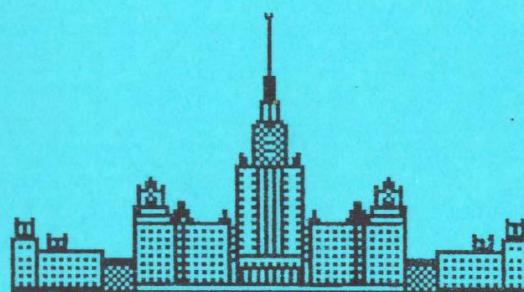


Д.С.Павлов, А.О.Касумян

*Изучение поведения и сенсорных систем  
рыб в России*

Часть 1

Основные формы поведения рыб



Издательство Московского университета

2002

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова  
Биологический факультет  
Кафедра ихтиологии

Д.С.Павлов

А.О.Касумян

*Изучение поведения и сенсорных систем рыб  
в России*

Часть 1

Основные формы поведения рыб

Учебное пособие к курсам лекций  
«Поведение рыб» и «Физиология рыб»

Издательство Московского университета  
2002

УДК 597

ББК 28.693.32

П 12

Издание осуществлено в авторской редакции при поддержке Программы  
“Ведущие научные школы”, проект 00-15-99769

ISBN 5-211-04717-6 (Ч.1)

ISBN 5-211-04716-8

© Павлов Д.С.,

Касумян А.О., 2002

## ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Введение	5
2. Основные этапы в развитии исследований	6
3. Конференции, симпозиумы и совещания	8
4. Научные центры России по изучению поведения и сенсорных систем рыб	9
5. Социальное поведение	10
5.1. Стайное поведение	10
5.2. Групповое поведение рыб, взаимоотношения в семейных группах и поведение в многовидовых сообществах	12
6. Поведение рыб в системе взаимоотношений хищник-жертва	14
6.1. Защитное поведение и доступность рыб-жертв для хищников	14
6.2. Тактика охоты и избирательность питания рыб	15
6.3. Сенсорное обеспечение поведения рыб в системе хищник-жертва	16
7. Миграции рыб	17
7.1. Исследование миграционных путей рыб	17
7.2. Пространственное распределение рыб в водоемах	19
7.3. Миграции рыб и их связь с течениями, миграционные кольца	20
8. Поведение рыб в потоке воды	22
8.1. Реореакция	22
8.2. Скорость потока и локомоторная активность рыб	24
8.3. Оптомоторная реакция	24
9. Гидродинамические характеристики и скорость плавания рыб	24
10. Термопреферендум	25
11. Поведение и физиологический статус особи	26

11.1. Влияние физиологического состояния на поведение рыб	26
11.2. Нейро-эндокринная регуляция поведения рыб	27
11.3. Развитие поведения и сенсорных систем рыб в онтогенезе	28
11.4. Влияние загрязняющих веществ на поведение и сенсорные системы рыб	29
12. Генетика поведения	30
13. Рекомендованная литература	31
14. Дополнительная литература	32

## 1. ВВЕДЕНИЕ

Исследования поведения рыб и их органов чувств занимают видное место среди традиционных ихтиологических дисциплин. Результаты этих исследований наряду с изучением анатомии, морфологии, экологии, систематики, физиологии и генетики рыб являются основой для построения фундаментальных теоретических положений, имеющих общебиологическое значение. Изучение поведения рыб и функциональной организации их сенсорных систем позволяет также эффективно решать многие прикладные задачи, связанные с воспроизводством и охраной ценных или исчезающих видов рыб, промысловой разведкой, совершенствованием существующих и созданием новых методов и орудий лова, аквакультурой и многим другим.

Предметом поведенческих исследований является сложная динамичная система внешней деятельности рыб, которая по своей биологической сущности играет важнейшую роль во взаимодействии организмов с окружающей средой и во многом определяет адаптивные реакции рыб на популяционном и ценотическом уровнях. Анализ и понимание поведения рыб как пластичной полифункциональной системы адаптаций базируется на классических постулатах эволюционной теории и общей экологии.

В настоящее время различные направления этологии рыб интенсивно развиваются во многих странах мира. Растет поток публикаций и по сенсорным системам рыб и их роли в обеспечении важнейших поведенческих реакций. Основные результаты этих исследований отражены в ряде зарубежных обзорных статей и монографий (Kleerekoper, 1969; Atema et al., 1988; Pitcher, 1986, 1992; Hara, 1982, 1992; Moller, 1995; Godin, 1997; и др). Поведение рыб и их органы чувств являлись предметом исследований большого числа ученых и в России, а также в некоторых государствах бывшего СССР, в первую очередь на Украине, в Литве и Латвии. Здесь ежегодно публиковались десятки научных статей и других материалов. К сожалению, конкретные направления этих исследований и их результаты известны лишь крайне ограниченному кругу

иностранных специалистов, о чем свидетельствует относительно редкое упоминание в указанных выше обзорах зарубежных авторов работ российских исследователей. До сих пор остаются практически неизвестными не только тематические сборники или труды конференций и симпозиумов, но и многие из специальных монографий по поведению и сенсорным системам рыб, изданных в России. Только за последние годы в нашей стране было опубликовано десятки сборников, монографий и крупных обзоров. Лишь некоторые из них были переведены и изданы за рубежом (В.Р.Протасов, Д.В.Радаков, Д.С.Павлов). Имеется небольшое число публикаций, в которых дается обзор основных итогов работ исследователей бывшего СССР в области поведения и сенсорных систем рыб. Целью настоящего пособия является краткое изложение истории исследований в данной области знаний, выполнявшихся советскими учеными, а также рассмотрение основных направлений этих исследований и результатов, которые были получены российскими учеными в последние годы .

Известно, что поведение животных, в том числе и рыб, характеризуется высокой пластичностью, видовой и популяционной специфичностью, обеспечивающими тонкие приспособительные реакции рыб на популяционном и экосистемной уровнях. В связи с этим систематизация и всесторонний анализ результатов работ отечественных специалистов, объектами исследований которых в подавляющем числе случаев являются представители ихтиофауны водоемов России, имеют особое значение и важность для решения практических задач по разработки принципов, методов и способов управления поведением рыб с целью их охраны, воспроизводства и рационального использования ресурсов.

## 2. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Первые работы, имеющие отношение к поведению рыб были начаты в России еще в 1920-1930-х годах. Однако широкомасштабные исследования развернулись с начала 50-х годов в связи с бурно развивавшимся морским

рыболовством, освоением новых объектов промысла. Первые результаты этих работ были обсуждены на Всесоюзном совещании по вопросам поведения и разведки рыб (1953), особое внимание на нем было уделено стайному поведению, особенностям реакции рыб на свет и использованию искусственного света для лова рыб, поведению рыб вблизи орудий лова, суточным миграциям и др. (Б.П.Мантейфель, Г.В.Никольский, Д.В.Радаков, П.Г.Борисов, С.Г.Зуссер и др.) Рассматривались также сенсорные основы поведенческих реакций рыб, строение и функция нервной системы и органов чувств Е.Н.Павловский, Н.Н.Дислер, Е.А.Бабурина).

