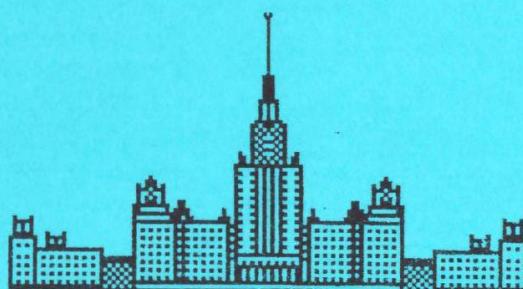


Д.С.Павлов, А.О.Касумян

*Изучение поведения и сенсорных систем  
рыб в России*

Часть 3

Высшая нервная деятельность рыб и прикладные аспекты  
исследований поведения и сенсорных систем



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 3

Высшая нервная деятельность рыб и прикладные аспекты  
исследований поведения и сенсорных систем

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 5-211-04719-2 (Ч.3)

ISBN 5-211-04716-8

© Павлов Д.С.,

Касумян А.О., 2002

## ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Введение	4
2. Высшая нервная деятельность рыб	4
2.1. Обучение и способность к экстраполяции	4
2.2. Опосредованное обучение	6
2.3. Индивидуальная вариабельность в обучении	7
2.4. Ориентировочно-инструментальное поведение	8
3. Структурная и функциональная организация мозга	9
4. Прикладные аспекты исследований поведения	
и сенсорных систем рыб	9
4.1. Общие принципы управления поведением рыб	9
4.2. Рыболовство	11
4.3. Рыбоводство	13
4.4. Рыбозащитные и рыбопропускные сооружения	
и устройства	14
5. Заключение	16
6. Рекомендованная литература	19
7. Дополнительная литература	19

## 1. ВВЕДЕНИЕ

В третьей части пособия излагаются история и основные результаты работ отечественных специалистов в области изучения высшей нервной деятельности рыб – их способности к обучению, подражательному поведению, экстраполяции, к проявлению ориентировочно-инструментального поведения, исследования структурно-функциональной организации мозга рыб. В заключительную часть пособия включены также результаты работ по поведению и сенсорным системам, направленные на разработку общих принципов управления поведением рыб, на решение прикладных задач рыболовства, аквакультуры, охраны и воспроизводства ценных видов.

## 2. ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РЫБ

### 2.1. Обучение и способность к экстраполяции

Многие важнейшие типы поведения рыб основываются на врожденных реакциях, выраженных в равной или близкой степени у особей одного и того же вида независимо от их предшествующего индивидуального опыта. Это относится к различным проявлениям социального, защитного, оборонительного и миграционного поведения, реореакции и оптомоторной реакции, к реакциям рыб на световые, звуковые, химические и сейсмосенсорные естественные сигналы. Вместе с тем наряду с высоким уровнем развития инстинктивных форм поведения, важную роль в формировании высокоадаптивных этологических комплексов у рыб играет индивидуальное обучение особей. Первые работы по изучению способности рыб к обучению проведены в России еще в 20-30-х годах 20 столетия после разработки академиком И.П.Павловым теоретических основ высшей нервной деятельности животных (Ю.П.Фролов). Однако широкие исследования, касающиеся этой проблемы были начаты позже, в 50-е годы, когда наметилось два взаимосвязанных основных

направления в изучение высшей нервной деятельности животных: классическое физиологическое и экологическое. Изучение условнорефлекторной деятельности рыб с физиологических позиций осуществлялось Л.Г.Ворониным, Н.В.Праздниковой, Н.А.Черновой, Р.Ю.Касимовым, Н.Г.Василевской, Н.П.Никитиной и некоторыми другими. Эти исследования позволили разработать целый комплекс точных физиологических методик для выработки у рыб пищевых и оборонительных условных рефлексов на раздражители различной модальности и выяснить характерные для рыб особенности высшей нервной деятельности, отличающие их от более высоко организованных позвоночных животных. Было показано быстрое возникновение у рыб положительного условного рефлекса на все агенты, близкие по своей природе к естественным, продемонстрирована возможность выработки у рыб рефлексов на время, на сложные многокомпонентные раздражители. В опытах О.В.Третьяковой было установлено, что процесс переделки положительных условных рефлексов на одиночные раздражители в отрицательные и наоборот вначале осуществляется у рыб также, как и у высших позвоночных. Оценена способность хищных рыб с разной стратегией пищевого поведения к решению сложных экстраполяционных задач (С.М.Кашин, Л.К.Малинин, Г.Н.Орловский, А.Г.Поддубный).

