

УДК 597—151

**НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ
СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ РЫБ****Г. А. Малюкина** (Кафедра физиологии животных МГУ
им. М. В. Ломоносова)

Исследование физиологических закономерностей, лежащих в основе стайного поведения рыб, представляет, кроме общебиологического, большой практический интерес в связи с тем, что большинству промысловых рыб свойствен стайный образ жизни.

Являясь видовым приспособительным свойством, обеспечивающим единство вида и его среды (Никольский, 1955), стая характеризуется рядом биологических, морфологических и физиологических особенностей. Рядом исследователей (Drzewina, Bohn, 1921; Bowen, 1932; Welty, 1934; Allée, 1935, 1938; Frisch, 1941; Breder, Halpern, 1946; Никольский, 1955; Мантейфель, Лишев, Радаков, Юданов, 1958; Мантейфель, Радаков, 1960 и др.) было показано, что рыбы в стае на более далеком расстоянии обнаруживают опасность (врага, орудия лова) и успешнее избегают ее, чем одиночные особи.

Опытами Мантейфеля и его сотрудников (1958, 1960) было продемонстрировано защитное значение стаи у молоди некоторых морских рыб при нападении на них хищника.

Одним из проявлений защитной роли стаи являются гнездовые колонии, где охраняющие икру самцы защищают не только свое потомство, но одновременно и потомство своих соседей (Никольский, 1955).

Значительна роль стаи при отыскании пищи: рыбы в стае быстрее, чем одиночные особи, обнаруживают пищу (Allée, 1938; Токарев, 1955; Радаков, 1958; Мантейфель и Радаков, 1960).

Рыбы в стае лучше, чем одиночные особи, ориентируются в пространстве. В опытах Уэлти (Welty, 1934) стая золотых рыбок легче находила выход из лабиринта, чем каждая рыбка в отдельности.

Стайный образ жизни оказывает значительное воздействие на физиологию особи. Целый ряд физиологических функций заметно меняется у рыб в стае по сравнению с одиночной особью того же вида. Так интенсивность питания (Welty, 1934; Escobar, Minahan, Shaw, 1936; Allée, 1938; Никольский, Кукушкин, 1943; Breder, 1959) и темп роста рыб в стае и изолированных особей заметно различаются (Escobar, Minahan, Shaw, 1936 и др.).

В стае рыбы менее чувствительны к неблагоприятным воздействиям. Опытами Олли и Боуэн (Allée, Bowen, 1932) на золотых рыбках было

показано, что токсические вещества на рыбу в стае оказывают меньшее действие, чем на одиночную рыбу. Авторы отмечают, что при действии ядовитых веществ стайки рыб уплотняются. Подобную пониженную чувствительность к токсическим веществам обнаружили Бридер и Холперн (Breder, Halpern, 1946) на группе икринок *Brachydanio*, в то время как одна икринка труднее преодолевает токсические воздействия.

Стайный образ жизни отражается на характере и скорости выработки условных рефлексов. Так, Уэлти (Welty, 1934) показал, что золотые рыбки дрессируются быстрее и приобретенные навыки более устойчивы у группы рыб, чем у изолированной особи. Причиной этого, по мнению автора, является сильно развитое у рыб подражательное поведение.

Опытами Боуэн (Bowen, 1932) было обнаружено, что стая заметно влияет на интенсивность газообмена у рыб. Шуетт (Schuett, 1933) на ряде видов рыб — *Carassius auratus*, *Umbra limi*, *Lebistes reticulatus* и *Fundulus heteroclitus* — установил, что количество потребленного кислорода и двигательная активность у рыб в группе из четырех особей меньше, чем у рыб в одиночку. Эта разница в уровне метаболизма у рыбы в группе и изолированной особи была названа «групповым эффектом».

Наличие группового эффекта было отмечено у многих морских и пресноводных видов рыб (Schlaifer, 1938, 1939; Штефан, 1958; Алексеева, 1959, 1963; Коштыяц, Малюкина, Александрюк, 1960; Малюкина, Александрюк, Штефанеску, 1962 и др.). У рыб, ведущих одиночный образ жизни, групповой эффект отсутствует (Штефан, 1958; Коштыяц, Малюкина, Александрюк, 1960; Алексеева, 1963).

Каковы же механизмы, обеспечивающие сложное и многообразное поведение рыб в стае?

Одной из важнейших сторон изучения физиологии стайного поведения является исследование деятельности сенсорных систем, их роли в поддержании контакта между особями в стае.

В литературе имеются многочисленные данные о роли зрения в стайном поведении рыб. Одни из первых наблюдений в этом направлении были осуществлены Бэтсоном (Bateson, 1890), который, описывая стайное поведение кефали, обратил внимание на то, что состоят только одноразмерные особи. На основании этого он основную роль в стайных реакциях отводит зрению. На значение зрения указывал Лион (Lyon, 1904), наблюдавший, что стаи рыб обитателей текучих вод рассредотачиваются в темноте. Парр (Parr, 1927) установил, что при выключении зрения путем удаления глаз или замазывания их вазелином, смешанным с ламповой сажой, стаи *Scomber colias* и *Pneumatophorus grex* распадаются. Рассыпание стаи наблюдалось также в темноте или при падении освещенности ниже определенного уровня.

Параллельное расположение особей в стаях у многих видов рыб и на равном расстоянии друг от друга позволило Парру прийти к выводу, что особенности структуры стаи обуславливаются уравниванием зрительных стимулов, приходящих к рыбе с двух сторон. Бридер (Breder, 1927), наблюдая за поведением стаи *Jenkinsia stolifera*, заключает, что при образовании стаи сближение особей происходит до определенного расстояния, с которого рыба становится отчетливо видна другой рыбе. Автор полагает, что таким образом рыбам удается поддерживать определенный оптимальный эффект на сетчатке.

