповой эффект» имеет различное выражение и может быть обнаружен разными способами.

Так известно, что выживаемость при одинаково благоприятных условиях значительно выше, в процентном отношении, при групповом распределении животных, чем при одиночном (Allee and Bowen, 1932). Наблюдаются также различия в скорости роста (Shaw, 1932) и скорости воспроизводства (Park, 1932, 1933) при групповом и одиночном содержании.

Олли (Allee, 1931), применяя ядовитые вещества, установил, что защитные реакции осуществляются более эффективно в группе, чем у одиночных рыб.

При групповом содержании рыбы питаются более интенсивно, чем при одиночном (Welty, 1934). Кроме того, имеются интересные данные, указывающие, что группа стимулирует обучение. Рыбы, находящиеся в группе, проплывают простой лабиринт значительно быстрее, чем одиночные (Welty, 1934).

Что касается различий в газообмене при групповом и одиночном содержании рыб, то в этом отношении, как указывалось выше, нет единого мнения.

Необходимо отметить, что один и тот же исследователь, ранее указывающий на различия в газообмене (Schuett, 1933) у групповых и одиночных животных, позднее пишет об этом более осторожно, ссылаясь на неточность использованной методики (Shuett, 1934).

Следует указать, что параллельно с нами исследования по групповому и индивидуальному потреблению кислорода проводились на кафедре сравнительной физиологии МГУ аспиранткой Марией Штефан. Пользуясь несколько иной методикой и, используя в основном пресноводных рыб и некоторых рыб северных морей, Штефан получила аналогичные результаты (Штефан, 1957).

В этом направлении интересны опыты по выяснению роли органов чувств в групповом поведении рыб.

Известно, что в стайном поведении рыб главная роль принадлежит зрению (Parr, 1927; Bowen, 1931, 1932; Morrow, 1948). Как правило, у большинства рыб стаи сохраняются в светлое время суток и рассеиваются при наступлении темноты.

Шлайфер (1938, 1939) опытным путем показал, что «групповой эффект» (снижение скорости потребления кислорода в группе) исчезает при ослеплении рыб или помещении их в темноту.

Сохранение зрительного контакта с особями своего вида, при исключении всех остальных органов чувств (с помощью стеклянных перегородок), а также показ своего собственного зеркального изображения, вызывают снижение интенсивности обмена изолированных рыб, что также говорит в пользу признания ведущей роли зрения в «групповом эффекте».

С этим положением хорошо согласуются наши исследования. Мы не могли получить различий в интенсивности газообмена в группе и в одиночку в тех случаях, когда в опытах с изолированными рыбами отсутствовали перегородки между отдельными сосудами и животные могли видеть своих соседей. Как только зрительный контакт нарушался (при установлении непрозрачных перегородок) можно было вновь получить четкий «групповой эффект».

Однако имеются указания, что «групповой эффект» определяется не только зрением. Например, помещение рыб в воду, в которой до этого находились рыбы того же вида, но аэрированную после этого — вызывает снижение интенсивности обмена последних, что свидетельствует об участии в появлении «группового эффекта» других органов чувств, помимо зрения (обоняния, вкуса, возможно, осязания).

Мы не можем брать на себя смелость утверждать, что группы рыб, с которыми мы работали, соответствуют и в точности копируют стаю в природе. Тем в меньшей степени группу можно отождествлять со скоплением. Конечно, условия лабораторного эксперимента отличаются от природных, в которых находится стая, а группа в 4—10 рыб не может воспроизвести всей сложности стайных взаимоотношений. Но тем не менее, даже такая небольшая группа в 4—10 рыб является прообразом, элементом стаи. То, что свойственно небольшой группе, по-видимому, будет справедливо и для всей стаи. Так, с увеличением количества особей, «групповой эффект» не только не пропадает, а становится более четким.

Значительно более трудным является вопрос, за счет чего происходит снижение интенсивности обмена в группе. Вопрос этот требует постановки специальных экспериментов, но кое-что в этом отношении, можно сказать и сейчас. Прежде всего в группе, и тем более в стае, большая экономия, по сравнению с одиночными экземплярами, достигается за счет меньших затрат энергии на ознакомление с обстановкой и приспособление к ней, то, что в павловской физиологии носит название ориентировочных рефлексов (рефлекс «что такое?»). Оборонительные и пищедобывательные рефлексы требуют значительно меньших энергетических затрат при групповых расползениях животных за счет перераспределения функций. Немалую роль при этом играют и подражательные рефлексы.