Параллельно с развитием классических исследований условнорефлекторной деятельности в 60-е годы формируется экологическое направление изучения обучения рыб, начатое работами Г.В.Попова, М.П.Аронова, Е.А.Веселова, И.И.Гирсы, В.В.Герасимова и др. Этими исследователями было показано большое биологическое значение процессов обучения в пищевом и оборонительном поведении рыб и найдены значительные межвидовые различия в обучении, обусловленные экологическими различиями исследуемых видов. В дальнейшем эти положения были конкретизированы В.А.Рекубратским, который выделил у рыб ряд экологических стереотипов пищедобывательного и защитного поведения. Метод выработки условных оборонительных и пищедобывательных рефлексов

активно использовался Г.А.Малюкиной в исследованиях функциональных свойств органов чувств боковой линии рыб. Была определена продолжительность сохранения рыбами условного рефлекса на химические запаховые раздражители (Ю.Б.Мантейфель, В.М.Виноградова).

На созданном теоретическом базисе ранних работ по условно-рефлекторной деятельности было сформировано несколько самостоятельных направлений глубоких долговременных исследований обучения рыб. Эксперименты с четко выраженной рыбохозяйственной направленностью бывали с молодью осетровых и дальневосточных лососевых рыб, в которых были определены скорости выработки оборонительных рефлексов на экспериментальные искусственные раздражители и на хищников, а также проведены сравнения разных групп молоди, в том числе заводских и “диких” рыб, по их способности к обучению (Р.Ю.Касимов, В.Г.Маршин, А.Н.Канидьев).

## 2.2. Опосредованное обучение

Наличие у рыб хорошо выраженного имитационного или подражательного поведения впервые было показано экспериментами, выполненными Е.М.Богомоловой с коллегами в конце 50-х годов. В последующие годы работы в этом направлении интенсивно развивались Т.С.Лещевой, а также А.Ю.Жуйковым, В.В.Герасимовым и Н.В.Праздниковой. Были исследованы различные аспекты опосредованного обучения рыб, особое внимание при этом уделялось выяснению влияния на способность к обучению возраста молоди рыб. Было установлено, что эта способность возникает и быстро усиливается начиная с момента перехода молоди к стайному образу жизни. Как показали опыты, возможность опосредованного обучения у рыб в первую очередь зависит от степени стайности и является одним из ее показателей – у нестайных рыб подражание было либо минимальным, либо отсутствовало полностью, а опосредованное обучение у таких видов

практически не наблюдалось. Была исследована зависимость проявления безусловного имитационного рефлекса от количественного соотношения имитирующих (так называемых рыб-”актеров”) и подражающих (рыб-”зрителей”) особей в реагирующей группе рыб. Большое внимание было уделено выяснению характера воздействия на условно-рефлекторную деятельность рыб такого сильного абиотического фактора, как температура воды. Для ряда видов рыб были установлены границы температурного диапазона оптимума условно-рефлекторной деятельности рыб. Установлено, что при температуре близкой к границам этого диапазона время выработки условных рефлексов увеличивается; показано также, что кратковременные перепады температуры воды, с которыми рыбы могут сталкиваться в природе, не затормаживают выработанных ранее условных рефлексов.

