В. А. Рекубратский

О ЗАЩИТНОМ ПОВЕДЕНИИ МОЛОДИ КЕФАЛИ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

Защитное поведение играет весьма существенную роль в общем поведении рыб и проявляется уже на ранних этапах их жизни. Так, Шоу (Shaw, 1960) отмечает, что в течение первого месяца жизни мальки морских рыб Menidia menidia и Menidia berilla при испуге собираются в стайки.

Каждый вид рыб имеет свои, характерные для него особенности защитного поведения, которые являются приспособлением к тем биотическим и абиотическим факторам среды, в которых он существует. Формы защитного поведения рыб чрезвычайно разнообразны и зависят, главным образом, от степени испуга рыбы. Степень испуга зависит, в свою очередь, от физиологического состояния рыбы и тех изменений в окружающей обстановке, которые являются для рыб сигналом опасности.

Несмотря на то, что данные об оборонительном поведении рыб представляют значительный теоретический и практический интерес, изучено оно весьма слабо. Оборонительное поведение стай черноморских рыб (кефали, атерины и хамсы) при нападении на них хищника изучали Б. П. Мантейфель и Д. В. Радаков (1960). Г. А. Малюкина (1960) при изучении слуха некоторых черноморских рыб вырабатывала оборонительные условные рефлексы у звездочета, камбалы глоссы, трех видов бычков, собачки и морского ерша.

Оборонительные условные рефлексы у 1 ласкиря, 2 морских ершей, 2 бычков изучал М. П. Аронов (1959). Таким образом, мы видим, что специальное изучение оборонительного поведения черноморских рыб затронуто лишь в работе Б. П. Мантейфеля и Д. В. Радакова.

В настоящей работе, выполненной в основном методом условных рефлексов, делается попытка изучить особенности защитного поведения рыб различных возрастных групп одного и того же вида, стайных рыб, находящихся в стае и в одиночку, а также некоторые отличия в оборонительном поведении рыб, принадлежащих к различным экологическим группам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основном в опытах была использована молодь кефали (Mugil auratus Risso) размерами 1,2—1,5 *см* и 3—5 *см*, а также молодь (10—11 *см*) черноморской ставриды и взрослые ставриды (14—15 *см*), зеленушка (Crenilabrus quinquemaculatus), бычки (Mesogobius) и морские собачки (Blennius).

Опыты по изучению оборонительных условных рефлексов проводились в стеклянной ванне (рис. 1) размерами 50 × 14 × 40 *см*.

Опыты проводились следующим образом. Предварительно выдержанную в аквариальных условиях рыбу (или стаю рыб)

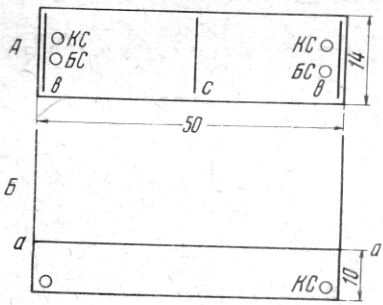


Рис. 1. Схема устройства экспериментального аквариума

А — вид в плане; *Б* — вид сбоку; *КС*, *БС* — красный и белый световые раздражители; *В*, *С* — электроды; *аа* — уровень воды

сажали в экспериментальный аквариум и спустя 1 час, необходимый для того, чтобы рыбы освоились в новой обстановке, начинали опыт. Обычно такие рыбы осваиваются в экспериментальном аквариуме в течение 10—15 минут.

Условными раздражителями служил свет водносигнальной лампочки (5 *W* и 2,5 *V*), на которую подавалось напряжение в 1,5 *V*.

В качестве условного болевого раздражителя применялся свет красной лампочки, в качестве дифференцировочного — свет белой лампочки (лампочка покрывалась тонким слоем парафина). Условные и дифференцировочный световые раздражители применялись поочередно.