Опытами Спунера (Sprooper, 1931) на морском окуне *Morone labrax* было показано, что одиночная рыба, отделенная от группы стеклянной перегородкой, приходит в сильное возбуждение, пытается пройти через стекло, в то время как рыба, помещенная за непрозрачной перегородкой, ведет себя спокойно.

Помещая в аквариум с одиночной рыбой зеркало, Спунер наблюдал, как окуни типичным образом «составались» с собственным изображением в зеркале.

Боуэн (Bowen, 1931, 1932) на молоди карликовых сомиков *Ameiurus melas* показала, что, несмотря на сильно выраженный тигмотропизм (стремление находиться в тесном контакте с телом соседних особей), важная роль в объединении в группы у этих рыб принадлежит зрению: ослепленные рыбы или интактные рыбы в темноте никогда не образовывали стай.

Сато (Sato, 1938) в опытах на японских султанках и морских сомиках установил, что на движущиеся предметы эти рыбы реагировали собиранием в стаю. Составались они также с живой и мертвой рыбой, причем реакция на живую рыбу была более длительной, чем на мертвую. В темноте и после ослепления группы рассеивались.

Распадение стай с наступлением темноты и образование их вновь на свету наблюдалось в естественных условиях обитания и было получено экспериментальным путем многими отечественными и зарубежными исследователями (Крыжановский, Дислер, Смирнова, 1953; Hasler, Willemonte, James, 1953; Мантейфель, 1958, 1961; Jones, 1956; Зуссер, 1961 и др.).

Значение зрения в подражательном поведении, играющем значительную роль в стайных отношениях многих рыб, было продемонстрировано Уэлти (Welty, 1934) на золотых рыбках. Опыты с рыбами «актерами» и «зрителями» показали, что приобретение навыков происходит очень быстро, если рыба видит процесс обучения других особей. В группе рыб обучение происходит значительно быстрее, чем у одиночных особей.

Хейл (Hale, 1956) в опытах на ушастом окуне *Lepomis cyannellus* подтвердил данные Уэлти, показав, что в стае эти рыбы обучаются значительно быстрее, чем изолированные.

Возможность выработки пищевых и оборонительных подражательных рефлексов у карповых рыб была продемонстрирована опытами Богомоловой, Саакян, Козаровицкого (1958) и Орловым (1958).

Исследованиями, проведенными в последнее время в лаборатории проф. Э. Ш. Айрапетьянца В. В. Герасимовым (1964) на ряде видов морских рыб, показана роль имитационных рефлексов в процессе поддержания целостности стаи.

Специальные исследования роли зрения в стайных реакциях были осуществлены Шляйфером (Schlaifer, 1938, 1939) на золотых рыбках. Он установил, что групповой эффект, наблюдавшийся у подопытных рыб, исчезал в темноте или после ослепления животных. Когда изолированная особь находилась в зрительном контакте с группой рыб, потребление кислорода у нее снижалось до уровня потребления в группе. Тот же эффект наблюдался, если рыба видела свое изображение в зеркале. Полученные данные позволили Шляйферу заключить, что зрению принадлежит ведущая роль в стайных отношениях этих рыб. К подобному выводу приходит Штефан (1958) в результате опытов на колюшках *Gasterosteus aculeatus*.

Алексеевой (1963) в опытах с барабулей *Mullus barbatus ponticus* и смаридой *Smaris smaris* было показано, что в темноте и у ослепленных рыб групповой эффект отсутствует.

Таким образом, экспериментальные данные и наблюдения за стаями в природе, а также особенности структуры стаи: составление близких по размеру и сходных по окраске особей одного вида, ориентированность членов стаи в одном направлении, сохранение между рыбами в стае определенных интервалов (Parr, 1927; Breder, Nigrelli, 1938; Месяцев,

1937; Breder, Halpern, 1946; Breder, 1959 и др.) — привели к доминирующему в настоящее время представлению о решающей роли зрительной рецепции в стайном поведении рыб.

Однако большие морфологические и функциональные различия в развитии периферического и центрального отделов зрительного анализатора у рыб с разной экологией, различная степень его участия в важнейших реакциях рыб позволяли предположить, что роль зрительной стимуляции в поддержании контакта между особями в стае у рыб разных видов различна.

Избрав в качестве критерия стайности один из наиболее объективных показателей — групповой эффект — снижение потребления кислорода в группе по сравнению с изолированной особью, мы подвергли это предположение экспериментальной проверке. Объектами исследования были гольяны (*Phoxinus phoxinus* L.), караси (*Carassius carassius* L.) и кефаль (*Mugil auratus* L.).

Определение скорости потребления кислорода производилось методом замкнутых сосудов. Использовались плексигласовые камеры, состоящие из двух неравных, разделенных непрозрачной перегородкой отделений: большего — емкостью 6,5 л и меньшего — 2 л. В меньшее отделение помещалась одна рыба, в большее — группа из 6—8 рыб. Первоначальные измерения интенсивности потребления кислорода проводились после 4—6-дневного выдерживания животных в респираторах. За это время рыбы адаптировались к обстановке, уровень обмена у них стабилизировался. В дальнейшем рыбы постоянно находились в респираторах и извлекались только на короткое время — для операций и взвешивания. Кормление производилось один раз в сутки за 12—14 ч до опытов. На время опытов камера герметически изолировалась от окружающего воздуха. Время экспозиции в опыте равнялось одному часу. Расход кислорода за этот период не превышал 19% от исходного содержания его в камере. В перерывах между опытами вода в респираторах обменивалась или аэрировалась. Чтобы избежать колебаний температуры, вода в камеры подавалась из отстойников. Содержание кислорода в воде определялось методом йодометрического титрования по Винклеру и выражалось в миллиграммах за 1 ч в расчете на 1 г живого веса.