В последующие годы интерес и внимание к проблемам поведения и рецепции рыб в России быстро возрастили. Результаты исследований, проводимые начиная с 60-х годов, уже охватывали значительно более широкий круг вопросов. Рассматривались проблемы стайнного, оборонительного, нерестового, родительского, пищевого, территориального, социального, подражательного и других типов поведения, поведения в потоке воды, двигательной активности, ритмов поведения, термопреферендума, поведения рыб в ответ на действие химических стимулов и различных физических раздражителей, поведения в связи с орудиями лова и в зоне гидротехнических сооружений, миграций и ориентации рыб, сигнализации, генетики поведения, воздействия токсикантов на поведенческие реакции рыб, изучения функциональных параметров центральной нервной системы рыб и отдельных сенсорных систем – органов хеморецепции, зрения, боковой линии, электрорецепции. На протяжение всех этих лет решение фундаментальных вопросов поведения и рецепции рыб сопровождалось постоянными усилиями по использованию получаемых знаний о закономерностях проявления поведенческих реакций для разработки биологических основ управления поведением рыб, создания методов и способов предотвращения попадания рыб в водозaborные устройства, направления в рыбопропускные сооружения, совершенствования орудий лова и т.п.

### 3. КОНФЕРЕНЦИИ, СИМПОЗИУМЫ И СОВЕЩАНИЯ

Расширение объема и спектра направлений работ в области поведения рыб наглядно демонстрируют материалы восьми Всесоюзных совещаний по экологической физиологии рыб (1-е в 1954 г, 2-е в 1973 г, 3-е в 1976 г и последующие, последнее 10-е – в 2001 г), симпозиума «Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений» (1965), Всесоюзной конференции по поведению рыб в связи с техникой и тактикой промысла (1968), симпозиума «Биологические основы управления поведением рыб в связи с применением рыбозащитных и рыбопропускных сооружений» (1971), симпозиума по изучению поведения рыб в связи с совершенствованием техники их лова (1974), Всесоюзной конференции по поведению рыб в связи с техникой рыболовства и организацией марикультур (1980), Научно-технического совещания по использованию физических раздражителей в целях развития морского рыбного промысла, 1-го (Всесоюзного) и 2-го (Всероссийского) совещаний по поведению рыб (1989 и 1996). В значительном объеме результаты исследований по поведению рыб представлены в трудах 1-й, 2-й и 3-й Всесоюзных конференций по поведению животных (1972, 1976, 1984). Исследования, проводимые в России по изучению регуляции взаимоотношений рыб в популяциях и биоценозах, их оборонительного, нерестового, родительского и других типов поведения с помощью феромонов и химических сигналов межвидового действия, отражены в материалах 1-го, 2-го и 3-го Всесоюзных совещаний по химической коммуникации животных (1979, 1983 и 1988). Вместе с изучением различных аспектов поведенческих реакций рыб большое внимание, особенно в последние годы, уделялось изучению структурно-функциональной организации сенсорных систем, тонким физиологическим механизмам их деятельности, вопросам онтогенеза и эволюции сенсорных систем и их взаимодействия в сенсорном обеспечении сложных поведенческих реакций. Результаты этих исследований были представлены на ряде указанных выше Всесоюзных конференций и совещаний, этим же вопросам была

посвящена Всесоюзная конференции по сенсорной физиологии морских рыб (1984), Всесоюзная конференция по физиологии морских животных (1989), 1-й Конгресс Российских ихтиологов (1997), конференция "Изменчивость поведения животных: описание, классификация, анализ (1997), конференция «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане (2001).

#### 4. НАУЧНЫЕ ЦЕНТРЫ РОССИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ПОВЕДЕНИЯ И СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ РЫБ

Большую роль в становлении и развитии работ по поведению рыб в России сыграла созданная профессором Б.П.Мантейфелем в 50-е годы первая специализированная группа, а впоследствии – лаборатория поведения низших позвоночных Института проблем экологии и эволюции Российской Академии Наук (ИПЭЭ РАН). В 60-е годы на биологическом факультете Московского государственного университета им М.В.Ломоносова Г.А.Малюкиной была образована лаборатория по комплексному изучению хеморецепции рыб – морфологии и физиологии обонятельной, вкусовой и тригеминальной систем, их роли в поведении рыб, исследованию природы естественных химических сигналов рыб. Интенсивные подводные наблюдения за поведением рыб проводились в 60-70-х годах во Всесоюзном научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО). Помимо ИПЭЭ РАН и МГУ исследования различных вопросов поведения и рецепции рыб активно проводятся в настоящее время также в Институте биологии внутренних вод РАН (пос. Борок Ярославской области). Подобные исследования в Мурманском морском биологическом институте РАН, Иркутском государственном университете (Иркутск), в Институте эволюционной физиологии и биохимии РАН (Санкт-Петербург) в последние годы резко сократились. Исследование молекулярных механизмов хеморецепции выполнялись в институте биофизики клетки РАН (Пущино).

## 5. СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

### 5.1. Стайное поведение

Развитие работ в области стайного поведения в России было в значительной степени инициировано необходимостью решения задач, связанных с промысловой разведкой скоплений рыб и их реакцией на различные орудия лова. Характерной особенностью исследований, проводившихся российскими учеными, был широкий биологический подход в изучении стайности рыб, попытки вскрыть приспособительное значение этого явления, его сложность, многогранность и многоплановость.

Наиболее интенсивно проблема стайного поведения рыб разрабатывалась в ИПЭЭ РАН Д.В.Радаковым, широко применявшим как экспериментальные методы, так и наблюдения за поведением рыб в естественной природе. Наиболее детально им были рассмотрены вопросы поведения стайных рыб при нападении хищников и при питании, определялась продолжительность сохранения стаей рыб постоянства ее состава, анализировались причины, приводящие к объединению в единую стаю особей, входивших ранее в другие стаи. Подчеркивалось важное значение обмена особями между отдельными стаями, обеспечивающего обновление и пополнение условнорефлекторного фонда стаи. Большое внимание в работах Д.В.Радакова было уделено выяснению механизмов согласованного поведения отдельных особей в стае, особенностей передачи волны возбуждения по стае рыб, определению абсолютного и относительного количества особей, которые в состоянии увлечь за собой остальных партнеров по стае. Были проведены эксперименты по изучению реакции стаи рыб на модели орудий лова, например, сетной ловушки при одновременном воздействии на рыб такого сильного биотического фактора, как охотящийся хищник. Особенно интересны эксперименты Д.В.Радакова, в которых он наблюдал особенности реагирования стай рыб на пугающий раздражитель, доступный для восприятия лишь части особей стаи. Было

установлено, что скорость распространения волны возбуждения в 15 раз превышает максимальную (бросковую) скорость движения отдельных особей и зависит от силы раздражителя. Природа раздражителя не оказывала влияния на характер распространения волны возбуждения по стае. Эта волна может угасать, либо приводить к направленному движению части особей стаи, т.е. вызывать «поток движения», который, в свою очередь, может вызвать лавинообразное перемещение всей стаи. Полученные результаты были изложены в ряде публикаций Д.В.Радакова 1950-70-х годов и его замечательной монографии «Стайность рыб как экологическое явление» (1972).