В каждом опыте проводилось по 12 сочетаний условного болевого и дифференцировочного раздражителей, изолированное действие условного раздражителя продолжалось 5 сек. Если рыбы выполняли задачу, т. е. переходили в другую половину аквариума за линию среднего электрода, изолированное действие раздражителя увеличивалось до 25 сек. Если же задача рыбами не выполнялась, к изолированному действию раздражителя присо-

единялся болевой раздражитель, т. е. на электроды, расположенные в той половине аквариума, где находились рыбы, подавался электрический ток, что обычно вызывало вздрагивание и побежку рыб. Действие болевого раздражителя продолжалось 25 сек. Если при даче дифференцировочного раздражителя (который действовал 30 сек.) рыбы не показывали дифференцировочного торможения, а генерализовали этот сигнал с условным болевым и переходили в другую половину аквариума, болевое подкрепление давалось в противоположном конце аквариума.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

ВЫРАБОТКА УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Условные рефлексы вырабатывались у двух стай ставрид, состоявших одна из 5 особей длиной 10—11 *см* и вторая из 4 ставрид длиной [1] 14—15 *см*, у двух стай молоди кефали размером 3,5—5 *см*, каждая из которых состояла из 6 особей и 5 одиночных кефалей таких же размеров, у двух стай молоди кефали размером 1,3—1,5 *см* по 6 рыб в каждой, у одной стаи таких же размеров, состоящей из 10 особей, и у 5 одиночных кефалей размером 1,3—1,5 *см*. Кроме того, проводились опыты с бычками, зеленушкой, морскими собачками.

Условный рефлекс у стаи ставрид появился на 7-м сочетании (в первый опытный день) и закрепился на 25-м сочетании (третий опытный день) условного раздражителя с безусловным. У стаи, состоящей из 4 рыб, условный рефлекс образовался на 6-м сочетании и укрепился на 13—14-м сочетаниях на второй опытный день. Образование условного рефлекса проходило следующим образом: сначала при даче электроболевого подкрепления рыбы вздрагивали, но оставались на месте, затем в последующих сочетаниях рыбы в случае опасности совершали побежку в безопасную зону.

В природных условиях ставриды, которых нам удалось наблюдать, были или одиночные, или входили в стаи, состоящие из 5—20 питающихся особей. При питании ставриды держались довольно рассредоточенно (интервалы между отдельными особями 0,5—0,7 *м*). При приближении наблюдателя расстояние между отдельными особями сокращалось и ставриды «держали» наблюдателя обычно на расстоянии 2—3 *м*, отплывая или приближаясь к месту кормежки по мере подхода или удаления наблюдателя.

Результаты опытов по выработке оборонительных условных рефлексов и дифференцировочного торможения представлены на графиках (рис. 2—4) и в сводной табл. 1.

---

[1] Везде приводится длина от начала рыла до конца чешуйного покрова.

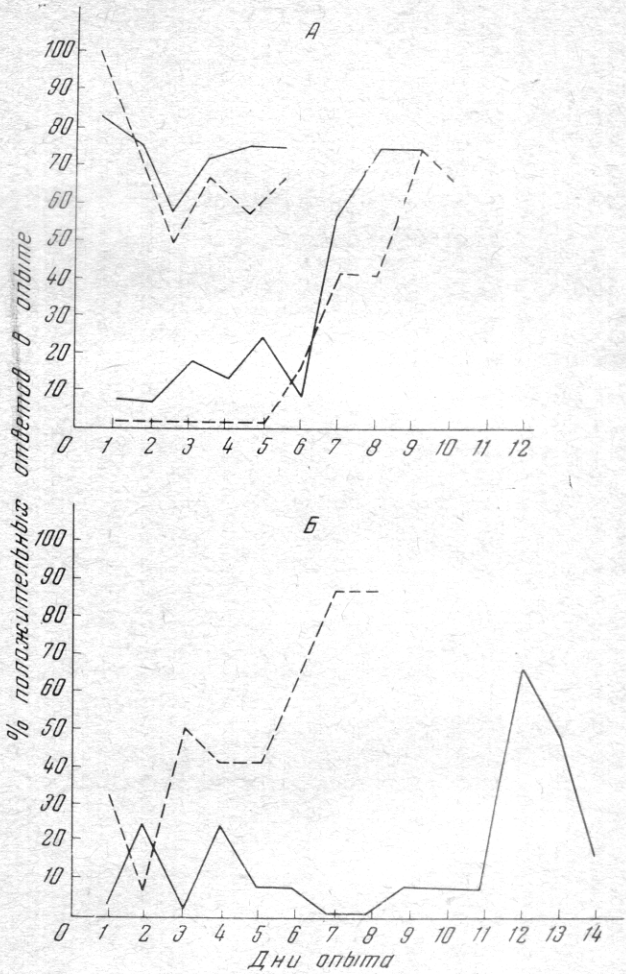


Рис. 2. Образование условных рефлексов и дифференцировочного торможения у двух стай кефали (*А*) и у кефали № 1 (*Б*). Дифференцировки обозначены пунктиром, % условных рефлексов — сплошной линией