Параллельные изменения интенсивности потребления кислорода особью в группе и одиночной рыбой у гольянов, обитателей быстрых прозрачных вод, и карасей, живущих, как правило, в водоемах с малой степенью прозрачности, показали, что групповой эффект, четко выраженный на свету у рыб обоих видов (рис. 1, а и 2, а), в темноте у гольянов полностью исчезал (рис. 1, б). Более того, интенсивность потребления кислорода в темноте извращалась: рыба в группе потребляла больше кислорода, чем изолированная особь. Включение света вызывало восстановление группового эффекта (рис. 1, в). У карасей, в отличие от гольянов, в темноте групповой эффект всегда сохранялся, снижаясь, однако, по величине (рис. 2, б). На свету групповой эффект вновь возростал (рис. 2, в).

Хроническое выключение зрительной рецепции (энуклеация у карасей и извлечение хрусталика с последующим разрушением сетчатки у гольянов) подтвердило различия в реакциях, наблюдающихся в темноте. У лишенных зрения карасей групповой эффект не исчезал (рис. 2, в), в то время как у гольянов он полностью утрачивался. (Следует сказать, однако, что по прошествии нескольких суток групповой эффект у гольянов восстанавливался).

Таким образом, результаты опытов показали, что роль зрения в поддержании контакта между особями в группе у гольянов и карасей раз-

лична: после функционального или органического выключения зрения караси не теряли стайности, тогда как у голяньков эти воздействия всегда вызывали распадение группы.

Полученные данные позволяли предполагать, что у кефали, зрительный анализатор которой достигает прекрасного развития, функциональ-

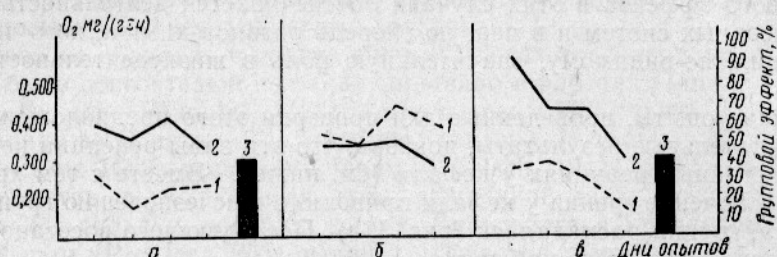


Рис. 1. Интенсивность потребления кислорода особью *Phoxinus phoxinus* в группе (1) и изолированной рыбой (2). Каждая цифра — среднее из трех опытов. Групповой эффект (3), %. а — на свету; б — в темноте; в — на свету.

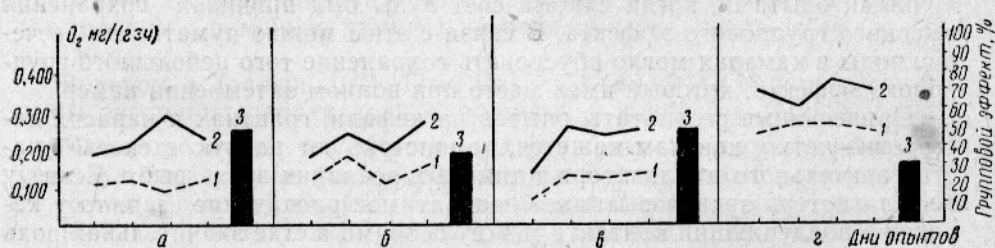


Рис. 2. Интенсивность потребления кислорода *Carassius carassius*: г — после энуклеации. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

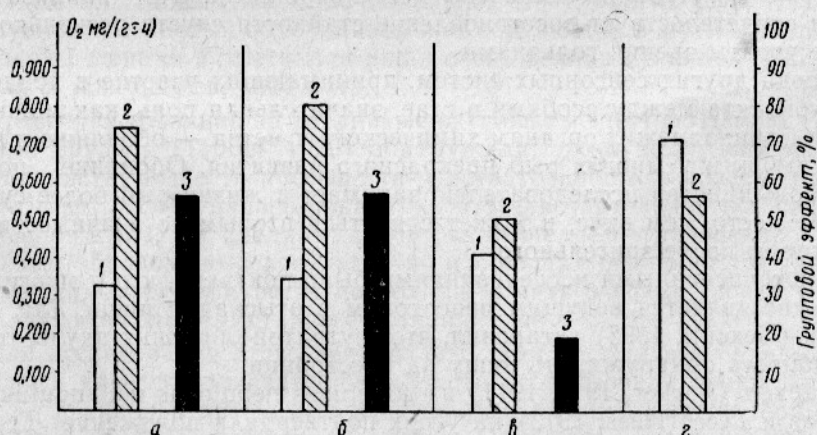


Рис. 3. Интенсивность потребления кислорода особью *Mugil auratus* в группе (1) и изолированной рыбой (2). Групповой эффект — 3.

ное выключение этого вида рецепции приведет к распаденню стаи. Однако опыты показали, что в темноте групповой эффект у этих рыб не только исчезал, но даже не изменялся по величине (рис. 3, а, б).

Предположив, что причиной этого мог быть лунный свет, проникавший в помещении, мы дополнительно изолировали камеры от света. Эта

мера привела к резкому снижению величины группового эффекта, однако полностью он не утрачивался (рис. 3, в).

Сохранение в этих опытах небольшого группового эффекта могло быть обусловлено наблюдавшимся нами в ночные часы свечением воды в аквариумах. С другой стороны, можно было думать, что наличие группового эффекта в этих случаях обеспечивается деятельностью других сенсорных систем и в первую очередь органов химического чувства, играющих, по-видимому, значительную роль в жизнедеятельности этих рыб.

Однако опыты, проведенные для проверки этого предположения, дали отрицательные результаты, показав, что эти виды рецепции не участвуют в стайных реакциях у кефали (см. ниже). Вместе с тем хроническое выключение зрения у кефали приводило к исчезновению группового эффекта, группа распадалась (рис. 3, г). Последующего восстановления группового эффекта не наблюдалось.

