

Д.С.Павлов, А.О.Касумян

Стайное поведение рыб



Издательство Московского университета
2003

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

Д.С.Павлов, А.О.Касумян

Стайное поведение рыб

Учебное пособие к курсу лекций
«Поведение рыб»

Издательство Московского университета
2003

УДК 597

ББК 28.693.32

П 12

Издание осуществлено в авторской редакции при поддержке Программы
“Ведущие научные школы”, грант №НШ-1334.2003.4

ISBN 5-211-06023-7

© Павлов Д.С.,
Касумян А.О., 2003

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Введение
2. Понятия "скопление", "группа", "стая", "косяк"
3. Распространение стайного образа жизни среди рыб
4. Размеры, форма и численность стай
 - 4.1. Размеры стай
 - 4.2. Форма стай
 - 4.3. Число рыб в стаях
5. Размерный и видовой состав стай
 - 5.1. Размерный состав
 - 5.2. Видовой состав
6. Внутренняя структура стай
 - 6.1. Расположение рыб в стаях
 - 6.2. Плотность стай
 - 6.3. Внутристайные группировки
 - 6.4. Пространственные предпочтения в стаях
7. Сенсорные основы стайного поведения
 - 7.1. Зрение
 - 7.2. Незрительные сенсорные системы
 - 7.3. Центральная нервная система
8. Суточная динамика стайного поведения
9. Непостоянство состава стай
10. Механизмы стайного поведения
 - 10.1. Взаимное привлечение рыб друг к другу
 - 10.2. Имитационное поведение
 - 10.3. Оптомоторная реакция
11. Окраска стайных рыб и ее сигнальное значение
12. Эквипотенциальность и лидерство в стаях
13. Механизмы реализации поведенческого ответа стаи

14. Значение стайного поведения
 - 14.1. Гидродинамические преимущества стаи
 - 14.2. Защитная функция стаи
 - 14.2.1. Защитные поведенческие адаптации стайных рыб
 - 14.2.2. Уязвимость стайных рыб для хищников
 - 14.2.3. Защитное поведение стаи и освещенность
 - 14.3. Стайное поведение и питание рыб
 - 14.4. Стайный образ жизни и миграционное поведение
 - 14.5. Условнорефлекторный фонд стаи
15. Формирование стайного поведения в онтогенезе
 - 15.1. Сроки перехода к стайному образу жизни
 - 15.2. Размерная и видовая неоднородность стай молоди
16. Факторы среды и физиологический статус особи
 - 16.1. Абиотические факторы
 - 16.2. Биотические факторы
 - 16.3. Загрязняющие вещества
17. Эволюция стайного поведения
18. Прикладные аспекты изучения стайного поведения
19. Заключение
20. Рекомендованная литература
21. Дополнительная литература

1. ВВЕДЕНИЕ

Многие рыбы практически всю жизнь или ее большую часть проводят в составе объединений, в которых внутренняя организация и форма взаимоотношений между членами различаются и зависят от видовой принадлежности рыб, их образа жизни, возраста, мотивационного состояния, от многих биотических и абиотических факторов среды. Контакты и взаимодействия между особями, находящимися в объединениях реализуются в различных поведенческих реакциях, которые относят к социальному типу поведения. Социальное поведение – понятие комплексное и включает в себя такие сложно организованные формы как стайное, групповое, репродуктивное, родительское, территориальное и некоторые другие. Все они отражают важнейшие особенности биологии рыб, их общую стратегию использования пространства, пищевых ресурсов, защиты от хищников, репродукции и многие другие. К наиболее распространенной среди рыб форме социального поведения, присущей большому числу видов, принадлежит стайное поведение. Объединение рыб в высокоинтегрированные надорганизменные системы – стаи, приводит к формированию качественно иного поведения, отличающегося от поведения составляющих ее отдельных особей. Биологическое значение стайности чрезвычайно велико и имеет непосредственное отношение к реализации рыбами разнообразных жизненных функций.

Стай рыб характеризуются тесной взаимосвязью между отдельными особями и взаимообусловленностью их поведения. Компактные стаи, в которых все рыбы имеют единую ориентацию и проявляют высокую согласованность действий, как правило, легко выявляются, и отнесение этой формы поведения к стайному поведению в большинстве случаев не представляет значительной сложности. Вместе с тем, стайность как

биологическое явление характеризуется высокой лабильностью и пластичностью. В силу этого внешние проявления стайного образа жизни, его значение и особенности могут существенно различаться не только у различных видов рыб, но и у представителей одного и того же вида, имеющих разные возраст и размеры тела, отличающихся по физиологическому состоянию, занятых отправлением различных жизненных функций (питание, отдых) и т.п. Стайное поведение в большой степени зависит также и от внешних факторов окружающей среды – освещенности, наличия течения, типа биотопа, присутствия хищников. Все это позволяет говорить о существовании определенной совокупности форм стайного поведения, сменяющих одну другую в зависимости от изменения возраста и физиологического статуса рыб или в связи со сменой ими биотопа и вида деятельности, изменения условий окружающей среды и многое другое.

В нашей стране изучение стайного поведения рыб долгое время было приоритетным направлением работ многих отечественных ихтиологов, внесших значительный вклад в разработку этой проблемы – Д.В.Радакова, Б.П.Мандейфеля, Г.В.Никольского, Н.В.Лебедева, В.В.Герасимова, И.И.Месяцева, Ю.Ю.Марти и многих других. Монография Д.В.Радакова «Стайность рыб как экологическое явление» (1972), почти сразу же переведенная на английский язык, до настоящего времени входит в число наиболее часто цитируемых работ и служит настольной книгой специалистов, занимающихся проблемами поведения рыб и других групп животных. Внимание к вопросам стайного поведения весьма высоко и среди зарубежных ученых, ежегодно в мире выходит из печати большое число статей, представляющих результаты экспериментальных и полевых исследований стайного поведения рыб.

2. ПОНЯТИЯ "СКОПЛЕНИЕ", "ГРУППА", "СТАЯ", "КОСЯК"

В связи со значительным разнообразием внешнего проявления рыбами стайного поведения долгое время термин "стая" не имел общепринятого определения. Международная конференция по поведению рыб, состоявшаяся в 1967 году в Бергене (Норвегия) своим специальным решением предложила авторам, использующим этот термин, указывать во избежание путаницы, какой смысл в каждом конкретном случае ими вкладывается в понятие "стая". Такое решение было вызвано тем, что в качестве основного критерия стайного поведения разными исследователями использовались частные проявления или свойства стаи, которые различаются у разных видов или изменяются в зависимости от возраста, состояния или условий обитания рыб. К сожалению, терминологическая путаница в определенной степени сохраняется и до настоящего времени.

В большинстве случаев под стаей понимается лишь одна форма проявления стайного поведения, когда особи, составляющие стаю, ориентированы строго в одном направлении, располагаются на определенном расстоянии друг от друга, а стая сохраняет свое единство во время перемещений. Основным признаком такого поведения считается единая ориентация рыб и синхронизация плавания. Эта форма поведения рыб получила в зарубежной литературе название «schooling», а состояние групповой объединенности – «school». Некоторыми авторами в качестве главного признака стайного образа жизни принимается такой функциональный критерий как способность рыб проявлять взаимное привлечение друг к другу, что позволяет им не терять связь между собой и сохранять стаю.

Существующая путаница в терминологии в значительной мере связана с нечетким разделением понятий стая, скопление и группа. Скопление представляет собой пространственную агрегацию, образованную рыбами, привлеченными тем или иным аттрактивным стимулом – пищевым,

температурным, световым, запаховым и т.п. Объединение особей в скопления, происходит индивидуально, т.е. независимо друг от друга. В скоплениях рыбы не только не проявляют заметного привлечения друг к другу, но у них отсутствует также единая ориентация и согласованность в ответах на внешние раздражители. Скопления не имеют внутренней структуры, входящие в них рыбы не объединены выполнением какой-либо определенной функции. Плотность рыб в скоплениях, как правило, ниже, чем в стаях. Примером скоплений могут служить рыхлые группировки рыб, образующиеся ночью после распадения стай. Скопления могут формироваться и без определенной связи со стайным поведением, например объединения, формируемые ранней, еще не стайной молодью многих карповых рыб. Такие объединения в отечественной литературе называют "облачком". В искусственных условиях скопления образуют еще не начавшие питаться предличинки осетровых рыб, которые собираются на дне бассейнов в плотные "рои". Образование таких скоплений в искусственных условиях происходит благодаря врожденному отрицательному отношению к свету и положительному тигморефлексу, присущих молоди осетровых рыб этого возраста. В природных водоемах подобные скопления не образуются.

В зарубежной литературе значение термина "скопление" (shoal) значительно шире термина "стая" (school), под ним понимают пространственные объединения особей, между которыми возможны различные формы социальных взаимодействий, в том числе и типично стайные с единой ориентацией особей и согласованными двигательными ответами на внешние стимулы, например, переходные состояния стаи, возникающие при задержке рыб для питания или отдыха. Из-за такого весьма условного подразделения пространственных объединений рыб на скопления и стаи, когда перемещающуюся стаю после кратковременной остановки для питания называют скоплением, возникает путаница и нечеткость в использовании терминов. Существуют примеры, когда для обозначения поведения одного и

того же вида рыб в стандартных условиях разные авторы используют разные термины.

Определение **стай**, отражающее ее биологическую сущность, сформулировано Д.В.Радаковым (1972, с.5): “стая рыб это временная группа особей обычно одного вида, которые находятся (все или большей частью) в одной фазе жизненного цикла, активно поддерживают взаимный контакт и проявляют или могут проявить в любой момент организованность действий, биологически полезную, как правило, для всех особей данной группы. Внешний облик стаи может часто и сильно изменяться в зависимости от состояния рыб и условий, в которых они находятся”. Именно такого взгляда на стайность как на сложный и многогранный биологический феномен, в котором реализуется вся совокупность возможных форм проявления стайного поведения и следует придерживаться. Определение стаи, сформулированное после рассмотрения основных признаков стайного поведения и механизмов его проявления, приведено в конце настоящего пособия (см. раздел 19).

Стайное поведение представляет собой частный случай группового поведения. Под **группой** понимают не только стаи, но и другие типы объединений, которые существуют, как правило, более продолжительное время и в которых между особями складываются различные формы взаимоотношений – от репродуктивных и внутрисемейных и до иерархических со сложной системой внутригруппового доминирования и подчиненности.

В отечественных публикациях можно встретить также понятия "**косяк**" и "**промышленное скопление**". Первый из них идентичен термину "стая" и используется преимущественно в рыбохозяйственной литературе для обозначения крупных стай промысловых рыб. Под промысловым скоплением понимают совместное нахождение многих стай рыб на ограниченной акватории, облавливание которой может дать промысловый улов. Промысловое скопление не имеет какой-либо структуры, а образующие его стаи независимы друг от друга.

3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ СТАЙНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ СРЕДИ РЫБ

Стайный образ жизни представлен у рыб достаточно широко. Он присущ большому числу видов, различающихся по систематическому положению и экологии, населяющих различные типы морских и пресноводных водоемов, расположенных как в высоких, так и в низких широтах. Стайное поведение проявляют ранняя молодь и половозрелые особи, мирные и хищные рыбы, обитатели морских и пресных вод. В наибольшей мере стайное поведение выражено у пелагических рыб открытых пространств, у рыб, совершающих сезонные, нерестовые или иные типы миграций. Стайные виды встречаются и среди донных кочевых рыб прибрежий, таких как представители семейства султанковых (Mullidae), предпочитающих протяженный монотонный рельеф песчаного дна, лишенный каких-либо укрытий. По ориентировочным оценкам около 25% всех видов рыб проявляет стайное поведение в течение всей жизни, а около 50% видов – в раннем возрасте (личиночный или мальковый периоды развития).

Стайных видов нет, по-видимому, среди глубоководных и пещерных рыб, а также среди рыб, ведущих ночной образ жизни или проводящих большую часть времени в укрытиях. Их мало среди прибрежных донных рыб, которые, как правило, малоподвижны, занимают в пределах свойственных им биотопов домашние участки и не совершают миграций. Стайные виды практически отсутствуют среди рыб – обитателей быстрых горных потоков или водоемов с постоянно высокой мутностью воды. В отличие от рыб, ведущих одиночный образ жизни, у стайных рыб слабо развиты индивидуальные защитные приспособления – шипы, колючки, ядовитые железы, угрожающие демонстрации и т.п. Для стайных видов нехарактерным является также проявление различных форм заботы о потомстве, хотя в этом правиле имеется

достаточное число исключений. Например, самцы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в репродуктивный период строят гнезда, охраняют кладку и раннюю молодь, а вне этого периода вместе с самками и подросшей молодью ведут типично стайный образ жизни.

Среди рыб можно найти все градации перехода от представителей высокостайных видов к нестайным. Имеются рыбы, для которых стайный образ жизни имеет исключительно большое значение и которые вне стаи практически не существуют. Таких рыб называют **облигатно стайными**. Например, одиночные особи атлантической сельди *Clupea harengus* часто погибают уже через несколько дней после изоляции от стаи, как полагают, из-за стресса, вызванного социальной депривацией. Для **факультативно стайных** рыб стайное поведение сохраняется в течение большей части жизненного цикла и лишь на ограниченное по продолжительности время, связанное, например, с размножением, может замещаться одиночным образом жизни или образованием брачных или семейных группировок. Так, черноморская смарида *Spicara smaris* вне периода размножения живет стаями, но перед нерестом и на время охраны кладки икры самцы этих рыб становятся строго территориальными, самки же сохраняют стайность. Аналогичным образом модифицируется поведение у колюшечек, у некоторых других видов. У цихловидной рыбы *Haplochromis burtoni* наблюдается обратная ситуация – рыбы объединяются в стаи на короткий период для размножения. У данио-рерио *Brachydanio rerio* быстрый переход от стайного поведения к территориально-агрессивному происходит в ответ на пищевой стимул: запах пищи вызывает быстрое появление активного и агрессивного лидера из ранее внешне равных по статусу особей. Даже у облигатно стайной атлантической сельди, относящейся к облигатно стайным рыбам, в период интенсивного откорма в прибрежье многие особи держатся поодиночке. **Нестайные рыбы** не образуют стай в течение всего жизненного цикла.

Проявление стайного поведения или отказ от него у рыб одного и того же вида может быть связан с изменениями условий существования или местообитания. В стаях танихтиса *Tanichthys albonudus* переход от согласованного плавания к конфликтным столкновениям между особями наблюдается при сокращении площади обитания или участков, пригодных для нереста. В прибрежной пелагии навага *Eleginus navaga* встречается только стайками и демонстрирует типично стайное поведение. По мере приближения к береговой зоне и перехода в придонные слои, стайки рассредоточиваются и особи проявляют стереотип поведения одиночных рыб. При уходе от берега в пелагиаль, например при отливе, навага легко восстанавливает стайное поведение. Аналогичным образом ведет себя и атлантическая треска *Gadus morhua* – в прибрежной зоне подводных зарослей макрофитов она держится преимущественно поодиночке, в пелагии образует крупные стаи. Придонно-пелагические рыбы – абуdefдуф *Abudefduf saxatilis*, серый луциан *Lutjanus griseus*, хромисы *Chromis cyanus*, *C.multilineata* и морские ласточки *C.chromis* ведут себя как стайные рыбы в толще воды, с уходом ко дну или в укрытия – рассредоточиваются.

Многие из приведенных примеров иллюстрируют отчетливую тенденцию к стайной организации у рыб в условиях однородного пространства, и, напротив, в биотопах с пересеченным рельефом рыбы в большей степени предпочитают вести одиночный образ жизни. У многих видов рыб стайное поведение проявляет лишь молодь, тогда как старшие по возрасту особи ведут одиночный образ жизни. Так происходит, например, у пятнисто-голубой акары *Alquitanus latifrons* и колючего горчака *Acanthorhodeus astmussi*, молодь которых держится стайками лишь до достижения длины тела около 5 см. Стайками держится молодь хромиса-красавца *Hemichromis bimaculatus*, но затем с возрастом – на 93-99-й день после вылупления, стаи распадаются и молодь становится территориальной. У других рыб наблюдается противоположное поведение, как, например, у синего хирурга *Acanthurus coeruleus* и рыбы-

хиурга *A.bahianus*. У этих рыб молодь не образует стай, значительная часть половозрелых особей держится крупными высокоагрегированными стаями, а другая – проявляет территориальное поведение. Поведенческий стереотип, избираемый хиурговыми Acanthuridae, зависит не только от возраста особи, но и от ее местообитания – у внешней стороны кораллового рифа большинство половозрелых рыб держатся стаями. Доля стайных рыб и размеры формируемых ими стай уменьшаются по мере продвижения к центру рифа и его внутреннему склону. Насколько стабильной является избранная той или иной особью стратегия поведения к сожалению остается невыясненным.

У некоторых видов рыб, например, у лососевых Salmonidae – симы *Oncorhynchus masou*, кеты *O. keta*, стальноголового лосося *Parasalmo mykiss*, арктического хариуса *Thymallus arcticus* переход к стайности наблюдается дважды: в течение короткого времени в начале личиночного периода и с наступлением периода смолтификации и ската в море. Выходящие в море на нагул лососевые сохраняют стайное поведение вплоть до возвращения в родные реки и перехода к территориальному поведению на нерестилищах. Сеголетки пятнистого нотрописа *Notropis hudsonius* держатся на мелководье в половине случаев поодиночке, а в половине – мелкими стайками. К полностью асоциальным рыбам относятся осетровые, которые не проявляют не только стайного, но и каких-либо других форм групповых взаимоотношений как с конспецифичными, так и гетероспецифичными особями при самых высоких плотностях посадки, не обнаруживают подражательного поведения при самых разных биологических ситуациях.

В целом, разделение рыб на факультативно и облигатно стайных довольно затруднительно из-за того, что существует большое число градаций перехода от рыб, для которых стайный образ жизни является единственным возможным и до таких, которые не образуют стай даже на короткое время. Имеются рыбы, такие как, молодь американского гольца *Salvelinus fontinalis*, которые легко и быстро переходят от группового к территориальному образу

жизни и формированию сложных доминантно-соподчиненных отношений. Принадлежность к группе факультативно и облигатно стайных рыб может основываться на относительной продолжительности времени, в течение которого рыбы демонстрируют стайное поведение, однако такой подход признают далеко не все исследователи. В связи с тем, что многие рыбы проявляют стайное поведение лишь в течение определенного возраста или в определенные периоды жизни, термин стайность следует использовать не для характеристики социального типа поведения вида в целом, а лишь в отношении рыб, находящихся на определенных стадиях онтогенеза или в определенном состоянии.

Итак, среди стайных видов можно найти все переходы от рыб, объединяющихся в стаи только на короткий период времени, главным образом в связи с репродукцией, и до рыб, которые практически всю свою жизнь проводят в стаях. По мере уменьшения степени расчлененности (структурированности) пространства и отрыва рыб от субстрата происходит закономерная социализация рыб вплоть до образования стай в пелагии. Напротив, у дна или в биотопах с пересеченным рельефом, в зарослях и т.п. наблюдается преимущественное развитие стереотипов индивидуального поведения, усиление агонистических реакций. При экспериментальном расчленении пространства стайная интегрированность у рыб уменьшается. Стайное поведение является характерным элементом биологии значительной части видов рыб, при этом чаще оно присуще рыбам, находящимся на ранних фазах своего жизненного цикла.

4. РАЗМЕРЫ, ФОРМА И ЧИСЛЕННОСТЬ СТАЙ

4.1. Размеры стай

Стai в большинстве своем представляют собой объемные, трехмерные структуры. Внешние параметры таких объемных стай оценивают длиной, шириной и высотой. Размеры стай колеблются чрезвычайно сильно и в один и тот же период наблюдений рыбы одного вида могут держаться стаями, параметры которых отличаются в десятки и даже сотни раз.

Наиболее крупными бывают стai многих морских пелагических массовых рыб, для оценки размеров стай этих рыб используют гидроакустические методы и методы фотoreгистрации и визуального наблюдения с самолетов. С помощью таких методов установлено, что стai японской скумбрии *Scomber japonicus* имеют протяженность до 100-150 м и ширину до 15 м, стai берикса-альфонсина *Beryx splendens* (Berycidae) в сумеречное время в пелагии достигают длины 300-1000 м и высоты до 30-90 м. Стai атлантической сельди в период нагула имеют длину до 50 м при средней высоте около 3м, их площадь превышает 3000 м². По оценкам, проводившимся с самолетов, европейский анчоус *Engraulis encrasicolus* образует стai длиной от 20 до 1600 м и высотой от 8 до 60 м, площадь стай анчоуса во время зимовки у северных берегов Черного моря превышает 200.000-400.000 м², а занимаемый стаей объем составляет до нескольких миллионов кубических метров (табл. 1). Средний диаметр стай северного анчоуса *Engraulis mordax* у северо-американского побережья Тихого океана составляет 29.1 м, а около половины всех рыб (по биомассе) держится стаями, диаметром более 70 м. Объем стай тупорылого макруруса *Coryphaenoides rupestris* может превышать 1000 м³, не остается постоянным в течение суток и имеет определенную суточную динамику (рис. 1). Площадь стай черноморской ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* в Черном море во время весенних миграций достигает 50.000 м². Часто стai рыб располагаются

Таблица 1. Размеры крупных стай европейского анчоуса *Engraulis engrasicolis* во время зимовки в Черном море (по Беренбейму, 1955)

| Номер стай | Параметры стаи | | |
|---------------|------------------------------|-------------------|----------------------------|
| | площадь, тыс. м ² | средняя высота, м | объем, млн. м ³ |
| 1 | 129.7 | 18.4 | 2.4 |
| 2 | 217.9 | 14.0 | 3.1 |
| 3 | 444.4 | 19.6 | 8.7 |
| 4 | 171.6 | 18.0 | 3.1 |
| 5 | 133.8 | 17.5 | 2.3 |
| 6 | 25.7 | 22.0 | 0.6 |
| 7 | 3.4 | 23.5 | 0.1 |
| 8 | 72.4 | 18.5 | 1.3 |
| 9 | 186.7 | 18.5 | 3.4 |
| 10 | 390.5 | 17.2 | 6.7 |

настолько близко друг к другу, что удается их отчетливо различать. Перемещаясь, они постоянно объединяются между собой, а затем вновь распадаются на отдельные стаи.

По наблюдениям с самолета за мигрирующими вдоль побережья Каспийского моря сингилем *Liza aurata* и остроносом *L. saliens* общая протяженность цепи плотно расположенных друг к другу стай этих рыб составляла до 100 км. В дельте Волги молодь костистых рыб, мигрирующая вверх по течению на зимовку, образует в береговой полосе непрерывную многокилометровую ленту.

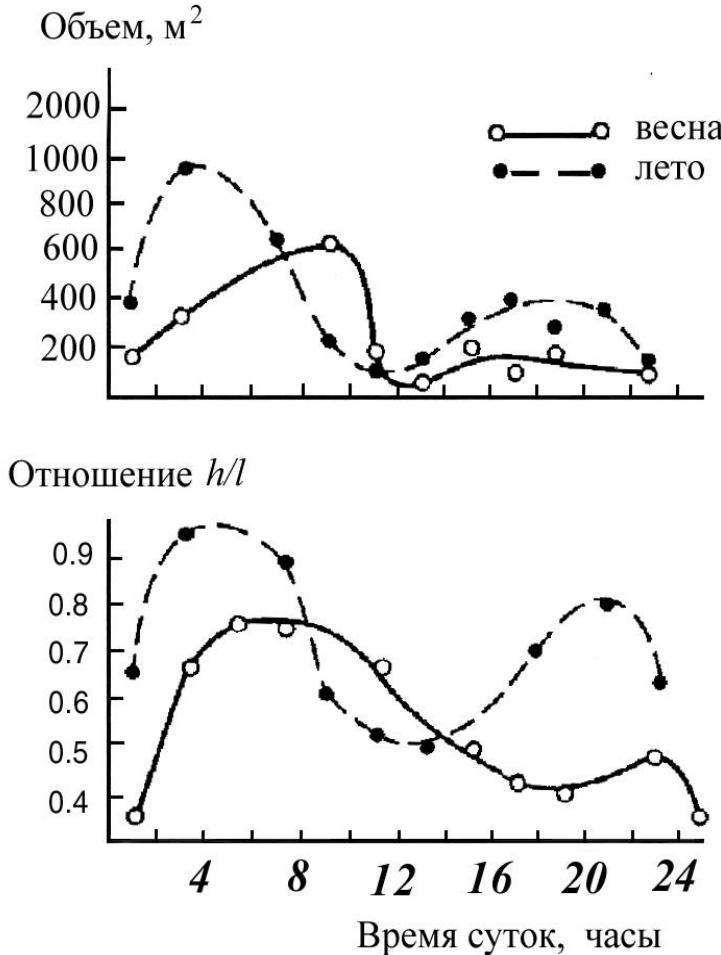


Рисунок 1. Суточные ритмы изменения объема и пропорций стай тупорылого макрууса *Coryphaenoides rupestris* в разные сезоны года. h - высота стаи, l – длина стаи (по Галактионовой, Галактионову, 1990).

4.2. Форма стай

Форма стай даже у одного и того же вида рыб чрезвычайно изменчива. Так, во время миграции вдоль береговой зоны крупные стаи кефали принимают форму от окружной до подковообразной или вытянутой в виде ленты и др. Разнообразием формы характеризуются крупные стаи морских пелагических рыб, таких как дальневосточная сардина (рис. 2). Наиболее типичную внешнюю форму стаи принимают во время движения. Такие стаи получили название **ходовых стай**. При наблюдении сверху они имеют вытянутую или заостренную форму (рис. 3). Важным признаком ходовых стай является единая, строго параллельная ориентация рыб в направлении движения стаи или потока воды. Такие стаи часто называют также **поляризованными**. Важной особенностью ходовых, или поляризованных стай является высокая



Рисунок 2. Форма крупных стай дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta* (по наблюдениям с самолета) (по Кагановскому, 1939).

согласованность рыб при перемещениях и совершении сложных маневров. В целом, за счет постоянных перемещений рыб в пределах стаи, ее очертания непостоянны и изменчивы даже в течение относительно коротких временных интервалов, при этом параллельная ориентация особей и вытянутая в длину форма ходовых стай сохраняется хорошо выраженной.

При замедлении движения и переходе рыб к питанию форма стаи из вытянутой становится окружной. В это время ее структура меняется: единая ориентация особей нарушается, рыбы рассредоточиваются, их расположение и ориентация полностью определяется особенностями пищевого поведения отдельных особей и поведения объектов их охоты. Такие стаи называют **питающимися стаями или стаями питания** (рис. 3). Находясь в них, рыбы проявляют характерное пищедобывающее поведение. У мелких планктоноядных рыб в это время можно видеть резкие и частые короткие броски и повороты в стороны. Еще более рыхлой выглядят **отдыхающие стаи** (рис. 3), в них рыбы малоподвижны и как бы зависают в толще воды.

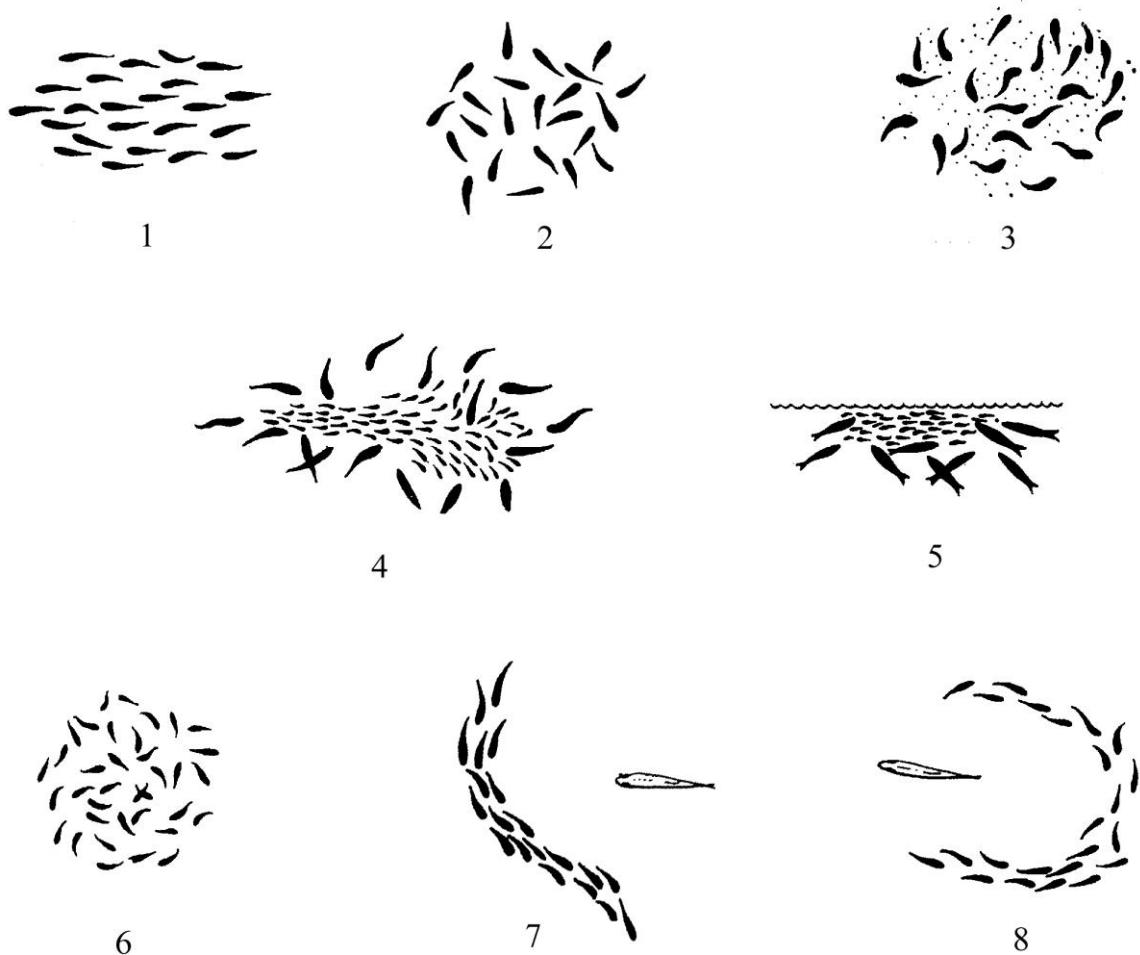


Рисунок 3. Основные типы структуры стай рыб. 1 – ходовая стая; 2 – отдыхающая стая; 3 – питающаяся стая рыб-планктофагов; 4 и 5 – питающиеся стаи пелагических хищников (вид сверху и сбоку); 6 – оборонительная стая кругового обзора; 7 и 8 – оборонительная стая, уходящая из-под атаки одиночного хищника (по Радакову, 1972).