Важное значение в развитии представлений о биологической роли стаи у рыб, и в целом у животных, имели представления, сформулированные Г.В.Никольским, подчеркивавшего адаптивную природу этой формы социального поведения. Детальные наблюдения за реальным поведением и питанием рыб в естественных водоемах, сопоставление этих данных с результатами изучения возможностей зрительной рецепции рыб и значения этого сенсорного канала в обеспечении стайный контактов позволило достаточно полно и наглядно раскрыть адаптивный смысл стайного образа жизни рыб. Было показано, что причина распада стай рыб ночью связана не с потерей рыбами способности распознавать с помощью зрения партнеров по стае, а с тем, что сохранение стаи в это время суток делало бы их более доступными для ночных хищников, способных успешно обнаруживать жертву благодаря высокому развитию других органов чувств. Роль оптомоторной реакции в стайном поведении рыб рассматривалась в работах В.Р.Протасова, Ю.П.Алтухова, Д.С.Павлова. Исследованию имитационных рефлексов и их значения в стайном поведении рыб, роли отдельных рецепторов, а также переднего мозга рыб в поддержании стайного поведения были посвящены работы В.В.Герасимова, выполненные на морских видах рыб. Им подчеркивалась высокая лабильность и пластичность стай рыб, полисенсорная основа поддержания согласованности поведения особей. С помощью наблюдений и экспериментов Д.В.Радаковым и В.В.Герасимовым было

установлено, что в эквипотенциальной стае рыб отсутствует постоянный лидер, а реактивность особей по отношению к различным раздражителям определяется в первую очередь местоположением особи в стае. Эксперименты по определению минимального количества особей, достаточного для образования стаи у рыб, по выяснению значения относительных размеров особей для образования совместных стай были проведены А.А.Дарковым. Такие аспекты пространственной структуры стай рыб как зависимость дистанции между партнерами в стае от скорости плавания рыб, от возможности восприятия особью маневрирований партнера и уверенной имитации его действий, уровни группового взаимодействия рыб в стаях различного типа были исследованы Л.И.Серебровым. Определены скоростные характеристики стай рыб, их способность сопротивляться потоку воды. Анализ современного состояния исследований стайного поведения рыб в мире в последнее время был выполнен Д.С.Павловым и А.О.Касумяном, особое внимание ими было уделено формированию стайности в онтогенезе и филогенезе рыб – вопросам, остающимся слабо разработанными.

## 5.2. Групповое поведение рыб, взаимоотношения в семейных группах и поведение в многовидовых сообществах

Наряду со стайным поведением были исследованы также и другие формы социального поведения рыб – сигнальное значение поз, движений и окраски рыб при агрессивно-оборонительных отношениях, при питании, в межполовых отношениях (В.Р.Протасов, А.А.Дарков). Были изучены взаимоотношения родителей и потомства в семейных группах, поведение рыб в многовидовых сообществах. Эксперименты и наблюдения за поведением рыб в природе позволило выделить по крайней мере три формы взаимоотношений между родителями и потомством. В специализированных семейных группах цихловых рыб впервые для низших позвоночных экспериментально выявлено проявление сигнальной преемственности – важного фактора эволюции поведения

позвоночных животных (А.Д.Мочек). В последние годы А.Д.Мочеком проводится сравнительное изучение этологической организации морских прибрежных сообществ рыб разных природно-климатических зон. В результате оригинального, проведенного на единой методической основе анализа этологии межвидовых сообществ рыб в сходных в биотическом отношении участках прибрежья Белого, Черного и Карибского морей установлена важная роль поведения как функциональной основы сообщества. Выявлена этологическая конвергенция географически разобщенных и отличных по систематическому составу прибрежных сообществ рыб. На примере отдельных представителей этих сообществ вскрыт и количественно охарактеризован феномен внутривидовой биотической изменчивости поведения, основанный на пластичности этологических реакций. Основные наблюдения и результаты, полученные А.Д.Мочеком при изучении этологической организации прибрежных сообществ морских рыб изложены в монографии, вышедшей в 1987 г. – «Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб». В ней показано своеобразие принципов этологической организации сообществ, рассмотрены конкретные формы взаимных этологических адаптаций рыб в оборонительной, пищевой, социальной и репродуктивной сферах, определяющих жизнедеятельность их сообществ как межпопуляционных биологических объединений. Практические результаты этого направления следует ожидать в управлении экосистемными процессами и создании высокопродуктивных многовидовых сообществ рыб искусственных рифов, прудовой поликультуры рыб. В этой связи необходимо точно представлять факторы, регулирующие взаимоотношения рыб в таких сообществах. К числу таких факторов могут быть отнесены, например, химические сигналы, способные регулировать сложные внутри - и межвидовые коммуникации рыб. Не менее значимые результаты получены и в результате изучения территориальности рыб. На основе анализа большого объема фактических материалов установлены структурные особенности территориальных объединений и характер реализации межорганизменных взаимодействий рыб.

Показана полифункциональная адаптивная сущность и экологическая пластичность этого важного компонента поведения. Прослежена система количественного анализа поведения рыб непосредственно в природных условиях, основанная на классическом принципе составления этограмм или дискретной характеристики в реальном времени составных элементов поведенческого комплекса. В ходе развития этого методологического подхода предложена и апробирована система получения этологометрических данных для разных видов рыб, которая позволила детально проанализировать быстротекущие этологические процессы, выявить структуру поведения, количественно охарактеризовать его основные параметры. Для обозначения методической процедуры получения, обработки и описания количественных этологических критериев поведения рыб был предложен новый термин «этологометрия» рыб.

## 6. ПОВЕДЕНИЕ РЫБ В СИСТЕМЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ТИПА ХИЩНИК-ЖЕРТВА

### 6.1. Защитное поведение и доступность рыб-жертв для хищников

В работах ряда исследователей заметное место уделялось защитному поведению рыб, так называемой проблеме хищник-жертва. Были определены факторы, влияющие на доступность жертвы и избирательную способность хищников, указано на важное значение совпадения стаций обитания хищника и жертвы. Особое внимание было уделено изучению суточной ритмики питания хищных видов рыб в естественных водоемах в связи с распределением и доступностью рыб-жертв, арсенала их оборонительных поведенческих реакций, позволяющих уходить из-под «пресса» хищников, прежде всего стайного поведения и индивидуальных защитных реакций. Эта большая комплексная работа была выполнена на одном из крупных водохранилищ на реке Волге группой сотрудников ИПЭЭ РАН под руководством профессора