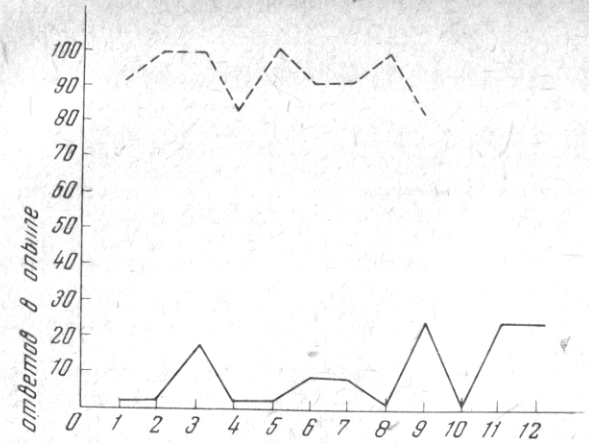
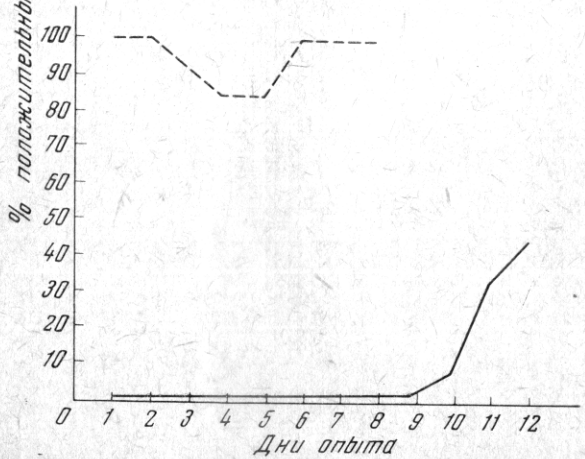


Рис. 3. Образование условных рефлексов и дифференцировочного торможения у кефалей № 2 (верхний рисунок) и № 3 (нижний рисунок). Все обозначения те же, что и на рис. 2, *Б*



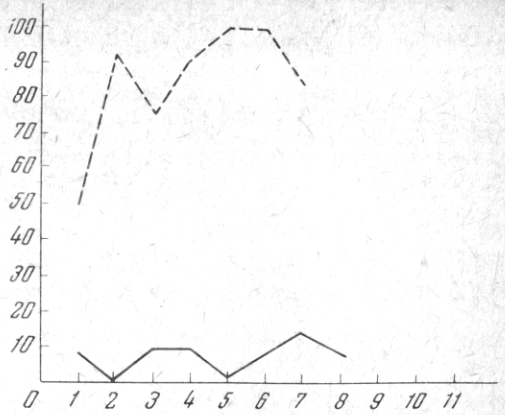


Рис. 4. Образование условных рефлексов и дифференцировочного торможения у кефалей № 4 (верхний рисунок) и № 5 (нижний рисунок). Все обозначения те же, что и на рис. 2, *Б*

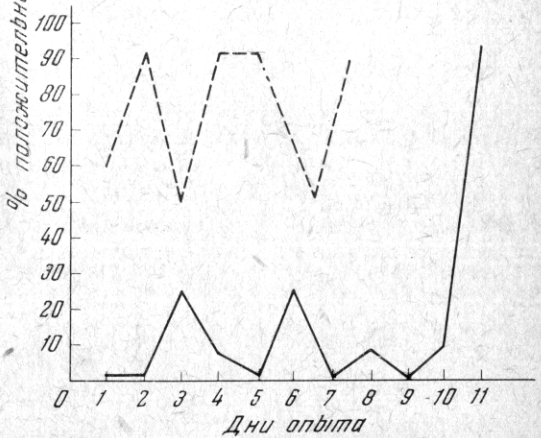


Таблица 1

Средние взвешенные показатели двигательной активности, хода выработки условных рефлексов и дифференцировочного торможения у подопытных рыб