Отдыхающие стаи хорошо заметны летом у поверхности воды в середине светлого, наиболее жаркого времени суток, когда интенсивность питания большинства рыб резко снижена.

При угрозе нападения хищников или возникновении какой-либо иной опасности отдыхающая стая, как и питающаяся стая, принимает окружную форму, однако плотность ее становится выше. Двигательная активность испуганных рыб в стае высокая, они быстро перемещаются в ее пределах и

могут замирать лишь на короткое время. Единая ориентация в стаях в этих ситуациях отсутствует, большая часть рыб в стае обычно ориентирована головой не внутрь, а в разные стороны, поэтому такие стаи получили название **стай кругового обзора или оборонительные стаи**. Оборонительная стая характеризуется максимальной маневренностью. Ее очертания, плотность, ориентация уходящих от атаки хищника особей быстро меняются, в некоторых случаях целостность стаи при уходе от опасности нарушается, и она распадается на две или несколько более мелких стай, которые затем могут вновь объединяться в одну единую стаю.

Если у европейского анчоуса, черноморской ставриды, атлантической сельди, атлантической трески высота стаи может быть значительной и немногим меньше, чем длина или ширина, то в стаях сингиля или остроноса все рыбы располагаются практически в одной плоскости. Такие стаи часто называют **плоскими стаями** в отличие от **объемных стай**, в которых рыбы находятся на разных уровнях относительно друг друга. Плоской стаей перемещаются по песчаному мелководью султанковые рыбы (Mullidae). Незначительную высоту имеют стаи молоди многих пресноводных рыб, стоящие на потоке или перемещающиеся вниз или вверх по течению.

Перемещающиеся стаи европейского анчоуса имеют вытянутую форму с соотношением длины стаи к ширине в среднем как 2.09:1, форма стай японской скумбрии еще более вытянутая и ее длина стаи может превышать ширину в 6-10 раз. Небольшие движущиеся стаи харенгулы *Harengula sp.* по своей форме напоминают сплюснутый эллипсоид с отношением осей 2.1:2.0:1.6. Формулу, аппроксимирующую стаю эллипсоидом вращения $V=1/6\pi lh$ используют для расчетов объема стаи исходя из данных о ее длине (l) и высоте (h). Предполагается, что эллипсоидная форма делает стаю менее заметной для хищников. Методами высокопрецизионной гидроакустики обнаружено, что уплощенная сфероидной формы стая характерна для рыб, располагающихся у поверхности или в придонных слоях воды, тогда как в толще воды стаи имеют

шарообразную форму. Европейский анчоус во время откорма образует круглые или овальные стаи, при миграции из Азовского моря в Черное через Керченский пролив форма стай чрезвычайно быстро меняется, образует выпячивания. Такие стаи с быстро меняющейся конфигурацией получили название **амебообразных**. Пропорции стаи могут иметь определенную суточную динамику - от близкой к шарообразной форме в утренние и вечерние часы (отношения высоты к длине стаи 0.8-1.0) до вытянутой в светлое время суток (0.5-0.8) (рис. 1).

При наблюдениях за одной и той же стаей рыб легко видны все переходы от ходовой стаи к питающейся или отдыхающей, или при возникновении угрозы - от отдыхающей или питающейся к ходовой или оборонительной. Оценка формы 166 стай атлантической сельди в Северном море показало, что 2/3 стай имели круглую, овальную или близкую к квадратной формы, чуть меньше трети – вытянутую в длину или параболическую форму, небольшое число стай было неопределенной формы. Многообразие стайного поведения, быстрый переход стаи от одного типа к другому в соответствие с конкретными жизненными направлениями рыб – питанием, отдыхом, избеганием опасности, миграциями и т.п. указывает на существование спектра различных по структуре и функции обратимых форм стайного поведения.

4.3. Число рыб в стаях

Этот показатель также чрезвычайно вариабелен. Минимальное число особей, способных проявлять типичное стайное поведение при совместном плавании, равно 3 (см. раздел 10.1). Небольшими стаями, состоящими всего лишь из нескольких особей, держатся некоторые крупные хищные рыбы или молодь, особенно в мелких речках или ручьях. В то же время, во время нереста, миграций или откорма многие рыбы, особенно морские пелагические, собираются в стаи, объединяющие сотни тысяч или миллионы особей.

Существует большое число данных, иллюстрирующих широту диапазона возможных значений численности стай. Так, исходя из суммарной массы рыб в стаях атлантической сельди, достигающей 100 т, рассчитано, что число особей в них превышает 250–400 тысяч. В стаях годовиков лобана *Mugil cephalus* насчитывают до 300 тысяч особей, в стаях дальневосточной сардины – до 500 тысяч.

Однако во многих случаях численность рыб в стаях значительно ниже. Так, по визуальным подсчетам крупная атлантическая треска держится обычно стаями численностью до 10 особей, более мелкие особи – до нескольких десятков или сотен рыб, крупная пикша *Melanogrammus aeglefinus* – стаями до 10-30 рыб, молодь атлантической менидии *Menidia menidia* – до 30-50 экз. Число рыб в стаях *Lutjanus monostigma* не превышает 1000-2000, в стаях атерины *Atherina boyeri* – 1000, молоди европейского анчоуса – несколько десятков тысяч, молоди султанки *Mullus barbatus ponticus* – 200, губанов из рода *Crenilabrus* (*Sympodus*) – до нескольких десятков. Молодь трехиглой колюшки держится стайками от 6-8 до 50, молодь обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* – от нескольких десятков до нескольких сотен личинок или мальков. Молодь северо-американских рыб – золотого нотемигонуса *Notemigonus crysoleucas*, поперечно-полосатого фундулюса *Fundulus diaphanus* и некоторых других образует совместные разновидовые стаи, объединяющие от 6 до нескольких сотен рыб. В пелагиали, как правило, стаи рыб более многочисленны, чем у дна или в прибрежье.

Таким образом, стаи рыб весьма разнообразны по своим размерам, форме и числу составляющих их особей. Величины, отражающие эти внешние характеристики стай весьма вариабельны и неустойчивы и быстро изменяются в связи с состоянием или возрастом рыб, влиянием разнообразных внешних и внутренних факторов, условиями обитания. Это указывает на высокую пластичность поведения стайного поведения.

5. РАЗМЕРНЫЙ И ВИДОВОЙ СОСТАВ СТАЙ

В большинстве случаев рыбы в стаях характеризуются высокой однородностью видового и размерного состава, низкой вариабельностью различных физиологических показателей, таких как уровень зрелости половых желез, активность симпато-адреналовой системы и т.п. Эта особенность рассматривается в качестве важнейшей характеристики стай.

5.1. Размерный состав

Рыбы в стаях имеют близкие размеры и обычно не различаются между собой более чем на 50% средней длины тела. Это указывает на то, что объединение рыб в однородные по своему составу стаи происходит не случайным образом. Высокий уровень ассортативности размерного состава стай обеспечивается различными механизмами. Прежде всего, однородность достигается за счет пассивного выхода из стаи относительно мелких особей, которые из-за невысоких локомоторных возможностей рано или поздно отстают от стаи. Формирование однородных по составу стай может основываться и на предпочтении рыбами разного размера разных биотопов. Установлено также, что реакция привлечения к конспецифичным особям, присущая стайным рыбам, лучше всего проявляется по отношению к рыбам близкого размера. Такая особенность представляет собой еще один из возможных механизмов, обеспечивающих однородность размерного состава стай. Унификация размерного состава происходит также и за счет избирательного выедания хищниками тех особей в стае, которые выделяются по своим размерам. Кроме того, нападение хищника приводит во многих случаях к распадению стаи на две или большее число самостоятельных стай, более однородных по составу.

В неоднородных стаях более мелкие особи попадают в значительно менее выгодные условия для питания. Экспериментальным путем выяснено, в стае голавлей *Leuciscus cephalus*, составленной из двух равных по численности размерных групп (соотношение средних длин тела как 0.66:1) на долю более крупных голавлей приходилось свыше 85% от пищи, потребленной всеми членами стаи. Уменьшение доли крупных особей приводило к росту потребления пищи более мелкими рыбами. С другой стороны, пищевая активность одиночных крупных особей в стае более мелких рыб также оказывается подавленной. Таким образом, в однородных по составу стаях условия питания рыб оптимизируются.

Перечисленные особенности служат основными механизмами, приводящими к унификации размеров рыб, входящих в состав одной и той же стаи.

5.2. Видовой состав

Ходовые стаи мигрирующих рыб, особенно мелких пелагических видов, обладающих высокой численностью, характеризуются в большинстве случаев исключительной однородностью видового состава. Существует крайне ограниченное число данных, указывающих на присутствие в стаях морских пелагических рыб-планктофагов каких-либо иных, гетероспецифичных рыб. Кратковременное объединение пелагических рыб в одну стаю или скопление может происходить, вероятно, лишь во время откорма в местах скопления кормовых организмов. У крупных морских пелагических хищников разновидовые стаи формируются, по-видимому, чаще, например смешанные стаи обычно образуют желтоперый тунец *Thunnus albacares* и обыкновенный скипджек *Katsuwonus pelamis*, атлантическая скумбрия *Scomber scombrus*.

Иная ситуация может наблюдаться у прибрежных стайных тропических рыб, близких по образу жизни и питанию, сходных по размерам, форме и окраске тела, населяющих одни и те же биотопы. Крупные разновидовые стаи, объединяющие преимущественно растительноядных представителей разных родов и семейств, часто встречаются среди коралловых рифов. Обитающие в прибрежье тропических морей рыбы-попугай – синий скар *Scarus coeruleus* и *Acanthurus coeruleus* образуют совместные стаи, численность которых достигает 50-400 особей. Однако доля *S.coeruleus* в таких стаях относительно невелика и не превышает нескольких процентов. В стаях *Acanthurus bahianus*, насчитывающих многие сотни особей, обычно встречаются представители других видов этого рода – *A.coeruleus* и обыкновенная рыба-хирург *A.chirurgus*. Отсутствие в стаях *Acanthurus bahianus* гетероспецифичных особей представляет собой исключение. Совместные стаи формируют рыбы-попугай *Scarus croicensis*, *S.radians*, *S.viride*, ворчуновые – синеполосый ронк *Haemulon sciurus*, желтополосый ронк *H.flavolineatum*, *H.plumieri*, луциановые *Lutjanus apodus*, серый луциан *L.griseus*, луциан хоку *L.jocu*, губановые – *Halichoeres poeyi*, двухполосая донцелла *Halichoeres bivittatus*, двухцветная талассома *Thalassoma bifasciatum*.

Объединение в единую стаю представителей разных видов дает рыбам очевидные преимущества, прежде всего в связи с питанием, поскольку даже незначительное расхождение по предпочтаемым кормовым объектам приводит к заметному снижению пищевой конкуренции и к более полному использованию пищевых ресурсов биотопа. Коралловые растительноядные рыбы в крупных смешанных стаях легче преодолевают сопротивление территориальных рыб и используют в пищу растения, находящиеся на домашних участках, охраняемых другими рыбами. Агрессивные действия одиночных владельцев территорий не могут сдержать лавиноподобное вторжение стаи, когда остановка для питания лишь нескольких особей вовлекает в пищедобывательную деятельность всю стаю.

Вместе с тем, присутствующие в стаях “посторонние” рыбы, доля которых, как правило, невелика, хорошо заметны и в первую очередь истребляются хищниками. Несомненно, что повышенная уязвимость таких рыб является одной из причин кратковременного существования смешанных разновидовых стай. Особенно высок риск подвергнуться атаке хищника “посторонние” рыбы имеют в относительно малочисленных стаях. Часто при возникновении непосредственной опасности смешанные стаи распадаются на несколько более однородных в видовом отношении мелких стай. Такая особенность обнаружена при наблюдении за поведением стаи, искусственно составленной из нескольких видов карловых рыб – гольяна *Phoxinus phoxinus*, ельца *Leuciscus leuciscus* и пескаря *Gobio gobio*. В присутствии хищника (модель щуки *Esox lucius*) вероятность того, что партнером по стае оказывалась конспецифичная особь, значительно повышалась.

Образование разновидовых стай чаще всего наблюдается у молоди рыб, особенно в первый год их жизни (см. раздел 15.2). Смешанные стаи образуют мальки пескаря-губача *Sarcocheilichthys szerskii*, амурского гольяна *Phoxinus lagowskii* и чебачка *Pseudorasbora parva*, личинки и ранние мальки сига *Coregonus lavaretus* и ряпушки *Coregonus albula*, личинки гольяна *Phoxinus phoxinus*, ельца *Leuciscus leuciscus* и плотвы *Rutilus rutilus*. В прибрежном мелководье североамериканских пресноводных водоемов в составе стай молоди золотого нотемигонуса *Notemigonus crysoleucas* встречается близкая по размерам молодь поперечно-полосатого фундулюса *Fundulus diaphanus*, белого чукчана *Catostomus commersoni*, трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* и четырехиглой колюшки *Apeltes quadratus*. В неоднородных по видовому составу стаях молоди рыб обычно доминируют по численности представители одного вида, на их долю может приходиться до 95-99% от общего числа особей.

Итак, стаи рыб характеризуются высоким уровнем размерной и видовой однородности, которая обеспечивается различными механизмами – выбыванием из стаи физически менее выносливых особей, стремлением к объединению с конспецификами близкой длины, избирательным истреблением особей, отличающихся своими размерами, окраской, поведением и другими признаками. Гомогенность наиболее ярко выражена в ходовых стаях и в стаях пелагических рыб. Чем выше доля «посторонних» особей в стае, тем короче продолжительность существования подобных стай.

6. ВНУТРЕННЯЯ СТРУКТУРА СТАЙ

6.1. Расположение рыб в стаях

Пространственное расположение рыб в стае, или ее **структура**, изучено преимущественно на примере ходовых стай. В таких стаях особи ориентированы строго параллельно друг к другу, партнеры располагаются между собой на равном расстоянии и поддерживают горизонтальное положение тела. Например, для сайды *Pollachius virens* установлено, что средний угол наклона продольной оси тела рыб в стае к горизонтальной плоскости составляет всего лишь -0.9 ± 5.4 . Взаимное расположение и расстояние между партнерами в стае не случайно, а подчиняется определенным правилам.

Наблюдая за стайным плаванием в природе или в аквариумах и бассейнах легко заметить, что рыбы в ходовых стаях смешены относительно друг друга в горизонтальной плоскости и располагаются в так называемом шахматном порядке (рис.4). Такие стаи часто называют **изотропными**. Расположение рыб в ходовой изотропной стае определяется физическими силами, возникающими

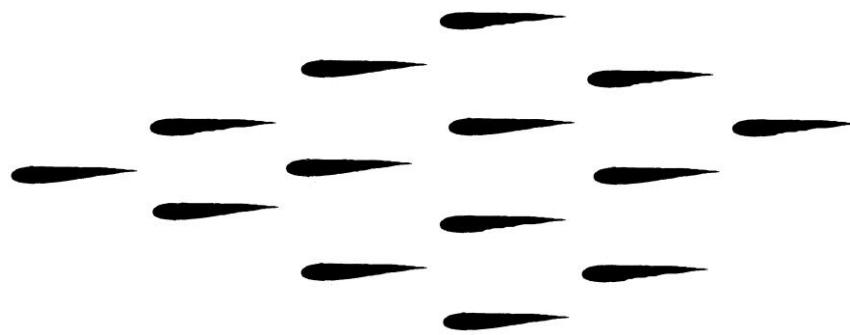


Рисунок 4. Расположение рыб в изотропных ходовых стаях.

в водной среде при плавании рыб. Теоретические расчеты, выполненные известным гидрофизиком В.В.Шулейкиным еще в 30-е годы, показывают, что между двумя перемещающимися в жидкости в одном направлении близко расположенными телами действуют так называемые **пондеромоторные силы**, величина которых определяется взаимным расположением этих тел (рис. 5). Если угол между направлением движения тел и прямой, соединяющим их центры, так называемый **курсовой угол**, больше или меньше $54^{\circ}40'$, то действие сил, сближающих тела, превышает или уступает действию отталкивающих сил. Угол направления на соседних партнеров, рассчитанный исходя из действующих пондеромоторных сил, соответствует размеру этого угла в реально наблюдаемых стаях рыб. Величина пондеромоторных сил пропорциональна четвертой степени длины тела рыб, поэтому для небольших по размеру рыб эти силы относительно невелики и не оказывают такого значительного влияния на их поведение, как на поведение более крупных особей. Это объясняет тот факт, что в стаях, состоящих из мелких рыб, расположение особей относительно друг друга не столь сильно подчиняется шахматному порядку, тогда как в стаях крупных рыб, например тунцов, плывущих с большой скоростью, этот порядок выдерживается довольно строго и хорошо заметен.

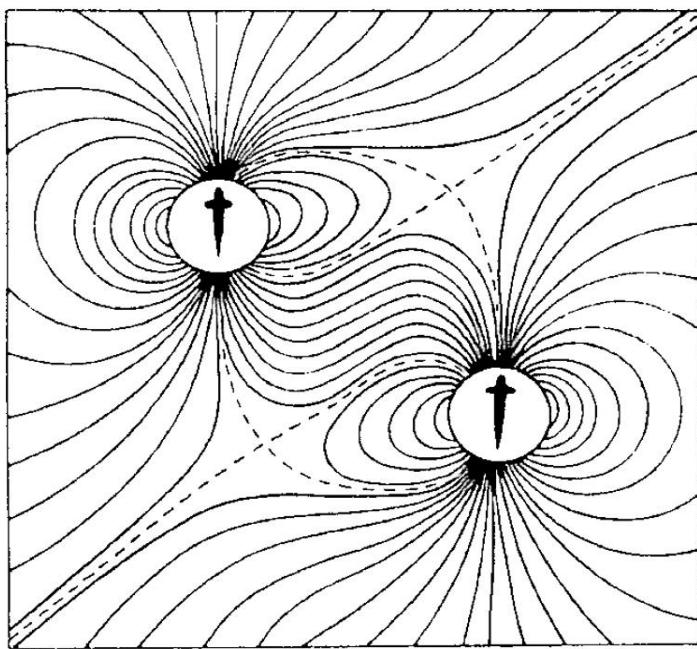


Рисунок 5.
Схема гидродинамических сил отталкивания и сближения, при которых наступает их взаимное уравновешивание при стайном плавании рыб (по Шулейкину, 1968).

Шахматный порядок плывущих стаей рыб обусловлен не только пондеромоторными силами, но и другими особенностями гидродинамики плавания и энергетикой плывущих рыб. Активно перемещаясь или находясь на течении, рыбы создают в воде гидродинамические возмущения – постепенно слабеющий турбулизированный след (рис. 6). Гидродинамический след симметричен относительно продольной оси тела рыб, т.е. направления их движения и представляет собой **систему микроводоворотов**, которые срываются с кромки хвостового плавника при обтекании потока воды внешней поверхности тела рыбы. Микроводовороты создаются как при

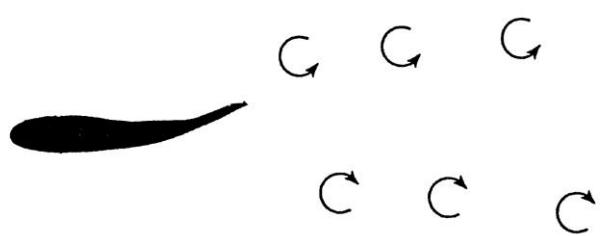


Рисунок 6. Схема расположения гидродинамических вихрей, создаваемых плывущей рыбой.

активном движении рыб за счет работы хвостового стебля и хвостового плавника, так и у рыб, стоящих на течении. В турбулизированной среде, которая создается в стае, скорость плавания рыб неравномерна, она определяется совпадением направления движения воды в микроводовороте с направлением движения рыбы и в целом приводит к менее эффективному плаванию. В связи с этим рыбы в стае избегают держаться непосредственно за впереди идущей особью, а располагаются в стороне от нее. Обусловленность расположения рыб в стае физическими законами послужила основанием для формулирования **гидродинамической гипотезы формирования стаи** у рыб. Согласно этой гипотезе энергия, затрачиваемая рыбами на плавание меньше в том случае, если они находятся в стае и выше у одиночных особей (см. раздел 14.1).

Рыбы не только располагаются относительно друг друга закономерным образом, создавая пространственную структуру стаи, но и стремятся выдерживать между собой вполне определенную дистанцию, которая приблизительно одинакова между соседними парами. Расстояние до соседнего партнера по стае может быть охарактеризовано несколькими разными величинами или показателями: R_l – **линейная дистанция**, т.е. длина отрезка, соединяющего двух соседних рыб; S_f – **фронтальное смещение**, или расстояние между параллельными траекториями плавания двух соседних рыб; S_v – **вертикальное смещение**, или расстояние в вертикальной плоскости между горизонтами плавания двух соседних рыб, S_h – **горизонтальное смещение**, или смещение особей относительно друг друга в горизонтальной плоскости (рис. 7). Линейная дистанция между особями в ходовых стаях обычно составляет от 2-3 до 4-5 средней длины тела рыб (L) (табл. 2), иногда оно может быть значительно ниже. С помощью подводной стереофотоаппаратуры установлено, что в природной обстановке линейная дистанция между особями в стаях японской ставриды *Trachurus japonicus* (L 20 см) и скумбрии *Scomber sp.* (L 16 см) составляет 1.43 и 1.51 длины тела.

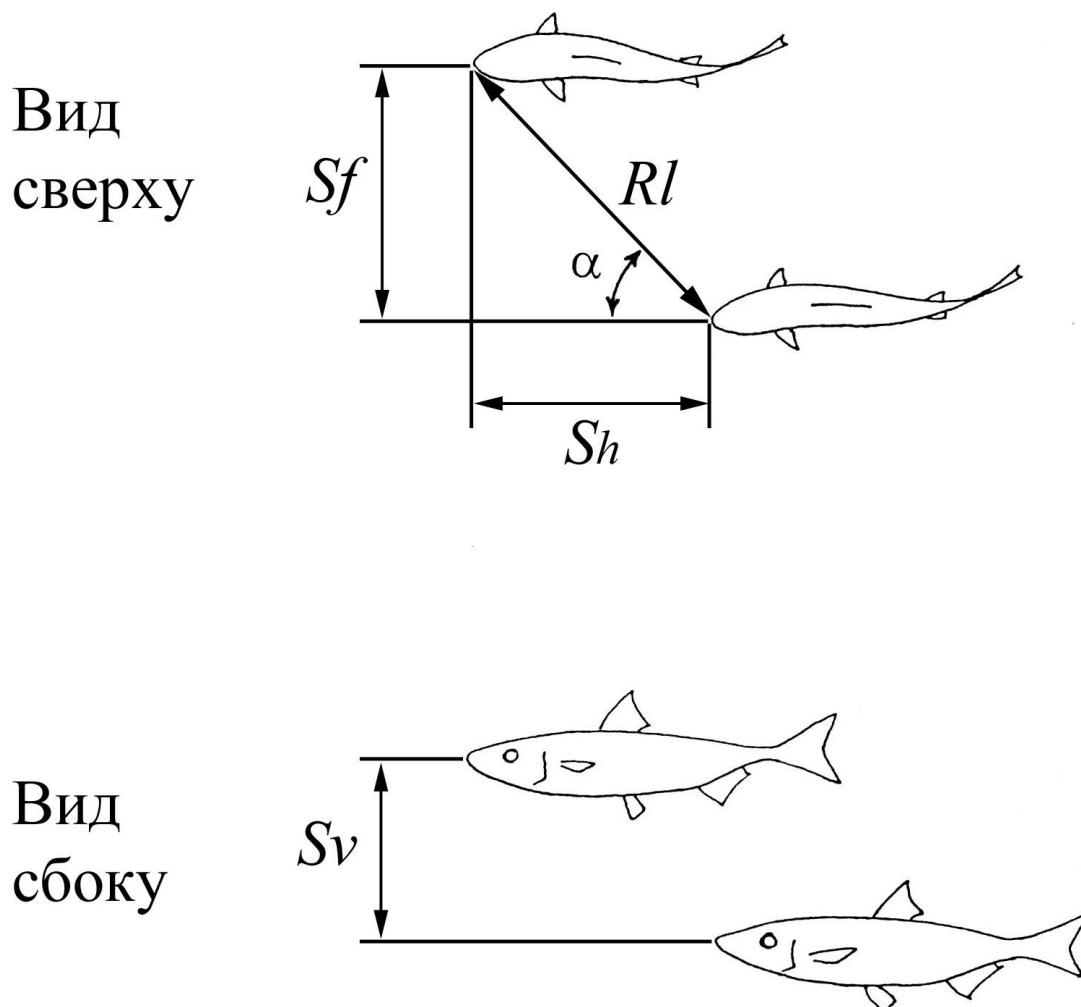


Рисунок 7. Величины, характеризующие взаимное расположение соседних рыб в стае. R_l – линейная дистанция; S_f - фронтальное смещение, S_h - горизонтальное смещение, S_v – вертикальное смещение, α - курсовой угол.

Величина линейной дистанции варьирует в соответствие с нормальным распределением (рис. 8), что подчеркивает стремление рыб в стае выдерживать между собой оптимальное расстояние. Расчеты показывают, что отношение линейной дистанции (R_l) к средней длине тела рыб (L) в ходовых стаях может выражаться близкими величинами ($K=R_l/L \approx 2.44$, колебания от 2.19 до 2.75). Фронтальное смещение рыб в стаях несколько меньше линейной



Рисунок 8. Распределение величин линейной дистанции (R_l) между ближайшими партнерами в стаях мойвы *Mallotus villosus*. Линейная дистанция выражена в длине рыб, L . Средняя длина рыб составляла 15.22 см (по Сереброву, 1984, с изменениями).

дистанции, а вертикальное смещение значительно меньше линейной дистанции и фронтального смещения. Например, в ходовых стаях мойвы *Mallotus villosus* курсовой угол между соседними особями, располагающимися друг от друга на расстоянии около трех длин тела (46 см) равен в вертикальной плоскости 32° , в горизонтальной плоскости он равен $54^\circ 40'$. В стаях черноморской ставриды вертикальное смещение составляет около 0.5 толщины тела рыб, а горизонтальное смещение обычно варьирует в пределах 0.25-0.75 L . Смещение рыб в стае относительно друг друга в горизонтальной и в вертикальной плоскостях показано на рис. 9.

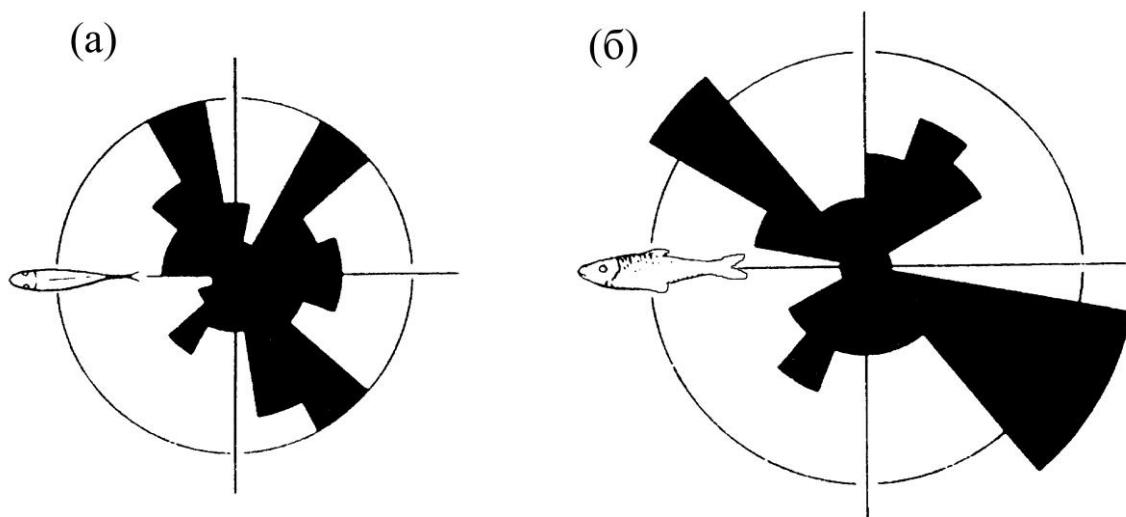


Рисунок 9. Положение ближайших особей в горизонтальной (а) и вертикальной (б) плоскостях в стаях рыб (по Cullen et al., 1965).

6.2. Плотность стай

Структуре изотропной стаи, т.е. стаи с шахматным порядком расположения особей, соответствует геометрическое представление в виде плотно “упакованных” в пространстве сфер с радиусом $R_l /2$, когда рыбы располагаются вблизи узлов тетраэдрической решетки. Это подтверждается математическими расчетами и реально наблюдаемым расположением рыб в стаях.

Соотношение между плотностью расположения рыб некоторых видов в стае, их средними размерами и расстоянием между соседними особями приведены в таблице 2, зависимость между средней длиной рыб и расстоянием между особями в стае (линейная дистанция) показана на рис. 10. Между последними двумя параметрами наблюдается тесная корреляционная связь ($r=0.98$). Средняя абсолютная плотность стай обратно пропорциональна третьей степени линейной дистанции между рыбами ($\rho=1.4/R_l^3$).