Б.П.Мандейфеля (Д.С.Павлов, Т.С.Лещева, И.И.Гирса). Был проведен детальный анализ суточной динамики пищевой активности таких широко распространенных и массовых видов хищных рыб, как судак, щука и окунь разных возрастных групп. Наблюдения за поведением и питанием рыб в естественных условиях были дополнены экспериментальными данными по двигательной активности и способности хищников поддерживать высокую интенсивность питания при различных условиях освещенности. Всесторонний анализ полученного обширного материала позволил сформулировать основные закономерности суточных колебаний пищевого и защитного поведения хищных видов рыб и рыб-жертв, оценить взаимосвязь между освещенностью и доступностью рыб-жертв для хищников, использующих различную тактику охоты. Эти исследования в значительной степени явились основой для формулирования такого важного понятия современной трофологии и экологии в целом, как «триотроф», предложенный профессором Б.П.Мандейфелем для обозначения комплекса оборонительно-пищевых взаимоотношений в системе хищник-жертва, в котором каждый из организмов, образующих трофическую цепь рассматривается одновременно как жертва для следующего звена цепи и хищник для предыдущего. Наиболее детально эти вопросы изложены в монографиях Б.П.Мандейфеля «Экология поведения животных» (1980) и «Экологические и эволюционные аспекты поведения животных» (1987).

## 6.2. Тактика охоты и избирательность питания рыб

Тактика охоты ряда пресноводных хищных видов рыб была подробно изучена с помощью метода кинорегистрации. Анализ последовательных действий хищника при питании, определение направления и скорости его бросков на жертву позволил впервые для рыб получить убедительные доказательства их способности к экстраполяции. Экспериментально было обнаружено, что при нападении на жертву такой хищник как жерех совершает бросок не на добычу, а в точку, лежащую впереди по ходу движения жертвы

(С.М.Кашин, Л.К.Малинин, Г.Н.Орловский, А.Г.Поддубный). Несовпадение направления броска на цель и текущего положения жертвы – «упреждение» – обнаруживается при анализе перемещений рыб в вертикальной плоскости. Предполагается, что способность к экстраполяции выражена у хищных рыб, активно преследующих добычу. Вопросам, имеющим отношение к пищевому поведению рыб, большое внимание уделял в своей экспериментальной работе В.С.Ивлев, монография которого «Экспериментальная экология питания рыб» выдержала несколько изданий (1953, 1977), была издана за рубежом (США, 1961) и не потеряла своей актуальности и значения до настоящего времени. При изучении питания рыб в различных экологических условиях им рассмотрена элективность питания в связи с плотностью и распределением кормовых организмов, наличием хищников, их мотивационным состоянием и размерами. Выяснены также различные аспекты пищевой конкуренции, возникающей при монофагии и полифагии. В последние годы проведены работы по оценке избирательности питания молоди рыб, выяснению размерного и видового состава потребляемых жертв, анализу ряда факторов влияющих на выбор жертвы – доступность жертв, их распределение, особенности поведения, численность, накормленность молоди, структурированность среды обитания и др. (В.Н.Михеев).

### 6.3. Сенсорное обеспечение поведения рыб в системе хищник-жертва

Анализу взаимоотношений между хищником и жертвой во многом способствовали исследования роли сенсорных систем рыб в обеспечении восприятия хищника жертвой и жертвы хищником в различных условиях. Участие органов чувств системы боковой линии в защитных поведенческих реакциях рыб различного возраста, экологии и систематического положения детально рассмотрено в статьях Н.Н.Дислера и его монографии "Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб" (1960). Значение органов обоняния в оборонительном поведении мирных видов рыб показана на

примере действия феромона тревоги карповых рыб и запаха хищных рыб (Г.А.Малюкина, Е.А.Марусов, А.О.Касумян). Установлены стереотипы поведенческой реакции мирных рыб различной экологии на запах хищника, определен уровень обонятельной чувствительности к этому раздражителю, показан врожденный характер оборонительной реакции на запах хищника, выяснена связь между интенсивностью поведенческого ответа рыб-жертв и экологическими особенностями хищника и стратегией его охоты. Обнаружено также наличие у рыб дополнительного химического сигнала опасности, выделяемого в воду стрессированными особями. Высказано предположение, что этот запах, продуцируемый рыбами при испуге, играет важную сигнальную роль в защитном поведении.

На основании многочисленных морфологических исследований, экспериментальный данных и результатов наблюдений за питанием и поисковым поведением рыб в естественной среде был выполнен сравнительный анализ участия органов чувств в сенсорном обеспечении пищевого поведения у рыб различной экологии питания и тактики охоты (А.П.Андрияшев, М.П.Аронов, Б.П.Мантейфель, Д.С.Павлов, А.О.Касумян).

## 7. МИГРАЦИИ РЫБ

### 7.1. Исследование миграционных путей рыб

Пристальное внимание в работах советских ученых постоянно уделялось изучению миграций рыб, представляющих собой одну из наиболее сложных форм поведения. Отдельные моменты жизненного цикла происходят в определенной последовательности во времени и в пространстве. Смену мест обитания можно рассматривать как наследственные, присущие виду адаптации, которые наряду с другими приспособительными свойствами, обуславливают специфические особенности данного вида. Большой вклад в разработку теории миграций рыб сделали П.Ю.Шмидт, В.В.Васнецов, Г.В.Никольский,

Б.П.Мантейфель, И.А.Баранникова, Н.Л.Гербильский, В.Д.Лебедев, М.М.Кожов, Ю.Ю.Марти, С.Г.Зуссер, А.Г.Поддубный, Д.С.Павлов, В.П.Шунтов и другие. Первая книга по миграциям рыб П.Ю.Шмидта появилась в нашей стране в 1936 г, позднее, в 1947 г., она была переиздана с некоторыми дополнениями. Проведение отечественными ихтиологами широкомасштабных научно-поисковых экспедиционных работ в морях и океанах позволило накопить значительный объем данных по распространению и миграциям многих видов рыб в различных частях Мирового океана.

Исследования путей миграций рыб обусловливались главным образом потребностями промысла. Поэтому основное внимание в работах советских ученых, особенно в 30-60-х годах уделялось таким важным промысловым видам как треска, пикша, сельдь, морской окунь, сайра (Баренцево море, северо-западная часть Атлантического океана), европейский анchoус, ставрида, пеламида (Черное и Азовское моря), карповые и осетровые виды (Каспийское море). Эти данные нашли частичное отражение в сводках Ю.Ю.Марти (1967, 1980) и в многочисленных работах отдельных авторов. Важные успехи были получены в результате применения мечения – основного экспериментального метода изучения миграций. Эти работы интенсивно велись начиная с 20-30-х годов 20 века. Были проведены крупные исследования вертикальных миграций рыб и их адаптивного значения, изучалась динамика суточной ритмики двигательной активности рыб в зависимости от их миграционного состояния, рассматривались проблема гидрофизических параметров среды как ориентиров при миграциях рыб различной протяженности. К вопросам, связанным с изучением вертикальных миграций, примыкает проблема гидростатики рыб и их реакции на изменение давления. Исследования гидростатики проводились в связи с выяснением ориентирующего и сигнального значения для рыб перепадов давления, а также необходимостью разработки биологических основ пропуска покатной молоди рыб через плотины гидроэлектростанций, когда резкие перепады давления могут вызвать баротравму плавательного пузыря.