Длина рыбы, *см*	Средние «показатели активности»	Появление условных рефлексов			Укрепление условных рефлексов			% дифференцировок			
		опытный день	сочетание	в среднем	опытный день	сочетание	в среднем	1-й	2-й	3-й	4-й
Кефали одиночные, 1,2—1,5	1,89	1—5	3—54	29	—	—	—	80—100 / 95,0	91,6—100 / 95,5	—	—
Три стаи кефали, 1,2—1,5	2,16	1—2	5—13	9	—	—	—	41,6—91,6 / 63,9	58,2—100 / 79,1	—	—
Кефали одиночные, 3,5—5	6,6	2—10	15—27, 120	42	11—13	120—150	134	33,25—100 / 65,3	8,34—100 / 79,4	50—100 / 81,64	41—91,6 / 78,5
Две стаи кефали	2,47	1—6	6—60	30	7—9	71—103	67	83,4—100 / 91,7	75	50—58,3 / 54,15	66,7—71,5 / 69,1
Пять ставрид, 10—11	1,2	1	7	7	3	25	25	—	—	—	—
Четыре ставриды, 14—15	—	1	6	6	2	6—11	6	—	—	—	—

Примечание. В графе «% дифференцировок» в знаменателе даны колебания, в числителе — средние величины в %.

Кефаль

При проведении экспериментов с кефалями мы попытались оценить их двигательную активность через «показатель двигательной активности» — весьма условную величину, полученную нами в результате деления большего числа применений условного раздражителя в одной из сторон аквариума на число применений в другой стороне. Например, если мы применяем условный раздражитель в одной половине аквариума 8 раз, а в другой половине 4, то «показатель активности» будет равен 2; если же в каждой из сторон аквариума имело место равное число применений условного раздражителя, «показатель активности» равен 1. Эта величина действительно может в какой-то степени свидетельствовать об активности рыб во время опыта, так как если мы применяем условный раздражитель в 1-м сочетании в одной половине аквариума, то рыбы уходят в другую «безопасную» половину аквариума; если они остаются в «безопасной» половине аквариума, то следующее применение условного болевого сигнала будет в этой «безопасной зоне». Если же рыбы в межсигнальное время возвращаются в «опасную» зону, то сигнал дается в «опасной» зоне. В первом случае активность рыбы будет меньшая, чем во втором. В случае, когда в течение применения условного сигнала и болевого подкрепления рыба не уходит из «опасной» зоны, об этом делаются специальные отметки и это соответствующим образом учитывается при вычислении «показателя активности».

Как видно из табл. 1, у одиночных кефалей длиной 1,2—1,5 *см* довольно четко выражена индивидуальная изменчивость. Условный рефлекс у кефали № 4-а проявился уже на 5-м сочетании первого опытного дня, в то время как у кефали № 5-а — на 2-й опытный день на 12 сочетаний; на 4-й опытный день условный рефлекс появился у кефали № 3-а и только на 5-й опытный день — у кефали № 2-а. У кефали № 1-а после 31-го сочетания выработать условный рефлекс так и не удалось. О дифференцировочном торможении у этих рыб, из-за малочисленности проведенных с ними опытов, говорить трудно. У двух стай, состоящих из 6 особей каждая, и одной стаи из 10 особей длиной 1,2—1,5 *см* условный рефлекс образовался: у рыб из стаи № 3-а — на 5-м применении условного раздражителя в 1-й опытный день, у стаи № 1-а и 2-а — соответственно на 8-м и 13-сочетаниях в 1-й и 2-й опытные дни.

Следует отметить сравнительно низкий процент дифференцировок у рыб из стаи № 1-а и 3-а.

Одиночные кефали размерной группы 3,5—5 *см*

Индивидуальная изменчивость этих рыб выражена еще ярче, чем у рыб размерной группы 1,2—1,5 *см*. Так, «показатель двигательной активности» этих рыб в 1-м опыте колеблется от 1,4 у «кефали № 3» до 12 у «кефали № 1». Условные рефлексы образовались на 2-й опытный день на 15-м сочетании у кефали № 1, на 3-й опытный день на 27-м сочетании у кефали № 5 и только на 10-й опытный день на 120-м применении условного раздражителя у кефали № 3. Укрепился условный рефлекс раньше других у кефали № 5 (со 120-го применения условного раздражителя), позже всего у кефалей 1 и 2 (на 13-й день). У кефали № 4, с которой провели лишь 8 опытов, укрепить оборонительный условный рефлекс не удалось совсем. Дифференцировочное торможение наименее четко выражено у кефали № 1, четкость появилась на 8—9-й опытный день. Наиболее высокий процент дифференцировочного торможения показала кефаль № 3. Необходимо отметить, что эта кефаль имеет самый низкий «показатель двигательной активности», у нее значительно позже, чем у других четырех кефалей, выработался условный рефлекс, и наивысшее число положительных ответов в опыте составляет 50% (см. графики, изображенные на рис. 2—4).