Анализ полученных результатов привел нас к заключению, что стайность у кефали обеспечивается деятельностью зрительного анализатора, чувствительность которого у этих рыб, по-видимому, чрезвычайно велика. Последнее, как нам кажется, наглядно было продемонстрировано ночными опытами, когда слабый свет луны был причиной сохранения высокого группового эффекта. В связи с этим можно думать, что свечение воды в камерах могло обусловить сохранение того небольшого группового эффекта, который имел место при полном затемнении камер.

Приведенные результаты опытов на кефали, гольянах и карасях достаточно четко, как нам кажется, демонстрируют разную степень участия зрительного анализатора в стайных реакциях этих рыб. Если у кефали потеря зрения вызывает необратимое распадение стаи, то у карасей в поддержании контакта между особями в стае значительная роль принадлежит другим сенсорным системам. У гольянов зрение в норме, по-видимому, является ведущей рецепцией, однако стайные реакции этих рыб могут быть обеспечены деятельностью других анализаторов, о чем свидетельствует восстановление стайности спустя несколько дней после утраты зрения гольянами.

Среди других сенсорных систем, принимающих участие в поддержании контакта между особями в стае, значительная роль, как можно полагать, принадлежит органам химического чувства — обонянию и вкусу, достигающим у многих рыб прекрасного развития. Обоняние, по мнению большинства исследователей, занимает в жизни рыб более существенное место, чем вкус, и может считаться вторым по значимости анализатором после зрительного.

Многочисленными исследованиями было показано, что у многих рыб обоняние является ведущим рецептором в отыскании пищи. Так, Юкскуль (Uexcüll, 1895) установил, что с утратой обоняния акулы теряют способность обнаруживать пищу на расстоянии.

Паркер (Parker, 1910, 1911) на *Ameiurus nebulosus* и *Fundulus heteroclitus* и Гесс (Hess, 1913) на угрях подтвердили положение Геррика (Herrick, 1908) о том, что обоняние является дистантным рецептором, показав, что интактные рыбы легко обнаруживают невидимый ими корм. После перерезки обонятельных трактов или зашивания ноздрей рыбы перестают реагировать на присутствие пищи.

Штрик (Strick, 1924), дрессируя слепых гольянов на вещества, вызывающие вкусовые ощущения, и на растворы веществ, служащих обонятельными раздражителями, установил раздельное существование обонятельного и вкусового анализаторов: после удаления переднего мозга, где расположены обонятельные центры, рефлекс на запахи ис-

чезали и не могли быть выработаны заново, тогда как на вкусовые вещества сохранялись.

Данные Штрика были подтверждены Нойрат (Neurath, 1949), которая, дрессируя голянов на запаховые вещества, показала, что удаление переднего мозга вызывает потерю способности к различению этих веществ. Чувствительность голянов к исследуемым запахам в 150—250 раз превышала чувствительность человека.

Значение обоняния в поиске пищи у многих пресноводных и морских форм было обстоятельно проанализировано в работах Пипинг (Pipping, 1927), Вундера (Wunder, 1927), Андрияшева (1955) и др.

Однако восприятие запахов у рыб связано не только с пищевыми рефлексам. Исследованиями Фриша (Frisch, 1941) было обнаружено, что вещества, выделяющиеся из поврежденной кожи рыб, вызывают у голянов сильную реакцию испуга. Впоследствии Грбачеком (1953), Пфейфером (Pfeiffer, 1963) и другими участие хеморецепции в оборонительных реакциях было отмечено для других видов рыб.

Вреде (Wrede, 1932) нашла, что голяны способны обнаруживать по запаху присутствие рыб своего вида.

Гёц (Göz, 1941), пользуясь методом дрессировок, показал способность рыб дифференцировать по запаху рыб разных видов. В его опытах голяны с помощью химической рецепции различали 15 видов рыб из 8 семейств.

Вокером и Хаслером (Walker, Hasler, 1949) было обнаружено, что рыбы различают запахи водных растений и животных (Hasler, 1957).

Можно полагать, что во всех этих реакциях наряду с обонянием участвуют и вкусовые рецепторы, которые у многих рыб располагаются не только в ротовой полости, но и на внешней поверхности тела (Schulze, 1863, 1870; Merkel, 1880; Bateson, 1890; Herrick, 1902, 1903, 1905 и др.), в связи с чем вкусовая система приобретает свойства дистантного рецептора (Herrick, 1905, 1908; Wunder, 1927; Frisch, 1941 и др.).

Рядом исследователей было показано, что у многих рыб, особенно у ведущих сумеречный образ жизни или обитающих в мутной воде, роль вкусовой рецепции в отыскании пищи очень велика (Wunder, 1927; Sato, 1937 *a, b*; Андрияшев, 1944 и др.).

Дрессируя голянов на различные вкусовые вещества, Штрик (Strick, 1924) и Трудель (Trudel, 1929) обнаружили, что чувствительность рыб к большинству веществ превышала чувствительность человека. Криннеру (Krinper, 1934) удалось показать, что чувствительность к соленому у голянов в 184, а к сладкому в 512 раз выше, чем у человека.

Таким образом, высокое развитие и большая физиологическая роль органов химического чувства позволяли думать о возможности участия этих видов рецепции в стайных реакциях рыб.

Для исследования этого вопроса мы, так же как и в предыдущих опытах, в качестве показателя стайности использовали групповой эффект — разницу в интенсивности потребления кислорода рыбой, находящейся в группе, и одиночной особью. Объектами исследования были, как и прежде, голяны, караси и кефаль.

Может ли рыба, пользуясь только хеморецепцией, обнаруживать стаю?

Чтобы ответить на этот вопрос, были предприняты опыты с так называемой «стайной» водой, т. е. водой, в которой в течение некоторого времени содержалась стайка рыб того же вида.

Для этого в респиратор, где содержалась одиночная особь, приливали определенное количество отфильтрованной стайной воды, содержа-

ние кислорода и температура которой предварительно доводились до уровня их в чистой воде, используемой для контроля.