Серия работ, посвященная изучению особенностей миграционного

поведения половозрелых рыб разных видов и механизмов их ориентации, была проведена на внутренних водоемах – водохранилищах, крупных озерах и реках (Д.С.Павлов, Л.К.Малинин, А.Г.Поддубный). В последние годы предпринимаются попытки прослеживать пути перемещений морских и проходных рыб в прибрежных участках морей. Пониманию биологического ритма миграций способствовали физиологические исследования мигрантов, изучение состояния их гормональной системы, биохимического состава тела или отдельных тканей и органов (И.А.Баранникова, Г.Е.Шульман). На примере атлантического лосося прослежен переход молоди от одиночного (территориального) образа жизни к стайному в период покатной миграции (Э.Л.Бакштанский).

Важной заслугой отечественных специалистов в рассмотрении миграций рыб как биологического явления является то, что они связали вопрос о причинах миграций с их адаптивным значением. Обобщая представления, высказанные В.В.Васнецовым, М.М.Кожовым, В.Д.Лебедевым, С.Г.Зуссер об адаптивном характере миграций рыб, Б.П.Мантейфель подчеркивал, что периодические миграции «следует рассматривать как адаптации данной (мигрирующей) популяции вида к использованию конкретных условий своего ареала в соответствии с меняющимися потребностями животных на разных отрезках жизненного цикла и с изменением внешних условий». Такой взгляд на миграцию, при котором особенности мигрирующей популяции и условий ее существования тесно взаимосвязаны и взаимообусловлены, резко отличается от гипотез об одностороннем влиянии факторов среды.

## 7.2. Пространственное распределение рыб в водоемах

С проблемой миграций рыб тесно связано исследование пространственного распределения рыб в водоемах. Для решения этих задач советскими исследователями широко используется современная гидроакустическая аппаратура, методы биотелеметрии и подводных

наблюдений (Д.С.Павлов, А.Г.Поддубный, Л.К.Малинин, А.Г.Гуссар, А.Е.Веселов). Выяснены особенности распределения ряда видов пресноводных рыб в водоемах различного типа в связи с температурным режимом, суточной и сезонной динамикой, возрастом рыб, проведены наблюдения за поведением рыб в условиях вынужденного задерживания под плотинами гидроузлов. С помощью поведенческих экспериментов и путем прямых наблюдений за распределением в естественных водоемах выяснено отношение молоди осетровых рыб к таким факторам как освещенность, скорость течения воды, соленость, температура, тип грунта, глубина, плотность кормовых организмов и их доступность. Определены факторы, оказывающие лимитирующее влияние на распределение молоди, показана способность молоди активно избирать и концентрироваться в участках водоема с наиболее оптимальными условиями среды (А.В.Левин).

### 7.3. Миграции рыб и их связь с течениями, миграционные кольца

Главная специфика миграций рыб состоит в целостном единстве пассивного расселения молоди и активного перемещения подрастающих и взрослых рыб. Пассивное расселение на ранних стадиях развития приводит к быстрому освоению ареала без затрат организмом собственной энергии. Пассивное расселение икринок, личинок и мальков может происходить с самыми разнообразными формами движения воды – речным стоком, постоянными и временными ветровыми течениями, а также приливно-отливными течениями. Миграции рыб во внутренних водоемах и связь миграций с течениями были проанализированы Д.С.Павловым на основании большого фактического материала, полученного под его руководством за 40 лет исследований этого направления поведения рыб. Результаты этих многоплановых и комплексных исследований изложены в ряде монографий – «Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды» (1970), «Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды» (1979),

«Покатная миграция молоди рыб в реках Волге и Или» (1981), «Биологические основы защиты рыб от попадания в водозабирающие сооружения» (1983), «Покатная миграция рыб из различных водоемов с замедленным водообменом» (1985), «Питание, распределение и миграция молоди рыб из водохранилища «Александр Стамболовский» (1988), «Покатная миграция рыб через плотины ГЭС» (1999).

В последние годы наиболее детально рассматривались особенности покатной миграции молоди – явления, широко распространенного, но остававшегося слабо изученным несмотря на особое природоохранное значение в настоящее время в связи с зарегулированием стока многих водоемов и продолжающимся усилением антропогенного воздействия на ихтиофауну. Основной целью работ этого цикла исследований было изучение поведенческих механизмов и закономерностей миграций, определение места и роли миграций в функционировании современных и будущих водных экосистем, разработка на этой основе способов управления поведением мигрантов.

Было установлено, что миграционные кольца связаны с системой течений в пределах ареала популяций как у проходных и полупроходных, так и у туводных рыб. Движение против течения в период нерестовых миграций и по течению в период покатных миграций – одна из форм существования большинства видов рыб во внутренних водоемах. Масштаб этих реакций в пространстве различен. Вопрос о соотношении «соседства» и «мигрантности» решается у разных видов рыб в процессе естественного отбора по-разному, а у рыб одного вида – в зависимости от конкретных условий существования. В результате гидротехнического строительства режим и характер течений во многих внутренних водоемах в последние десятилетия резко изменились, т.е. изменились условия для реализации адаптаций рыб по отношению к течениям. Единство миграционных колец оказывается нарушенным. Анализ многолетних данных по миграциям рыб показывает, что обязательным условием дальнейшего существования проходных и полупроходных рыб является сохранение нормальных миграционных циклов. Что касается туводных рыб, то

в большинстве случаев гидротехническое строительство не угрожает их существованию.

## 8. ПОВЕДЕНИЕ РЫБ В ПОТОКЕ ВОДЫ

### 8.1. Реореакция

Важной основой миграционного поведения является реакция рыбы на течение. Подвижность физической среды обитания рыб – воды является фактором, действующим на протяжении всей эволюции рыб, адаптации к нему разнообразны и проявляются в первую очередь в поведении. Изучение поведения рыб в потоке воды имеет многолетнюю историю – с 30-50-х годов (Ю.В.Мартинсен, Н.Е.Асланова), однако специальное изучение этого вопроса было начато лишь в 60-х годах (Д.С.Павлов, Ю.Н.Сбикин, А.М.Пахоруков и др.). В работах, выполненных Д.С.Павловым детальному анализу особенностей реореакции было подвергнуто несколько десятков видов рыб различной экологии и систематической принадлежности. Выполнение этих работ потребовало создания большого числа различных экспериментальных установок, оригинальных по конструкции. Многие исследования проводились на основании не только лабораторных экспериментов, но и наблюдений за поведением рыб в потоке в естественных водоемах, а также в водохранилищах, каналах, рыбоходах, водозаборах и других гидротехнических сооружениях. Был выяснен характер реореакции рыб различных экологических групп и рыб разного возраста. Она имеется у всех изученных видов рыб и проявляется уже в первые часы после вылупления из икры. Биологическое значение реореакции связано с сохранением района обитания, а в ряде случаев с миграцией. Все прочие особенности поведения рыб в потоке развертываются на фоне проявления этой специфической реакции.