Таблица 2. Линейная дистанция между соседними особями и средняя плотность стай некоторых рыб (по Сереброву, 1976, с дополнениями).

| Вид рыб | Средняя длина (L) рыб, см | Плотность стаи, экз./м ³ | Линейная дистанция (R), см | Коэффициент $K=R/L$ |
|--|-------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------|---------------------|
| Европейский анчоус, <i>Engraulis encrasiculus</i> | 11.8 | 33.0 | 31 | 2.62 |
| Мойва, <i>Mallotus villosus</i> | 14.7 | 15.7 | 40 | 2.75 |
| Сайка, <i>Boreogadus saida</i> | 18.7 | 13.6 | 42 | 2.24 |
| Атлантическая треска, <i>Gadus morhua</i> | 27.9 | 4.7 | 61 | 2.19 |
| Атлантическая сельдь, <i>Clupea harengus</i> | 30.5 | 3.2 | 68 | 2.26 |
| Тупорылый макрурус, <i>Coryphaenoides rupestris</i> | 75.9 | 0.13 | 197 | 2.59 |
| Верховка, <i>Leucaspis delineatus</i> | 4.6 | 578.7 | 12 | 2.60 |

Близкое совпадение реально наблюдаемой в природе плотности стай морского бекаса *Macrorhamphosus scolopax* с расчетной достигается только при использовании для вычислений коэффициента K тех видов рыб, которые близки к морскому бекасу по форме тела и другим морфологическим и функциональным параметрам, таким как, например, отношение максимального отклонения хвостового плавника от продольной оси тела при плавании к длине тела.



Рисунок 10. Зависимость расстояния между рыбами в стае (линейная дистанция, R_l) от их средней длины тела. 1 - европейский анчоус *Engraulis encrasicolus*; 2 - мойва *Mallotus villosus*; 3 - сайка *Boreogadus saida*; 4 - треска *Gadus morhua*; 5 - атлантическая сельдь *Clupea harengus*; 6 - тупорылый макрурус *Coryphaenoides rupestris* (по Сереброву, 1976).

Согласно существующим оценкам, средняя плотность рыб в ходовых стаях должна быть близкой к одной особи в объеме воды, равном кубу длины тела рыбы. Однако в природе плотность стай существенно различается, она может быть намного ниже или выше теоретически рассчитанной величины. Так, средняя плотность стай тупорылого макруруса длиной тела около 65-80 см равна 1-2 экз./ m^3 , атлантической трески и пикши – около 1 экз./ m^3 , атлантической сельди – 4.25 экз./ m^3 , тихоокеанской сельди в преднерестовый период – 1 m^3 , японской ставриды длиной около 20 см – 6.6 экз./ m^3 , мойвы около 15 см – 1-3 экз./ m^3 . Эти величины стабильны и совпадают для данных, полученных в разные годы.

С увеличением скорости движения или при выходе рыб на течение компактность стаи заметно возрастает. Так в движущихся стаях мальков гольяна длиной 17-32 мм среднее расстояние между особями равно 3.35, а у

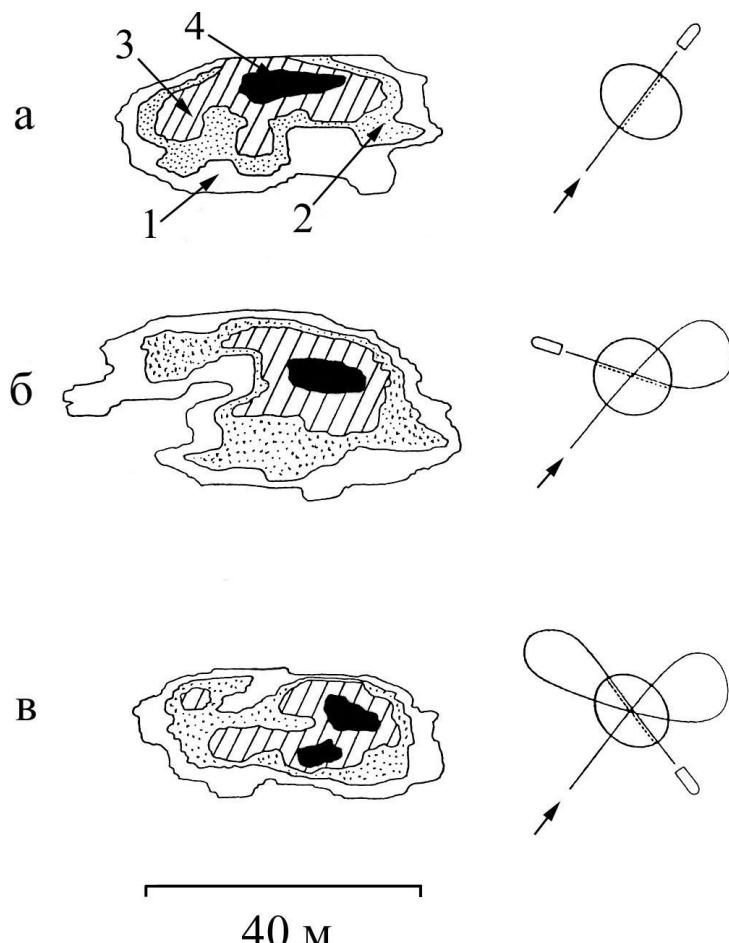


Рисунок 11. Плотность рыб в различных частях стаи атлантической сельди *Clupea harengus*, оцененная с помощью гидроакустических методов. Справа показаны направления трансект, выполненных с интервалом в 3-5 минут. 1, 2, 3 и 4— плотность рыб соответственно 0.1-1; 1-3; 3-8 и более 8 экземпляров в 1 м³. Отрезки указывают масштаб (по Misund, Floen, 1993).

стай в неподвижной воде – 4.80 мм. Пропорционально увеличению скорости потока возрастает параллельная ориентация особей. В крупных стаях средняя плотность выше в центральных участках и уменьшается к периферии, эти участки могут различаться по плотности в 10 и более раз (рис. 11). В центре крупных стай атлантической сельди средней длиной 34 см плотность достигает 27 экз./ м³, размеры таких зон составляют от нескольких метров до нескольких десятков метров.

6.3. Внутристайные группировки

Ходовые стаи рыб не представляют собой абсолютно однородные, гомогенные образования, а имеют своеобразную «ячеистую» структуру, которая обычно трудно различима визуальными методами анализа и обнаруживается при математической обработке координат расположения отдельных особей в пространстве. Эти «ячейки» получили название **внутристайных субгруппировок**. Число рыб в них обычно не превышает 3-5 рыб. Именно в пределах этих небольших по численности субгруппировок и реализуется упорядоченное расположение рыб относительно друг друга в стае. Рыбы в субгруппировках чаще всего выстраиваются либо **клином**, либо **уступом** – в линию одна чуть позади другой и лишь значительно реже можно встретить непродолжительное плавание двух рыб **линейным фронтом** при их равном и параллельном взаимном расположении, когда горизонтальное смещение S_h практически не выражено (рис. 12). Расположение рыб постоянно меняется, в перегруппировании участвуют все рыбы, независимо от того, находятся они впереди, в середине или в задней части субгруппировки.

На примере мойвы, служившей объектом специального исследования, выяснено, что чаще всего (34.1%) субгруппировки состоят из трех рыб, несколько реже – из двух, четырех или пяти рыб (20.5, 22.7 и 22.7%). Расстояние до партнера в субгруппировках всегда меньше, чем расстояние до любой особи, входящей в любую иную субгруппировку стаи. В субгруппировках все рыбы размещаются либо строго в одной, горизонтальной плоскости, либо незначительно смещены по вертикали. Предполагается, что такое расположение может быть связано не только с гидродинамическими особенностями стайного плавания, но и с поддержанием оптимальных условий для контроля движений партнера с помощью рецепторов боковой линии.

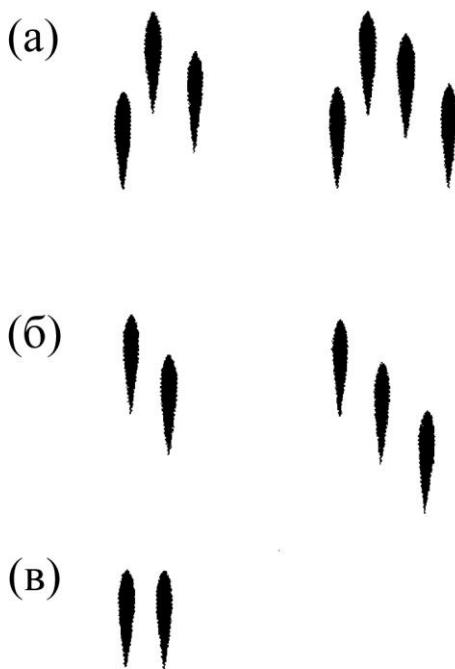


Рисунок 12. Взаимное расположение рыб во внутристайных субгруппировках.

а - клин симметричный и асимметричный, б – уступ,

в - линейное расположение (по Зуеву и Беляеву, 1970).

Размеры рыб в субгруппировках совпадают, между ними наблюдается высокая положительная корреляция по длине тела (рис. 13). Такое сходство сохраняется несмотря на то, что рыбы постоянно перемещаются в пределах стаи: у атлантической сельди длиной 21 см смена ближайшего партнера происходит в среднем 11 раз в минуту, т.е. через каждые пройденные рыбой 6.2 длины тела, у атлантической скомбрии длиной 31 см – 6.2 раза в минуту или через 12.5 длины тела. Каким образом рыбы выбирают партнера – активно за счет зрительных оценок или пассивно благодаря действию гидродинамических сил остается невыясненным. Средняя плотность субгруппировок значительно выше, чем плотность в среднем по всей стае: в стаях мойвы плотность в субгруппировках достигает 7.60 экз./м³, тогда как в среднем по стае эта величина составляет около 0.95 экз./м³.

6.4. Пространственные предпочтения в стаях

Особи разных размеров распределяются в стаях не гомогенно, а проявляют определенные пространственные предпочтения. Это приводит к

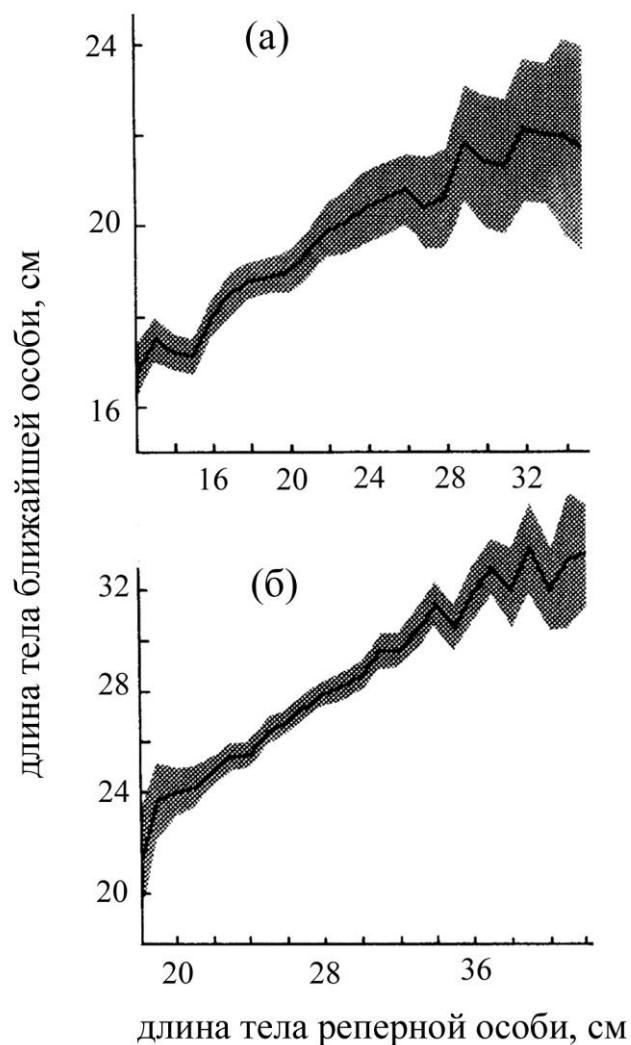


Рисунок 13. Зависимость между длиной ближайших соседних рыб в стаях атлантической сельди *Clupea harengus* (а) и атлантической скомбрии *Scomber scombrus* (б). Затененная зона - область доверительных интервалов, 0.95% (по Pitcher et al., 1985).

тому, что средняя длина рыб из разных частей стаи может различаться почти на треть и более. Например, наиболее крупные особи атлантической трески возглавляют протяженные стаи во время миграции после нереста на откорм. Эти рыбы интенсивнее питаются, их пища разнообразнее и включает более предпочтаемые объекты питания. Такая же закономерность обнаружена и для стаи других видов рыб – атлантической скомбрии, европейской сардины *Sardina pilchardus*, сеголеток плотвы *Rutilus rutilus*. Замечено также, что рыбы, располагающиеся в верхних частях стаи мельче тех, которые занимают нижние горизонты.

Выбор позиции в стае в ряде случаев определяется физиологическим состоянием рыб. Например, голодные рыбы чаще занимают позицию во главе

стай, а особи, пораженные паразитами, предпочитают участки на периферии стаи или находятся на некотором удалении от стаи, но сохраняют с ней зрительный контакт. Причины и механизмы индивидуальных внутристайных пространственных предпочтений остаются слабо исследованными.

Таким образом, стаи рыб имеют вполне определенную внутреннюю структуру, которая жестко детерминирована в ходовых стаях, представляющих собой наиболее яркую по проявлению форму стайного поведения. Упорядоченность рыб в таких стаях выражается не только в параллельном расположении особей, но и в характерном смещении особей относительно друг друга, образовании внутристайных группировок, стремлении рыб располагаться рядом с особями близкого размера. Внутренняя организация стай и их плотность отчетливо связаны с размерами рыб, скоростью плавания. Многие из структурных особенностей стай определяются физическими силами, возникающими при плавании рыб.

7. СЕНСОРНЫЕ ОСНОВЫ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

7.1. Зрение

Сенсорной основой стайного поведения является зрение. Мономодальный характер сенсорного обеспечения стайного поведения установлен еще в начале 20 века известным исследователем Парром (Parr), проводившим опыты со зрительно депривированными рыбами: после потери зрения они полностью теряли способность проявлять стайное поведение. Впоследствии подобные эксперименты были выполнены на многих видах

рыб, их результаты подтвердили справедливость вывода о ключевой роли зрения в осуществлении рыбами стайного поведения.

Роль зрительной рецепции в поддержании рыбами стайных контактов показана также с помощью других методических приемов и подходов. Так, выяснено, что стремление воссоединиться и образовать стаю с изображением в зеркале наиболее отчетливо демонстрируют рыбы, которым в наибольшей мере присущ стайный образ жизни – молодь лаврака *Morone labrax*, черноморская смарида *Spicara smaris*, верховки *Leucaspis delineatus*. Реакция на зеркальное отражение у султанки *Mullus barbatus*, взрослых особей глазчатой зеленушки *Sympodus (Crenilabrus) ocellatus* и зеленушки-рулены *Sympodus (Crenilabrus) tinca* менее интенсивная и кратковременная. Каменный окунь *Serranus scriba* и перепелка *Sympodus roissali (Crenilabrus quinquemaculatus)*, не проявляющих стайного поведения, реакции на свое изображение в зеркале не проявляют вовсе.

Стайные виды относятся к рыбам с дневным пиком активности. С понижением освещенности работа зрительного анализатора затрудняется или становится полностью невозможной и это непосредственным образом отражается на способности рыб проявлять стайное поведение. При освещенности ниже пороговой происходит распад стай, с повышением освещенности стаи рыб вновь восстанавливаются. Процесс вечернего рассредоточения стай и их образования в утренние часы наблюдается в природных водоемах всегда при выраженной суточной динамики изменения освещенности (см. раздел 8). Важную роль зрения в координации стайных перемещений и в объединении рыб в стаи демонстрируют, например, опыты, выполненные на атерине *Atherina boyeri*: стайки этих рыб при высокой освещенности в 100-1000 лк восстанавливают свою структуру после нападения черноморской смариды уже через одну секунду. При освещенности в 15-20 лк для восстановления стаи требовалось 8 секунд, а при 1-3 лк – 15 секунд.

Таким образом, поведение зрительно депривированных особей, реакция стайных рыб на зрительные образы конспецификов и другие зрительные стимулы, суточная динамика стайного поведения четко указывают на ведущую, ключевую роль зрительной рецепции в осуществлении стайных контактов и стайного поведения. Зрение служит важнейшей, а иногда и единственной сенсорной системой, благодаря которой обеспечивается реализация рыбами стайного образа жизни. Мономодальность сенсорной базы отличает стайное поведение от других сложных форм поведения рыб, прежде всего пищевого, защитного и репродуктивного, в обеспечении которых важная роль принадлежит не одной, а многим органам чувств. Зрение рыб имеет небольшую дистантность действия, однако, в отличие от многих других сенсорных систем оно позволяет оперативно реагировать на события, отличающиеся высокой временной динамикой, на события, требующие быстрого и точного ответа. Именно подобного рода способность важна для поддержания стайного поведения, в котором упорядоченная внутренняя структура сочетается с высокой синхронностью и маневренностью рыб во время стайного плавания.

7.2. Незрительные сенсорные системы

Некоторые из незрительных сенсорных систем, прежде всего боковая линия, также могут участвовать в реализации рыбами стайного поведения. Такие выводы следуют из результатов наблюдений за поведением пикши – рыбы с высоким уровнем стайности. Экранирование глаз непроницаемой пленкой приводит лишь к временной потере стайного поведения и через несколько часов такие рыбы начинают реагировать на проплывающую мимо стаю интактных особей, а затем и следовать за ней. Сочетание зрительной депривации с перерезкой нервов, иннервирующих боковую линию, приводит к полной потере способности следовать вслед за интактными рыбами.

Роль боковой линии в стайном поведении не является ведущей. Блокирование работы боковой линии ни как не проявляется на поведении стайных рыб, если у них зрительная система сохраняется интактной. Дистантность действия боковой линии относительно мала и не превышает 1-2 двух длин тела рыб. Однако в ходовых стаях или в стаях кругового обзора, когда расстояние между рыбами сокращается, они становятся доступными для рецепторов боковой линии. Несомненно, что этот вопрос далек от разрешения. Как справедливо полагают некоторые исследователи, даже в компактных стаях возможная роль боковой линии в обеспечении координации плавания рыб представляется сомнительной, поскольку, к примеру, у сельдевых рыб, у которых стайное поведение следует признать наиболее развитым, каналы боковой линии на боковой поверхности тела отсутствуют. Строгие доказательства реального участия боковой линии и других незрительных сенсорных систем в обеспечении стайных контактов рыб до настоящего времени отсутствуют.

Совершенно очевидно, что синхронная реакция стайных рыб на внешние стимулы, сложное и быстрое маневрирование с сохранением единства стаи не могут быть осуществлены с помощью обоняния, слуха или электрорецепции, которые не обеспечивают столь эффективную и быструю локализацию рыбами источника сигнала и, следовательно, точную взаимную ориентацию в пространстве. Участие контактных сенсорных систем – вкусовой рецепции и механорецепции в обеспечении стайного поведения также не представляется реальным. Тем не менее, есть основания полагать, что роль незрительных сенсорных систем может заключаться в сохранении связи между рыбами в условиях, когда зрительная функция затруднена или невозможна. Сохранение таких контактов может облегчать или ускорять образование стай при восстановлении условий, необходимых для работы зрительной системы. Возможно также, что незрительная коммуникация придает внутристайным контактам дополнительную надежность и устойчивость. Известно, что в темноте или при изолированном содержании у стайных рыб значительно

повышается потребление кислорода, вызываемое стрессом. При запаховой имитации присутствия других рыб своего вида дыхание рыб нормализуется.

7.3. Центральная нервная система

Сведения об отделах мозга, ответственных за проявление рыбами стайного поведения противоречивы. Согласно данным одних авторов такие центры локализованы в переднем мозге, удаление которого приводит к нарушению или потере рыбами стайного поведения, изменяет выработку и реализацию имитационных рефлексов, имеющих важное значение для согласованного поведения рыб в стае. По данным других авторов,экстирпация переднего мозга все же позволяет рыбам осуществлять стайное поведение. В последние годы обнаружено, что накопление в мозге растущей молоди ряда биологически активных веществ, поступающих с кормом, влияет на темпы формирования стайного поведения в онтогенезе.

8. СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Исключительно высокая роль зрительной системы предопределяет зависимость стайного поведения от условий, влияющих на зрительную функцию, прежде всего **освещенности** – важного экологического фактора, регулирующего многие виды внешней активности рыб. Стайное поведение имеет четкую суточную ритмику и приурочено к светлому времени. Падение освещенности в вечерние часы ниже определенного, критического уровня приводит к распаду стай и рассредоточению рыб. На рассвете с увеличением освещенности происходят обратные процессы.

Рассредоточение вочные часы свойственно подавляющему числу стайных рыб. Они, как правило, уходят в придонные слои, становятся малоактивными, расстояние между ними значительно увеличивается, рыбы

могут опускаться на грунт и изменяют свое поведение только при включении искусственного источника света или при испуге. Измерение расстояния между меченными особями *Pollachius virens* (длина 35-43 см), снабженными ультразвуковыми метками показало, что в ночные часы среднее расстояние между рыбами в два раза больше, чем в дневные (рис. 14). Благодаря распаду стай в ночные часы и ненаправленным двигательным перемещениям молоди многих мелких эстuarных и других видов рыб происходит их рассеивание с помощью приливно-отливных течений на расстояния, которые эти рыбы не способны преодолеть за счет активного плавания.

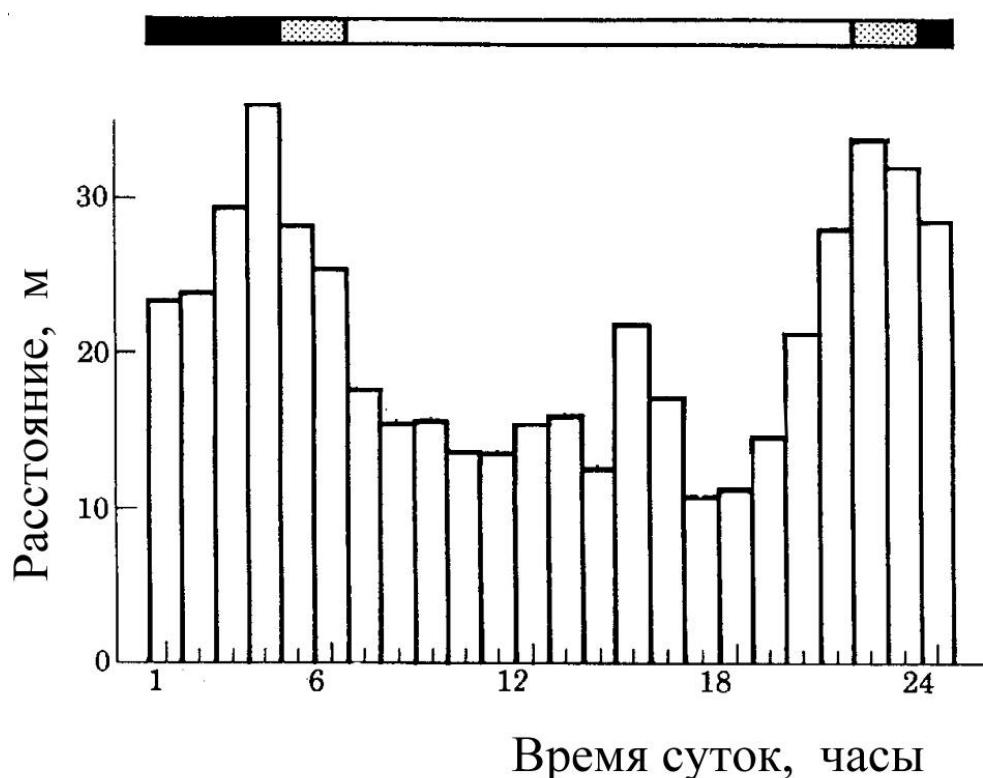


Рисунок 14. Среднее расстояние между парами рыб в стаях сайды *Pollachius virens* в разные часы суток. Горизонтальная колонка показывает темный, сумеречный и светлый периоды суток (по Smith et al., 1993).

Таблица 3. Пороговые значения освещенности и интенсивности света, при которых наблюдается распадение и образование стай у рыб разных видов

| Вид | Длина рыб, см | Освещенность, лк | | Источник |
|---|---------------|----------------------|------------------|------------------------------|
| | | распадение стаи | образование стаи | |
| <i>Rhinichthys</i> | - | 1.3 | - | Kuehne, 1958 (по Shaw, 1961) |
| <i>Semitolis</i> | - | 1.8 | - | ----- “ ----- |
| <i>Hepsitia stipes</i> | - | 0.5 | - | Steven, 1959 |
| <i>Batistoma</i> | - | 0.5 | - | ----- “ ----- |
| <i>Menidia sp.</i> | 13 | 0.3-0.5 | - | Shaw, 1961 |
| <i>Sardinops caerulea</i> | - | <0.1 | - | Loukashkin, Grant, 1959 |
| <i>Oncorhynchus spp.</i> | 3.5 | 0.001 | - | Ali, 1959 |
| <i>Phoxinus</i> | - | 0.02 | - | Jones, 1956 |
| <i>Blicca bjorkna</i> | 3.5-4.5 | 0.1-0.01 | 10-35 | Мантейфель и др., 1965б |
| <i>Perca fluviatilis</i> | 4.5 | 0.1-0.01 | 1-2 | ----- “ ----- |
| <i>Leucaspis delineatus</i> | 6-7 | 0.01 | 0.1 | ----- “ ----- |
| <i>Scardinius erythrophthalmus</i> | 14-19 | 1-0.001 | - | ----- “ ----- |
| <i>Alburnus alburnus</i> | 1.1-2.3 | 0.1-0.01 | 10-100 | ----- “ ----- |
| <i>Atherina boyeri</i> | 5-7 | 0.1-0.01 | 12-40 | ----- “ ----- |
| <i>Spicara smaris</i> | 11-13 | 0.1-0.01 | 12-40 | ----- “ ----- |
| <i>Engraulis encrasiculus</i> | 9-11 | 0.1-0.01 | 12-40 | ----- “ ----- |
| <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> | 8-15 | 0.1-0.01 | 12-40 | ----- “ ----- |
| <i>Trachurus symmetricus</i> * | 12 | 1.1×10^{-8} | - | Hunter, 1968 |
| <i>Engraulis mordax</i> * | 10 | 5×10^{-6} | - | Hunter, Nicholl, 1985 |
| <i>Pranesus insularum</i> * | 4 | 3.7×10^{-2} | - | Major, 1977 |
| <i>Brevoortia patronus</i> * | 2 | 5×10^{-3} | - | Higgs, Fuiman, 1996 |
| <i>Perca flavescens</i> | - | 0.01 | 0.01-0.001 | Helfman, 1979 |
| <i>Scomber scombrus</i> * | 36 | 1.8×10^{-7} | - | Glass et al., 1986 |
| <i>Astyanax mexicanus</i> * | | 1.8×10^{-7} | - | John, 1964 |

Примечание. * - приведены значения интенсивности света в $\mu E/m^2 c$.

Лишь в некоторых случаях потеря стайности из-за падения освещенности не сопровождается распадом стаи и рассредоточением – стайная молодь желтохвоста *Seriola quiqueradiata* вочные часы хоть и снижает двигательную активность, но остается в верхнем слое воды и продолжает держаться отдельными группами. Рассредоточение молоди неизбежно бы привело к быстрой гибели из-за потери укрытий – плавающих на поверхности моря небольших скоплений саргассовых водорослей, служащими убежищами для личинок и ранних мальков этих рыб.

Критический, или пороговый уровень освещенности, при котором рыбы теряют способность поддерживать стайные отношения, не совпадает у разных видов рыб (табл.3). Рассредоточение стай молоди атериноморусов *Atherinomorus sp.* и атлантической менидии *Menidia menidia* (Atherinidae) происходит при освещенности 0.05 лк. Стай атерины *Atherina boyeri*, черноморской ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus*, европейского анчоуса *Engraulis engrasicolis*, молоди густеры *Blicca bjoerkna* при освещенности около десятых и сотых долей люксса. У молоди желтого окуня *Perca flavescens* прекращение питания, распадение стаи и оседание на дно происходит при освещенности 10^{-2} лк, причем в стаях старших или крупных особей эти процессы протекают при более низкой освещенности. Порог освещенности, при котором происходит стаеобразование у половозрелых особей северного анчоуса *Engraulis mordax*, составляет величину 6×10^{-11} Вт/см². Это позволяет рыбам держаться стаей в лунную ночь на глубине до 30 м, а в безлунную, но звездную ночь – в пределах верхних 10 м. Между пороговой величиной освещенности, необходимой для проявления стайного поведения и размерами глаз рыб наблюдается хорошо выраженная взаимосвязь (рис. 15).