Опыты, проведенные на голянах, показали, что интенсивность газообмена особи в стайной воде значительно меняется по сравнению с контролем, соответственно меняется и величина группового эффекта. Так, если групповой эффект в контроле равнялся в среднем 38%, в опыте он возрастал до 62,6% за счет резкого увеличения интенсивности дыхания одиночной особи в стайной воде (рис. 4).

Вместе с увеличением газообмена в опыте заметно возрастала двигательная активность рыбы, которая возбужденно плавала, совершая характерные поисковые движения.

Таким образом, опыты показали, что голяны воспринимают химический сигнал стаи и четко на него реагируют.

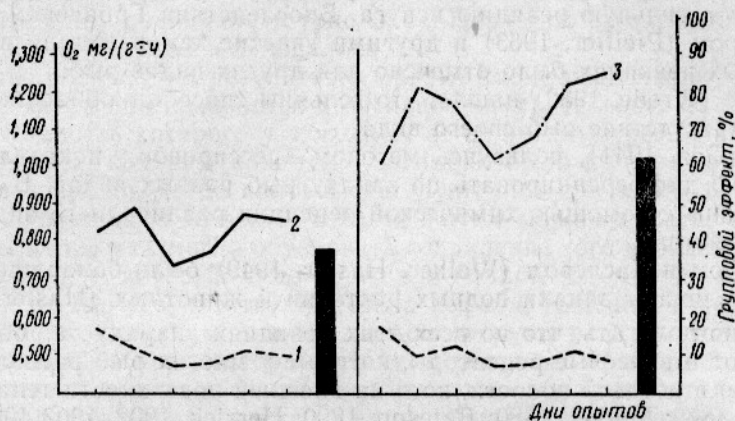


Рис. 4. Интенсивность потребления кислорода особью *Phoxinus phoxinus* в группе (1), изолированной рыбой в чистой (2) и в стайной воде (3).

Со временем, как показали опыты с длительным содержанием рыб в стайной воде, сила реакции падает, однако адаптация к запаху рыб своего вида происходит медленно.

Какая же из систем химической рецепции ответственна за описываемую реакцию? Для ответа на этот вопрос у подопытных рыб производилось хроническое выключение обонятельной рецепции. Для этого в черепе непосредственно над обонятельными трактами делали небольшое отверстие, после чего тракты перерезали и частично удаляли их. Спустя несколько суток после операции, когда рыбы начинали питаться, опыты возобновляли.

Оказалось, что с потерей обоняния голяны не утрачивали способности реагировать на стайную воду, однако сила реакции по сравнению с интактными рыбами уменьшалась. Следовательно, не только обонятельная, но и вкусовая рецепция принимает участие в реакции голянов на химическое воздействие стаи.

У кефали в отличие от голянов мы не обнаружили изменений в интенсивности газообмена и двигательной активности. Так, групповой эффект контроля и опыта равнялись соответственно 68,7 и 68,3%. По-видимому, химическая рецепция не играет сколько-нибудь заметной роли в стайных реакциях этих рыб.

Как указывалось выше, выключение зрения у карасей не вызывает распада группы; стая сохраняется за счет деятельности других рецепторных систем.

Чтобы выяснить, какую роль в этом процессе играет обоняние, у предварительно ослепленных карасей производили прижигание обонятельных розеток или перерезку обонятельных трактов.

Опыты возобновляли после того, как рыбы начинали нормально плавать и питаться. Оказалось, что у оперированных рыб групповой эффект всегда имел место; величина его была меньшей, чем при интактном обонянии (рис. 5).

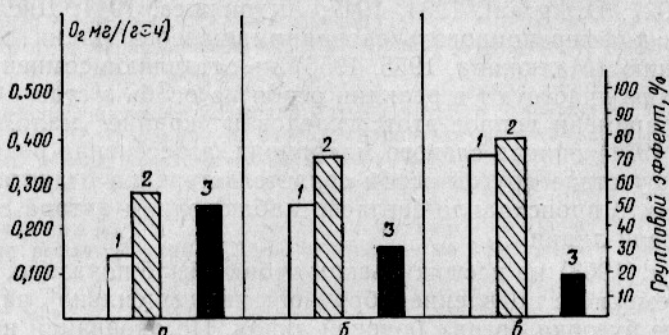


Рис. 5. Интенсивность потребления кислорода особью *Carassius carassius* в группе (1) и изолированной рыбой (2); величина группового эффекта, % (3):

а — интактными рыбами; б — после энуклеации; в — после выключения обоняния.

Наличие группового эффекта указывало на сохранение группы у карасей, лишенных двух рецепторных систем.

Выключение вкусовой рецепции позволило бы выявить степень ее участия в реакции, однако ввиду сложности и труднодоступности иннер-

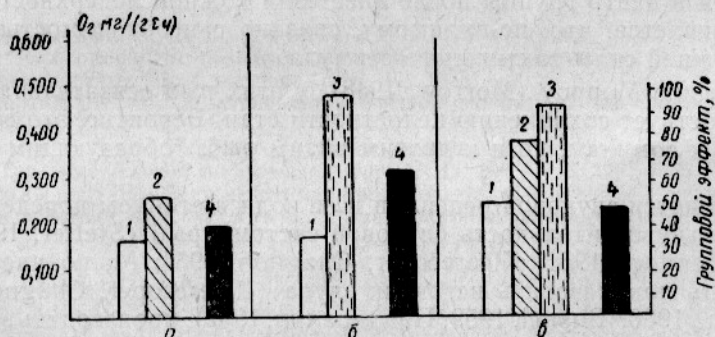


Рис. 6. Интенсивность потребления кислорода особью *Carassius carassius* в группе (1) и изолированной рыбой в чистой (2) и в стайной воде (3); величина группового эффекта, % (4), а и б обозначают то же, что на рис. 5; в — после перерезки обонятельных трактов.