### 2.3. Индивидуальная вариабельность в обучении

В 80-е годы 20 столетия усилиями ряда исследователей были изучены внутривидовые (индивидуальные) различия в обучении рыб. Наиболее детально этот вопрос рассматривался А.Ю.Жуковым с использованием различных экспериментальных методов. Было обнаружено, что одновозрастные особи одного и того же вида могут сильно различаться по способности к обучению. Разнокачественность особей выражается не только в разной длительности стадий обучения, но и в различиях в поведении рыб во время обучения. Проявление особью того или иного типа обучаемости зависит от сложности предъявляемой задачи. Сравнительное изучение дикой молоди рыб и молоди, выращенной на рыбоводных заводах, показало, что эти две группы рыб существенно различаются по способности к обучению. Прямые наблюдения, проведенные в естественных водоемах, позволили установить, что заводская молодь со слабо выраженной способностью к обучению истребляется хищником уже впервые дни после выпуска. На основании проведенных исследований был разработан метод, позволяющий получать заводскую молодь

рыб с более развитой нервной системой. Этот метод направлен на привлечение выращиваемой молоди в зону с повышенной скоростью потока, провоцирование социальных взаимодействий и обогащению среды обитания молоди зрительными, тактильными и гидродинамическими раздражителями. Использование этого метода позволило стимулировать развитие центральной нервной системы у заводской молоди до уровня, характерного для дикой молоди.

Дальнейшее развитие этих работ позволило обнаружить, что разные линии рыб могут различаться по обучаемости, а также провести сравнительный анализ между обучаемостью рыб и их поведением. Было установлено существование положительной связи между обучаемостью и агрессивным и исследовательским поведением рыб, их двигательной активностью.

#### 2.4. Ориентировочно-инструментальное поведение

Исследования ряда авторов связаны с изучением ориентировочно-инструментального поведения и использованием этого феномена для выяснения функциональных особенностей сенсорных систем и разработки способов активного управления поведением рыб. Ориентировочно-инструментальное поведение воспроизводится при возникновении положительной или отрицательной обратной связи между уровнем фонового сигнала и поведенческой реакцией рыб. Разрушение ассоциации происходит за то же время, как и ее установление – 15-80 секунд. Возможность такого обучения рыб доказана экспериментально при использовании стимулов различной модальности – электрических, световых, звуковых, химических (Б.В.Солуха, Ю.Б.Мантейфель, В.М.Виноградова).

### 3. СТРУКТУРНАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МОЗГА

Вопросы морфологической и функциональной организации мозга рыб рассматривались в работах многих отечественных специалистов. В ранних исследованиях большое внимание было уделено выяснению зависимости строения мозга рыб, степени морфологической выраженности его отдельных структур от экологии вида, образа жизни, особенностей поведения, в частности, пищедобывающего (Р.Я.Брагинская, Е.Н.Павловский, М.Н.Курепина, А.Н.Световидов, Г.А.Малюкина, М.Ф.Никитенко, Е.Н.Дмитриева). Это направление исследований было продолжено и в последующие годы Ю.Н.Сбикиным, Н.А.Мягковым, Г.В.Девициной, С.И.Никоноровым. На примере отдельных видов было прослежено формирование морфологии мозговых структур в онтогенезе, рассмотрены эволюционные аспекты структурной и функциональной организации мозга рыб (А.И.Карамян). С помощью современных экспериментальных методов анализировались тонкие морфо-физиологические особенности мозга рыб, связи между его отдельными структурами и с периферическими отделами различных анализаторных систем (Н.П.Веселкин, Д.К.Обухов, В.И.Гусельников, С.И.Никоноров, Б.В.Логинов, Н.А.Ходорковская).

### 4. ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОВЕДЕНИЯ И СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ РЫБ

#### 4.1. Общие принципы управления поведением рыб

Исследование различных форм поведения рыб, детальный анализ их поведенческих реакций на различные стимулы позволили Д.С.Павлову разработать общие принципы управления поведением рыб. “Пассивный” принцип управления предполагает использование знаний о поведении рыб в их естественной обстановке – знаний о пространственно-временном

распределении рыб, их миграционных путях, знаний о закономерностях пищевого, полового, стайного и других форм поведения и др. Порой именно этих знаний бывает совершенно достаточно для решения конкретных задач по организации лова и разведки рыб, привлечения рыб в рыбоходы или предотвращения попадания их в водозаборные сооружения. “Активный” принцип управления поведением рыб заключается прежде всего в использовании раздражителей различной природы для стимуляции необходимых поведенческих реакций или создания условий для их проявления.