Совершенно другие взаимоотношения складываются при групповом размещении у нестайных животных, и в особенности у хищников. В лаборатории экологической физиологии Института физиологии им. Павлова были проведены исследования стадных реакций обмена веществ у млекопитающих (Понугаева, 1953). При этом было установлено, что одиночный образ жизни некоторых животных приводит к повышению интенсивности обмена в группе у этих животных, вызванного проявлением «агрессивных реакций». При этом было обнаружено, что у жи-

вотных, ведущих одиночный образ жизни, «групповой эффект» не проявляется, а в некоторых случаях имеет обратный знак. Так, помещение ушастых ежей в группу приводит к повышению интенсивности обмена (газообмена, вызванного «агрессивной реакцией»).

В наших опытах с хищником — морским ершом нам не удалось получить «группового эффекта» и интенсивность обмена веществ у отдельной рыбы не отличалась от интенсивности обмена рыб в группе. Правда, мы не обнаружили в группе повышения интенсивности газообмена, как в случае с ежами, но, во-первых, нельзя ждать тождественности реакций у животных различных экологических групп, а, во-вторых, необходимо учитывать, что «агрессивность» может проявляться не при всех условиях. И в нашем случае, когда опыт проводился в течение короткого времени (1-го часа), в условиях покоя эта реакция могла не проявиться. Возможно, что в выявлении этой реакции значительную роль играют пищедобывательные рефлексы, которые были исключены в наших исследованиях.

Посчитав во всех работах, касающихся выяснения различий в интенсивности обмена у групповых и одиночных рыб, указывается, что, как правило, «групповой эффект» сопровождается снижением двигательной активности рыб (Escobar, Minahan and Shaw, 1936; Schlaifer, 1939; Spoor, 1946). Основываясь на этом, Винберг в своей монографии, посвященной интенсивности обмена рыб, отмечает, что «групповой эффект» характеризует в основном степень активности тех или иных животных и только косвенно может отразиться на обмене у неподвижных рыб. Нам кажется, что это явление значительно сложнее и наряду со снижением двигательной активности рыб в группе происходит также снижение самого обмена веществ — реакция на особей данного вида. Об этом свидетельствуют опыты с «движением». (См. таблицу 6).

Таблица 6
Интенсивность обмена барабули и смариды при движении *)

№№ п.п.	Дата	Темпе- ратура воды	Название рыб	Колличес- тво рыб	Вес рыб в г	Потребление C ₂ в мг на 1 кг веса за 1 час	Примечание
1	15/VI — 55 г.	12°	Барабуля	8	118,55	530,41	Время выдержи- вания до опыта 1 час
				1	13,50	1120,00	
				1	13,85	1351,60	
2	1/VIII 55 г.	23°	Барабуля	5	49,88	673,61	Время выдержи- вания до опыта 2 часа
				1	10,05	1050,74	
				1	10,20	1337,70	
				1	7,20	1120,00	
3	25/VI 55 г.	12°	Смариды	5	42,10	923,51	Время выдержи- вания до опыта 1 час
				1	8,70	1324,26	

*) Скорость потока воды во всех опытах была одинакова. Время экспозиции — 30 минут.

В этих опытах исключается основное возражение: невозможность создать условия полного покоя, при которых были бы исключены все возможные двигательные реакции. В опытах с «движением» дается одинаковая равномерная «плавательная» нагрузка для всех особей (в ряде случаев максимальная), которая почти исключает наличие незаметных неучитываемых движений.

Опыты показывают, что разница в интенсивности обмена рыб в группе и в одиночку сохраняется примерно того же порядка, что и в опытах с «покоем».

Основываясь на этих фактах мы можем сказать, что у некоторых морских стайных рыб существует четкое различие в интенсивности газообмена между групповыми и одиночными экземплярами, независимо от того, находится ли данная особь в состоянии «покоя» или в состоянии «движения».

Мы приводим в этой статье опыты с движением лишь для доказательства наших предположений, более подробно опыты по изучению интенсивности обмена группы и одиночек при «движении» будут описаны в следующей статье.

Большое значение в проведении всех экспериментов имели условия содержания рыб как до опытов, так и во время самих опытов.

В термин условия содержания входит целая серия компонентов, и в первую очередь концентрация растворенного в воде кислорода, температура воды и окружающего воздуха, освещенность, накормленность рыб и т. п.

Как уже указывалось, морские рыбы очень чувствительны к недостатку кислорода, и нормальное содержание кислорода в аквариумах, в которых находятся рыбы, является решающим при постановке экспериментов подобного рода.