вации этой системы подобная операция не представлялась нам возможной. Вместо этого для решения вопроса о роли вкусовой рецепции были проделаны опыты со стайной водой.

Интактные караси четко реагировали на стайную воду увеличением газообмена и двигательной активности, групповой эффект при этом возрос до 66% (рис. 6, б). После выключения у этих рыб обоняния реакция на стайную воду сохранялась (рис. 6, в), что свидетельствует об участии вкусовой рецепции в стайных отношениях у карасей.

Однако, несмотря на большое функциональное значение, которое, как показали опыты, имеют зрительная и химическая стимуляция в стайных реакциях рыб, можно предполагать, что определенная роль в этих процессах принадлежит сенсорным системам других модальностей.

Так, высокая чувствительность органов боковой линии, способность дистантно воспринимать как движущиеся, так и неподвижные предметы (Wunder, 1927; Dijkgraaf, 1934, 1947; Андрияшев, 1944; Дислер, 1953), способность дифференцировать воспринимаемые вибрации по частоте и направлению (Малюкина, 1955, 1956) не оставляют сомнения в том, что эти органы участвуют в реакции особи на особь в стае. Однако до настоящего времени вопрос этот исследован крайне мало. Дикграф (Dijkgraaf, 1934) описал слепого макропода, агрессивная реакция которого на присутствие другой особи свидетельствовала о дистантном ее восприятии, что произошло согласно наблюдениям автора с помощью органа боковой линии.

Дислером (1953) на исыккульском чебаке было показано, что у этих рыб одновременно с появлением брачного наряда сильно развиваются чувствующие бугорки органа боковой линии. По окончании нереста эти бугорки слущиваются вместе с эпидермисом, регенерируя вновь к следующему нересту.

Кроме органа боковой линии, у некоторых рыб определенная роль в поддержании контакта между рыбами в стае принадлежит тактильной рецепции.

Так, Парр (Parr, 1927) считает, что этот вид чувствительности имеет большое значение в стайном поведении молоди карликовых сомиков. Опыты Боуэн (Bowen, 1931, 1932) показали, что интенсивность обычного свойственного сомикам расталкивания соседей по стае при попытке пробраться в центр группы после анестезии кожной поверхности заметно увеличивается, что, по-видимому, связано с необходимостью сохранения прежней силы тактильного стимула.

По мнению Морроу (Morrow, 1948), у этих рыб осязательная рецепция способствует сохранению целостности стаи. Вероятно, это относится не только к сомикам, но и к другим видам рыб, образующим плотные стаи.

Что касается звуковой рецепции и ее роли в стайном поведении рыб, то высокая чувствительность слуховой системы рыб (Stetter, 1929; Autrum, Poggendorf, 1951; Kleerecooper, Chagnon, 1954; Малюкина, 1960), способность локализовать источник звука (Kleerecooper, Chagnon, 1954; Малюкина, 1956; Busnel, 1959; Подлипалин, 1962), производить звуки широкого частотного спектра и высокой интенсивности (Dobrin, 1947; Johnson, 1948; Griffin, 1955; Fish, Kelsey, Moberg, 1952; Шишкова, 1958; Tavolga, 1958, 1960), сезонность звукопроизводства у ряда рыб (Knudsen, Olford, Emling, 1948 и др.), сигнальный характер некоторых видов звучания (Dijkgraaf, 1947; Протасов, Аронов, 1960; Протасов, Романенко, 1962) — все это позволяет думать о несомненной роли звуковой сигнализации как средства общения между рыбами в стае.

Таким образом, литературные данные и результаты собственных опытов позволяют думать, что целостность стаи обеспечивается не только зрением, но и деятельностью других анализаторов, доля участия которых обуславливается физиологическим значением системы и экологическими особенностями вида.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева К. Д. Интенсивность обмена при групповом и одиночном содержании некоторых морских рыб. Труды Севастопольской биологической станции. Т. 12, 1959.

Алексеева К. Д. Интенсивность дыхания и групповое поведение некоторых черноморских рыб. Сб. «Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных». М.-Л., Изд-во «Наука», 1965.

Андряшев А. П. Роль органов чувств в отыскании пищи у морского налима. «Журнал общей биологии». Т. 5, № 2, 1944 а.

Андряшев А. П. Способы отыскания пищи у султанки. «Журнал общей биологии». Т. 5, № 3, 1944 б.

Андряшев А. П. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб. Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Изд-во АН СССР, 1955.

Аронов М. П. О наружном вкусовом аппарате морского налима. Научные доклады высшей школы. «Биологические науки», № 4, 1959 а.

Аронов М. П. Роль органов чувств в отыскании пищи у черноморского мерланга. Труды Севастопольской биологической станции. Т. 11, 1959 б.

Богомолова Е. М., Саакян С. А., Козаровицкий Л. Б. Подражательные условные рефлексы у рыб. Труды совещания по физиологии рыб. Изд-во АН СССР, 1958.

Бодрова Н. В. Рецепторы химического чувства леща. «Вопросы ихтиологии». Т. 2. Вып. 4, 1962.

Герасимов В. В. Специфичность подражания у рыб. Труды Мурманского морского биологического института. Вып. 5 (9), 1964.

Грбачек Я. Химические вещества как возбудители реакции бегства у головастика жабы и у плотвы. «Зоологический журнал». Т. 32. Вып. 2, 1953.

Дислер Н. Н. Особенности строения органов чувств боковой линии и их роль в поведении рыб. Труды института морфологии животных им. Северцева. Изд-во АН СССР, 1953.

Дислер Н. Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. Изд-во АН СССР, 1960.

Зуссер С. Г. Суточные вертикальные миграции планктоноядных рыб. Труды ВНИРО. Т. 44, 1961.

Коштойнц Х. С., Малюкина Г. А., Александрюк С. П. Роль переднего мозга в проявлении группового эффекта у рыб. «Физиологический журнал». Т. 46, № 9, 1960.

Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Г. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidaei). Труды института морфологии животных им. Северцева, Вып. 10, 1953.

Малюкина Г. А. Об анализаторе боковой линии рыб. «Вопросы ихтиологии». Вып. 5, 1955.

Малюкина Г. А. Некоторые вопросы физиологии органа слуха и боковой линии рыб. Труды совещания по физиологии рыб. Изд-во АН СССР, 1956.

Малюкина Г. А. Слух некоторых черноморских рыб в связи с экологией и особенностями строения их слухового аппарата. «Журнал общей биологии». Т. 21. Вып. 3, 1960.

Малюкина Г. А., Александрюк С. П., Штефанеску М. Роль зрения в стайном поведении гольянов и карасей. «Вопросы ихтиологии». Т. 2. Вып. 3, 1962.

Мантейфель Б. П. Изучение поведения стайных рыб в целях усовершенствования техники их лова. Труды совещания по вопросам поведения и разведки рыб. Изд-во АН СССР, 1955.

Мантейфель Б. П. Вертикальные миграции морских организмов. Адаптивное значение миграций рыб-планктофагов. Труды института морфологии животных им. Северцева. Т. 39. Изд-во АН СССР, 1961.

Мантейфель Б. П., Лишев М. Н., Радаков Д. В., Юданов К. М. Наблюдения за поведением салаки при лове ее тралом в Рижском заливе. Труды ВНИРО. Т. 36, 1958.

Мантейфель Б. П., Радаков Д. В. Об изучении адаптивного значения стайного поведения рыб. «Успехи современной биологии». Т. 50. Вып. 3, 1960.

Месяцев И. И. Строение косяков стадных рыб. Известия АН СССР. Серия биологическая, № 3, 1937.

Никольский Г. В. Биология рыб. Изд-во «Советская наука», 1944.

Никольский Г. В. О биологическом значении стай у рыб. Труды совещания по вопросам поведения и разведки рыб. Изд-во АН СССР, 1955.

Никольский Г. В., Кукушкин А. А. К вопросу о влиянии плотности посадки на интенсивность потребления корма рыбами. «Зоологический журнал». Т. 22. Вып. 2, 1943.

- Орлов И. В. К вопросу об имитационных рефлексах у рыб. Ученые записки Ленинградского университета. Вып. 45, 1958.
- Подлипалин Ю. Д. Способность некоторых рыб Черного моря ориентироваться на источник звука. «Вопросы ихтиологии». Т. 2. Вып. 4, 1962.
- Протасов В. Р., Аронов М. П. О биологическом значении звуков некоторых черноморских рыб. «Биофизика». Т. 5. Вып. 6, 1960.
- Протасов В. Р., Романенко Е. В. Звуки, издаваемые некоторыми рыбами, и их сигнальное значение. «Зоологический журнал». Вып. 10, 1962.
- Радаков Д. В. О приспособительном значении стайного поведения молоди сайды (*Pollachius virens* L.). «Вопросы ихтиологии». Вып. 11, 1958.
- Токарев А. К. Об особенностях поиска пищи и характера питания стайных пелагических рыб. Труды совещания по поведению и разведке рыб. Изд-во АН СССР, 1955.
- Шишкова Е. В. Запись и исследование создаваемых рыбами звуков. Труды ВНИРО. Т. 36, 1958.
- Штефан М. Физиологический анализ взаимосвязи между газообменом и стайным поведением у некоторых морских и пресноводных рыб. «Зоологический журнал» Т. 36. Вып. 2, 1958.
- Allée W. Animal aggregations. Univ. of Chicago Press, 1931.
- Allée W. The social life of animals. New York, 1938.
- Allée W., Bowen E. Studies in animal aggregations: mass protection against colloidal silver among goldfishes». Jour. Exper. Zool. v. 61, 1932.
- Autrum H., Poggendorf D. Messung der absoluten Hörschwelle bei Fischen (*Ameiurus nebulosus*). Naturwissenschaften Bd. 18, 1951.
- Bateson W. The sense organs and perception of fishes with remarks on the supply of bait. J. Mar. Biol. Ass. (N. 5), v. 1, 1890.
- Bowen E. The role of the sense organs in aggregation of *Ameiurus melas*. Ecol. Monogr. v. 1, 1931.
- Bowen E. Further studies of the aggregating behavior of *Ameiurus melas*. Biol. Bull. v. 63, 1932.
- Breder C. Studies on social groupings in fishes. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. v. 117, 1959.
- Breder C., Halpern F. Innate and acquired behavior affecting aggregations of fishes. Physiol. Zool. v. 19, 1946.
- Breder C., Nigrelli R. The significance of differential locomotor activity as an index to the mass physiology of fishes. Zoologica v. 23, № 1, 1938.
- Busnel R. Etude d'un appareil acoustique pour la pêche, utilise au Senegal et au Niger. Bull. de l'J. F. A. N. 21, ser. A, № 1, 1959.
- Dijkgraaf S. Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. Zeitschr. vergl. Physiol. Bd. 20, 1934.
- Dijkgraaf S. Über die Reizung des Ferntastinnes bei Fischen und Amphibien. Experientia, v. 3.1, 1947.
- Dobrin M. Measurement of underwater noise produced by marine life. Science v. 105, № 1247, 1947.
- Drzewina K., Bohn. La defence des animaux groupes vis-a-vie des agents nocifs. C. R. Acad. Sci. v. 172, 1921.
- Escobar R., Minachan R., Shaw R. Hostility factor in mass physiology: locomotor activity of fishes under conditions of isolation, homotypic grouping. Physiol. Zool. v. 9, № 1, 1936.
- Fish M., Kelsey A., Mobray W. Studies on the production of underwater sound by North Atlantic coastal fishes. J. Mar. Res. v. 11, 1952.
- Frisch K. Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 29, 1941.
- Göz H. Über den Art- und Individualgeruch bei Fischen. Zeitschn. vergl. Physiol., Bd. 29, 1941.
- Griffin D. Hearing and acoustic orientation in marine animals. Papers in marine biology and oceanography. Deep Sea Research, Supplement v. 3, 1955.
- Hale E. Social facilitation and forebrain function in maze performance of green sunfish *Lepomis cyanellus*. Physiol. Zool. v. 29, 2, 1956.
- Hasler A. Olfaction and orientation of fishes. J. Fish. Res. Bd. Can. v. 11, № 2, 1954.
- Hasler A. The sense organs: olfactory and gustatory senses of fishes. The Physiol. of Fishes, v. 2, 1957.
- Hasler A., Willemonte, James K. Observations on the daily movements of fishes. Science, v. 118, № 3064, 1953.
- Herrick C. On the morphological and physiological classification of the cutaneous sense organs of fishes. Amer. Natur. v. 37, № 437, 1903.
- Herrick C. The central gustatory path in the brains of bony fishes. J. Comp. Neurol. and Physiol., v. 15, № 5, 1905.