На основе большого многолетнего экспериментального материала по изучению реореакции и оптомоторной реакции рыб Д.С.Павловым были определены пять разных групп активных способов управления поведением рыб в потоке воды. Первая группа объединяет приемы, использующие особенности ориентации рыб в потоке. Они связаны с созданием определенных условий для улучшения или ухудшения (в зависимости от конкретных целей) условий ориентации рыб, что приводит соответственно к усилению движения рыб против течения или к их сносу. Вторая группа заключается в регулировании соотношения между плавательной способностью рыб и скоростью потока, что также может быть использовано как для обеспечения движения рыб против течения (например, выбор оптимальных скоростей при привлечении рыб в рыбопропускные сооружения), так и для их сноса (применение рыбозащитных устройств, лов рыб и др.). Третья группа связана с созданием реоградиентных условий, при помощи которых рыбы направляются, концентрируются идерживаются в определенных участках потока. Четвертая группа объединяет приемы, связанные с использованием различных раздражителей (свет, звук, электроток, механические раздражители и др.) для изменения трасс движения рыб. Пятая, пока еще наименее разработанная группа способов связана с формированием того физиологического состояния рыб, которое приводит к проявлению ими необходимых поведенческих реакций в потоке. К этим способам относится возможность эндокринной регуляции поведения или перевода рыб в требуемое мотивационное состояние, например, голода.

Успешная разработка или применение способов управления поведением возможны при обязательном их соответствии экологическим особенностям и физиологическому состоянию рыб.

#### 4.2. Рыболовство

Как указывалось выше, одной из причин, обусловивших развитие работ по поведению рыб, была необходимость совершенствования промысловой разведки, техники и тактики рыболовства. В 1925-1948 гг. различные аспекты этой проблемы разрабатывались под руководством И.И.Месяцева, М.П.Сомова, Н.А.Маслова, Ю.Ю.Марти. В последующие годы в работах участвовали Б.П.Мантейфель, Д.В.Радаков, О.Н.Киселев, С.Г.Зуссер, Н.Е.Асланова, К.Г.Константинов, В.Р.Протасов, А.К.Токарев и др. Предложенные в результате этих исследований элементы методики краткосрочного прогнозирования, основанные на учете закономерностей поведения в связи с факторами внешней среды и до настоящего времени используются в промысловой разведке.

Детальные подводные наблюдения за поведением рыб позволили выделить отдельные группы видов рыб, отличающиеся по стереотипу поведения в зоне действия различных орудий лова, оценить минимальные дистанции реагирования, траектории и скорости плавания рыб в зоне облова (Л.И.Серебров, В.К.Коротков, А.С.Кузьмина, М.П.Аронов, Б.В.Выскребенцев, А.В.Орлов, М.Л.Заферман). Все это дало возможность уточнить уловистость ряда орудий лова, понять их работу и внести целый ряд полезных конструктивных изменений. Исследования в этом направлении были продолжены в последнее время с траалами и сетями, предназначенными для лова молоди массовых пресноводных рыб. Была определена зависимость уловистости орудий от площади их устья, предложены рекомендации по методам проведения лова, исследована способность рыб образовывать условные оборонительные рефлексы избегания активных орудий лова

(Д.С.Павлов, А.И.Пьянов, А.Ю.Жуйков). О широком спектре конкретных задач и научных разработок, осуществленных в этом направлении, дают представление материалы Всесоюзной конференции по вопросам изучения поведения рыб в связи с техникой промысла (1968), Симпозиума по изучению поведения рыб в связи с совершенствованием техники их лова (1974), Всесоюзной конференции “Поведение рыб в связи с техникой рыболовства и организацией марикультуры”(1980) и Научно-технического совещания по “Использованию физических раздражителей в целях развития морского рыбного промысла”(1982).