В результате многолетних исследований реореакции Д.С.Павловым было выяснено, что у рыб в процессе эволюции выработались два основных

стереотипа поведения в потоке: стереотипы поведения пелагических и донных рыб. У пелагических рыб ведущий сенсорный механизм ориентации зрительный, для этих рыб характерны небольшие пороговые и высокие критические скорости течения для реореакции. Миграции пелагических рыб против течения происходят преимущественно днем в толще воды, у поверхности или по прибрежному мелководью. У донных рыб наибольшее значение имеет тактильный механизм ориентации, для них характерны большие пороговые и низкие критические скорости. Донные рыбы имеют преимущественно ночной тип миграции и двигаются против течения исключительно в придонных слоях потока. В своем конкретном проявлении реореакция рыб носит достаточно лабильный характер и подвержена влиянию со стороны многих абиотических и биотических факторов среды. Изучены особенности проявления реореакции в связи с температурой, освещенностью, степенью турбулентности потока, характером реоградиентных условий, физиологическим состоянием мигрантов. Большое влияние на поведение, распределение и миграцию рыб в потоке оказывает его гидравлическая структура. Установлено, что в условиях равномерной структуры скоростей потока проявление реореакции носит достаточно обязательный характер, тогда как в реоградиенте, который наиболее характерен для природных условий, происходит активный выбор рыбами зон потока, соответствующих их экологии и физиологическому состоянию. Особенности ориентации рыб в потоке воды не остаются постоянными в онтогенезе. Как было показано экспериментальными исследованиями, у молоди костистых рыб на ранних стадиях развития зрительный механизм является не только ведущим, но и единственным механизмом ориентации в потоке воды. У более крупной молоди, как это показано последними исследованиями, важную роль в ориентации рыб в возмущенном потоке воды играют и органы равновесия. Они участвуют не только в обеспечении реореакции, определении рыбами направления течения воды в темноте, но и реакции поддержания равновесия, а также координации движений при избегании препятствий.

## 8.2. Скорость потока и локомоторная активность рыб

Кроме ориентационной компоненты реореакции была подробно исследована и локомоторная компонента. У более чем 30 видов рыб были определены такие функциональные показатели локомоторной активности рыб как пороговая скорость течения, т.е. минимальная скорость потока, при которой возникает ориентация рыб против течения. Величина этого показателя была выяснена для рыб разной экологии и физиологического состояния, возраста и стадии развития. Были выяснены сенсорные основы ориентации рыб в потоке, определены пороговые и критические скорости течения для рыб, их плавательная способность. Результаты этих многолетних исследований были изложены в ряде монографий Д.С.Павлова.

## 8.3. Оптомоторная реакция

Большое внимание было уделено оптомоторной реакции как зрительному механизму реореакции. Были изучены особенности проявления оптомоторной реакции у рыб разных экологических групп, физиологического состояния, возраста и размера. Было выяснено влияние на оптомоторную реакцию рыб таких факторов как освещенность и прозрачность воды, спектрального состава света, температуры воды, наличия убежищ и неподвижных ориентиров, наличия хищников и корма (В.Р.Протасов, Д.С.Павлов).

# 9. ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И СКОРОСТЬ ПЛАВАНИЯ РЫБ

Почти все поведенческие реакции представляют собой разнообразные двигательные акты. В связи с этим большое значение в исследованиях по поведению рыб приобретают сведения о гидродинамических характеристиках и

скоростях движения рыб. Наиболее крупные исследования в этой области, выполненные в России, касаются внешней кинематики движения рыб, энергетики плавания, морфологических и иных адаптаций, направленных на снижение гидродинамического сопротивления при движении рыб, характера потоков воды, обтекающих тело рыбы (Ю.Г.Алеев, В.Е.Пятецкий, В.А.Матюхин, Н.В.Кокшайский, Е.В.Романенко). На основании данных о внешней кинематике движения рыб и расчета возникающих движущих сил предложены теории плавания рыб (В.В.Шулейкин, Г.В.Логвинович, Е.В.Романенко). Особое внимание в работах советских авторов уделялось изучению скоростей движения рыб, определению пороговых и критических скоростей течения и плавательной способности, продолжительность плавания рыб при разных скоростях течения. Предложена гиперболическая зависимость продолжительности плавания рыб от скорости движения рыб (Д.С.Павлов, Е.Н.Сабуренков). Отдельные участки кривой, отражающей эту зависимость, соответствуют зоне бросковых, максимальных и крейсерских скоростей движения. Для характеристики способности рыб сопротивляться потоку воды введен новый показатель – критическая скорость течения (Д.С.Павлов). Выяснено влияние температуры, освещенности, а также тренированности, физиологического состояния, возраста и индивидуальных особенностей рыб на их плавательную способность. Полученные данные имеют важное теоретическое значение для понимания и точного анализа поведенческих реакций, без этих сведений невозможно решение многих практических вопросов.

## 10. ТЕРМОПРЕФЕРЕНДУМ

Одним из основных абиотических факторов среды, влияющих на поведенческие реакции рыб, является температура. Важная экологическая значимость этого фактора привела к активному изучению поведения рыб в термоградиентных условиях экспериментальных установок и естественной

среды. Первые работы, исходившие из положения о предпочтаемой рыбами температуре как об оптимальном значении этого фактора, преследовали цель определения видовой специфики и возрастных изменений термопреферендуза (В.С.Ивлев, И.И.Мантельман, Г.Л.Шкорбатов). Наибольшее развитие получили работы, выполненные в Институте биологии внутренних вод РАН по изучению терморегуляционного поведения пресноводных рыб (А.Г.Поддубный, В.К.Голованов, В.В.Лапкин, А.М.Свирский). Эти работы позволили сформулировать положение о конечном термопреферендуме как видовом показателе, отражающем значения окончательно избираемой рыбами температуры вне зависимости от условий предварительной акклиматации. Была выяснена возрастная и сезонная динамика избираемых и летальных температур, влияние на эти показатели мотивационного состояния рыб. Определены величины избираемой температуры и особенности распределения и длительности пребывания в различных зонах термоградиента для ряда морских, проходных и пресноводных видов рыб, а также для особей с различной степенью пищевого насыщения (Ю.В.Татьянкин, А.С.Константинов, В.В.Зданович).