Интересен сам процесс распадения стаи: с падением освещенности резко снижает скорость плавания рыб, в несколько раз увеличивается расстояние между ближайшими партнерами по стае, полностью теряется единая ориентация, а направление плавания рыб становится случайным (рис. 16). Стай молоди густеры вечером при естественном уменьшении освещенности до 27 лк

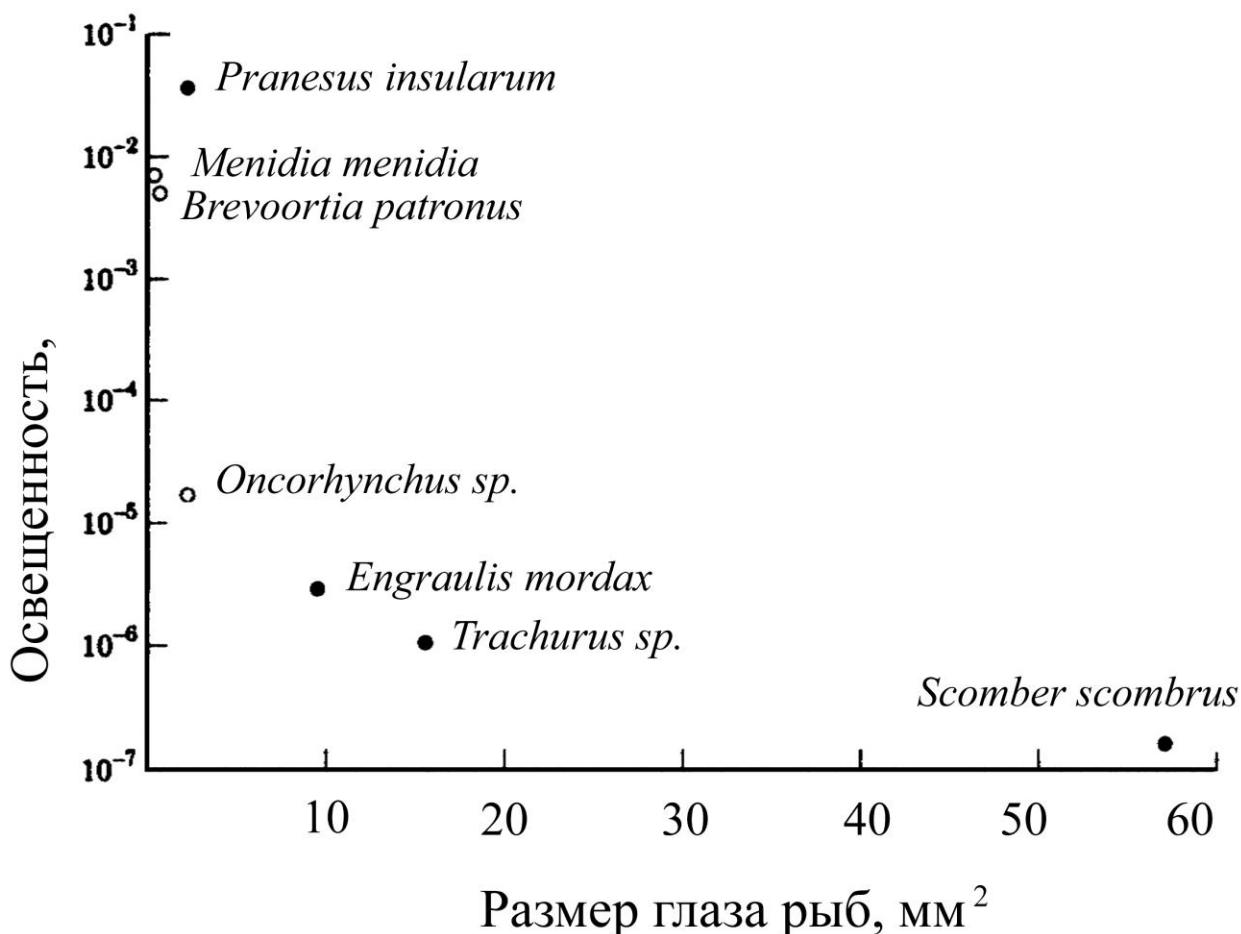


Рисунок 15. Зависимость между размером глаза рыб (выраженным как квадрат радиуса глазного яблока, R^2) и пороговой величиной силы света, требуемой для проявления рыбами стайного поведения. Светлые кружки – молодь, темные – взрослые особи (по Higgs, Fuiman, 1996).

начинают “пульсировать”, то значительно увеличивая свои размеры, то уменьшая их до нормальных размеров. Молодь ее при этом то рассредоточивается, то вновь соединяется в стаю. При освещенности в 13 лк она еще держится вместе, но расстояние между особями в среднем в 5 раз больше, чем днем. Стая становится рыхлой, теряет свои контуры, но при испуге молодь быстро собирается вместе и стая вновь принимает свои обычные очертания. При дальнейшем падении освещенности движения рыб в стае становятся все менее согласованными, а расстояние между ними увеличивается

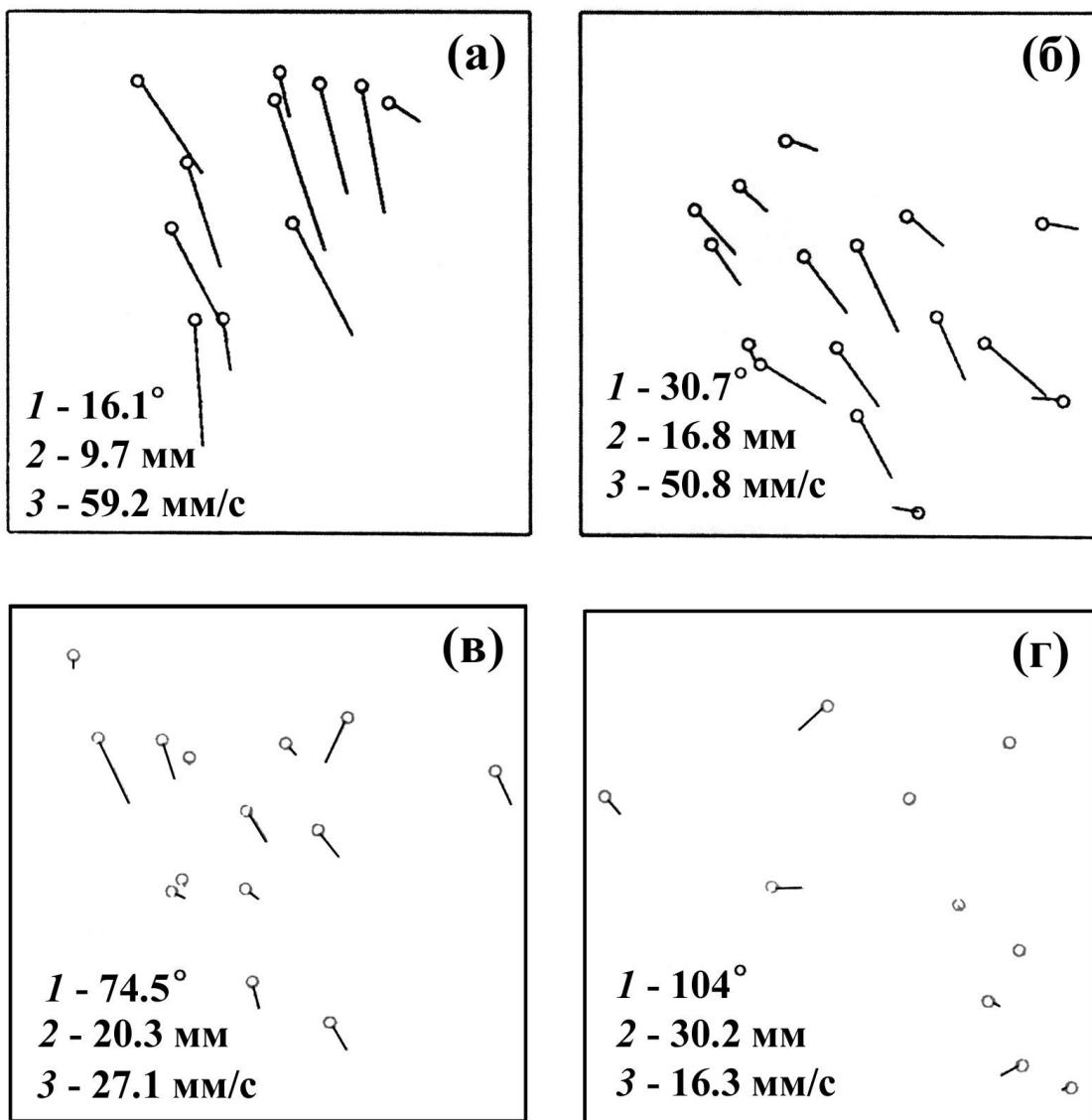


Рисунок 16. Изменение угла (*1*) между направлениями движения соседних особей в стае, линейной дистанции (*2*) между ними и скорости плавания (*3*) молоди *Brevoortia patronus* длиной 19-22 мм при разной освещенности. Сила света, $\mu\text{E}/\text{м}^2\text{с}$: а - 36.3; б - 0.10; в - 0.008; г - 0.005 (по Higgs, Fuiman, 1996)

еще больше, некоторые мальки выходят за пределы стаи, стая постепенно рассредоточивается, рыбы опускаются в нижние слои, на глубину. При освещенности около 1 люкса большая часть рыб рассредоточена, окончательное распадение стаи происходит при 0.1-0.01 лк. С утренним повышением освещенности до 1 люкса молодь поднимается вверх, но держится

еще разрознено. Формирование рыхлой стаи происходит при 5 лк, типично дневной стаи с четкой ориентацией особей – при 30-35 лк.

Уровень освещенности, критический для проявления стайного поведения значительно выше порогового уровня зрения. Этот феномен впервые был обнаружен у ряда видов пресноводных рыб в результате комплексного исследования закономерностей их суточной динамики стайного, защитного и пищевого поведения в естественных условиях. Оказалось, что распад стай начинается при освещенности, которая еще вполне позволяет рыбам видеть друг друга. Несмотря на то, что с падением освещенности дальность распознавания особей своего вида уменьшается, это расстояние все же намного превосходит дистанцию между рыбами в стаях. Потенциальную возможность рыб поддерживать стаю в условиях низкой освещенности демонстрируют интересные наблюдения за стаями молоди – рыхлые, потерявшие четкие очертания стаи немедленно уплотняются при испуге, вызванном стимулами различной модальности.

Вывод о несовпадении пороговых величин освещенности, требуемой для поддержания стаи и освещенности, необходимой для зрительного восприятия подтверждают наблюдения за питанием планктоноядных рыб. С наступлением вечерних сумерек и распадением стаи эти рыбы продолжают питаться, утром начало интенсивного откорма начинается раньше, чем объединение рыб в стаю. Сохранение у рыб возможности отыскивать относительно мелкие кормовые организмы в вечерние и предутренние часы указывает на достаточный уровень освещенности в это время не только для различения таких крупных объектов как сами рыбы, но и для обнаружения существенно более мелких объектов. Освещенность, которая необходима для объединения рыб в стаи в утренние часы по своему уровню выше той, при которой происходит рассредоточение рыб и потеря стайности вечером. Анализ этих результатов, сопоставление с поведением и сенсорными возможностями других представителей рыбного сообщества позволяет прийти к принципиально важному заключению о том, что причиной распада стай в темное время суток является не просто

усложнение или потеря рыбами зрительного контакта, а более сложная связь биотического характера, имеющая отношение к трофическим взаимоотношениям между хищниками и их жертвами (см. раздел 14.2).

Таким образом, ритмика стайного поведения жестко коррелирует с суточными изменениями освещенности и возможностью рыб получать по зрительному каналу информацию, необходимую для координации стайной активности. Имеется пороговый уровень освещенности, ниже которого уменьшается степень групповой объединенности, а затем происходит дезинтеграция стаи и рассредоточение особей. Величина его отличается у рыб разных видов, разного возраста или при разных условиях существования. Распадение стаи происходит при освещенности, когда еще возможно зрительное восприятие стайных партнеров, но она, по-видимому, все же недостаточна для быстрых и хорошо согласованных стайных реакций. Сохранение в таких условиях стаи повысило бы уязвимость рыб для хищников, охотничья активность которых в сумеречные часы резко возрастает. Возможно, именно по этой причине для восстановления стайного поведения в утренние часы требуется еще больший уровень освещенности, чем тот, при котором происходит распад стаи.

9. НЕПОСТОЯНСТВО СОСТАВА СТАЙ

Стай представляют собой временные объединения рыб, состав их остается постоянным в течение весьма непродолжительного периода, который не превышает светлого времени суток. Даже находящиеся под охраной самца стаи молоди трехглой колюшки, как установлено с помощью генетических методов, объединяют особей, которые исходно входили в разные семейные группы и не являются потомками одной пары производителей. В этом

отношении рыбы отличаются от других позвоночных животных, у которых семейные группы (выводки, прайды) и крупные социальные группировки (стай, стада, табуны) имеют более длительный период существования, а их состав, как правило, характеризуется высокой стабильностью.

Стаям рыб присуща способность легко распадаться на более мелкие стайки или объединяться в более крупные. Объединение стай может происходить при случайной встрече двух или более стай, например, при пищевом поиске и на местах откорма и отдыха рыб, при совершении миграций. Также легко происходит распад относительно крупных стай рыб на более мелкие – при испуге, атаке хищника, при резких изменениях направления плавания. Объединение и распад стай особенно хорошо заметен при наблюдениях за поведением и перемещением стай молоди рыб в естественных условиях.

Время, в течение которого состав стаи сохраняется постоянным, может ограничиваться всего несколькими минутами или часами. Так, по наблюдениям Д.В.Радакова, европейский анчоус в большом бассейне держится отдельными небольшими, активно перемещающимися стайками, имеющими четкие границы. Однако из-за высокой подвижности стайки часто сталкивались друг с другом исливались в одну, которая вскоре могла вновь разделиться на две или несколько. Такое поведение рыб затрудняло подсчет общего числа стаек в бассейне. Эксперименты с меченными особями обыкновенного скиджека *Katzwonus pelamis*, выполненные в открытом океане, также показали, рыбы легко переходят из стаи в стаю и не проявляют заметного стремления задерживаться в какой-либо из них надолго. Уже через месяц меченные особи встречались в разных стаях, а через 3-5 месяцев это наблюдалось практически во всех случаях. Лишь при обитании в изолированных друг от друга биотопах возможна относительно высокая стабильность состава стай, как это наблюдается, например, у молоди желтохвоста *Seriola quinqueradiata*, которая в раннем возрасте держится среди небольших конгломератов плавающей у поверхности воды морской водоросли *Sargassum sp.* Поселяясь сразу после

метаморфоза в изолированном скоплении водорослей, молодь желтохвоста не покидает его до тех пор, пока это временное убежище не разрушится (около месяца). К новому наиболее близко расположенному скоплению молодь уходит одновременно всей стайкой, сохраняя таким образом свой состав неизменным.

Основной причиной нестабильности состава стай является их суточная цикличность распада и образования. С наступлением вечерних сумерек стаи рыб постепенно теряют четкие очертания, расстояние между особями увеличивается и в результате либо образуются рыхлые, аморфные группировки, объединяющие представителей нескольких разных стай, либо рыбы рассредоточиваются на большей акватории, например за счет течения. Утром, с повышением освещенности стаи рыб формируются вновь (см. раздел 8). Переход рыб из одной стаи в другую подтвержден экспериментальным путем – снабженная цветными метками черноморская смарида *Spicara smaris*, вначале державшаяся вместе в одной стае, уже на следующий день встречалась в разных стаях.

Итак, стаи рыб крайне неустойчивы и в течение короткого времени могут многократно распадаться и вновь формироваться, но уже в ином составе. Эта особенность является характерной чертой стай рыб и отличает их от социальных группировок различного типа других позвоночных животных.

10. МЕХАНИЗМЫ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

10.1. Взаимное привлечение рыб друг к другу

Стайное поведение основывается на стремлении рыб объединяться с особями своего вида или с рыбами, которые близки по форме, окраске и особенностям двигательной активности. Взаимное стремление стайных рыб

друг к другу является основным механизмом стайного поведения. Простыми и показательными примерами этой особенности поведения служат опыты с предъявлением одиночным стайным рыбам собственного изображения в зеркале. Стайное чувство настолько сильно, что рыбы редко покидают ту зону аквариума, вблизи которой помещено зеркало. Чем в большей мере свойственно стайное поведение для рыб, тем сильнее у них выражена аттрактивная реакция на собственное зеркальное изображение.

Стремление к объединению, или реакция состаивания представляет собой **врожденную реакцию**, проявляющуюся в естественной и искусственной обстановке независимо от индивидуального опыта особи. Рыбы, выращенные в полной изоляции, легко образуют стаю и проявляют все признаки стайного поведения при первом же помещении в один общий аквариум. Личинки горчака *Rhodeus sericeus amarus* начинают плавать стайкой практически сразу же после того как они выходят из мантийной полости двустворчатых моллюсков. Сила стайного инстинкта рыб очень велика и часто доминирует над другими врожденными реакциями, в частности, оборонительными. Например, стайные рыбы прорываются сквозь пугающую их газопузырковую завесу, если они могут таким путем присоединиться к остальной части стаи. Многократно отмечались случаи активного захода в трал одиночных особей, если в нем в этот момент находилась основная часть облавливаемой стаи.

Чем больше рыб в группе, тем сильнее ее привлекающее действие. Опытами на верховке показано, что даже одиночная особь вызывает реакцию привлечения, при увеличении числа рыб-“актеров” интенсивность их привлекающего эффекта быстро возрастает и достигает максимума, когда число этих рыб достигает трех (рис. 17). У стайных рыб – ельца, леща, верховки, султанки и у некоторых других наблюдается значительное усиление оптомоторной реакции при увеличении числа особей в группе от 3 до 6. Гольян и глазчатый горчак *Rhodeus ocellatus ocellatus* проявляют стайное поведение, когда объединяется не менее 3-х рыб. Считается, что **объединение трех особей** является минимально достаточным для образования группировки, обладающей

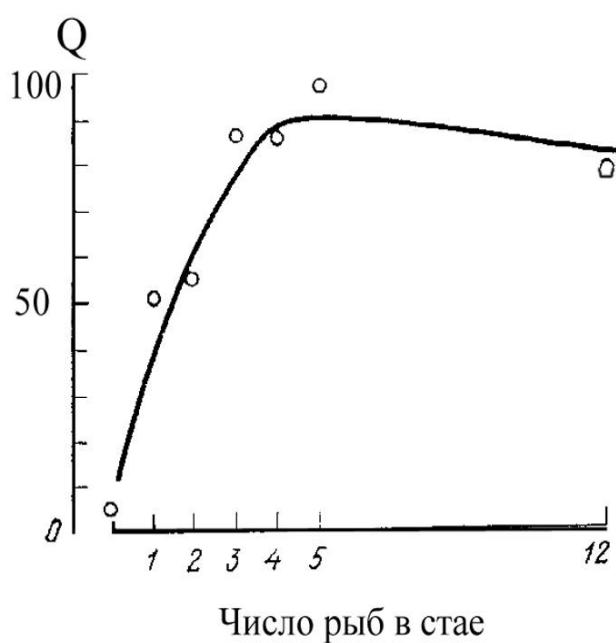


Рисунок 17. Интенсивность реакции привлечения, проявляемой одиночными верховками *Leucaspis delineatus* по отношению к стаям с разным числом особей. Q - процент времени, которое одиночные верховки проводили у стенки аквариума, за которой располагалась стая (по Даркову, 1975).

всеми признаками стаи. В природе численность стай рыб, как правило, всегда намного выше минимального размера, устанавливаемого экспериментальным путем (см. раздел 4).

Для того чтобы рыбы проявили предпочтение к более многочисленной стае, необходимо, чтобы ее размеры превышали размеры соседней более мелкой стаи не менее чем в 3 раза (табл 4). Стремление к объединению со стаями большего размера снижается по мере возрастания численности особей в сравниваемых стаях. При угрозе нападения хищника выбор рыбами большей стаи происходит быстрее, при этом точность сравнительной оценки размеров стай повышается. У молоди стремление к объединению с более крупными стаями выражено сильнее, что, как предполагается, снижает риск быть истребленным хищником. По-видимому, при выборе более многочисленной стаи значимым сигналом для подопытных рыб служит не число особей в сравниваемых стаях, а линейные размеры стай, ее силуэт и занимаемый объем.

Важным фактором, влияющим на выбор и вхождение в уже сформировавшуюся стаю является соответствие размеров особи размерам рыб в стае. Экспериментальным путем показано, что при наличии выбора рыбы

Таблица 4. Средняя продолжительность реакции привлечения, проявляемой одиночной верховкой *Leucaspis delineatus* по отношению к двум одновременно предъявляемым группам конспецифичных особей (по Даркову, 1980, с изменениями)

| Число рыб в двух одновременно предъявляемых группах | Продолжительность реакции привлечения одиночной особи, с | Число рыб в двух одновременно предъявляемых группах | Продолжительность реакции привлечения одиночной особи, с |
|--|--|--|--|
| 0 | 4±1 | 7 | 229±26 |
| 12 | 472±25* | 12 | 264±24 |
| 1 | 95±20 | 8 | 245±20 |
| 12 | 231±30* | 12 | 260±20 |
| 2 | 95±16 | 9 | 275±25 |
| 12 | 195±25* | 12 | 257±24 |
| 3 | 106±26 | 10 | 263±24 |
| 12 | 316±42* | 12 | 287±28 |
| 4 | 82±13 | 11 | 255±9 |
| 12 | 145±24* | 12 | 255±16 |
| 5 | 216±11 | 13 | 237±25 |
| 12 | 242±11 | 12 | 257±26 |
| 6 | 245±20 | | |
| 12 | 275±22 | | |

Примечание. * - достоверность различий $p<0.05$ между продолжительностью реакции привлечения, проявляемой одиночной верховкой по отношению к двум одновременно предъявляемым группам рыб.

стремятся объединяться с особями, близкими им по длине. При ссаживании вместе двух групп трехиглой колюшки средней длиной 4.4 и 5.7 см, уже через 3-6 мин происходило разделение единой стаи на две, каждая из которых объединяла крупных или мелких рыб. Через 9-10 мин размерные различия рыб в стаях были хорошо выражены. Размерная ассортативность в образовании стай происходит и в природных условиях: вариабельность длины тела трехиглых колюшек в стае всегда намного меньше, чем вариабельность длины тела рыб из разных стай.

Большое значение при выборе партнеров по стае имеет не только размеры тела и видовая принадлежность, но и особенности окраски рыб: в эксперименте белые и черные особи широкоплавниковой пецилии *Poecilia latipinna* предпочитали объединяться с рыбами сходной окраски. Значимыми для рыб служат и более слабые и не столь хорошо заметные внешние признаки. Для поперечно-полосатого фундулюса *Fundulus diaphanus* такими признаками являются небольшие темные пятна на боковой поверхности тела. Эти пятна образуются в результате инвазии паразитической трематоды *Crassiphiala bulboglossa*, для которой рыбы служат вторичными промежуточными хозяевами. Цисты метацеркарий, располагающиеся в мышечной ткани зараженных рыб внешне выглядят как темные пятна на теле. В эксперименте с парным выбором фундулюсы, как зараженные, так и незараженные трематодой проявляли достоверное привлечение к незараженным рыбам, не имевших пятен (рис. 18).

Рыбы могут отличать незнакомых особей своего вида от знакомых и проявлять к ним более выраженное предпочтение. Такая способность обнаружена у трехиглой колюшки, синежаберного солнечника *Lepomis macrochirus*, черноголового пимефалеса *Pimephales promelas*, гуппи *Poecilia reticulata*. Гольяны, выловленные стайками в удаленных друг от друга местах реки, при ссаживании вместе формировали стайки, в которых доля «знакомых» особей составляла до 75%.

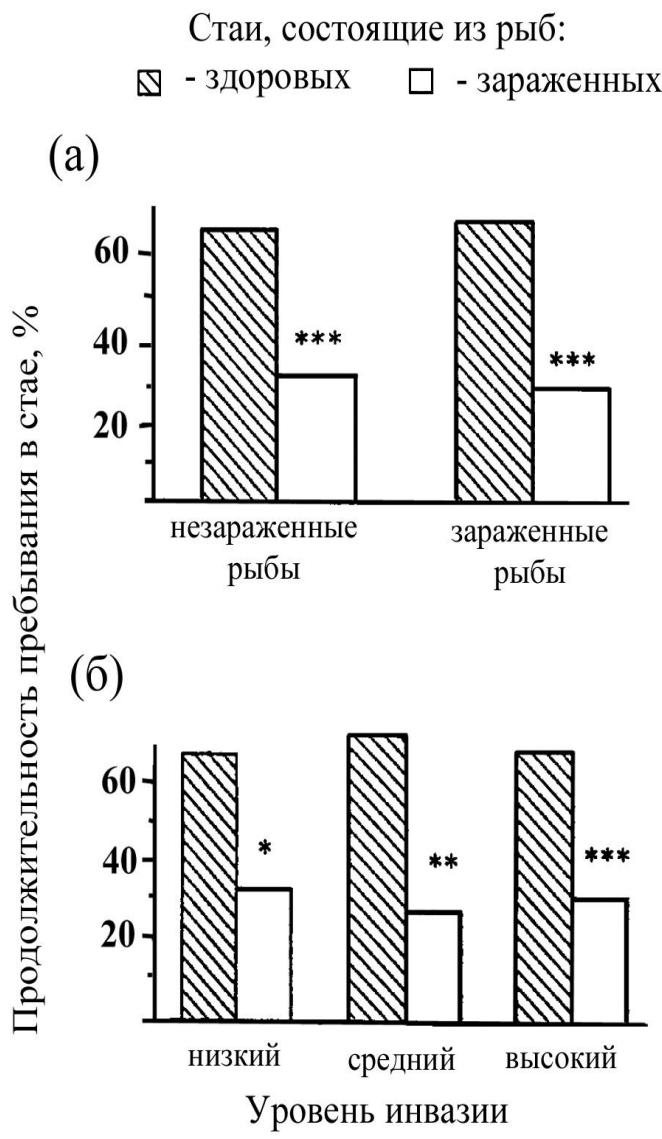


Рисунок 18. Продолжительность пребывания здоровых и пораженных трематодой *Crassiphiala bulboglossa* фундулюсов *Fundulus diaphanus* в стаях, состоящих из здоровых или зараженных рыб (а) или в стаях, состоящих из рыб с разной выраженностью инвазии (б).

Уровень инвазии – число метацеркарий на теле рыб:
низкий – 1 экз., средний – 2-4 экз.,
высокий – 5 и более экз.

Достоверность различий продолжительности пребывания рыб в стаях здоровых и пораженных фундулюсов, р: * - <0.05; ** - <0.01;
*** - <0.001 (по Krause, Godin, 1996).

Таким образом, взаимное привлечение рыб друг к другу является основным механизмом, приводящим к объединению рыб в стаи. Реакция состаивания представляет собой врожденную реакцию, реализующуюся независимо от индивидуального опыта особи, она доминирует над многими другими врожденными реакциями рыб. Стремление к объединению выражено тем сильнее, чем в большей мере рыбам свойственно стайное поведение, при этом существенное значение имеют такие признаки как размеры и число рыб, форма их тела, физиологическое состояние, особенности окраски, наличие угрозы со стороны хищников и др.

10.2. Имитационное поведение

Подражание или имитация представляет собой безусловный рефлекс, заключающийся в повторении поведенческих актов одними особями (“зрителями”) вслед за другими (“актерами”). Эта способность также является важнейшим элементом поведения стайных рыб. Именно у стайных рыб подражательные реакции выражены в наибольшей мере, тогда как у рыб, ведущих одиничный образ жизни, например, у европейского керчака *Myoxocephalus scorpius*, бельдюги *Zoarces viviparus*, маслюка *Pholis gunnelus* или у осетровых рыб эти реакции не проявляются. Возникновение способности к подражанию совпадает в онтогенезе рыб с переходом ранней молоди к стайному плаванию.

Подражательное поведение имеет в жизни стайных рыб большое значение. Благодаря хорошо развитому имитационному рефлексу сохраняется единство стаи при перемещениях и при совершении сложных и быстрых маневров при испуге или в ответ на нападение хищника. Роль подражания в поведении стайных рыб хорошо демонстрируют эксперименты, выполненные на молоди пикши в аквариумах, частично разделенных непрозрачной перегородкой (рис.19). Корм, который вносили в один из отсеков аквариума, могли заметить только особи, находящиеся в этом же отсеке. Плавающие в соседнем отсеке рыбы корм не видели, но они могли видеть стремительный бросок рыб к корму и устремлялись за ними в противоположный отсек. Такая же ситуация наблюдается, когда только часть рыб обнаруживает и первой непосредственно реагирует на нападающего хищника или на любой другой пугающий стимул. Вслед за ними все остальные рыбы проявляют оборонительную реакцию и вся стая уходит от опасности.

Подражающие рыбы не только имитируют поведение других рыб, но и быстро обучаются тем же навыкам, которыми владеют рыбы-актеры, т.е. приобретают условные навыки от других особей, будучи лишь свидетелями действий последних. Несомненно, что **сигнальная преемственность –**

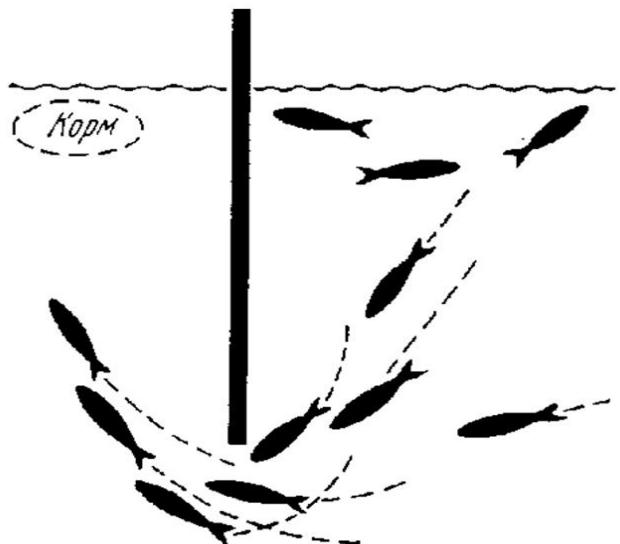


Рисунок 19.

Обнаружение стаей рыб корма, отделенного непрозрачной перегородкой (по Радакову, 1972).

приобретение условных рефлексов от других рыб, биологически более выгодна, чем выработка этих рефлексов на основании собственного опыта. Так для выработки оборонительного рефлекса на сома *Silurus glanis* верховкам достаточно однократного и непродолжительного по времени наблюдения за успешной охотой этого хищника. Для стайных рыб показана возможность выработки имитационных рефлексов не только первого порядка, но и второго и третьего порядков, когда навыки, приобретаемые рыбами-«зрителями» последовательно перенимаются другими рыбами.