Поведение двух стай кефалей (3,5—5 *см*), несмотря на их «индивидуальные» различия, отличается более низким средним числом применений условного раздражителя, необходимых для образования условного рефлекса, по сравнению с одиночными кефалями этой же размерной группы (см. табл. 1), значительно более ранним укреплением условного рефлекса и небольшими «индивидуальными» колебаниями процента положительных ответов при применении дифференцировочного сигнала. Ход образования условных рефлексов и дифференцировочного торможения приведен на графике (см. рис. 3).

Перейдем к обсуждению полученных данных. Сравнительно большое число применений условного и безусловного болевых раздражителей, необходимое для выработки условных рефлексов у кефалей, является, как нам представляется, следствием того, что в оборонительном поведении кефали, наряду с двигательными реакциями, большую роль играет затаивание. Об этом свидетельствуют большие колебания во времени начала побежек после применения болевого подкрепления (в некоторых случаях не удалось добиться выполнения рыбами задачи после 60 сек. и более применения безусловного раздражителя). О том, что условный болевой сигнал рано начинал приобретать для рыб сигнальное значение, свидетельствует и ход выработки дифференцировочного торможения у подопытных рыб. В первый день, когда условный болевой сигнал играет еще небольшую роль в поведении рыб, наблюдается высокий процент положительных ответов на диффе-

ренцировочный раздражитель, но уже со 2—3-го опытного дня процент положительных ответов при применении дифференцировочного раздражителя уменьшается. Это связано с тем, что дифференцировочный условный сигнал генерализуется с условным болевым и начинает наряду с затаиванием вызывать и двигательные реакции у рыб. И в природных условиях, и в условиях аквариума молодь кефали размерами 1,2—1,5 *см* больше привержена к поверхностным слоям воды. Естественно, что двигательные реакции в оборонительном поведении этой молоди играют бо́льшую роль, чем в защитном поведении молоди размерами 3,5—5 *см*, более связанной с дном. Интересно отметить, что и оптомоторные реакции у кефали 1,2—1,5 *см* выражены гораздо более четко, чем у кефали длиной 3,2—5 *см* (Алтухов, 1961).

Соответственно и условные рефлексы у молоди кефали длиной 1,2—1,5 *см* появляются у одиночных особей на 3—54-м применении условных раздражителей и у стай — на 5—13-м применении, в то время как у молоди длиной 3,5—5 *см* у одиночных — на 15—27—120-м, у стай — на 6—60-м сочетаниях. «Показатель активности» у одиночных рыб размерами 1,2—1,5 *см* довольно низок, так как затаивание в поведении этих рыб играет меньшую роль, и поэтому они не избирают в качестве убежища какую-либо из сторон аквариума, как это имеет место у одиночных кефалей размерами 3,5—5 *см*. Сравнительно высокие показатели активности — 2,16 и 2,47 у стай кефали длиной 3,5—5 *см* и 1,2—1,5 *см* — объясняются тем, что стая чаще переходит от затаивания к побежкам, чем одиночные рыбы.

Другие рыбы

Ставриды отличаются от кефалей большей четкостью реакций и, очевидно, в больших специальных аквариумах должны показать очень четкие реакции, так как, по-видимому, основными формами их ответа на опасность являются двигательные реакции.

Некоторые особенности в защитном поведении рыб, наблюдаемые нами в аквариумах, мы наблюдали и в природных условиях. Так, в кефалевом подъемном заводе наблюдаются такие же хаотические движения рыб, как и при первых применениях безусловного подкрепления — удара электрическим током. И в том, и в другом случае рыбы оказываются в совершенно незнакомых для них условиях, и решение задачи начинается с «хаотической реакции» (термин И. П. Павлова).