## 11. ПОВЕДЕНИЕ РЫБ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ СТАТУС ОСОБИ

### 11.1. Влияние физиологического состояния на поведение рыб

Большое внимание в работах советских исследователей постоянно уделялось выяснению влияния на поведение рыб их физиологического состояния, воздействия целого ряда абиотических и биотических факторов среды. Так, было подробно изучено изменение фоторецепции многих важнейших промысловых рыб в зависимости от стадии зрелости половых продуктов, пола особи, степени накормленности, влияние физиологического состояния рыб на оборонительное, стайное, нерестовое, социальное и другие типы поведения на сохранность условных рефлексов, скорость плавания и

двигательную активность. В наиболее полной мере воздействие абиотических и биотических факторов и физиологического состояния рыб (освещенность, спектральный состав света, прозрачность воды, температура, наличие убежищ и неподвижных ориентиров, тренированность рыб, количество особей в группе, индивидуальные особенности, стадия зрелости, накормленность, присутствие хищника) изучено для реореакции (Д.С.Павлов). Проведен анализ воздействия таких внешних факторов как присутствие хищника, наличия доступной пищи, уровень содержания кислорода в воде на проявление различных форм активности рыб в период заботы о потомстве.

## 11.2. Нейро-эндокринная регуляция поведения рыб

Один из первых вопросов, направленных на изучение нейро-эндокринной регуляции физиологического состояния и поведения рыб связан с развитием исследований по эндокринологии рыб, и в частности, с проблемой гормональной стимуляции созревания рыб методом гипофизарных инъекций (Н.Л.Гербильский). Эти исследования послужили основой для последующего проведения работ о влиянии гормонального статуса организма на миграционную активность рыб (И.А.Баранникова). К сожалению исследования в этой области развиваются медленно. В последние годы начаты исследования по выяснению характера связи между уровнем содержания у рыб гормонов симпато-адреналовой системы – катехоламинов и особенностями социального поведения особи, ее иерархического статуса. Прослежена динамика катехоламинов (L-ДОФА, дофамина, норадреналина и адреналина) в раннем онтогенезе рыб и оценена коррелированность этой динамики с особенностями развития некоторых поведенческих реакций. Выявлена связь между социальным статусом особи и размерами ядер хромаффиновых клеток (И.В.Нечаев, Д.С.Павлов, Ю.А.Лабас). Проведено исследование влияния регуляторных пептидов на высшую нервную деятельность и поведение рыб. Установлено, что пептид дельта-сна улучшает выработку у рыб

условнорефлекторной реакции избегания, оказывает на поведение рыб седативное действие (Н.Е.Лебедева, А.Н.Иноземцев, Е.А.Марусов). Аналогичным действием на условнорефлекторную деятельность рыб обладал и другой нейропептид АКТГ4-7 Про-Гли-Про (Л.В.Витвицкая). Обнаружено, что такие нейропептиды как бомбезин и так называемый пептид летнего оцепенения при внутрицентральном введении изменяют пищевое и терморегуляционное поведение рыб (С.В.Козловский, Ю.В.Пастухов).

### 11.3. Развитие поведения и сенсорных систем рыб в онтогенезе

Заметное место в исследованиях советских ученых занимают работы по изучению процесса формирования поведенческих реакций и органов чувств в онтогенезе рыб. Уже в ранних работах, посвященных исследованию морфо-экологического развития рыб приводились данные о поведении ранней молоди рыб, прежде всего о времени возникновения стайного образа жизни и особенностях стайного поведения, о размерном и возрастном составе стай ранней молоди рыб. Одним из первых подробным образом был изучен процесс становления в онтогенезе рыб органов чувств системы боковой линии и вскрыта роль этой сенсорной системы в поведении рыб. Эти исследования были выполнены Н.Н.Дислером. Им было определено время появления у ряда видов осетровых, лососевых, карповых и окуневых рыб первых рецепторных структур, воспринимающих водные колебания, выяснено количество невромастов и характер их распределения у ранней молоди этих видов рыб. Результаты многолетних исследований возрастных особенностей морфологии органов чувств у рыб различной экологии, выполнявшиеся Н.Н.Дислером начиная с 40-х годов изложены в его крупной монографии, опубликованной в 1960 г. – «Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб». Морфология органов чувств системы боковой линии акуловых рыб посвящена другая монография Н.Н.Дислера, вышедшая в 1977 г.

Были изучены основные закономерности онтогенетического

формирования плавательной способности, особенностей ориентации (оптомоторная реакция и реореакция) у рыб разных экологических групп, проанализирована связь некоторых функциональных показателей движения с изменениями ориентации в онтогенезе (Д.С.Павлов). Прослежены возрастные изменения зрения рыб в связи с особенностями их пищевого и стайного поведения, реакции на свет И.И.Гирса, Ю.Н.Сбикин, Е.А.Бабурина, Л.А.Волкова). В последнее время получены сведения о структурно-функциональном формировании обонятельной сенсорной системы и ее роли в оборонительном и пищевом поведении молоди рыб. Большое внимание уделяется анализу с помощью морфологических методов и поведенческих тест-реакций процессов структурно-функционального развития и другой важнейшей хемосенсорной системы – вкусовой (А.О.Касумян, Г.В.Девицина, А.А.Кажлаев). Выяснение закономерностей формирования поведения в период раннего развития и последующей жизни особей является существенным условием для понимания этого важнейшего биологического процесса и для разработки путей управления им.

#### 11.4. Влияние загрязняющих веществ на поведение и сенсорные системы рыб

В современную эпоху резкого развития индустриального и сельскохозяйственного производства прогрессирует загрязнение водоемов различными химическими соединениями, увеличивается спектр попадающих в водоемы веществ. Многие из них приводят к нарушению функции сенсорных систем и высшей нервной деятельности, на основе которых формируются важнейшие поведенческие реакции рыб. Исследованиями, проведенными главным образом в последние 10-20 лет, было изучено влияние загрязняющих веществ на оптомоторную реакцию рыб, их плавательную способность и функцию зрительного, обонятельного и вкусового анализаторов, на условнорефлекторную деятельность и двигательную активность (Б.А.Флеров, А.О.Касумян, А.С.Лукьянов). В полевых условиях исследованы реакции

предпочтения или избегания пресноводными рыбами солей некоторых тяжелых металлов, детергентов и фенола (Г.Б.Свецявичус). Выяснено действие детергентов, промышленных стоков и низкого рН воды на морфологию обонятельного сенсорного эпителия, чувствительность рыб к запахам и биохимические процессы, лежащие в основе механизмов трансдукции химического сигнала (А.О.Касумян, Н.И.Пащенко, П.А.Гдовский, Н.Н.Ружинская).

## 12. ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ

Работы по генетике поведения рыб осуществлялись по двум основным направлениям. Первое направление связано с изучением характера наследования, изменчивости и генетического отбора по нейробиологическим признакам, проводимым с использованием традиционных методов генетики: селекционного, мутационного и популяционного анализа. В этом направлении принципиально новые результаты были получены в серии работ с применением системы реципрокных скрещиваний близких видов осетровых рыб. Было показано, что скорость обучения и ряд параметров, характеризующих особенности основных нервных процессов в первом поколении, наследуются по материнской линии. По матроклинному типу наследуются также характер пищевого безусловного рефлекса, характер двигательной активности, особенности выбора предпочтаемой температуры и освещенности в раннем онтогенезе (Р.Ю.Касимов, В.В.Пономаренко, В.Г.Маршин).