Условные имитационные рефлексы у рыб характеризуются быстрым формированием и большой устойчивостью. Так у атлантической трески и пикши условный рефлекс в виде направленной двигательной реакции на раздражение электрическим током проявляется у особи-”зрителя” уже при первом сочетании этого стимула и двигательно-оборонительной реакции, демонстрируемой особью-”актером”. Подражающие особи не только повторяют уход рыб-”актеров” в другой отсек, но и способны имитировать более тонкие особенности их двигательного ответа, например, короткие резкие движения в сторону в первый момент воздействия электрического тока. Одна

особь, в зависимости от ее активности, может вызывать подражательные реакции одновременно у группы до 9 рыб-”зрителей”.

Проявление подражания и образование условных имитационных рефлексов возможно только в том случае, если имитируемые и имитирующие рыбы принадлежат к одному виду и близки между собой по размерам. Подражание не наблюдается, если размеры рыб-конспецификов отличаются всего на 20 % или если в качестве рыб-”актеров” и рыб-”зрителей” используют особей близких по размеру, принадлежащих к разным видам. Эта особенность служит основным механизмом формирования одновидовых стай, однородных по размерному составу.

10.3. Оптомоторная реакция

Оптомоторная реакция является основным механизмом ориентации рыб в потоке. Важная роль оптомоторной реакции принадлежит и в осуществлении рыбами стайного поведения. У стайных рыб зрительными ориентирами для проявления реакции выступают соседние особи. Рефлекс следования обеспечивает сохранение единства стаи в водоемах с течением и со стоячей водой.

Роль оптомоторной реакции в стайном поведении подчеркивает тот факт, что в наибольшей мере эта реакция выражена у стайных рыб. Эта реакция заметно усиливается в присутствии особей своего вида, что достигается, по-видимому, благодаря подражательному поведению. Однако роль рефлекса следования не может рассматриваться ведущей в обеспечении стайного поведения. На это же указывает и существенно более раннее формирование в онтогенезе рыб оптомоторной реакции, чем собственно стайного поведения.

11. ОКРАСКА СТАЙНЫХ РЫБ И ЕЕ СИГНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Проявление стайного образа жизни в значительной мере обеспечивается благодаря способности рыб воспринимать и реагировать на зрительные стимулы, источником которых являются партнеры по стае. Среди таких стимулов большое значение имеет окраска рыб. Многие стайные рыбы обладают особым типом окраски – так называемой **стайной окраской**, характеризующейся наличием на туловище, голове или на плавниках контрастных пятен, полос или узоров. Пятна, полосы и узоры у рыб разных видов различаются не только по местоположению, но и по размерам, своеобразию формы, яркости и цвета. Присутствие таких зрительных маркеров облегчает распознавание особей своего вида, взаимную ориентацию и согласованность рыб при стайном плавании.

Яркие, хорошо заметные пятна или полосы имеются на теле или плавниках у многих стайных рыб. У пикши на передней части туловища рядом с грудным плавником располагается темное контрастное пятно. У речного окуня *Perca fluviatilis*, также ведущего стайный образ жизни, ярко-черное пятно располагается на передней части спинного плавника (рис. 20). Темные пятна – одно или несколько, имеются на теле или плавниках у дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta*, европейской сардины *Sardina pilchardus*, пузанка *Alosa caspia*, гольяна, щетинкозуба *Chaetodon unimaculatus*, четырехглазой рыбы-бабочки *Chaetodon capistratus*. Одним из характерных внешних атрибутов многих стайных рыб служат контрастные полосы, которые могут располагаться на теле, как в продольном, так и в поперечном направлении. Такие полосы, различающиеся длиной, шириной, формой и рисунком имеются у скумбрии, пеламиды, некоторых тунцов, у многих представителей апогоновых (Apogonidae) (полосатый апогон *Cheilodipterus lineatus*, темнополосый апогон *Apogon semiornatus*, пятилинейный апогон *Apogon quinquelineata* и др.), ставридовых Carangidae (лоцмана *Naucrates ductor*, хоринемы лисана *Chorinemus lysan* и др.), у атериновых Atherinidae, у стайных

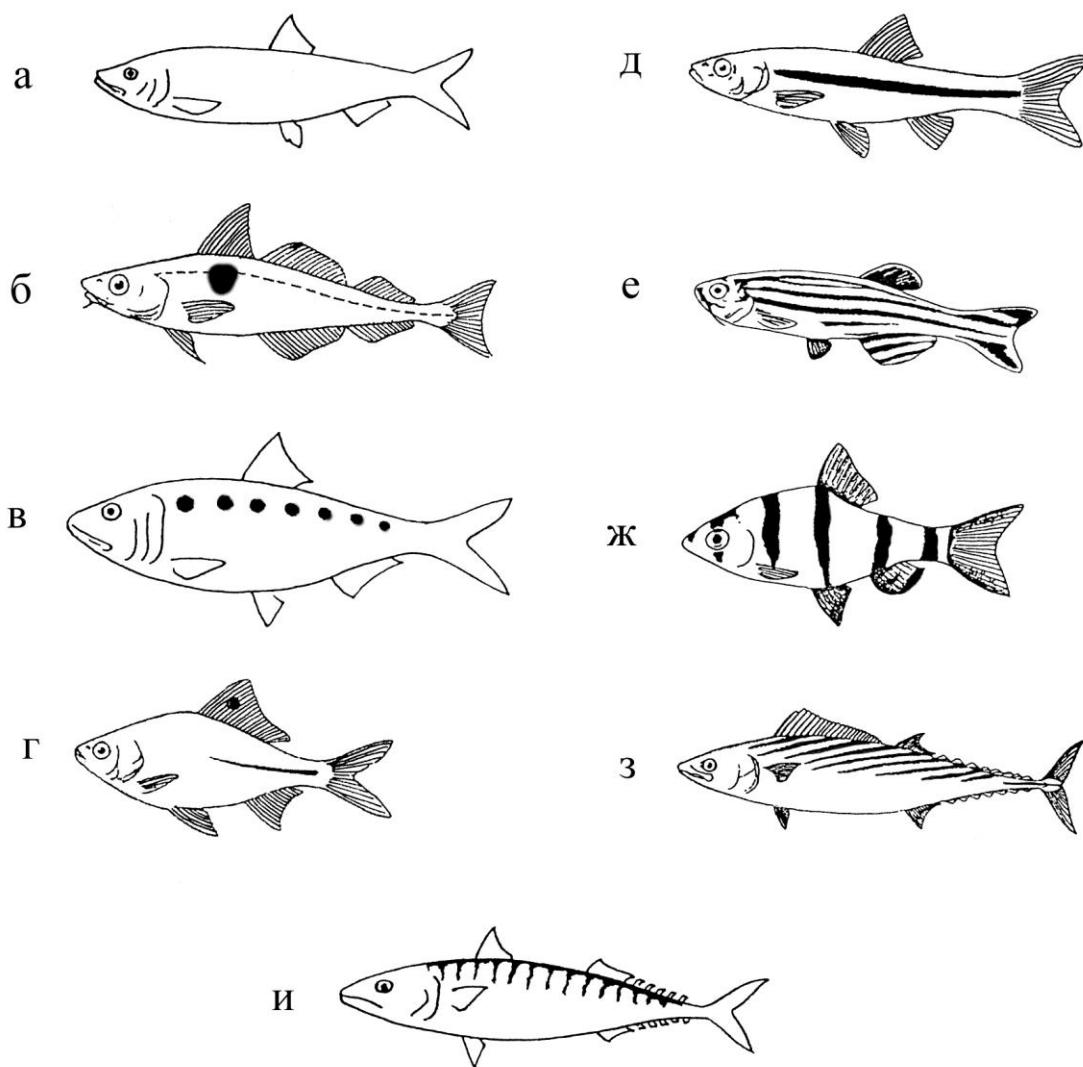


Рисунок 20. Типы стайной окраски у рыб. а – атлантическая сельдь *Clupea harengus*, б - пикша *Melanogrammus aeglefinus*, в – каспийский пузанок *Alosa caspia*, г - колючий горчак *Acanthorodeus astmussii*, д - амурский гольян *Phoxinus lagowskii*, е – данио-перио *Brachydanio rerio*, ж – суматранский пунтиус *Barbus tetrazona*, з – атлантическая пеламида *Sarda sarda*, и – атлантическая скумбрия *Scomber scombrus*.

харациновых рыб (обликивы *Thyaeria*, нанностомусов *Nannostomus*, эритрозонусов *Hemigrammus*, неонов из родов *Hypseleotris* и *Cheirodon*, хилодусов *Chilodus*), у коралловых рыб и у многих других. Особенности рисунка, которые создают на теле рыб темные полосы, часто используются

исследователями для индивидуального распознавания подопытных особей. Многие стайные рыбы несут на теле одновременно полосы и темные пятна – у молоди гольяна, например, имеется не только черное пятно в основании хвостового плавника, но темная полоса на боковой поверхности тела. У некоторых стайных рыб, например у атлантической скумбрии, многочисленные и разнообразные по форме и размерам темные полосы и пятна на теле образуют характерный сложный узор (рис. 20).

Некоторые рыбы проявляют **мимикрию**, принимая окраску других рыб, что позволяет объединяться с ними в совместные стаи. Обитающая в прибрежной зоне Красного моря молодь ядовитой лирохвостой собачки *Meiacanthus nigrolineatus* при длине тела менее 20 мм имеет окраску, сходную с разными видами апогонов (Apogonidae) и обитает в их стаях. При длине более 30 мм молодь приобретает окраску взрослых рыб и покидает стаи апогонов. Молодь пескаря-губача *Sarcocheilichthys czerskii* имеет темную продолговатую полосу вдоль всего тела и до определенного возраста держится в стайках молоди других видов рыб – амурского гольяна *Phoxinus lagowskii* или чебачка *Pseudorasbora parva*.

Значение стайной окраски в жизни рыб подчеркивает тот факт, что она усиливается в условиях, когда способность поддерживать стайное поведение становится особенно важным, например, при потенциальной угрозе нападения хищника. Запах щуки, который является естественным химическим сигналом опасности для мелких карповых рыб, вызывает у гольяна не только сильную оборонительную реакцию (уход, затаивание), но и приводит к появлению на боковой поверхности рыб контрастной черной полосы. Тесная связь между стайной окраской и поведением рыб проявляется в изменении окраски у многих видов рыб в онтогенезе вместе с переходом от стайного образа жизни к одиночному. У колючего горчака *Acanthorhodeus astmussi*, который с возрастом начинает вести одиночный образ жизни исчезает яркое черное пятно на спинном плавнике, у золотого карася *Carassius carassius* постепенно по мере

роста молоди становится менее заметным, а затем исчезает темное пигментное пятно на конце хвостового стебля или у основания хвостового плавника.

Однако далеко не все стайные виды рыб имеют типичную стайную окраску. Например, многие виды сельдевых рыб – представители родов *Clupea*, *Sprattus*, *Clupeonella* ведут исключительно стайный образ жизни, но не обладают какими-либо характерными особенностями в окраске. Пятна или полосы на теле или плавниках отсутствуют и у многих стайных карповых рыб, таких как елец, уклейка, голавль и другие. Для них важным зрительным стимулом, обеспечивающим привлечение рыб друг к другу и взаимную ориентацию особей в стае служит серебристая окраска тела и контрастно-черные глаза. Густера в 75% случаев проявляет положительную реакцию на модели, окрашенные в серебристый цвет и лишь в 25% – в белый или черный. Привлекающий эффект модели серебристого цвета оказывают и на верховок. Серебристую окраску тела приобретает смолтифицирующаяся молодь лососевых, переходя от территориального образа жизни к стайному при подготовке к скату в море.

О значении зрительных стимулов, исходящих от других партнеров по стае свидетельствуют наблюдения, выполненные на атлантической треске: рыбы принимают окраску тела не под влиянием цвета окружающего фона, а, в первую очередь, в соответствии с окраской других рыб стаи или окраской модели: на белом фоне подопытные рыбы имели темную окраску, если находившиеся рядом с ними другие рыбы были темного цвета или если предъявлялась модель, окрашенная в темный цвет. Благодаря такой особенности достигается унификация всех рыб в стае, что имеет большое значение не только для осуществления собственно стайного поведения, но и снижает уязвимость рыб при встрече с хищником.

Функцию зрительных ориентиров выполняют и другие внешние признаки рыб, например, размеры и форма тела, и даже характер плавания. Данио-перио больше времени проводят вблизи моделей, имеющих полосатую окраску, при этом большое значение имеет совпадение размеров модели и размеров

подопытных рыб. Атлантическая менидия не входит в стаю особей своего вида, если их длина тела превышает более чем на 50% средний размер рыб в стае.

Зрительные стимулы, исходящие от партнеров по стае – прежде всего окраска и форма тела, являются важными раздражителями для остальных рыб в стае. Эти стимулы имеют сигнальное значение как источник информации о положении особей в стае, их двигательной активности и поведении, способствуют взаимной координации и согласованности действий стайных рыб.

12. ЭКВИПОТЕНЦИАЛЬНОСТЬ И ЛИДЕРСТВО В СТАЯХ

В подавляющем числе случаев стаи рыб состоят из особей, не различающихся по иерархическому статусу. Такие стаи, в которых отсутствуют постоянные, хорошо заметные и активные лидеры (вожаки), определяющие поведение всей стаи в течение длительного времени, называют **эквипотенциальными**. Эквипотенциальность является характерной чертой стай рыб и отличает их от других позвоночных животных, у которых внутривидовые группировки особей характеризуются (за редкими исключениями) четко выраженной иерархией.

Для изучения роли отдельных особей в поведении стаи в целом используется метод покадрового анализа видеозаписей, позволяющий прослеживать перемещения и расположения в стае отдельных особей. Применение такого метода позволило выяснить, например, что в ходовой стае годовиков пикши, состоящей из 15-20 особей, происходит постоянная смена рыб, возглавляющих стаю. Такое квазилидерство очень кратковременно и продолжается от 0.25-0.5 с до нескольких секунд, после чего рыбы уходят в середину или в заднюю часть стаи, а их место занимают другие рыбы. Подобная ротация в пределах стаи происходит постоянно. Перераспределение

рыб происходит и в пределах внутристайных субгруппировок независимо от того, находятся они впереди, в середине или в задней части. Долговременное **лидерство (вожаки)** может возникать, если число рыб в стае или группе крайне мало и если рыбы содержатся вместе в течение длительного времени. Так, у гольяна в группе из двух рыб формируются устойчивые взаимоотношения типа лидер-ведомый, если же число особей возрастает до 3-4, такие отношения не возникают. Лидерство обнаруживается и в небольших (до 4-х рыб) стаях каранкса *Caranx speciosus* и желтохвоста *Seriola quinqueradiata*.

Отсутствие постоянных лидеров в стаях связывают с тем, что рыбы, располагающиеся во главе стаи, затрачивают значительно больше энергии, чем особи, идущие вслед за ними. Наблюдения за плаванием обычновенного лаврака *Dicentrarchus labrax* показали, что при любой скорости плавания частота биений хвостовым плавником, а значит и энергетические затраты у рыб, возглавляющих стаю, выше, чем у особей, плывущих за лидерами.

Известно, что лидеры в социальных группировках животных выполняют важную сигнальную функцию, предупреждая об опасности, появлении добычи и т.п. Несмотря на то, что в стаях рыб долговременное лидерство отсутствует, отдельные группы особей могут выполнять **сигнальную функцию** и влиять на поведение всей стаи. Сигнальная функция зависит от многих причин, например, от положения особи в стае. У многих рыб особи, занимающие позиции по периметру стаи своим поведением легче стимулируют у остальных рыб подражательные реакции, что может быть вызвано тем, что рыбы, выходящие на периферию стаи, становятся более подвижными (рис. 21) и чувствительными к различным внешним раздражителям.

Индивидуальные различия рыб в стае могут определяться состоянием особи, типом нервной системы, уровнем пищевой мотивации. Установлено, что особи, возглавляющие стаю, обычно обладают заметно более высокой пищевой активностью, чем рыбы в центре или в хвосте стаи.

Чтобы увлечь за собой всю стаю, лидирующие рыбы должны составлять определенную долю от общего числа особей в стае – не менее 30-40%. Когда



Рисунок 21. Траектории движения лещей *Abramis brama* в стае. Отметки на траекториях отмечают положение рыб через каждые 0.5 с (по Даркову и др., 1976).

такое число рыб в ходовой стае изменяет направление своего движения, остальные рыбы также начинают следовать за своеобразным «коллективным лидером» или «коллективным вожаком». Такую же долю от общего числа рыб в стае должны составлять особи, обладающие наибольшей восприимчивостью к внешним сигналам. В опытах на стайках гольяна *Phoxinus phoxinus*, составленных из молоди двух возрастных групп, резко различающихся по своей чувствительности к феромону тревоги было обнаружено, что если на долю мальков, обладающих хорошо развитой оборонительной реакцией на этот химический сигнал, приходится более трети от общего численности стаи, то в этом случае им удается определять поведение всей стаи (рис. 22). Доля особей, которые могут определять поведение всей стаи может быть ниже у рыб, у которых стайное поведение выражено очень сильно. Так у стай атлантической трески или пикши сильная целенаправленная оборонительная реакция лишь одной особи может вызывать подражательную реакцию у 2, 3, 4, 5 и даже 9 других рыб.

Стаи рыб, в которых имеется явный, постоянный лидер, как это наблюдается, например, в стаях птиц или стадах млекопитающих, представляет собой весьма редкий случай и встречается, по-видимому, в условиях дефицита

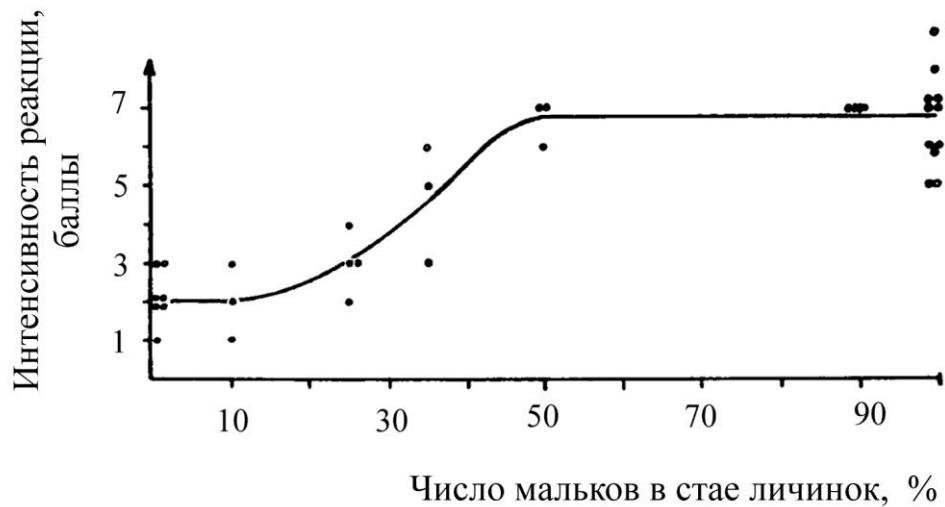


Рисунок 22. Влияние возрастного состава стаи молоди гольяна *Phoxinus phoxinus* (соотношение личинок и мальков длиной соответственно 12 и 27 мм) на интенсивность ее оборонительной реакции, вызываемой феромоном тревоги (экстракт кожи половозрелых гольянов, 0.1 г/л) (по Касумяну и Пащенко, 1977).

пространства или других жизненно важных ресурсов. Считается, что **иерархические стаи** относительно малочисленны по своим размерам, и, как правило, занимают определенную территорию, которую особи, входящие в стаю, охраняют от посягательств пришельцев. Часто подобный тип стайности наблюдается в оседлых гетеросексуальных группировках рыб во время размножения. Одним из примеров стай с лидером могут служить семейные группировки, образуемые, например, самцами трехглой колюшки вместе с собственным выводком. Находящаяся на попечении самца молодь держится рядом стайкой и строго следует за ним. Аналогичные группировки молоди и родителей характерны для ряда цихловых рыб, проявляющих заботу о потомстве. В иерархических стаях формируется система соподчинения, выделяются четкие лидеры и индивидуумы с минимальной социальной потенцией, как это происходит, например, у желтохвоста или цихласомы *Cichlasoma citrinellum*. Поведенческие взаимоотношения, оцениваемые как

элементы иерархической организации, отмечаются в стаях рыб-хирургов из рода *Acanthurus*. Имеется любопытный пример стайных группировок, объединяющих крупную барракуду *Sphyraena sp.* и сопровождающую ее стаю мелких каранков *Caranx sp.* Эти группировки, которые можно встретить в прибрежье, весьма подвижны, при этом направление и скорость движения каранков полностью зависят от поведения барракуды, выступающей в качестве безусловного лидера. Такое поведение наблюдается только тогда, когда движение барракуды не направлено в сторону стаи. Если это происходит, то каранцы реагируют на барракуду как на потенциальную опасность и демонстрируют характерное для стайных рыб защитное поведение. Предполагается, что формирование подобных межвидовых группировок защищает каранков от нападения других хищников, опасающихся приблизиться к барракуде.

Таким образом, несмотря на некоторую противоречивость фактических данных, можно полагать, что в эквипотенциальных стаях рыб особи, выполняющие роль кратковременных лидеров, первыми и с большей интенсивностью проявляют поведенческую реакцию на стимулы. Такие особи могут отличаться от других рыб в стае повышенной возбужденностью и реактивностью, вызванной, например, времененным выходом на периферию стаи.

13. МЕХАНИЗМЫ РЕАЛИЗАЦИИ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО ОТВЕТА СТАИ

Действующий стимул воспринимается и вызывает быстрый поведенческий ответ лишь у части особей, однако для сохранения целостности стаи требуется согласованный ответ всех рыб. Синхронность реагирования достигается благодаря быстрому распространению по стае так называемой **волны возбуждения**, передаваемой от особи к особи благодаря безусловному

имитационному рефлексу, присущему стайным рыбам. Волна возбуждения, получившая также название “трафальгарский эффект” (название эффекта дано по аналогии с быстрым распространением информации от корабля к кораблю во флотилии адмирала Нельсона в битве при Трафальгаре) представляет собой стремительно иррадиирующую зону в стае, в которой рыбы реагируют на действие соседей изменением своей позы (характерный изгиб в противоположную сторону от раздражителя). Поступательного движения рыбы при этом либо не совершают, либо перемещаются лишь на очень незначительное расстояние. По некоторым данным, в пределах волны возбуждения формируются небольшие группы, состоящие из особей, которые реагируют на возбуждающий стимул несколько раньше других рыб. Время, требуемое на изменение положения тела и включения рыбы в волну возбуждения, составляет в стаях вытянутого атериноморуса *Atherinomorus stipes* не более 1/24 секунды, а скорость распространения волны по стае достигает 12-15 м/секунду, что значительно превышает максимальную (бросковую) скорость плавания рыб этого вида – около 1 м/секунду. На примере стай поперечно-полосатого фундулюса *Fundulus diaphanus* скорость распространения волны возбуждения превышает в два раза скорость движения хищника и не зависит от размера стаи. В стаях тетрагонопретусов *Hemigrammus caudovittatus* скорость прохождения волны возбуждения составляет около 50 см/секунду, что в 2.5 раза превышает скорость поступательного движения рыб (20.2 см/секунду). Волна возбуждения возникает не только при ответах стаи на пугающие стимулы, но и при любых изменениях направления движения. Несмотря на высокую скорость распространения волны возбуждения реакция рыб находящихся в задней части стаи все же запаздывает от реакции идущих впереди, однако это не сказывается на высокой согласованности поведения всех рыб в целом.

Расстояние, на которое распространяется волна возбуждения, зависит от силы действующего стимула и состояния рыб. В крупных стаях, длиной от 2 до 5 м волна возбуждения в ответ на искусственный пугающий стимул,

воспринимаемый лишь небольшой частью рыб (атериноморусы *Atherinomorus sp.*), распространялась на расстояние от 0.3-0.4 до 3 м. Однако когда стая подвергалась атаке хищных рыб, волна распространялась значительно дальше. При этом скорость прохождения волны возбуждения сохранялась прежней, т.е. не зависела от силы действующего стимула. Волну возбуждения удается заметить лишь в крупных стаях, в относительно небольших по численности стаях действующий стимул воспринимается одновременно большинством особей и поэтому формирования волны возбуждения не происходит.

Роль волны возбуждения заключается в быстрой передаче сигнала по стае и подготовке рыб к проявлению согласованной реакции. Быстрые и незначительные изменения положения тела рыб в момент, когда они включаются в волну возбуждения, представляют собой лишь начало двигательного ответа особи на внешний стимул. Скорость перемещения рыб и пройденный ими путь обратно пропорционален расстоянию от раздражителя до рыбы и продолжительности его воздействия. Другая особенность двигательного ответа рыб в стае на пугающий стимул заключается в том, что чем дальше располагается рыба, тем пройденный ею путь не только короче, но и имеет более простую траекторию. В частном случае, когда используются раздражители, вызывающие оборонительную реакцию, рыбы, располагающиеся ближе всех к источнику стимула в ответ на его кратковременное воздействие в первые 1-2 секунды бросаются в противоположную от источника стимула сторону, а затем разворачиваются и примерно в течение такого же времени следуют в обратном направлении. Такую картину можно легко наблюдать, если бросить камешек в стаю мелких рыб: бросившись сначала в стороны, рыбы почти моментально собираются в еще более плотную стайку. Чем рыба дальше от места падения камня, тем более короткий путь она совершает. Рыбы, находящиеся вдалеке от места события, реакцию не проявляют.

Согласованные перемещение локальной совокупности особей в стае получили название **потока движения**. Различают два возможных типа развития такого движения рыб в стае. Описанный выше случай служит примером

затухающего потока движения: возникнув в той части стаи, к которой ближе всего располагается источник пугающего раздражителя, он быстро распространяется в противоположном направлении, а затем по все более крутой кривой отклоняется от радиального пути и часто возвращается к исходной точке. Весь этот процесс в стаях вытянутого атериноморуса *Atherinomorus stipes* продолжается около 3-5 секунд. Если же сила действующего стимула значительна и рыбы к нему не были предварительно адаптированы, то в этом случае развивается **лавинообразный поток движения**, который, возникнув, не затухает, а быстро увеличивает свою мощность. Факторами, определяющими путь развития потока движения – лавинообразного или затухающего, служит число реагирующих рыб, скорость их перемещения и расстояние между рыбами, включившимися в состав потока и остальными особями стаи. Затухающие и лавинообразные потоки могут возникать как на отпугивающие, так и на привлекающие рыб стимулы. Потоки движения не только способствуют распространению опосредованного путем информации, полученной лишь частью особей стаи, но и выполняют важную роль “селекции информации”, поскольку развитие затухающего потока движения приводит к блокированию ответа всей стаи на слабые или случайные, биологически незначимые сигналы.

Благодаря формированию потоков движения происходят небольшие локальные перемещения стай рыб при питании или проявлении исследовательского поведения. Так часть стаи, обнаружившая корм, устремляется к нему и если доля таких рыб значительна или интенсивность их двигательной реакции велика, то рыбы увлекают за собой все большее число особей и вскоре вся стая собирается у источника пищи. При исследовательском поведении часто от стаи рыб периодически отходят небольшие по численности группы наиболее активных особей, которые вначале быстро возвращаются в стаю. Однако вскоре такие рейды повторяются, обычно с участием все большего числа рыб и на несколько большее расстояние. В какой-то момент это приводит к образованию своеобразных лопастей или “щупальцев”. Такие

щупальца могут исчезать, образовываться вновь и в тех случаях, когда они достигают значительных размеров, на их дальнем конце формируется расширение, которые быстро увеличивается. По образовавшемуся перешейку рыбы стремительно переходят в новую часть стаи, которая быстро становится основной. Такой переход обычно заканчивается образованием компактной и округлой по форме стаи.

Согласованная реакция на внешний стимул, являющаяся одной из характерных черт стайного поведения, имеет определенную структуру. Реакция лишь части особей в виде волны возбуждения быстро распространяется по стае со скоростью намного превышающей бросковую скорость рыб. Этим достигается не только быстрое распространение полученной информации, но и происходит подготовка особей к двигательному ответу. Однако ответ реализуется лишь в том случае, если число особей, прореагировавших первыми, будет достаточным, а их поведение активным и вызовет в стае лавинообразный поток движения. Именно благодаря такому механизму достигается эффект, когда реакция лишь части особей приводит к ответу всей стаи на биологически значимые стимулы и затуханию ответа на биологически незначимые или малозначимые события.

14. ЗНАЧЕНИЕ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Стайное поведение является важным адаптивным свойством вида. Преимущества, приобретаемые рыбами в результате стайного образа жизни многообразны и касаются многих важнейших жизненных функций – плавания, питания, защиты от врагов, размножения, миграций и др. Негативным следствием стайного образа жизни является быстрое распространение среди рыб паразитических инвазий.

14.1. Гидродинамические преимущества стаи

Предполагается, что одним из свойств ходовой стаи рыб является снижение энергетических затрат на движение по сравнению с одиночными особями. Этот эффект достигается благодаря особым гидродинамическим взаимодействиям между рыбами, плывущими в стае. К сожалению, механизмы такого взаимодействия остаются еще слабо изученными, несмотря на то, что они привлекают внимание исследователей уже на протяжении длительного времени. Считается, что снижение энергетических затрат рыб при плавании достигается благодаря расположению рыб в стае таким образом, что поматодромные силы притяжения и отталкивания между образующими стаю особями уравновешивают друг друга.

Гидродинамическая гипотеза стайного плавания, предложенная Беляевым и Зуевым (1969) заключается в предположении, что благоприятная интерференция вихревых систем, генерируемых движущимися рыбами, приводит к снижению сопротивления и, как следствие, к повышению устойчивости гидродинамического следа, оставляемого в воде рыбой. Этот след или **дорожка Кармана**, представляет собой систему вихрей, с регулярной периодичностью возникающих позади движущейся или стоящей на потоке рыбы по обеим от нее сторонам. Вихри имеют спиральную форму, они располагаются в шахматном порядке. Движение в расположенных по разную сторону от рыбы вихрях имеет противоположное направление – при наблюдении сверху в вихрях, располагающихся слева от движущейся рыбы, движение направлено по часовой стрелке, справа от рыбы – против часовой стрелки (рис. 6). По мере удаления от рыбы ряды вихрей постепенно расходятся и дорожка становится шире.