Еще бо́льшие различия в поведении показали рыбы, которые затаиваются при виде опасности. Так, при испытании в экспериментальных аквариумах бычков (Mesogobius batrachocephalus), зеленушки (Crenilabrus quinquemaculatus) и морских собачек не удавалось получить четкой реакции побежки рыб из той зоны аквариума, где давалось электроболевое подкрепление. Под дейст-

вием тока рыбы вздрагивали, иногда совершали бросок в сторону или, что наблюдалось очень редко, переплывали в «безопасную» зону. Обычно же собачки и бычки все больше затаивались. Бычки очень плотно присасывались ко дну аквариума при помощи брюшной присоски, лучи спинных плавников у них часто вздра-

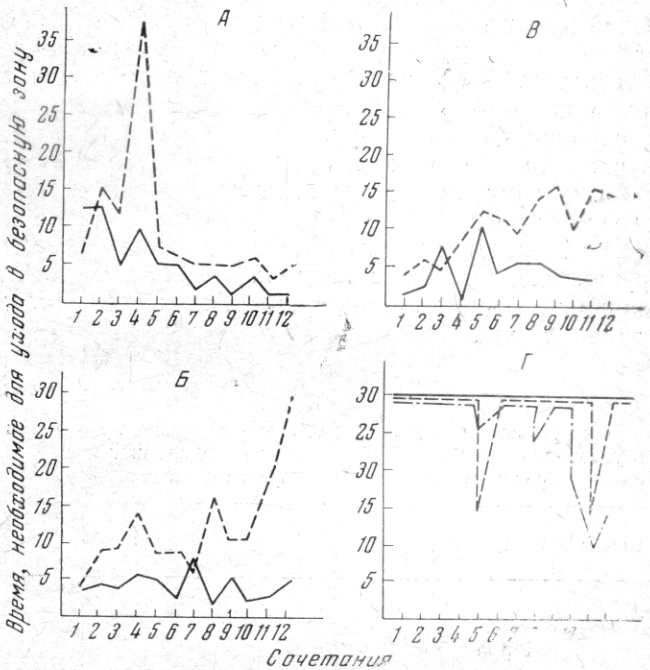


Рис. 5. Характер реагирования разных рыб в I опыте при действии условного и безусловного болевых раздражителей

А — две стаи ставриды; *Б* — верхняя кривая — 5 одиночных кефалей (1,2—1,5 *см*), нижняя — три стаи кефали (1,2—1,5 *см*); *В* — верхняя кривая — 5 одиночных кефалей (3,5—5 *см*), нижняя — две стаи кефали (3,5—5 *см*); *Г* — первая (сверху) кривая — 5 бычков, вторая—2 собачки, третья — зеленушка

гивали. Зеленушка обычно поворачивалась набок, т. е. вела себя так же, как и в природе при виде опасности.

Как видно из графиков, изображенных на рис. 5, поведение рыб при даче условных болевых раздражителей в 1 опыте различно у разных рыб и зависит от характера реакции рыбы при испуге. Из графика видно, что у ставрид, рыб с двигательной формой ответа, только в первые сочетания наблюдаются низкие скорости побежек в безопасную зону аквариума (в это время у рыб действие тока связывается с побежкой в безопасную зону). Далее кривая идет вниз, т. е. скорости побежек возрастают и время побежки

составляет 1—3—5 сек. у каждой из стай. Скорости побежек в безопасную зону у одиночных кефалей ниже и подвержены бо́льшим колебаниям, чем у стай кефали. Совершенно иную картину представляют собой реакции типа затаивания: за 12 сочетаний бычки не совершили ни одной побежки в безопасную зону, собачка перешла в безопасную зону 2 раза и зеленушка 5 раз. Очень низки были и скорости побежек этих рыб. И в последующих опытах тоже не удалось добиться побежек этих рыб при действии электроболевого подкрепления. Однако, когда мы подсчитали ритм дыхания у одного из находившихся в опыте бычков и у зеленушки, то обнаружили наличие ответа на применявшиеся в опыте световые раздражители. После проведения 3 опытов с бычками и зеленушкой было подсчитано число колебаний их жаберных крышек за отрезок времени в 30 сек. Всего было сделано по 5 отсчетов при действии условного болевого «КС» и дифференцировочного «БС» раздражителей, а также измерен ритм дыхания в межсигнальное время. Результаты наблюдений представлены в табл. 2.