Вторым перспективным направлением представляется сопоставление поведенческих и нейроморфологических особенностей рыб с характером и интенсивностью функций генома в клетках их центральной нервной системы, оценка адаптивных возможностей центральной нервной системы рыб. Исследования в этом направлении позволили охарактеризовать корреляцию между изменениями функций генетического аппарата в клетках разных отделов мозга и такими поведенческими признаками как уровень ориентированной

активности в «открытом поле», способность к выработке и сохранению условных рефлексов. Были изучены структурные, функциональные и молекулярные характеристики центральной нервной системы рыб, выращенных в экологически различных условиях, выявлена генетическая гетерогенность и определены показатели развития центральной нервной системы у особей, обладающих различным темпом роста. На основании проведенных исследований был предложен ряд тестов, позволяющих оценить нейрофизиологическое развитие нервной системы лососевых и осетровых рыб, выращиваемых на рыбоводных заводах. В качестве критериев для проведения такой оценки предлагаются чувствительность рыб к действию нейротропных веществ, уровень энергетического и нуклеинового обмена (Л.В.Витвицкая, С.И.Никоноров).

## 12. РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

Мантейфель Б.П. 1967а. Изучение поведения рыб в СССР // Поведение и рецепции рыб. М.: Наука. С.3-13.

Мантейфель Б.П. 1967б. Изучение поведения и рецепции рыб в Советском Союзе // Вопросы ихтиологии. Т.7. Вып.5. С.517-525.

Мантейфель Б.П. 1970. Изучение поведения и ориентации рыб в СССР // Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука. С.5-11.

Павлов Д.С., Касумян. 1987. Изучение поведения и рецепции рыб в СССР // Вопросы ихтиологии. Т.27. Вып.5. С.761-770.

Павлов Д.С., Касумян. 1994. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России. Сообщение 1. // Вопросы ихтиологии. Т.34. Вып.4. С.509-525.

Павлов Д.С., Касумян. 1994. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России. Сообщение 2. // Вопросы ихтиологии. Т.34. Вып.5. С.703-718.

Павлов Д.С., Касумян. 1994. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России. Сообщение 3. // Вопросы ихтиологии. Т.34. Вып.6. С.806-815.

### 13. ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыб. М.: Наука. 320 с.
- Бабурина Е.А. 1972. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М.: Наука. 146 с.
- Бараникова И.А. 1975. Функциональные основы миграций рыб // Л.:Наука. 210 с.
- Гирса И.И. 1981. Освещенность и поведение рыб. М.: Наука. 163 с.
- Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Наука. 228 с.
- Дислер Н.Н. 1977. Система органов чувств боковой линии акуловых рыб. М.: Наука. 181 с.
- Ивлев В.С. 1977. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наук. думка. 272 с.
- Мантейфель Б.П. 1980. Экология поведения животных // М.: Наука. 220 с.
- Мантейфель Б.П. 1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных // М.: Наука. 270 с.
- Марти Ю.Ю. 1967. Некоторые итоги изучения миграций рыб советскими ихтиологами // Вопр.ихтиологии. Т.7. Вып.5. С.906-916.
- Марти Ю.С. 1980. Миграции морских рыб. М.: Пищ. пром-сть. 248 с.
- Мочек А.Д. 1987. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука, 267 с.
- Павлов Д.С. 1970. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука. 145 с.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука. 319 с.
- Павлов Д.С. 1986. Миграции рыб во внутренних водоемах и их связь с течениями // Журн. общей биологии. Т.47. № 2. С.173-181.
- Павлов Д.С., Барекян А.Ш., Рининский И.И. и др. 1982. Экологический

способ защиты рыб на повороте струй открытого потока. М.: Наука. 240с.

Павлов Д.С., Костин В.В., Нездолий В.К. и др. 1985. Покатная миграция рыб из различных водоемов с замедленным водообменом. М.:ИЭМЭЖ. 136 с.

Павлов Д.С., Михеев В.Н., Василев М.В., Пехливанов Л.З. 1988. Питание, распределение и миграция молоди рыб из водохранилища «Александр Стамболийский». М.: Наука. 119 с.

Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др. 1981б. Покатная миграция молоди рыб в реках Волге и Или. М.: Наука. 320 с.

Павлов Д.С., Пахоруков А.М. 1983. Биологические основы защиты рыб от попадания в водозабирающие сооружения. М.: Пищ. пром-сть. 264 с.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К. 1988. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат. 222 с.

Протасов В.Р. 1978. Поведение рыб. Механизмы ориентации рыб и их использование в рыболовстве. М.: Пищ.пром-ть. 295 с.

Радаков Д.В. 1972. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука. 174 с.

Романенко Е.В. 1976. Основы статистической биогидродинамики. М.: Наука. 166 с.

Романенко Е.В. 2001. Гидродинамика рыб и дельфинов. М.: Изд-во КМК. 411 с.

Сбикин Ю.Н. 1980. Возрастные изменения зрения рыб в связи с особенностями их поведения. М.: Наука. 86 с.

Шмидт П.Ю. 1936. Миграции рыб. М.; Л.: Госиздат биол. и мед. лит. 326с.

Шмидт П.Ю. 1947. Миграции рыб. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 363 с.

Шулейкин В.В. 1968. Физика моря. М.: Наука. 1083 с.

Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть. 368 с.

Atema J., Fay R.R., Popper A.N., Tavolga W.N. (Eds.) 1988. Sensory biology of aquatic animals. New York: Springer-Verlag. 960 p.

- Godin J.-G. (Ed.) 1997. Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford University Press. 384 p.
- Hara T.J.(Ed.) 1982. Chemoreception in Fishes. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. Com. 433 p.
- Hara T.J. (Ed.) 1992. Fish chemoreception. London: Chapman and Hall. 373 p.
- Kleerekoper H. 1969. Olfaction in fishes Bloomington: Indnana University Press. 22 p.
- Möller P. 1995. Electric fishes: history and behavior. New York: Chapman and Hall.
- Pavlov D.S., Kasumyan A.O. 2000. Patterns and mechanisms of schooling behavior in fish: a review // J. of Ichthyology. V.40. Suppl. 2. P.S163-S231.
- Pitcher T.J.(Ed.). 1986. The behaviour of teleost fishes. London: Croom Helm. 523p.
- Pitcher T.J. (Ed.) 1992. Behaviour of teleost fishes. London: Chapman and Hall. 715 p.

Учебное издание

Павлов Дмитрий Сергеевич  
Касумян Александр Ованесович

Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России

Часть 1

Основные формы поведения рыб

Подписано в печать 17.10.2002.

Формат 60x84/16. Бумага офс. №1.

Печать Ризо. Усл. печ. л. 2,1

Уч.-изд. л. 1,7. Тираж 75 экз. Заказ 461.

Ордена «Знак Почета» Издательство Московского университета.

125009, Москва, ул. Б.Никитская, 5/7.

Отдел печати МГУ.

119992, Москва, Ленинские горы.