Степень устойчивости системы таких следов, как предполагается, оказывается выше в стае, чем при движении рыбы вне группы, т.е. рыба, плывущая в стае, генерирует в среде меньше возмущений, чем одиночная

особь, и, следовательно, испытывает меньшее сопротивление. Устойчивость следа непосредственно характеризует величину сопротивления: чем стабильнее параметры следа, тем неизменнее ширина дорожки и тем меньше сопротивление, испытываемое при движении. В соответствие с гидродинамической гипотезой стайного плавания для возникновения в движущейся стае гидродинамического эффекта необходимо, чтобы отношение ширины гидродинамического следа (h), оставляемого рыбой к ее поперечному гидродинамическому сечению (d) составляло 1.21. При этом вихри соседних дорожек должны располагаться в шахматном порядке (рис. 23). (Ширина гидродинамического следа – расстояние между линиями, проходящими через центры вихрей, возникающих с обеих сторон от рыбы. За гидродинамическое сечение рыбы принимают максимальную ширину ее тела, если рыба движется по инерции или пассивно обтекается встречным потоком жидкости. Если рыба движется активно, совершая локомоторные колебания телом и хвостовым

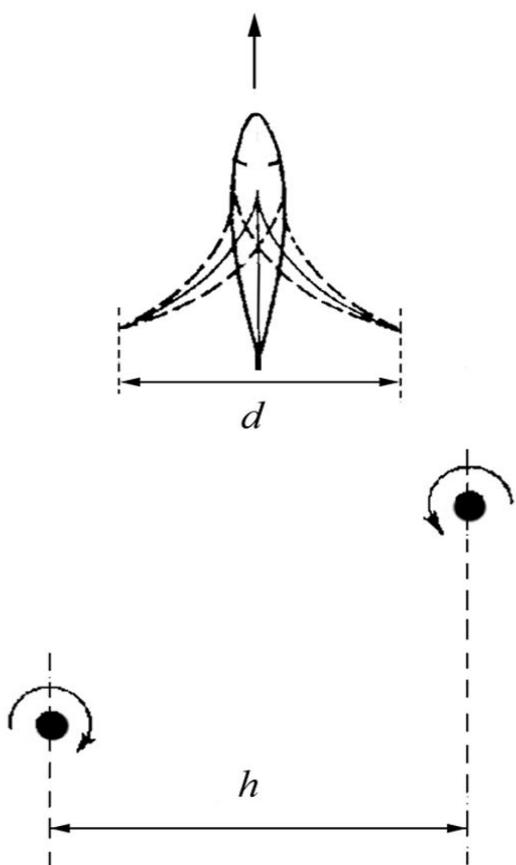


Рисунок 23.
Гидродинамическое сечение
плывущей рыбы (d) и ширина
создаваемой ею вихревой
дорожки (h) (по Сереброву,
1976).

плавником, то за ее поперечное гидродинамическое сечение принимают удвоенную максимальную амплитуду отклонения хвостового плавника от осевой линии тела.) Гидродинамический эффект проявляется в наибольшей мере, если рыбы одинаковы по размерам, обладают сходными динамическими возможностями и проявляют согласованность при изменении режима или направления плавания. Шахматный порядок вихрей в соседних дорожках может соблюдаться только при условии, если расстояние между соседними дорожками равно их ширине, и соответственно расстояние между соседними рыбами в стае (фронтальное смещение рыб) равно удвоенной ширине дорожки: $S_f=2h=2.42d$. Поскольку максимальная амплитуда отклонения хвостового плавника близка к 50% длины тела рыб (L), гидродинамическое сечение движущихся рыб будет близко к длине их тела. Таким образом, для проявления гидродинамического эффекта расстояние между траекториями плавания впереди идущей рыбы и рыбы, располагающейся за ней должно составлять $S_f=2h=2.42L$.

Детальное изучение расположения рыб в стаях мойвы показало, что среднее линейное расстояние между соседними рыбами (линейная дистанция R_l) составляет 3.04 от их средней длины тела (около 46 см). Если соотнести эту величину с предположением В.В.Шулейкина о том, что курсовой угол при оптимальном режиме плавания должен быть близок к $54^\circ 40'$ то, как следует из схемы (рис. 24), расстояние между курсами рыб должно составлять $2.44L$. Полученная величина практически совпадает с величиной фронтального смещения, теоретически рассчитанной для случая энергетически выгодного (оптимального) стайного плавания рыб – $S_f=2h=2.42L$. Выполненные расчеты показали, что при величине линейной дистанции между соседними партнерами по стае менее $3L$, средний курсовой угол, реально наблюдаемый в стаях мойвы, практически точно совпадает с величиной, предсказанной Шулейкиным – $54^\circ 24'$.

Расстояние, при котором достигается эффективное взаимодействие между вихревыми дорожками соседних рыб, может соблюдаться и в том случае, когда

линейная дистанция между партнерами R_l превышает среднее значение $3.04L$, однако в этом случае курсовые углы будут меньше $54^\circ 40'$, как это следует из предложенной схемы (рис. 24). Действительно, курсовые углы между соседними рыбами, располагающимися друг от друга на расстоянии больше, чем $3L$ в стаях мойвы в природе равен около 49° . Наблюдения и расчеты позволяют также прийти к выводу, что возможный гидродинамический эффект стаи может реализовываться только в результате взаимодействия партнеров внутристайных субгруппировок.

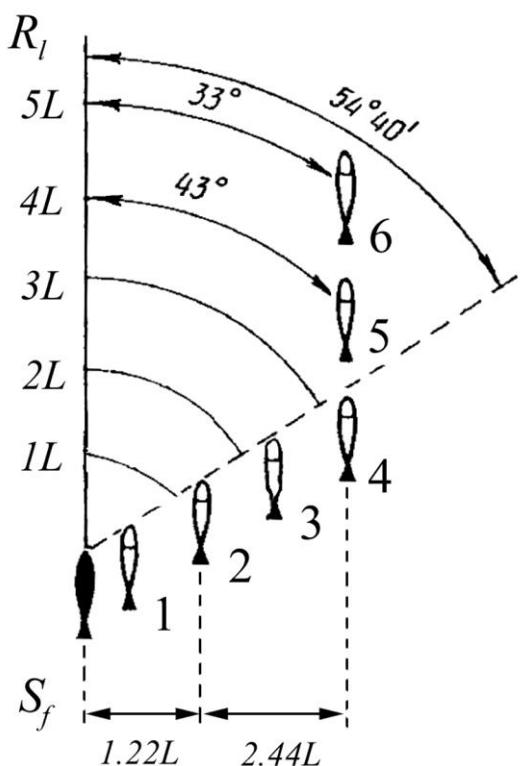


Рисунок 24. Схема возможного расположения ближайших партнеров по стае при разных величинах линейной дистанции (R_l) и фронтального смещения (S_f). Реперная особь - темная; L - средняя длина рыб. 1-6 – отмечено возможное положение рыб (из Сереброва, 1984).

К сожалению, прямые экспериментальные данные, подтверждающие важнейшее следствие гидродинамической гипотезы – снижение сопротивления у рыб в стае, отсутствуют. Однако имеется ряд косвенных сведений, указывающих на существование подобного “**феномена стаи**”. Экспериментально установлено, что при одних и тех же условиях степень выносливости рыб при плавании в стае выше по сравнению с одиночными

особями. Рыбы способны поддерживать крейсерскую скорость движения в 3-5 раз дольше по сравнению с одиночными особями, для этого достаточно лишь зрительного восприятия партнеров. Анализ этого эффекта, выполненный на примере верховки, показал, что критическая скорость потока, при которой рыбы начинают сноситься течением воды, достоверно выше в том случае, если рыбы находятся в составе стаи. У одиночек критическая скорость потока ниже. Если они имеют возможность видеть других рыб, расположенных за прозрачной перегородкой, то их способность сопротивляться потоку воды возрастает, но все же не достигает того уровня, который характерен для рыб, находящихся в стае. Прирост $V_{крит}$ у одиночек, имеющих зрительный контакт с другими особями своего вида, составляет 83-86% от того прироста, который возникает при реальном нахождении в стае. Эти данные позволяют считать, что основным механизмом увеличения способности рыб противостоять потоку воды является подражание, тогда как на долю механизмов гидродинамической природы в обеспечение феномена стаи приходится всего лишь около 15%.

Особый интерес с точки зрения доказательства энергетической выгоды стайного плавания представляют сведения о том, что плывущая во главе стаи рыба совершает движение хвостовым плавником с большей частотой, чем остальные особи. В стаях обыкновенного лаврака *Dicentrarchus labrax* частота биений хвостовым плавником у лидирующей особи выше на 9-14% при любых режимах плавания. Исходя из зависимости между интенсивностью дыхания лаврака и частотой биения хвостовым плавником, рассчитано, что плавание во главе стаи сопровождается повышенными затратами энергии – на 9-23% (табл. 5). Во внутристайных субгруппировках черноморской ставриды, когда три рыбы располагаются клином, частота колебаний хвостового плавника у плывущей впереди рыбы составляет 9.0 Гц, а у следующих за ней – 7.74 и 7.68 Гц. В субгруппировке, состоящей из двух рыб, плывущих уступом, передняя рыба совершала движения хвостом с частотой 9.88 Гц, а плывущая сзади – 7.20 Гц. Эти различия, достигающие 140-150%, указывают на неравнозначность условий плавания рыб и что плывущая впереди рыба затрачивает на движение

Таблица 5. Частота биений хвостовым плавником и потребление кислорода лидирующими и ведомыми особями обыкновенного лаврака *Dicentrarchus labrax* (длина 28.8 ± 0.4 см) при разной скорости плавания в стае (по Herskin, Steffensen, 1998, с изменениями)

| Скорость плавания, L/c | Частота биений рыбами хвостовым плавником, Гц | | | Потребление кислорода рыбами, мг О ₂ /кг · ч | | |
|------------------------------|--|----------|-------|--|----------|-----|
| | лидирующим и | ведомыми | % | лидирующим и | ведомыми | % |
| 0.62 | 1.80 | 1.63 | 9.4* | 113 | 103 | 9* |
| 0.87 | 2.16 | 1.91 | 11.6* | 138 | 120 | 13* |
| 1.12 | 2.51 | 2.32 | 7.6* | 168 | 151 | 10* |
| 1.35 | 3.19 | 2.73 | 14.4* | 247 | 191 | 23* |

Примечание. L – длина рыб; % - снижение показателя у ведомых особей по отношению к лидирующему; * - достоверность различий между лидером и ведомой особями, $p < 0.0001$.

гораздо больше энергии, чем остальные особи. Рыбы, располагающиеся за лидером, затрачивают меньше энергии при плавании с той же скоростью, что и рыбы, возглавляющие внутристайную субгруппировку. Энергетически выгодный режим плавания достигается благодаря использованию потенциала вихревых следов, генерируемых рыбами. Размеры гидродинамического поля вокруг каждой из рыб незначительны, поэтому взаимодействие этих полей в пространстве ограничено плывущими рядом особями, т.е. гидродинамический эффект возможен на уровне внутристайных субгруппировок и менее реален на уровне всей стаи. Возможно это и служит причиной существования внутристайных субгруппировок, а также объясняет быструю смену лидеров в ходовых стаях рыб и эквипотенциальность особей.

14.2. Защитная функция стаи

Роль стайного поведения в жизни рыб особенно ярко проявляется на примере защитного поведения. Даже те рыбы, у которых стайность выражена относительно слабо, при возникновении опасности или при попадании в новую обстановку начинают проявлять согласованное стайное поведение (рис. 25). Оказавшись вне стаи, одиночные особи становятся легко доступными для хищника, но в стае они практически неуязвимы. Чем крупнее стая, тем более защищенными оказываются входящие в ее состав особи.

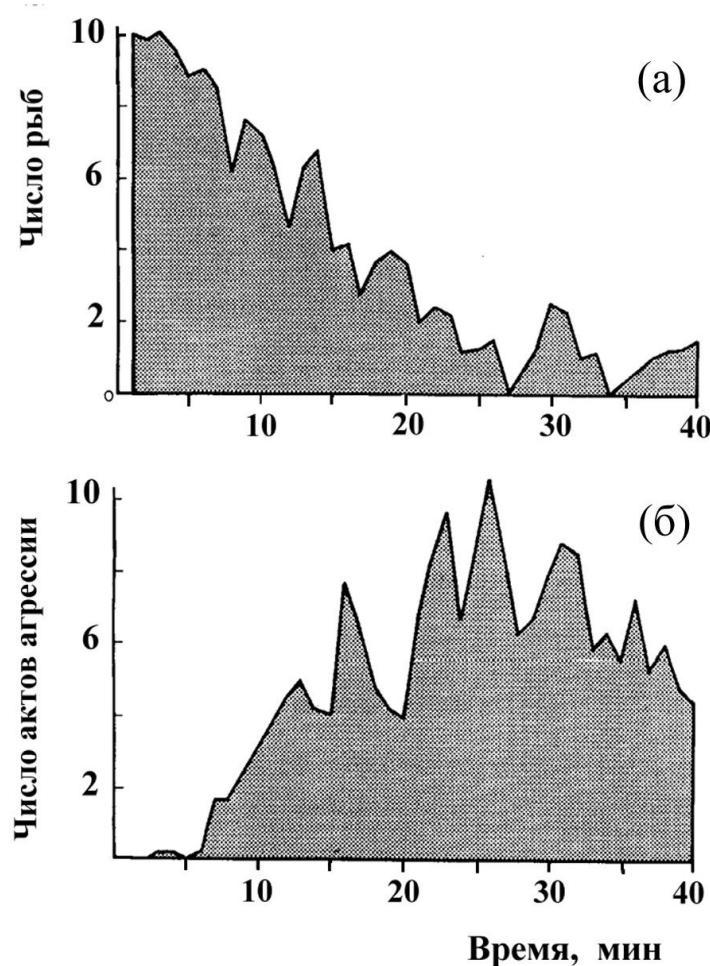


Рисунок 25. Проявление стайного (а) и агрессивного (б) поведения в течение первых 40 мин после помещения 10 кардиналов *Tanichthys albonules* в новые условия (из Magurran, Bendelow, 1990).

14.2.1. Защитные поведенческие адаптации стайных рыб

Стайные рыбы обладают целым рядом защитных поведенческих адаптаций, позволяющих им успешно сосуществовать с хищниками в одних и тех же биотопах. Прежде всего это достигается за счет того, что большинство рыб в стае или все особи одновременно контролируют зону, окружающую стаю. Благодаря такой коллективной безопасности хищнику гораздо труднее приблизиться незамеченным к стае, чем к одиночной особи, позволяет стае заметить опасность на значительно большем расстоянии (рис. 26). Выдерживание определенной дистанции между стаей и хищником является еще одной характерной чертой стайного защитного поведения. Обычно эта дистанция составляет не менее 15 длин тела рыб-жертв и позволяет развеять им необходимое ускорение и проявить согласованность действий в случае атаки. Удаление от хищника дает возможность рыбам держать хищника в поле зрения и таким образом контролировать его поведение. Часто стайные рыбы сопровождают спокойно плывущего хищника на некотором от него расстоянии. Такое поведение, которое может трактоваться также как одна из форм исследовательского поведения, отмечено для стай *Lutianus monostigma* при появлении одиночных хищников – большой барракуды *Sphyraena barracuda* или акулы *Carcharhinus melanopterus*. Аналогичным образом ведут себя мелкие каранксы *Caranx sp.*, сопровождающие крупных барракуд *Sphyraena sp.*, когда движение опасного хищника не направлено в сторону стаи. Если это происходит, то каранксы демонстрируют характерное для стайных рыб защитное поведение – уход, образование плотной стаи кругового обзора и т.п.

Для успешного контроля за поведением хищника важно, чтобы условия для обзора были благоприятными для максимально возможного числа членов стаи. Именно этими причинами объясняется преобразование плоской ходовой стаи в шарообразную стаю кругового обзора при угрозе нападения хищника. Установлено также, что латентный период реагирования на внезапный пугающих стимул у стаи короче, чем у одиночных рыб.

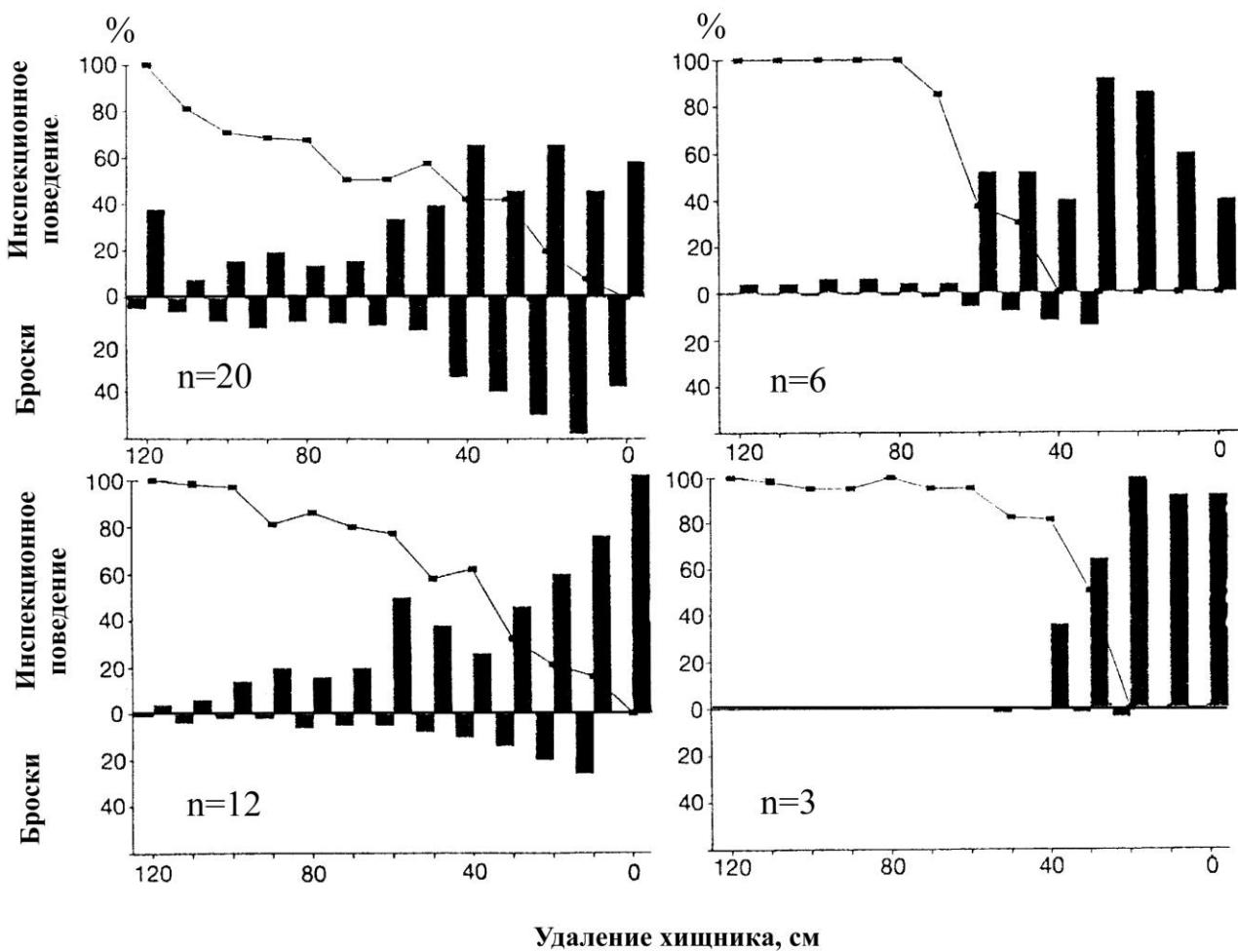


Рисунок 26. Влияние численности стаи гольяна *Phoxinus phoxinus* и расстояния от нее до хищника (модель щуки *Esox lucius*) на число особей, проявляющих пищевое и инспекционное поведение или совершающих резкие и короткие броски. Кривая линия отражает число рыб, проявляющих пищевое поведение. n - численность стаи (по Magurran et al., 1985).

В стадах или группах большинства позвоночных животных обычно имеются особи, выполняющие роль своеобразных часовых, контролирующих окружающую обстановку. Присутствие таких особей в стаях рыб не выявлено. Однако присутствие хищника значительно модифицирует поведение некоторых особей. В стаях гольяна при возникновении реальной угрозы увеличивается число рыб, совершающие резкие и короткие броски в разные стороны внутри стаи или за ее границы (рис. 26). Предполагают, что это не позволяет хищнику

сосредоточить внимание на какой-либо конкретной жертве и произвести целенаправленную атаку. Возрастает также число рыб-«инспекторов» или рыб-«разведчиков», которые совершают относительно медленные и настороженные проплывы в сторону хищника на расстояние в 4-6 длин тела и быстро возвращаются в стаю (рис. 26). Такие проплывы может совершать не одна, а несколько рыб одновременно, до одной трети от всей численности стаи. Инспекционное поведение, как полагают, позволяет получить более точную информацию о расположении хищника и его намерениях. В стаях данио-рерио наиболее активными и подвижными обычно бывают самцы, которые благодаря повышенной чувствительности к феромону тревоги – химическому сигналу опасности, содержащемуся в коже этих рыб, первыми проявляют оборонительную реакцию.

Коллективная атака на хищника, известная для многих высших позвоночных – млекопитающих и птиц, для стайных рыб не установлена. Считается, однако, что плотная и компактная стая может восприниматься как некий крупный подвижный объект и благодаря такой **“коллективной мимикрии”** своим видом отпугивать хищника. Прямые доказательства реального проявления подобного эффекта пока еще не получены. Более того, хищные рыбы (акара *Aequidens pulcher*, щука) при возможности выбора предпочитают атаковать более многочисленную группу рыб-жертв (гуппи). Следует отметить, что в этих экспериментах численность таких групп не превышала двух десятков особей. Для более крупных групп, особенно тех видов рыб, которые в отличие от гуппи обладают хорошо выраженным стайным поведением и формируют компактные, плотные стаи, возможность отпугивания или настораживания хищников своим внешним видом не может быть отвергнута. Как справедливо считает Б.П.Мантейфель, ссылаясь на примеры из жизни других животных, подобное предположение не лишено оснований и в некоторых случаях возможно. К такому же предположению приходит и Конрад Лоренц на основании собственных подводных наблюдений за поведением рыб.

Снижение результативности охоты хищника на стайных рыб достигается также благодаря “**эффекту смущения**” (название дано по аналогии с обнаруженным ранее феноменом уменьшения эффективности питания рыб при попадании в плотные скопления кормовых беспозвоночных). Сталкиваясь с многочисленной группой жертв, хищник как бы дезориентируется большим количеством постоянно перемещающихся и внешне неотличимых друг от друга зрительных объектов. Повышение плотности стай при опасности усиливает дезориентацию хищника. Именно в такой ситуации пелагические стаи принимают компактную шаровидную форму, которую называют **глобулярной стаей** или **стаем кругового обзора**. Скорость круговых перемещения рыб в таких стаях и плотность стай возрастает многократно. Так, стая песчанок, состоящая из примерно 500 особей длиной тела около 14 см, при испуге, вызванном нападением рыбоядной птицы тупика-носорога *Cerorhinca monocerata*, принимает форму шара, диаметром всего 50 см. В таких условиях стае хищнику трудно вычленить из массы рыб какую-либо отдельную особь и произвести целенаправленную атаку, как это происходит при преследовании им одиночных рыб. Атаки на стаю практически всегда бывают безрезультатными и быстро приводят к потере хищником всякого интереса к находящимся поблизости, но недоступным жертвам. Эффект смущения тем выше, чем крупнее стая рыб-жертв.

Дезориентация хищника происходит и в момент совершения им броска на жертв за счет особого маневрирования стаи, хорошо заметного при наблюдении за поведением морских и пресноводных стайных рыб как в природе, так и в искусственных условиях. При броске хищника стая вначале стремительно уходит от него, а затем, развернувшись и разделившись на две части, обходит хищника и вновь объединяется в единую стаю. Характерная траектория перемещений уходящих от атаки хищника стайных рыб (рис. 27) послужило основанием для названия подобной реакции – «**фонтанный эффект**» (fontain effect), или “**ф-маневр**”, последнее чаще используется в отечественной литературе. Во время ф-маневра, в самом его начале, в той части стаи, которая

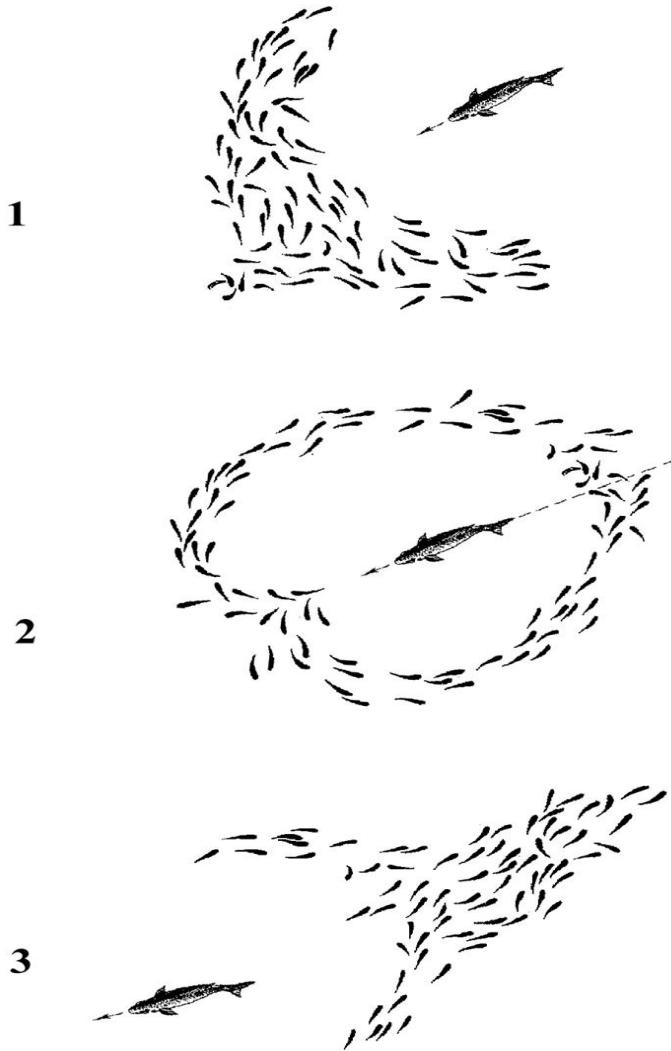


Рисунок 27. Схема
совершения стаей рыб
защитного «ф-маневра».

1, 2 и 3 – последовательные
фазы «ф-маневра».

обращена к хищнику, образуется как бы втячивание, свободное от рыб. Чем однороднее стая, тем слаженнее осуществляется эта довольно сложная реакция, требующая хорошо согласованных действий. В темноте, когда стая распадается, проявить *ф-маневр* рыбы не способны.

Не проявляется *ф-маневр* и при внезапной и стремительной атаке хищника: в этом случае стаи мелких рыб рассыпаются веером в разные стороны, быстро собираются вместе. Считается, что стремительное рассеивание стаи приводит к временной дезориентации хищника. Рыбы не совершают *ф-маневр* и в том случае, если хищник приближается к стае медленно или стоит на месте. При большой численности стаи, особенно в экспериментальных условиях, часто возникает ситуация, когда неподвижный хищник оказывается в центре крупной стаи. Окружающие со всех сторон хищника рыбы продолжают держаться от него на определенном удалении так, что вокруг хищника

создается зона, свободная от рыб. Такая форма стаи получила образное название “вакуоль” (vacuole). Расстояние, которое постоянно поддерживается между стаей и хищником всегда больше дистанции его броска и достаточно для совершения стаей ответной реакции.

Проявляя защитное маневрирование рыбы, как правило, стремятся уйти вниз и переждать опасность в более глубоких и менее освещенных слоях воды, где они менее заметны, или скрыться в укрытиях. Быстрый уход в укрытия и рассредоточение выражены сильнее у рыб, которые не уходят далеко от тех мест, где они обычно держатся. Для пелагических рыб более характерным является стремление уйти на глубину или сформировать защитную стаю кругового обзора. Например, при демонстрации модели хищника (пятнистого флейторыла *Aulostomus maculatus*), высокостайные коралловые рыбы-попугаи *Scarus iserti* в большинстве случаев сохраняли компактную стаю, тогда как находящиеся вместе с ними в одной стае особи другого вида рыб-попугаев – *Sparisoma viride*, склонные к территориальности, покидали смешанную многовидовую стаю, располагающуюся на небольшом расстоянии от кораллового рифа и быстро скрывались в укрытии (рис. 28).

При нападении хищника на стаю чаще всего схватываются особи, фенотипически отличающиеся от основной массы рыб. Поэтому размерную, видовую и любую иную гомогенность стаи также следует рассматривать в качестве важнейшей защитной адаптации. Чем однороднее состав стаи, тем выше выживаемость рыб при встрече с хищником.

Защитная роль стаи выражается также и в том, что, как показывают математические расчеты, вероятность случайного столкновения с хищником намного ниже, если жертвы распределены не дисперсно, а агрегированы в стаи или иные группировки.