Таблица 2

Изменения ритма дыхания у бычка и зеленушки при действии условного болевого (КС) и дифференцировочного (БС) раздражителей в конце третьего опыта

Вид рыбы	Раздражитель	M	$\pm m$	t	M_{diff}
Бычок	КС	21,4	0,28	7,6	
	Норма	17	1,17	14,5	3,65
	БС	12,8	0,85	15,05	
Зеленушка	КС	44,8	1,04	43	
	Норма	42	0,63	66,6	5,4
	БС	41,6	0,78	53,5	

Как видно из табл. 2, при предъявлении рыбам условного болевого раздражителя «КС» дыхание учащается, т. е. рыбы приходят в состояние испуга. Различия в числе сокращений жаберной крышки у бычка и зеленушки при действии условных раздражителей и в спокойном состоянии статистически реальны.

Нами была предпринята также попытка выяснить различия в поведении стаи и одиночной рыбы при нахождении ими отверстия в сетяном полотне. Около берега сеткой из мелкой дели был отгорожен небольшой участок моря (длина заграждения 1,5 *м*). В сети была проделана небольшая дыра. Глубина воды равномерно увеличивалась от 0 до 10 *см*. В такой «заливчик» выпускались попеременно одиночные рыбы и стайки по 5 рыб. Время от

начала выпуска рыб до их выхода из заливчика отмечалось по секундомеру. Результаты опытов приведены в табл. 3.

Таблица 3

Скорости нахождения выхода из сетяного садка одиночными рыбами и стайками из 5 особей

Вид рыбы	n	M	$\pm m$	σ	C_v
Молодь бычка					
а) одиночные	25	13,3	0,46	2,29	15,5
б) стайки	20	42,8	0,60	2,67	6,25
Ставрида					
а) одиночные	25	53,6	0,32	1,63	3,03
б) стайки	20	102,3	0,23	1,17	1,14

Как видно из табл. 3, скорость нахождения дыры в сетяном полотне одиночными особями и стаей рыб различна. Она выше у одиночных рыб. Коэффициенты вариации более низки у рыб в стае. Это объясняется следующим. При помещении в «заливчик» одиночной особи, бычка или ставриды, они, особенно ставриды, начинают совершать быстрые беспорядочные движения, при этом нахождение дыры в сетяном полотне является в известной степени случайным и занимает у бычка от 6 до 38 сек., а у ставриды от 3 до 23 сек. Стая ведет себя иначе: рыбы группируются и некоторое время стоят неподвижно, затем бычки спокойно выплывают, а стая ставриды покидает заграждение единым броском. Время, затраченное на это, у бычков колеблется от 31 до 53 сек., а у ставриды — от 90 до 126 сек. Таким образом, и бычки и ставриды, находясь в стае, не совершают беспорядочных движений. Стая выходит из заграждения, как бы «высмотрев» дыру в нем.

ВЫВОДЫ

1. В оборонительном поведении рыб различных экологических групп имеют место как двигательные реакции побежки, так и реакции затаивания при виде опасности.

2. Двигательные реакции побежки ярче выражены у рыб, больше связанных с поверхностными слоями воды, чем приверженных ко дну.

3. Различия в преобладании затаивания или двигательного типа реакции проявляются и у рыб одного вида, но различных размерных групп, если образ жизни их различен.

ЛИТЕРАТУРА

Алтухов Ю. П. 1961. К познанию оптомоторного рефлекса у рыб.— Тр. Карадагской биол. станции АН УССР, вып. 17, 119—124.

Аронов М. П. 1959. К условнорефлекторной деятельности некоторых черноморских рыб в связи с их эколого-физиологическими особенностями.— Тр. Сев. биостанции, т. XII, 345—378.

Малюкина Г. А. 1960. Слух некоторых черноморских рыб в связи с экологией и особенностями строения их слухового аппарата.— Журн. общей биологии, т. 21, № 3, 198—206.

Мантейфель Б. П., Радаков Д. В. 1960. Об адаптивном изучении стайного поведения рыб.— Успехи современной биологии, т. 50, вып. 1, № 6, 362—370.

Рекубратский В. А. Элементы пищедобывательного и оборонительного поведения рыб в стае (Настоящий сборник).

Shaw E. 1960. The development of schooling behaviour in fishes.— Physiol. Zool., v. 33, 79—86.