- Herrick C. On the phylogenetic differentiation of the organs of smell and taste. *J. Comp. Neurol.*, v. 18, 1908.
- Hess C. Neue Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtsinnes. *Zool. Jb. Bd. 33*, 1913.
- Jones F. The behaviour of minnows in relation to light intensity. *J. Exper. Biol.*, v. 33, № 2, 1956.
- Johnson M. Sound as tool in marine ecology, from data on biological noises and the deep scattering layer. *J. Mar. Res.*, v. 7, 1948.
- Kleerecooper H., Chagnon E. Hearing in fish with special reference to *Semotilus atromaculatus*. *J. Fish. Res. Canada*, v. 11, № 2, 1954.
- Knudsen V., Alford R., Emling J. Underwater ambient noise. *J. Mar. Res.*, v. 7, 1948.
- Krinner M. Über die Geschmacksempfindlichkeit der Elritzen. *Zeitschr. vergl. Physiol. Bd. 21*, 1, 1934.
- Lyon E. On rheotropism in fishes. *Amer. J. Physiol.*, v. 12, 1904.
- Merkel F. Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelteire. *Rostok*, 1880.
- Morrow J. Schooling behavior in fishes. *Quart. Review of Biol.* v. 23, № 1, 1948.
- Neurath H. Über die Leistung des Geruchsinnens bei Elritzen. *Zeitschr. vergl. Physiol. Bd. 31*, 1949.
- Parker G. Olfactory reactions in fishes. *J. Exper. Zool.*, v. 8, 1910.
- Parker G. The olfactory reactions of the common killfish *Fundulus heteroclitus*. *J. Exper. Zool.*, v. 10, 1911.
- Parr A. A contribution to the theoretical analysis of the schooling behaviour of fishes. *Oc. Pap. Bug. Oceanogr. Coll.*, № 1, 1927.
- Pfeiffer W. Alarm substance. *Experientia*, v. 19, № 3, 1963.
- Pipping M. Ergänzende Beobachtung über den Geruchsinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufsuchen des Futters. *Soc. Sci. Comment. Biol.* v. 2, 10, 1927.
- Sato M. Preliminary report on the barbels of a Japanese goatfish, *Upeneoides bensasi*. *Sci. Rep. Tohoku Imper. Univ. Fourth. Ser. (Biol.)*, v. 11, № 3, 1937a.
- Sato M. Further studies on the barbels of a Japanese goatfish *Upeneoides bensasi*. *Sci. Rep., Tohoku Imper. Univ.* 11, № 3, 1937b.
- Sato M. The role of the visual sense organ in aggregation of *Plotosus angillaris*. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. fourth Ser. Biol.* v. 12, № 3, 1938.
- Schäfer W. Über das Verhalten von Jungenheringschwärmen im Aquarium. *Arch. Fischereiwiss. Bd. 6*, № 5—6, 1955.
- Schlaifer A. Studies in mass physiology: effect of numbers upon the oxygen consumption and locomotor activity of *Carassius auratus*. *Physiol. Zool.* v. 11, № 4, 1938.
- Schlaifer A. An analysis of the effect of numbers upon the oxygen consumption of *Carassius auratus*. *Physiol. Zool.* v. 12, № 1, 1939.
- Shuett F. Studies in mass physiology: the effect of numbers upon the oxygen consumption of fishes. *Ecology*, v. 14, № 2, 1933.
- Schulze M. Untersuchungen über den Bau der Naseschleimhaut bei dem Menschen und den Wirbeltieren. *Abhandl. Natur., Gesellsch. Halle. Bd. 7*, 1, 1963.
- Spooner G. Some observations on schooling in fish. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, v. 17, 1931.
- Stetter H. Untersuchungen über den Gehörsinn der Fische besonders von *Phoxinus laevis* L. und *Ameiurus nebulosus* R. *Zeitschr. vergl. Physiol. Bd. 9*, 1929.
- Strick F. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmacksinn der Elritze. *Zeitschr. vergl. Physiol. Bd. 2*, 1924.
- Tavolga W. Courtship sounds of *Bathygobius*. *Physiol. Zool.* v. 31, № 4, 1958.
- Tavolga W. Sound production and underwater communication in fishes. *Biol. Sci.* № 7, 1960.
- Uexcüll J. Vergleichende sinnesphysiologische Untersuchungen. *Zeitschr. Biol.*, Bd. 32, 1895.
- Walker T., Hasler A. Detection and discrimination of odors of aquatic plants by the bluntnose minnow (*Hyborhynchus notatus*). *Physiol. Zool.* v. 22, № 1, 1949.
- Welty J. Experiments in group behaving of fishes. *Physiol. Zool.* v. 7, 1934.
- Wrede W. Versuche über den Artduft der Elritze. *Zeitschr. vergl. Physiol. Bd. 17*, 1932.
- Wunder W. Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. *Zeitschr. vergl. Physiol. Bd. 6*, 1927.