Эффективность защитной функции стаи подтверждается многими наблюдениями в природе и разнообразными экспериментальными данными. Так, при подсаживании в бассейн с крупной атлантической треской молоди пикши поодиночке, жертва схватывалась хищником в через 26 секунд. При

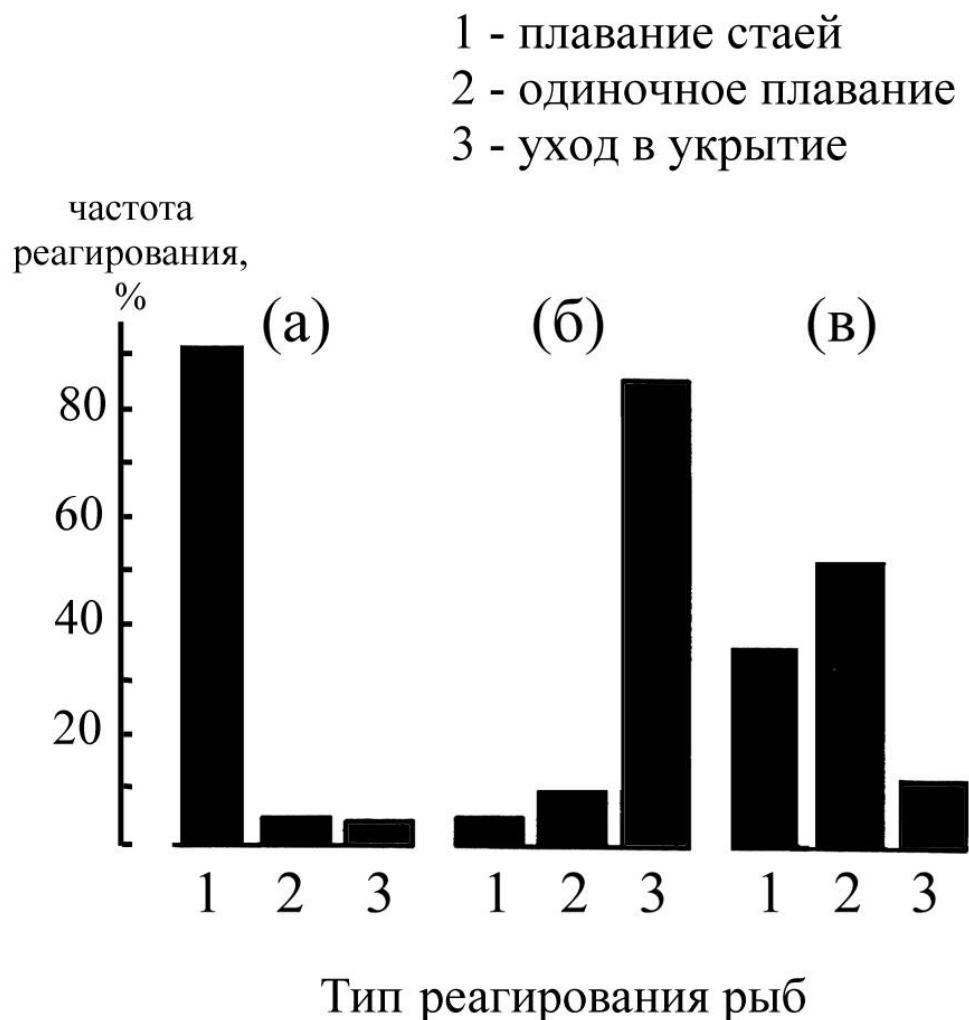


Рисунок 28. Частота проявления поведенческих реакций различного типа, проявляемых коралловыми рыбами – рыбой-попугаем *Scarus iserti* (а), спарисомой *Sparisoma viride* (б) и рыбой-хирургом *Acanthurus bahianus* (в) при предъявлении модели хищника – флейторыла *Aulostomus maculatus* (по Wolf, 1985).

подсаживании пикши небольшими стайками схватывание первой жертвы происходило только после 135 секунд, т.е. в этом случае хищнику требовалось в 5 раз больше времени. После ряда безуспешных попыток треска полностью прекращала преследование. Сходные результаты получены в опытах с молодью атерины и такими хищниками как черноморская ставрида (табл. 6), темный горбыль *Sciaena umbra*, средиземноморский налимчик *Gaidropsarus mediterraneus*, с верховкой и сомом и многими другими рыбами.

Таблица 6. Динамика охотничей активности ставриды *Trachurus mediterraneus* при подсаживании одиночной жертвы атерины *Atherina boyeri* (по Радакову, 1972).

| Последовательность наблюдений | Реакция ставриды | | |
|-------------------------------|------------------|--------|----------------|
| | атака | погоня | отказ от охоты |
| 1-я минута | 3 | 2 | - |
| 2-я минута | 1 | 3 | - |
| 3-я минута | 2 | - | 2 |
| 4-я минута | - | - | 3 |
| 5-я минута | 2 | - | 1 |
| 6-я минута | 2 | - | - |
| 7-я минута | 1 | - | - |
| 8-я минута | - | - | 1 |
| 9-я минута | ? | - | - |
| 10-я минута | - | - | 2 |

Примечание. Атака – резкий и короткий бросок хищника в сторону жертвы; погоня - преследование жертвы; отказ от охоты – приближение к жертве и последующий отказ от атаки или погони.

14.2.2. Уязвимость стайных рыб для хищников

Охотничья тактика различных хищников – рыб-ихтиофагов, рыбоядных птиц и млекопитающих в целом совпадает: и те и другие при нападении на стаю вначале стремятся вызвать в ней замешательство, отсечь часть стаи или вызвать выход отдельных особей за ее пределы и лишь затем прицельными бросками схватывают ставших более доступными жертв. Именно те особи, которые покидают стаю, даже на короткое время, первыми подвергаются атаке хищника и, как правило, становятся его жертвой. Установлено, что вероятность

нападения на отбившихся от стаи рыб в несколько десятков раз выше, чем на рыб, находящихся в стае. Вне стаи рыбы проявляют большую нервозность и успокаиваются лишь после того, как вновь присоединяются к стае. Рыбы с повышенной двигательной активностью гораздо сильнее привлекают хищников, чем более спокойные жертвы. Это экспериментально показано в опытах с гуппи: акара *Aequidens pulcher* значительно чаще атаковала гуппи, находящихся в отсеке с теплой и реже менее подвижных гуппи, помещенных в отсек с холодной водой (рис. 29).

В дневное время атаки хищных рыб, нападающих не из засады, а из толщи воды, обычно заканчиваются безрезультатно, поэтому они очень редко совершают такие попытки в светлое время суток, когда условия для согласованных реакций стайных рыб благоприятны. Так, голодные хищные рыбы из семейств Serranidae (групперы) и Carangidae могут часами кружить невдалеке от стай мирных рыб и не делать даже попыток схватить добычу. Из 143 атак, совершенных групперами *Mystoperca rosacea*, восточными тунцами *Euthynnus lineatus* и кликастыми сарганами *Tylosurus sp.* на крупную в несколько десятков тысяч особей стаю калифорнийской харенгулы *Harengula thrissna*, успешными были лишь 23 атаки, причем в половине случаев они были направлены на особей, отбившихся от стаи. По наблюдениям Д.В.Радакова днем в прибрежной зоне Кубы рядом с большими стаями атериноморусов и дженкинсии всегда присутствуют крупные хищные рыбы. Но нападений или даже попыток хищников напасть на стаи и схватить казалось бы легко доступную для них добычу, не происходит. Опасные или новые для них участки рифа рыбы преодолевают только стаей.

Атаки хищников на стайных рыб в дневное время наблюдаются в том случае, если рыбы напуганы и быстро, часто несогласованно, двигаются в пределах стаи, а вся стая совершает быстрые и резко меняющиеся по направлению перемещения. Часто атаку хищника провоцирует присутствие в стае отдельных рыб, отличающихся по поведению, особенностям окраски или морфологии. Как отмечалось выше, именно такие особи, фенотипически

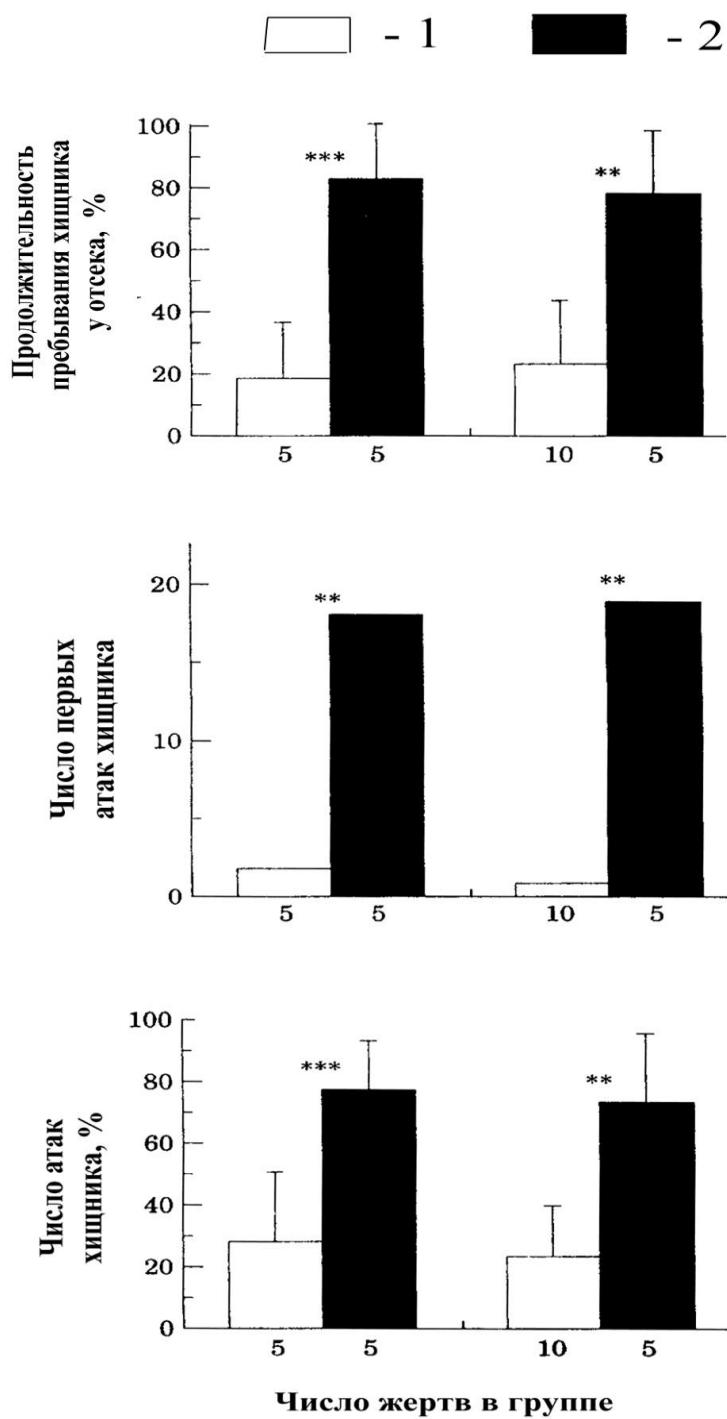


Рисунок 29. Реакция хищника – голубой акары *Aequidens pulcher* на две одновременно предъявляемые группы рыб-жертв – гуппи *Poecilia reticulata* с различным уровнем двигательной активности, обусловленной содержанием их при разной температуре. 1 – рыб-жертвы с низкой (15°C) и 2 – с высокой ($24\text{-}26^{\circ}\text{C}$) двигательной активностью. Достоверность различий реагирования хищника на рыб, содержащихся в теплой и холодной воде, p : ** - <0.01 ; *** - <0.001 (по Krause, Godin, 1995).

отличные от большинства рыб стаи в первую очередь и истребляются в результате прицельного броска.

Лишь некоторые из хищных рыб достигают успеха в результате прямых атак на стаю. К ним относятся крупные морские пелагические хищники: тунцы, барракуды, марлины, парусник *Istiophorus platypterus*, меч-рыба *Xiphias gladius*, некоторые акулы. Доля успешных нападений на стаю у них достигает 50% и

более. Высокая результативность обеспечивается способностью хищников преодолеть многие защитные свойства стаи: во время быстрой и неожиданной атаки они не выбирают какую-либо отдельную жертву, а стремятся вызвать как можно больший хаос в стае и разрушить ее внутреннюю структуру и единство и лишь затем начинают прицельное преследование отбившихся жертв. Во время атаки на стаю такие хищники как пила-рыба *Pristis pectinatus*, меч-рыба или марлины вызывают паническое бегство или даже ранят своих жертв резкими движениями из стороны в сторону вооруженным рострумом. Такого же эффекта некоторые из акул достигают за счет длинной верхней лопасти хвостового плавника. Часто результативные атаки хищников на стаи рыб следуют из глубины, из менее освещенных слоев воды, откуда они могут незаметно приблизиться к жертвам. Некоторые из хищников имеют скрадывающую окраску, позволяющую им приблизиться к стае: так, 13 из 14 видов дельфинов и зубатых китов, питающихся стайными рыбами, имеют продольные полосы на теле, тогда как из 15 видов однородно окрашенных дельфинов и зубатых китов только три питались стайными жертвами. Крупные киты, такие как кит-горбач *Megaptera novaeangliae*, нападая на стаи, окружают непреодолимой для жертв газопузырьковой завесой, образуемой за счет выдыхаемого воздуха. Киты могут оглушать рыб также мощными ультразвуковыми сигналами.

Во время массовых миграций стаи планктоноядных рыб-жертв сопровождают хищники, неотступно следующие за потенциальной добычей, при этом атакам подвергаются те особи, которые в силу тех или иных причин отстают от стаи, например, из-за меньшей скорости плавания или пониженной выносливости, обусловленной меньшими размерами тела, недостаточной упитанностью, болезнями. В прибрежной зоне многие хищные рыбы используют иную тактику: они не сопровождают стаи рыб-жертв, а подстерегают их на путях регулярных миграций, например, суточных, и пытаются схватить из засады отбившихся от стаи особей. Атаки хищников, совершающих броски из укрытий, отличаются высокой результативностью, независящей ни от размера

стаи, ни от дистанции броска (рис. 30). Перед тем как совершить неожиданный бросок хищник-засадчик никогда не покидает своего укрытия с тем, чтобы приблизиться к жертвам. Его атакам чаще всего подвергаются особи, возглавляющие стаю, т.е. располагающиеся впереди других по крайней мере на половину длины тела (табл. 7). Это происходит, по-видимому, из-за того, что, находясь во главе стаи, они более заметны для хищника, чем другие члены стаи. Возможно также, что лидеры первыми оказываются на расстоянии прицельного броска хищника.

Успешно преодолевать защитное поведение стайных рыб многим хищникам позволяет **тактика коллективной (стайной) охоты**, когда они сами объединяются в небольшие стаи и совместно атакуют стаи мелких рыб. Имеющиеся наблюдения позволяют составить представление об основных приемах, используемых стайными хищниками. Как правило, хищники вначале стремятся окружить стаю и не дать возможность рыбам скрыться в укрытиях или уйти на глубину, где меньшая освещенность делает жертв менее

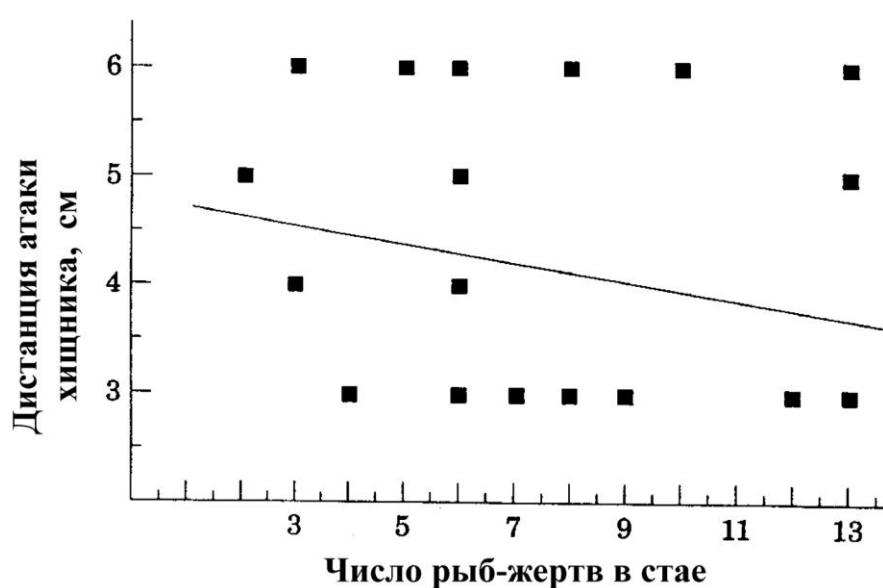


Рисунок 30. Связь между дистанцией броска хищника - красноглазого каменного окуня *Ambloplites rupestris* и размером стаи рыб-жертв – северного семотилуса *Semotilus atromaculatus* (по Krause et al., 1998c).

Таблица 7. Нападение скрытого хищника, красноглазого каменного окуня *Ambloplites rupestris* на различающиеся по размеру стаи северного семотилуса *Semotilus atromaculatus* (по Krause et al., 1998)

| Число особей в стаях северного семотилуса | Число опытов | | |
|--|--------------|---|--|
| | общее | закончившихся атакой хищника на лидирующую особь | закончившихся схватыванием и заглатыванием лидирующей особи |
| 2 | 1 | 1 | 1 |
| 3 | 2 | 2 | 1 |
| 4 | 1 | 1 | 1 |
| 5 | 1 | 1 | 1 |
| 6 | 4 | 4 | 4 |
| 7 | 2 | 2 | 0 |
| 8 | 6 | 6 | 2 |
| 9 | 1 | 1 | 0 |
| 10 | 1 | 1 | 1 |
| 12 | 3 | 1 | 1 |
| 13 | 8 | 7 | 4 |
| Всего | 30 | 27 | 16 |

заметными и уязвимыми, и лишь затем истребляют рыб. По наблюдениям Эйбл-Эйбесфельдта, хищничающие каранксы *Caranx adscensionis*, плавая вокруг стаи цезии *Caesio cuning*, оттесняют ее к поверхности воды и не дают стае уйти к коралловому рифу, где они обычно находят укрытие при опасности. Это вызывает большое беспокойство в стае цезии и отдельные особи, пытающиеся спастись бегством, тут же становятся добычей хищников. Прижимая стаю мелких рыб к поверхности воды, пятнистые тунцы *Euthynnus*

alleteratus окружают стаю настолько плотно, что лишь немногим из жертв удается спастись. Прижатые к поверхности рыбы одновременно истребляются и рыбоядными птицами. При нападении полосатой лакедры *Seriola lalandei* на идущие вдоль береговой линии стаи перуанской ставриды *Trachurus symmetricus* хищники отсекают небольшие стайки численностью до 300 особей, направляют их на мелководье, где окружают и истребляют. При нападении тех же хищников группой из 8-15 особей на стаи тихоокеанской фонды *Lythrulon flaviguttatum*, обитающей в прибрежных рифах, они отсекают стайки жертв, отгоняют их в открытое море, прижимают снизу к поверхности воды и истребляют. Таким же образом охотятся стаи крупных окуней *Perca fluviatilis* на молодь карповых рыб.

Обычно после изоляции всей стаи или ее части частота атак хищников возрастает, что усиливает дезорганизацию рыб в стае, и, как следствие,

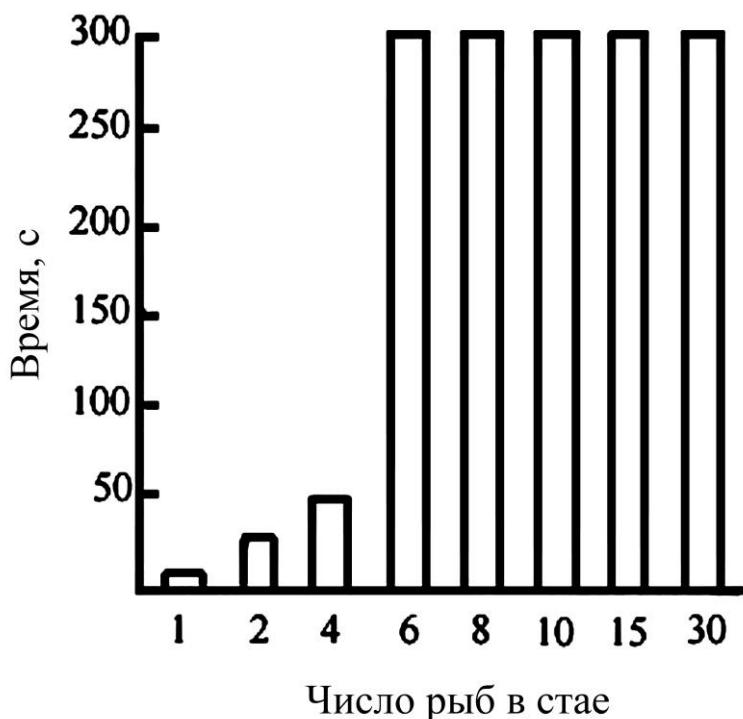


Рисунок 31. Влияние численности стаи серебряного гипогнатуса *Hybognathus nuchalis* (длина 7 см) на время, требуемое одиночному хищнику – большеротому окуню *Micropterus salmoides* (длина 13 см) для успешного схватывания первой жертвы (по Landeau, Terborgh, 1986).

приводит к появлению одиночных особей, вышедших за пределы стаи. Именно с этих рыб, потерявших контакт со стаей хотя бы на короткое время, и начинается истребление всей стаи. Эффективность стайной охоты некоторых из хищников очень высокая. Например, атаки восточного тунца *Euthynnus lineatus* во время коллективной охоты бывают успешными в 70-75% случаев, что даже превышает результативность охоты скрытых хищников.

Чем более многочисленна группа атакующих хищников, тем менее результативны защитные маневры стаи, тем быстрее им удается разделить стаю, вызвать хаос в движениях рыб и появление отбившихся от стаи одиночек. С другой стороны, чем крупнее стая, тем больше времени требуется хищникам для успешного схватывания жертвы (рис. 31), тем меньше относительное число схваченных ими жертв (табл. 8 и 9).

Таблица 8. Влияние размера стаи серебряного гипогнатуса *Hybognathus nuchalis* на охотничью активность и результативность атак одиночного хищника большерогого окуня *Micropterus salmoides* (по Landeau, Terborgh, 1986, с изменениями)

| Численность особей в группе | Число опытов | Продолжи- тельность опыта, с | Число | | |
|-----------------------------------|-----------------|------------------------------------|----------------------------|----------------|-----------------------|
| | | | атак хищника в опыте | атак за мин | успешные атаки, %, |
| 1 | 12 | 128 | 18 | 8.6 | 100 |
| 2 | 10 | 339 | 33 | 5.8 | 100 |
| 4 | 8 | 643 | 54 | 5.0 | 88 |
| 8 | 12 | 3297 | 66 | 1.2 | 17 |
| 15 | 9 | 2593 | 58 | 1.3 | 11 |

Таблица 9. Среднее число гавайских столефоров *Stolephorus purpureus*, схваченных хищником желтоперым каранксом *Caranx ignobilis* в зависимости от размера стаи рыб-жертв и числа одновременно атакующих хищников (продолжительность эксперимента – 1 ч) (по Major, 1978)

| Численность особей в стае рыб- жертв | Число атакующих хищников | | |
|--|--------------------------|------|------|
| | 1 | 3 | 5 |
| 25 | 4.8 | 4.6 | 4.2 |
| 100 | 9.2 | 12.7 | 15.2 |
| 200 | 6.7 | 24.5 | 20.2 |

14.2.3. Защитное поведение стаи и освещенность

Доступность стайных рыб для хищников в значительной мере зависит от освещенности, влияющей на работу зрительного анализатора, составляющего сенсорную основу стайного поведения и обеспечивающего поддержание внутристайных контактов и согласованные перемещения рыб. Затрудненность, а с дальнейшим падением освещенности – невозможность взаимной ориентации рыб приводит к тому, что защитная функция стаи полностью теряется. Более того, наличие локальных концентраций стайных рыб лишь способствовало бы их быстрому истреблению. Поэтому в вечерние часы происходит рассредоточение стайных рыб. Такая особенность поведения служит важнейшей защитной адаптацией, повышающей выживаемость рыб.

Именно на это время суток, когда поддержание стаи затруднено и они распадаются (вечер) или вновь начинают образовываться (утро), приходится максимальная пищевая активность большинства хищников-ихтиофагов (рис. 32). Наиболее детально динамика стайного поведения рыб и их доступности

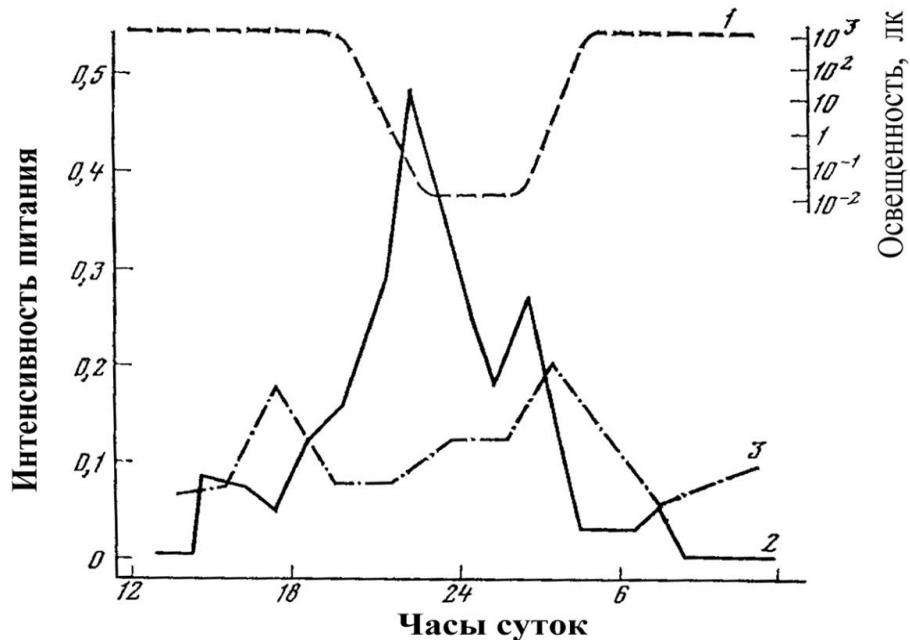


Рисунок 32. Суточный ритм питания хищных рыб (Рыбинское водохранилище, лето). Интенсивность питания - число съеденных пищевых организмов хищником за 1 ч. 1 - освещенность; 2 - судак *Stizostedion lucioperca*; 3 - окунь-ихтиофаг *Perca fluviatilis* (по Мантейфелю и др., 1965а).

хищникам в связи с суточными изменениями освещенности изучена в результате комплексных исследований, выполненных на Рыбинском водохранилище под руководством Б.П.Мантейфеля. Наблюдения в природных условиях и лабораторные эксперименты, позволили выявить существование определенной закономерности в ритмике питания и поведения хищников и их жертв и выделить для стайных рыб четыре основных периода на протяжении суток:

- период *утреннего* усиленного питания сумеречно-дневных хищных рыб, начало и усиление питания рыб-планктофагов, продолжительность периода 3 часа;
- период *дневного* минимума питания хищных рыб и усиление пищевой активности рыб-планктофагов, продолжительность периода 11-12 часов;
- период *вечернего* усиленного питания хищных рыб и рыб-планктофагов, продолжительность периода 4 часа;

– период *ночного* максимума питания ночных и глубоко сумеречных хищных рыб и затухания питания рыб-планктофагов, продолжительность периода 5-6 часов.

В общей сложности в периоды активного питания, которые по времени занимают около 30% от общего времени суток, этими рыбами потребляется примерно 60-70% всего суточного рациона. Подобная ситуация наблюдается в ясные дни, когда световые условия меняются особенно резко, а период сумеречной освещенности в верхних слоях воды кратковременен. В пасмурную или дождливую погоду ритмика питания заметна слабее. Уровень пищевой мотивации у хищников (судак, крупный окунь) перманентно высокий, и прекращение питания связано не с их насыщением, а с доступностью жертв – преимущественно массовых относительно мелких стайных рыб: молоди окуня, плотвы, леща, густеры, ерша. Питание судака, например, начинается, когда вечером резко падает освещенность и “сумеречный” слой воды, благоприятный для питания этого хищника, становится шире и приближается к поверхности. Активность же молоди окуня, основного объекта охоты судака, в это время снижается, а при освещенности 0.01-0.1 лк стаи окуня распадаются, тогда как судак продолжает интенсивную охоту вплоть до 0.001 лк и лишь в самое темное время суток питание его снижается на короткое время, но затем вновь усиливается в предрассветные часы. Рыбы-планктофаги максимум пищевой активности проявляют при освещенности от единиц до сотен люксов, при более высокой освещенности интенсивность питания снижается, но достигает максимума двигательная активность. В дневное время эти рыбы, хорошо заметные для хищников, образуют в верхних слоях воды плотные оборонительные стаи, способные легко уходить от опасности. Резкое снижение доступности рыб-жертв делает нерезультативной охоту хищников: они прекращают питаться и снижают свою активность вплоть до наступления вечерних сумерек. Рассредоточение стайных планктофагов вочные часы сопровождается резким снижением их двигательной активности, что делает их менее заметными для хищников (рис. 33).