В связи с ростом масштабов применения электрических полей в рыболовстве (электролова) в нашей стране в 60-70-х годах прошлого века интенсивно проводились исследования последствий применения орудий лова этого типа, и в первую очередь морского электротрала, на ряд поведенческих и иных параметров рыб, определялись опасные и пороговые дозы однородных полей импульсного, переменного и постоянного токов, воздействие на высшую нервную деятельность рыб, условные пищевые рефлексы. Изучалось воздействие неоднородных электрических полей. Большое внимание уделялось вопросу о последействии электрического тока на рыб. Для большого числа рыб определен порог анодной реакции, показано, что наличие анодной реакции тесно связано с подвижностью рыб (В.А.Шентяков, Г.П.Данюлите, Л.А.Балаев).

Для решения многих практических задач, связанных с промыслом рыб были использованы не только данные о воздействии электрических полей на рыб, но и многие другие сведения и закономерности, полученные при изучении поведенческих реакций и физиологии сенсорных систем. Так, результаты экспериментов и наблюдений за стайным поведением рыб, вертикальными (суточными), сезонными и нерестовыми миграциями массовых океанических видов, сведения по влиянию различных факторов среды на их поведение и распределение были использованы для разработки новых или совершенствования существующих методов промысловой разведки, поиска скоплений рыб и прогнозирования возможных путей их перемещения

(Ю.Б.Юдович, А.А.Барал). Знания особенностей поведения рыб в световых и акустических полях, зависимость этого поведения от возраста и физиологического состояния особей, детальный анализ поведенческих реакций рыб на орудия лова позволили создать теорию управления объектом лова, оптимизировать способы и орудия лова, поднять их уловистость (И.В.Никоноров, В.К.Коротков, А.С.Кузьмина, В.Н.Мельников, А.Г.Гусар, Б.Я.Виленкин, Л.А.Воловова).

#### 4.3. Рыбоводство

Весьма перспективны с точки зрения решения сложного комплекса проблем, связанных с кормлением рыб – объектов аквакультуры, являются активно ведущиеся в последние годы работы по оценке хеморецепторных свойств существующих кормов и их отдельных компонентов и поиску высокоэффективных вкусовых и обонятельных пищевых стимуляторов, которые могут быть использованы для улучшения хеморецепторных качеств искусственных кормов придания им большей привлекательности для выращиваемых рыб, особенно ранней молоди (А.О.Касумян). Успешное решение этих задач может быть достигнуто и благодаря целенаправленной коррекции рецептуры искусственных кормов рыб за счет исключения из их состава тех компонентов, которые обладают отталкивающими рыб вкусовыми и запаховыми свойствами и замены этих компонентов на ингредиенты, близкие по питательным свойствам, но обладающие привлекательными для рыб вкусом и запахом. Оптимизация потребления рыбами искусственных кормов достигается при использовании элементов обучения с применением автокормушек (В.В.Лавровский, В.М.Амелютин).

Рассмотрены возможности применения в рыбоводстве биотелеметрии, электростимуляции и электронаркоза производителей при взятии у них половых продуктов, использования электрических полей для отлова рыб в прудах, применения акустических сигналов для управления поведением рыб

при пастбищном выращивании (А.Г.Гусар, Б.Я.Виленкин, Л.А.Воловова, А.Ю.Жуйков).

В связи с необходимостью повышения выживаемости искусственно выращенной на рыбоводных предприятиях молоди ценных видов рыб после выпуска в естественные водоемы проводятся исследования по определению продолжительности адаптации молоди к новым условиям обитания, динамики выедания ее хищниками, особенностям покатной миграции, сравнению дикой и заводской молоди по способности к обучению и некоторым другим особенностям поведения (Д.С.Павлов, Р.П.Ходоревская, Р.Ю.Касимов, Э.Л.Бакштанский, Ю.А.Шустов, А.Е.Веселов, И.Л.Щуров, Ю.А.Смирнов, Л.В.Витвичская, С.И.Никоноров). Предпринимались попытки обучения молоди перед выпуском, ведутся поиски критериев для отбора наиболее жизнестойких и приспособленных особей, а также разрабатываются методики стимуляции развития центральной нервной системы выращиваемых рыб (А.Ю.Жуйков, Т.С.Лещева).