В некоторых опытах, особенно летом, когда температура проточной морской воды была высокой, мы не могли получить разницы в интенсивности обмена у групповых и одиночных рыб, в то время как в предыдущих опытах на тех же рыбах наблюдался четкий «групповой эффект». Вначале мы предполагали, что «групповой эффект» связан с сезонностью. В дальнейшем оказалось, что при одних и тех же (или во всяком случае близких) температурах этот эффект то проявлялся, то пропадал. При этом интенсивность обмена отдельных индивидуумов в одном и том же опыте резко отличалась от интенсивности других. Позже мы установили, что расхождения результатов объясняются плохими условиями предварительного содержания животных, вызванными ухудшением, а иногда и временным прекращением морского протока. Эти нарушения происходили чаще всего по техническим причинам вследствие попадания обрастающих организмов в систему морского водопровода и малой мощности последнего.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г., 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
Ивлев В. С., 1938. Влияние температуры на дыхание рыб. Зоолог. журнал, XVII, 4.
Ковалевская Л. А., 1952. Энергетика движущейся рыбы. Диссертация.
Понугаева А. Г., 1953. Стадные реакции обмена веществ у млекопитающих. Опыт изучения регуляции физиологических функций. 2. АН СССР.
Штефан Мария, 1957. Индивидуальное и групповое потребление кислорода у некоторых морских и пресноводных рыб. Bull. Instit. Cercet. Piscic., XVI, 1.

- Alee W. C. 1931. Animal aggregations, a study in general sociology Chicago. University of Chicago press.
- Allee W. C. 1934. Recent studies in mass physiology. Biol. Rev., 9, 1.
- Allee W. C. 1951. Cooperation among animals with human implications. London.
- Allee W. C., and Bowen E. S. 1932. Studies in animal aggregations: mass protection against colloidal silver among goldfishes. Jour. Exper. Zool., 61, 2.
- Bowen E. S. 1931. The role of the sense organs in aggregations of *Ameiurus melas*. Ecolog. Monogr., 1, 1.
- Bowen E. S. 1932. Further studies of the aggregating behaviour of *Ameiurus melas*. Biol. Bull., 63, 2.
- Escobar R. A., Minahan R. P. and Shaw R. J. 1936. Motility factors in mass physiology: locomotor activity of fishes under conditions of isolation homotypic grouping and heterotypic grouping. Physiol. Zool., 9, 1.
- Job S. V. 1955. The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. University of Toronto, Biol. Ser., No. 61.
- Keys A. B. 1930. The measurement of the respiratory exchange of aquatic animals. Biol. Bull., 59, 2.
- Morrow J. S. 1948. Schooling behavior in fishes. Quart. Rev. Biol., 23, 1.
- Park T. 1932. Studies in population physiology: the relation of numbers to initial population growth in the flour beetle *Tribolium confusum* Duval. Ecology, 13, 3.
- Park T. 1933. Studies in population physiology: II. Factors regulating initial growth of *Tribolium confusum* populations. Jour. Exper. Zool., 65, 1.
- Parr A. E. 1927. A contribution to the theoretical analysis of the schooling behavior of fishes. Occas. Papers, Bingham Oceanogr. Coll. 1, 1.
- Schuett F. 1933. Studies in mass physiology: the effect of numbers upon the oxygen consumption of fishes. Ecology, 14, 2.
- Schuett F. 1934. Studies in mass physiology: the activity of goldfishes under different conditions of aggregation. Ecology, 15, 3.
- Shaw G. 1932. The effect of biologically conditioned water upon rate of growth in fishes and Amphibia. Ecology, 13, 3.
- Shlaifer A. 1938. Studies in mass physiology: effect of numbers upon the oxygen consumption and locomotor activity of *Carassius auratus*. Physiol. Zool., 11, 4.
- Shlaifer A. 1939. An analysis of the effect of numbers upon the oxygen consumption of *Carassius auratus*. Physiol. Zool., 12, 4.
- Spoor W. A. 1946. A quantitative study of the relationship between the activity and oxygen consumption of the goldfish, and its application to the measurements of respiratory metabolism in fishes. Biol. Bull., 91, 3.
- Wells N. A. 1935 a. The influence of temperature upon the respiratory metabolism of the Pacific killifish, *Fundulus parvipinnis*. Physiol. Zool., 8, 2.
- Wells N. A. 1935 b. Variations in the respiratory metabolism of the Pacific killifish *Fundulus parvipinnis* due to size, season, and continued constant temperature. Physiol. Zool., 8, 3.
- Welty J. C. 1934. Experiments in group behavior of fishes. Physiol. Zool., 7, 1.