Бионическое моделирование электроориентационных и электрокоммуникационных систем рыб позволило разработать некоторые технические решения, использование которых направлено на повышение естественного воспроизводства ценных видов рыб. Так, например, разработан и испытан макет электромагнитного (импедансометрического) устройства для определения направления движения и подсчета числа производителей кеты, заходящих в нерестовые реки (В.М.Ольшанский).

#### 4.4. Рыбозащитные и рыбопропускные сооружения и устройства

Детальные знания о закономерностях поведения рыб в потоке воды послужили основой для разработки принципов и способов защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения – экологических, поведенческих и физических (Д.С.Павлов). Экологический принцип основан на использовании закономерностей, связанных с образом жизни рыб и особенностями их

попадания в водозаборные сооружения. Поведенческий принцип основан на использовании реакций рыб на те или иные раздражители (свет, звук, электрическое поле, сетчатое полотно и др.). Физический принцип связан с задержкой рыб с помощью механических преград, использованием разницы плотности воды и рыб и т.п. Физические способы защиты рыб разработаны еще весьма слабо. Экологические способы, направленные на предотвращение попадания рыб в зону действия водозаборных сооружений могут быть высокоэффективными. Как показывает практика, применение экологических способов защиты в ряде случаев позволяет эксплуатировать водозаборы без применения специальных рыбозащитных устройств, поэтому экологические способы обладают чрезвычайно большими потенциальными возможностями. Однако в некоторых случаях экологическими способами нельзя предотвратить попадание рыб в водозаборные устройства. Для защиты рыб уже попавших в эту зону должны использоваться специальные рыбозащитные устройства различного типа. Разработка и эффективность применения таких рыбозащитных устройств у нас в стране стало возможным благодаря фундаментальным научным исследованиям, проведенным ИПЭЭ РАН в содружестве с другими организациями – Гидропроектом, Главрыбводом Комитета по рыболовству, Институтом биологии внутренних вод РАН, Тверским политехническим институтом и др. (Д.С.Павлов, А.И.Лупандин, В.В.Костин, А.М.Пахоруков, М.А.Скоробогатов, А.Ш.Барекян, Л.Г.Штаф, Б.С.Малеванчик, и.В.Никоноров). Созданные в результате этого содружества принципиально новые по эффективности рыбопропускные сооружения и рыбозащитные устройства позволяют сохранить естественное воспроизводство рыб в условиях широкомасштабного гидротехнического строительства. Многие из этих сооружений и устройств реально используются на практике уже в течение ряда лет. Эффективная работа рыбозащитных и рыбопропускных сооружений обеспечила резкое сокращение массовой гибели покатной молоди рыб из-за выноса в оросительные и ирригационные каналы и системы, а также к повышению числа мигрирующих вверх по течению реки производителей,

попадающих в верхние бьефы плотин через рыбоходы. Интенсивные исследования по совершенствованию принципов рыбозащиты и работы конкретных рыбопропускных сооружений продолжаются и в настоящее время (Д.С.Павлов, А.И.Лупандин, В.В.Костин). Последняя крупная монография, содержащая результаты этих исследований, опубликована в 1999 году – «Покатная миграция рыб через плотины ГЭС».

На основании данных о воздействии на поведение рыб электрических и акустических раздражителей разрабатываются способы отпугивания рыб из зоны гидротехнических работ, связанных с применением сильных подводных взрывов. Созданы специальные электрорыбозаградители, препятствующие заходу рыб в опасные для них участки водоемов. Для этих же целей предлагается использование так называемых воздушнопузырьковых завес, которые для ряда видов являются непреодолимыми барьерами (В.Р.Протасов, П.Б.Богатырев, Е.Х.Векилов, М.И.Балашканд, Ю.А.Кузнецов).

Проводились работы по изучению влияния электрических полей, создаваемых высоковольтными линиями электропередач на миграции осетровых рыб. Цель работ – выработка рекомендаций по уменьшению негативных последствий для рыб от строительства новых линий электропередач повышенной мощности (А.Г.Поддубный, Л.К.Малинин). Выполнялись работы по изучению поведенческих реакций рыб на электрические токовые поля геомагнитного происхождения в связи с прогнозированием землетрясений (В.М.Муравейко, А.Д.Саблин-Яворский, А.Я.Сидорин).

## 5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В рамках учебного пособия невозможно достаточно полно представить весь спектр направлений работ и результатов, полученных отечественными исследователями в такой интенсивно разрабатываемой области как поведение и сенсорные системы рыб. В настоящем пособии нашла отражение лишь часть –

на наш взгляд, наиболее интересная и важная с научной и прикладной точек зрения – тех результатов, которые были получены в России и в некоторых других республиках бывшего СССР за более чем полувековой период. При подготовке пособия основное внимание было уделено работам, выполненным преимущественно в последние 10-20 лет. Вместе с тем в большинстве разделов сделана попытка хотя бы кратко отразить историю и преемственность в развитии этих исследований.

Внимание к исследованиям поведения и рецепции рыб в России постоянно поддерживалось на высоком уровне, что определялось прежде всего общей динамикой развития биологии, в частности, зоологии, и тем повышенным интересом к проблемам высшей нервной деятельности и этологии животных, вызванным классическими работами И.В.Павлова, К. Фриша, К.Лоренца, Н.Тинбергена и других крупных ученых, возможностью использования данных, полученных на рыбах для создания фундаментальных теоретических обобщений о механизмах адаптаций и путях эволюции поведения животных в целом.

Вместе с тем интенсивность развития отдельных направлений поведения и рецепции рыб в нашей стране не оставалась постоянной и в разные годы была разной, что во многих случаях было обусловлено потребностями практики, возникновением необходимости решения тех или иных конкретных прикладных проблем или задач, связанных с рыболовством, промразведкой, совершенствованием орудий и способов лова рыб, предотвращением попадания рыб в водозаборные устройства, разработкой рыбоходов и т.п. Решение подобного рода рыбохозяйственных задач как правило инициировало проведение широких комплексных ихтиологических исследований, важной составной частью которых являлось выяснение биологических основ и механизмов проявления поведенческих реакций, структуры и функции сенсорных систем. Периоды проведения интенсивных исследований тех или иных направлений поведения и рецепции рыб были тесно связаны с именами крупных талантливых ученых, сформировавших научные коллектизы. В 50-60-

е годы в нашей стране активно разрабатывались проблемы стайного поведения рыб, поведенческих адаптаций, регулирующих взаимоотношения в системе хищник-жертва у рыб, много внимания уделялось изучению гидродинамических характеристик рыб, структуры и функционирования органов зрения, боковой линии, слуха. В последующие годы большое развитие получили исследования поведения рыб в потоке воды, социальных взаимоотношений, ориентации рыб, реакций на свет. В последнее десятилетие наиболее интенсивно разрабатываются вопросы, связанные с миграционным поведением рыб, выяснением этологической структуры сообществ рыб, пространственным распределением в водоемах, изучением химической и электрической сигнализации и структурно-функциональной организации сенсорных систем. Наблюдается смещение интересов исследователей от описания феноменологии поведенческих актов или реакций к изучению механизмов поведения, этологической структуры сообществ рыб, внутри- и межвидовых коммуникационных отношений. Следует подчеркнуть, что в большинстве случаев исследование общих закономерностей поведения и рецепции рыб тесно связано с изучением видовой, популяционной и экологической специфики поведенческих реакций, морфологии и функции сенсорных систем, что является несомненным и важным достоинством исследований отечественных специалистов.

К сожалению в настоящее время совершенно отчетливо проявляется тенденция к сокращению объема работ по поведению и рецепции рыб в России. Во многих научных учреждениях, особенно относящихся к системе Комитета по рыболовству Российской специализированные научные подразделения и исследовательские группы либо сокращены либо ликвидированы. Это привело к полной потере отдельных направлений исследований, вынужденной переориентации специалистов.

## 6. 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.

## 7. ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Балашканд М.И., Векилов Э.Х., Ловля С.А., Протасов В.Р., Рудаковский Л.Г. 1980. Новые источники сейсморазведки, безопасные для ихтиофауны. М.: Наука. 77 с.

Биотелеметрия рыб. Методическое руководство. 1993. Ред. Д.С. Павлов, А.Г.Поддубный. М. 82 с.

Воронин Л.Г. 1977. Эволюция высшей нервной деятельности: Очерки. М.: Наука. 127 с.

Гусар А.Г., Виленкин Б.Я., Воловова Л.А.и др. 1988. Физические поля в рыбоводстве. М.: Агропромиздат. 78 с.

Гусельников В.И., Логинов Б.В. 1976. Зрительный анализатор рыб. М.: Изд-во МГУ. 151 с.

Карамян А.И. 1976. Эволюция конечного мозга животных. Л.: Наука. 252 с.

Касимов Р.Ю. 1980. Сравнительная характеристика поведения дикой и заводской молоди в раннем онтогенезе. Баку: Элм. 136 с.

Коротков В.К., Кузьмина А.С. 1972. Трал, поведение объекта лова и подводные наблюдения за ним. М.: Пищ. пром-ть. 269 с.

Лещева Т.С., Жуйков А.Ю. 1989. Обучение рыб. М.: Наука. 109 с.

Малеванчик Б.С., Никоноров И.В. 1984. Рыбопропускные и рыбозащитные сооружения. М.: Лег. и пищ. Пром-сть. 256 с.

Мельников В.Н. 1973. Биофизические основы промышленного рыболовства. М.: Пищ. пром-сть. 389 с.

Мельников В.Н. 1975. Основы управления объектом лова. М.: Пищ. пром-сть. 358 с.

Муравейко В.М. 1988. Электросенсорные системы животных. Апатиты. 106 с.

Мягков Н.А. 1977. Две формы головного мозга акул, обусловленные их экологией // Журн.общей биологии. Т.38. № 2. С.305-309.

Никитенко М.Ф. 1964. О различиях в строении головного мозга некоторых рыб в связи с образом жизни // Вопр.ихтиол. Т.4. Вып.1. С.34-44.

Никоноров И.В. 1973. Взаимодействие орудий лова со скоплениями рыб. М.: Пищ. пром-сть. 235 с.

Ольшанский В.М. 1990. Бионическое моделирование электросистем слабоэлектрических рыб. М.: Наука. 208 с.

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука. 319 с.

Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 1999. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука. 255 с.

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

Праздникова Н.В. 1970. Высшая нервная деятельность рыб //

Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука. С.36-68.

Протасов В.Р., Богатырев П.Б., Векилов Э.Х. 1982а. Способы сохранения ихтиофауны при различных видах подводных работ. М.: Лег.и пищ.пром-сть. 87 с.

Сидорин А.Я. 1992. Предвестники землетрясений. М.: Наука. 192 с.

Юдович Ю.Б., Барал А.А. 1968. Промысловая разведка рыбы. М.: Пищ.пром-сть. 303 с.

Учебное издание

Павлов Дмитрий Сергеевич  
Касумян Александр Ованесович

Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России

Часть 3

Высшая нервная деятельность рыб

и прикладные аспекты исследований поведения и сенсорных систем

Подписано в печать 17.10.2002.

Формат 60x84/16. Бумага офс. №1.

Печать Ризо. Усл. печ. л. 1,3.

Уч.-изд. л. 1,1. Тираж 75 экз. Заказ 462.

Ордена «Знак Почета» Издательство Московского университета.

125009, Москва, ул. Б.Никитская, 5/7.

Отдел печати МГУ.

119992, Москва, Ленинские горы.