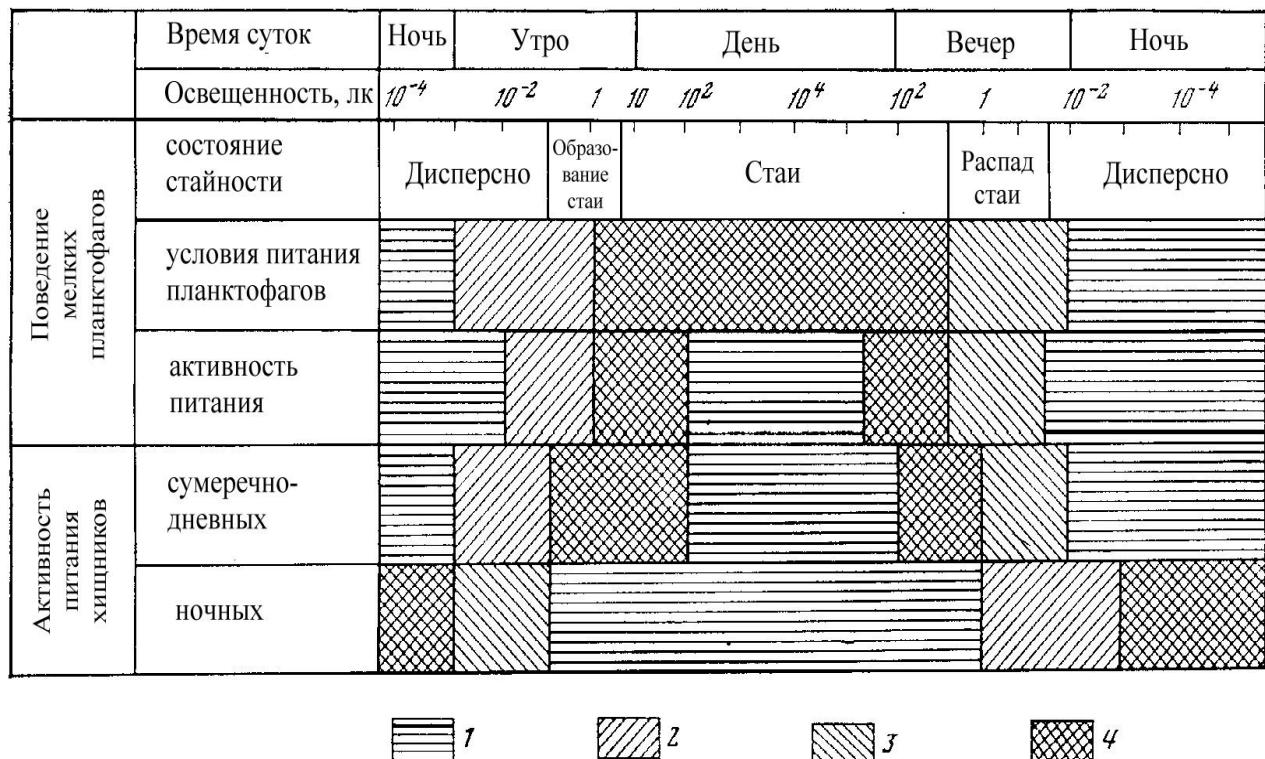


Рисунок 33. Схема изменений в проявлении стайного поведения и пищевой активности рыбами-планктофагами и различными группами хищников в связи с суточной динамикой освещенности (Рыбинское водохранилище, лето).
Пищевая активность: 1 – минимальная, 2 – увеличение, 3 – уменьшение, 4 - максимальная (по Мантейфелю, 1987).

Четкая связь между освещенностью и доступностью стайных рыб для рыб-хищофагов прослеживается и в искусственных условиях. Например, питание черноморской смарицы мальками атерины наиболее эффективно при сумеречной освещенности от 0.001 до 10 лк. С повышением освещенности до 100 лк результативность охоты снижается в 2 раза, в полной темноте и при высокой освещенности в 1000 лк мальки недоступны для смарицы. Экспериментальным путем установлено, что расстояние, на котором гольяны обнаруживают модель хищника (щука), при сумеречной освещенности в 3 раза меньше, чем при дневной.

Эффективность питания рыб-хищофагов определяется уровнем развития у них зрения. Так, питание судака *Stizostedion lucioperca* наиболее успешно при

глубоко сумеречной освещенности в 0.001-0.0001 лк. Темный горбыль *Sciaena umbra*, налим *Lota lota*, средиземноморский налимчик *Gaidropsarus mediterraneus*, сом *Silurus glanis*, угорь *Anguilla anguilla* успешно охотятся даже в полной темноте благодаря хорошо развитому у них обонянию и боковой линии. У атлантической трески снижение интенсивности питания рыбой происходит при освещенности 0.01-0.001 лк, а максимум питания приходится на дневные часы. Обыкновенная ставрида *Trachurus trachurus trachurus* способна охотиться на стайных жертв при освещенности не ниже нескольких люкс, в дневные часы прямые атаки безуспешны.

Таким образом, стайные рыбы обладают целым набором разнообразных поведенческих адаптаций, позволяющих избегать встреч с хищником, эффективно контролировать его поведение, снижать вероятность атаки на стаю, успешно уходить от хищника. В дневное время большинство хищников-угонщиков прекращает всякие попытки активной охоты, несмотря на присутствие хорошо заметных и многочисленных стайных рыб-жертв. Чтобы преодолеть защитное поведение стайных рыб, хищники либо смещают свой суточный ритм питания на сумеречное или ночное время, когда условия освещенности не позволяют рыбам держаться стаей, либо пытаются воздействовать на стаю таким образом, чтобы лишить рыб возможности проявлять стайное защитное поведение в полной мере. Это достигается при групповой охоте, при нападении крупных быстро плавающих и очень активных хищников или при неожиданных их атаках из засады.

14.3. Стайное поведение и питание рыб

Роль стаи в пищевом поведении рыб заключается, прежде всего, в ускорении обнаружения добычи. Этот эффект достигается за счет того, что при перемещении стаей лишь некоторые из рыб замечают скопление кормовых

организмов и первыми же приступают к питанию. Вид питающихся рыб, а также, возможно, и пищевые стимулы других модальностей, например, химические или акустические, привлекают остальных особей и вскоре вся стая собирается на обнаруженном кормовом участке и откармливается до тех пор, пока доступность кормовых организмов не снизится ниже критической из-за уменьшения плотности объектов питания или пока рыбы не прекратят питаться по каким-либо другим причинам – из-за снижения пищевой мотивации, появления хищника и т.п. Концентрирование всех рыб стаи на кормовом участке достигается благодаря хорошо развитому у рыб подражательному поведению: рыбы, первыми обнаруживающие корм и проявляющие направленную поведенческую реакцию к его источнику увлекают за собой ближайших к себе партнеров, а вслед за ними и всех остальных рыб стаи (рис. 19) (см. раздел 10.2). С ростом численности стаи скорость обнаружения рыбами скрытой добычи возрастает. Наиболее динамично эти изменения в пищевом поведении рыб происходят при росте численности подопытных рыб от 2-3 до 5-10 особей (рис. 34).

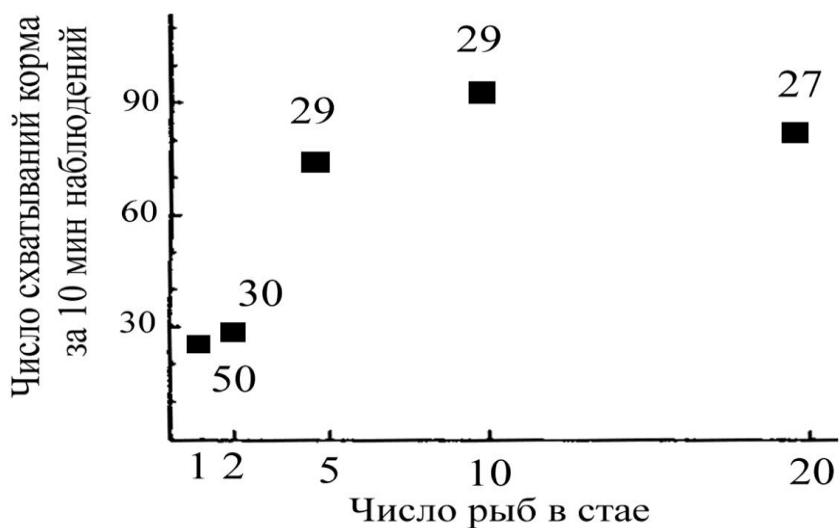


Рисунок 34. Влияние численности стаи на пищевую активность трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*. Числа указывают количество наблюдений (по Ranta, Kaitala, 1991).

Нахождение в стае само по себе стимулирует питание и повышает потребление корма: одиночные особи звездчатой пристеллы *Pristella riddlei* и горчака съедали гораздо больше корма даже в том случае, если видели находящихся за прозрачной перегородкой непитающихся партнеров по стае. При постановке этого эксперимента влияние подражательного поведения на интенсивность потребления корма рыбами-одиночками полностью исключалось, поскольку рыбы-актеры были предварительно накормлены до насыщения и вид корма не вызывал у них проявления каких-либо элементов пищевого поведения. **«Эффект присутствия»** несомненно связан с подавлением стресса, развивающимся у находящихся в изоляции стайных рыб.

По сравнению с одиночками пребывание в стае позволяет рыбам осваивать для питания большее число кормовых точек (рис. 35). Интересны наблюдения, выполненные за поведением *Chromis nitida* – мелкой стайной планктоноядной рыбы, держащейся у коралловых рифов и скрывающейся в них в светлое время суток при опасности или вочные часы для отдыха. Для питания эти рыбы покидают убежища и отходят на небольшое расстояние в открытый океан, где условия для откорма значительно лучше, но и выше

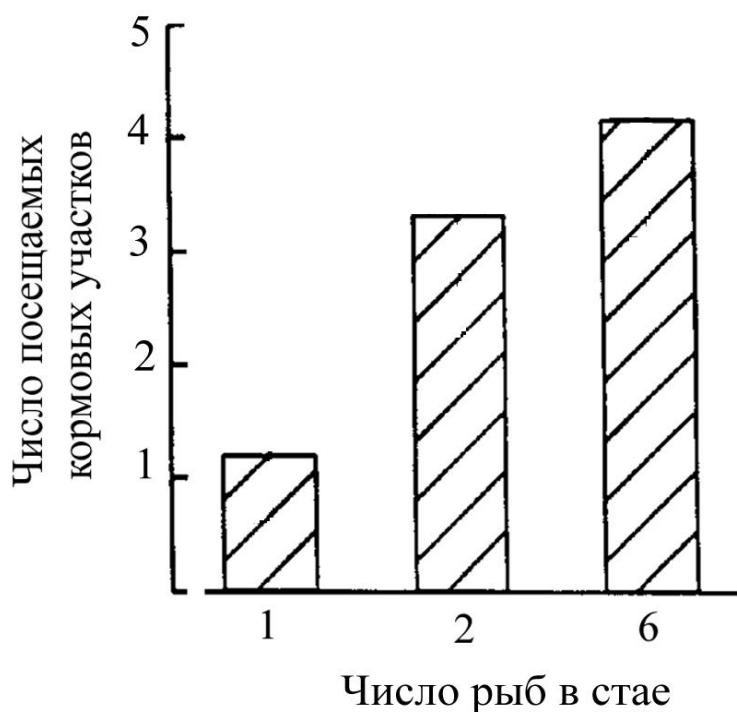


Рисунок 35. Влияние численности стаи на число мест питания, посещаемых минтаем *Theragra chalcogramma* (по Baird et al., 1991).

угроза подвергнуться нападению хищников. Обнаружено, что расстояние, на которое стая отходит от кромки кораллового рифа тем больше, чем выше численность стаи и чем крупнее рыбы, составляющие ее (рис. 36). Иными словами, освоение стайными рыбами опасных, но более выгодных для питания участков водоема, достигается только при условии одновременного повышения уровня защищенности (безопасности) рыб и способности противостоять хищникам, либо благодаря специфическим защитным механизмам стайного поведения, эффективность которых повышается с увеличением численности стаи, либо за счет лучших локомоторных способностей у крупных рыб, которые быстрее достигают укрытий. При стайном питании достигается более полное освоение пищевых ресурсов, расширяется спектр потребляемых объектов, что приводит к снижению внутристайной пищевой конкуренции между особями.

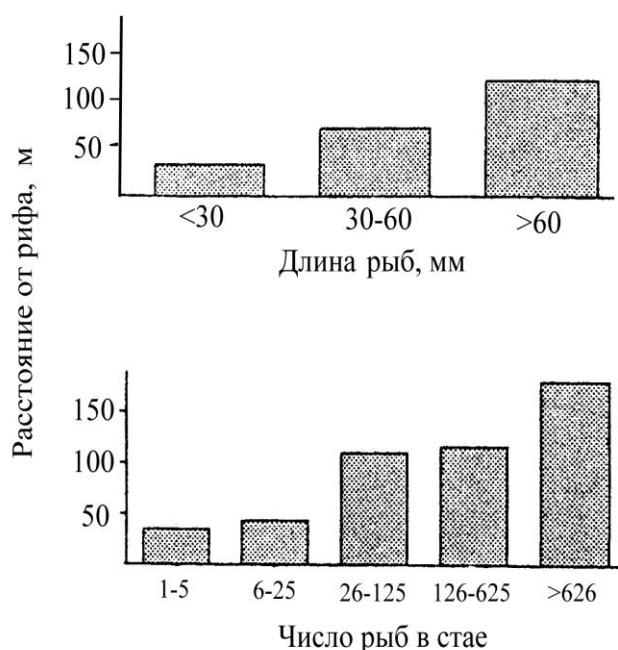


Рисунок 36. Влияние размера рыб и числа особей в стаях *Chromis nitida* на удаление рыб от кораллового рифа при выходе в открытый океан для питания (по Sackley, Kaufman, 1996).

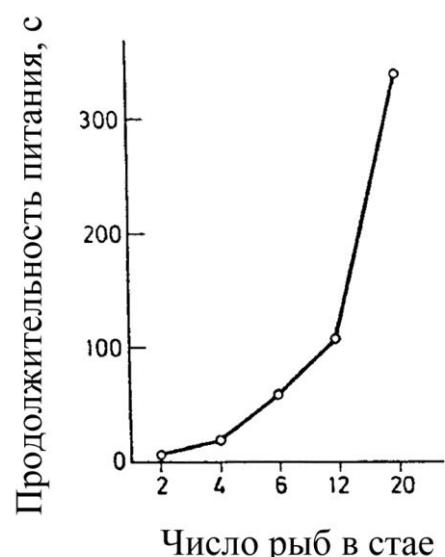


Рисунок 37. Продолжительность питания гольяна *Phoxinus phoxinus* в опыте (8 мин) в зависимости от числа рыб в стае (по Magurran, Pticher, 1983).

С увеличением размеров стаи растет время, проводимое рыбами на кормовом пятне (рис. 37), возрастает доля более продолжительных по времени посещений мест откорма (рис. 38). Так в стаях, состоящих из 20 особей, доля посещений рыбами места кормления, дляющихся 1 мин и более составляла 25% у золотой рыбки и 15% у гольяна, тогда как в минимальных по численности группах, состоящий только из 2-х рыб, 74% посещений у золотой рыбки и 88%

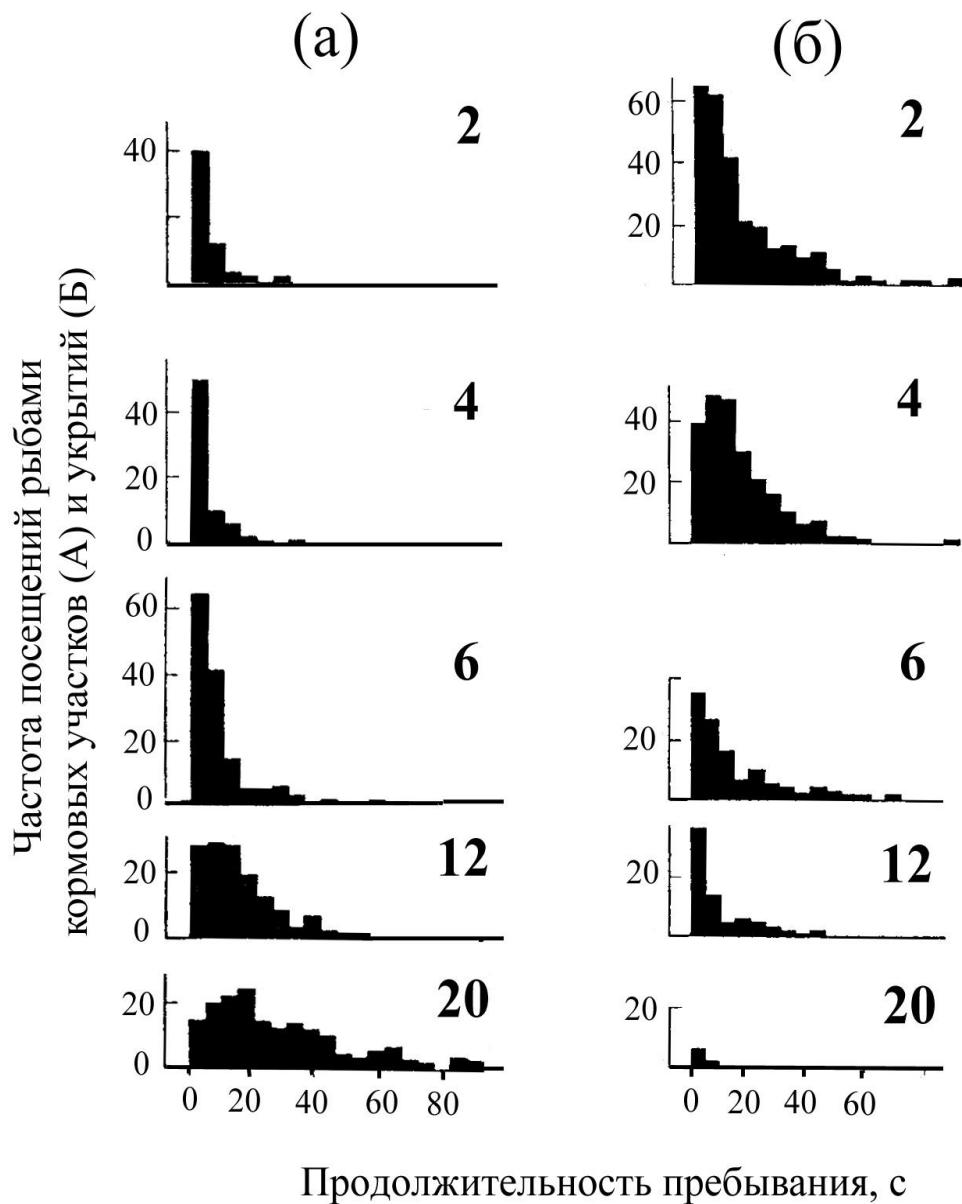


Рисунок 38. Продолжительность посещения гольяном *Phoxinus phoxinus* мест откорма (а) и укрытий (б) в зависимости от числа рыб в стае (по Magurran, Pitcher, 1983).

укрытиях и реже покидать их. Для рыб в малочисленных у гольяна имели продолжительность менее 10 с. Возможно, такому эффекту способствует не только более быстрое обнаружение стаей скоплений кормовых объектов, но и повышенная пугливость одиночек или рыб в небольших стаях и их медленная адаптация к новой обстановке, стремление дольше находиться в стайках характерно частое проявление таких элементов поведения как броски и резкие повороты в стороны (рис. 39). Высокостайные рыбы, например атлантическая сельдь при одиночном содержании прекращают питаться и могут погибнуть от стресса. Вид питающихся рыб приводит эту высокостайную рыбку в такое сильное возбуждение, что особи, находящиеся в отдаление от корма, рефлекторно совершают хватательные движения.

В некоторых случаях освоение пищевых ресурсов рыбами облегчается при образовании неоднородных в видовом отношении стай. Так совместные стаи рыбы-попугая *Scarus coeruleus* и рыбы-хирурга *Acanthurus coeruleus* успешнее пытаются молодыми отростками водорослей на участках рифа, охраняемых территориальными помацентровыми рыбами леопольдинами *Eupomacentrus planifrons*, которые способны защищать свои участки от одиночных особей, но не способны успешно противостоять рыбам,

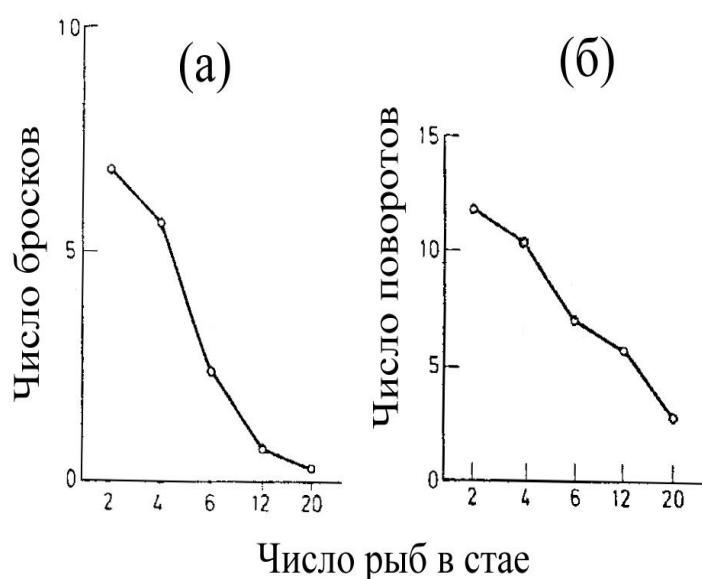


Рисунок 39. Влияние размера стаи на число бросков (а) и резких поворотов (б), совершаемых гольяном *Phoxinus phoxinus* в течение 10 с во время пребывания на участках, не имеющих укрытий (из Magurran, Pitcher, 1983).

находящимся в стае. У рыбы-попугая *Scarus croisensis* часть особей ведут территориальный образ жизни и постоянно держатся на своем индивидуальном кормовом участке, тогда как другие перемещаются по большой территории и объединяются в стаи. Соотношение “бродячих” стайных и территориальных особей у этих рыб связано с численностью леопольдины.

Необходимо отметить, что пребывание в стае дает рыбам не только много преимуществ, но и приводит, как предполагается, к усилению внутристайной пищевой конкуренции. Проявлением такой конкуренции служит сокращение времени, затрачиваемого рыбами на схватывание и заглатывание объектов питания. Этот эффект становится заметным, при достижении численности рыб в стае 10-12 особей и выражен он тем отчетливее, чем многочисленнее стая. Стремление голодных рыб держаться более мелкими стаями также трактуется в качестве одной из адаптаций к снижению пищевой конкуренции между стайными партнерами. Установлено, что в неоднородных стаях более крупные особи, потребляя основную часть корма, составляют конкуренцию меньшим по размерам рыбам. Если доля крупных особей в стае невелика, они не отличаются от других рыб по пищевой активности.

Итак, объединение рыб в стаи усиливает интенсивность их питания и улучшает обеспеченность пищей. Стайность не только приводит к уменьшению временных затрат на поиск и обнаружение кормовых объектов, но и увеличивает продолжительность и эффективность питания, приводит к росту доли пищевого поведения в суточном балансе времени. В стаях рыбы чаще и больше потребляют корма, значительно быстрее восстанавливают пищевое поведение после стрессовых нагрузок, вызванных, например, нападением хищника или сменой биотопа. Нахождение в стае делает рыб конкурентно способными в добывании корма, расширяет спектр доступных им пищевых объектов, позволяет осваивать новые пространственные и пищевые ресурсы. Преимущества

стайного образа жизни в одинаковой мере затрагивают как мирных, так и хищных рыб.

14.4. Стойкий образ жизни и миграционное поведение

Миграции, прежде всего зерелых особей, представляют собой активные перемещения рыб на многие сотни и тысячи километров. Виды, проявляющие миграционное поведение, в большинстве случаев принадлежат к рыбам, которые либо ведут стойкое существование в течение большей части жизни, либо объединяются в стаи именно в связи с миграциями. Например, молодь лососевых, ведущая территориальный образ жизни и проявляющая по отношению друг к другу агрессивность, с наступлением смолтификации и началом катадромной миграции из реки в море объединяется в стаи. Это позволяет им легче избегать атак хищников и таким образом осуществлять покатную миграцию с меньшими потерями. Число видов, у которых мигрируют одиночные особи относительно невелико, они принадлежат преимущественно к рыбам с низким уровнем развития зрительной рецепции – морским глубоководным или донным рыбам, а также рыбам с ночным пиком активности.

Во время миграции часто происходит объединение отдельных соседних стай в одну крупную или вычленения из общей стаи более мелких самостоятельных стай или формирование крупных стойких агрегаций, состоящих из большого числа отдельных стай, отличающихся своими размерами. Крупные агрегации, состоящие из многих самостоятельных стай могут занимать площадь до нескольких десятков квадратных километров. Образование подобных скоплений характерно, в частности, для европейского анчоуса во время совершения зимовальной миграции из Азовского моря в Черное. Наблюдения с самолета показали, что отдельные стаи в таких скоплениях в результате случайных по направленности перемещений первыми входят в Керченский пролив и как бы увлекают за собой все остальные (рис.

40). Возможный механизм взаимодействия между отдельными стаями, входящими в состав крупных стайных агрегаций остается неясным. Несомненно, что такие гигантские скопления, следует, по-видимому, рассматривать как пространственные объединения многих самостоятельных стай, связь между которыми либо отсутствует, либо выражена слабо. Преимущества перемещений рыб стаей подтверждают результаты прямых наблюдений за выбором пути атлантической сельдью, мигрирующей на нерест через Кильский канал. В это время рыбы ориентируются при поиске верного направления движения на такие внешние раздражители как соленость и, возможно, температура воды. Установлено, что рыбы, первыми обнаружившие

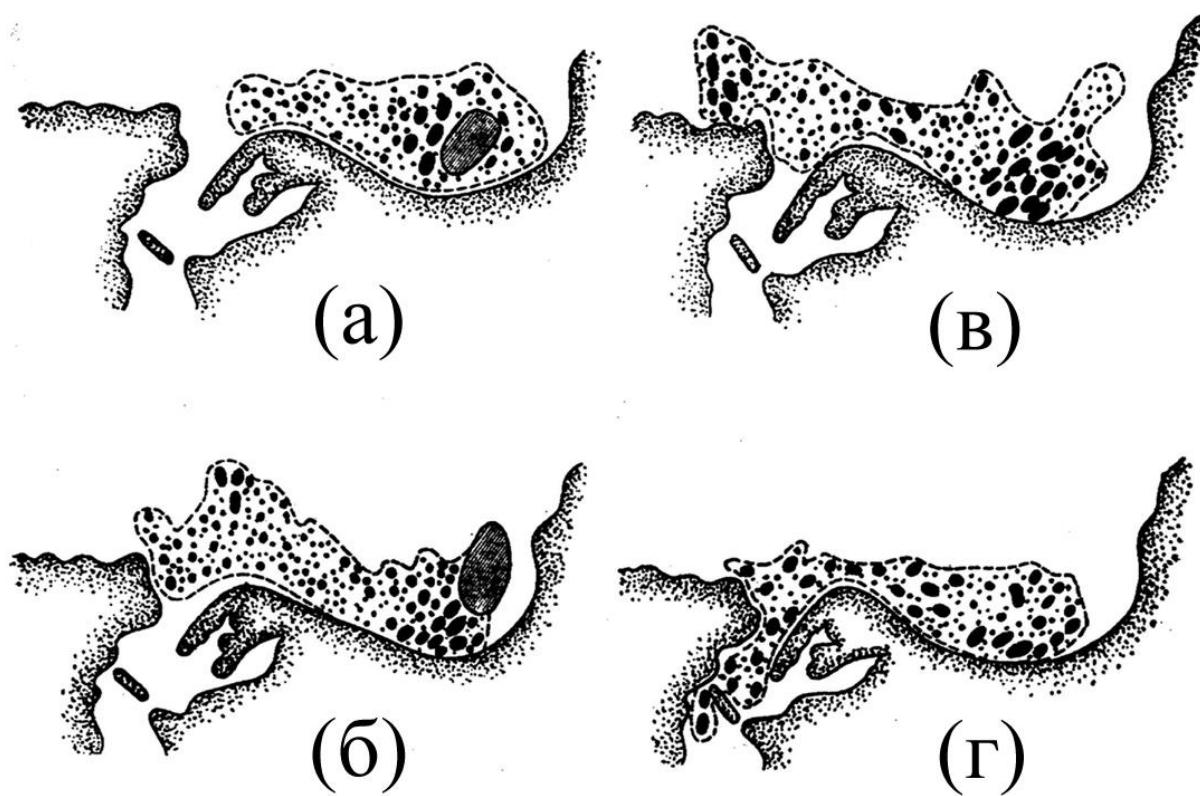


Рисунок 40. Схема перемещений крупной группировки стай европейского анchoуса *Engraulis encrasicolus* при прохождении Керченского пролива во время зимовой миграции из Азовского моря в Черное море (по результатам авиаразведки) (а, б, в, г – расположение стай в последовательные дни наблюдений (по Лебедеву, 1967).

зону распространения аттрактивного стимула увлекали за собой остальных рыб стаи, которые следовали за ними благодаря имитационному рефлексу. Перемещение стаями не только облегчает рыбам поиск оптимального пути миграции, но и повышает ее точность, т.е. способствует определению рыбами верного направления движения.

Миграции не всегда совершаются стаями. Например, при покатных миграциях, присходящих в сумеречные иочные часы, стайная молодь речных рыб (гольян, плотва), рассредоточивается, часть ее выходит на участки реки с большими скоростями воды и сносится русловым потоком вниз по течению. Направленный выход на поток происходит благодаря способности молоди ориентироваться на течение. Молодь в несущем ее потоке держится разрозненно, она крупнее молоди, остающейся в прибрежье, у нее выше содержание гормонов, сильнее выражена положительная фотореакция.

Итак, миграции рыб чаще всего совершаются стаями. Объединение рыб в стаи дает возможность им быть менее уязвимыми для хищников и успешнее преодолевать опасные участки. При стайном плавании меньше энергетические затраты, что особенно важно для тех рыб, которые преодолевают расстояния в сотни или тысячи километров. Стайные рыбы быстрее определяют верное направление плавания, особенно в ситуациях, когда миграционный путь непрямолинейен и отличается сложностью траектории. Эти преимущества служат основными причинами, приводящими к тому, что многие рыбы для совершения активных миграций объединяются в стаи, даже если в другие периоды жизненного цикла они ведут одиночный образ жизни.

14.5. Условнорефлекторный фонд стаи

Рыбы характеризуются достаточно быстрым образованием условных рефлексов, как на основе индивидуального опыта, так и за счет подражания, т.е.

приобретения определенных навыков от других, более “опытных” особей. Объединение особей, обладающих своим собственным набором приобретенных навыков, приводит к образованию **условнорефлекторного “фонда” стаи**, который в силу хорошо развитой у рыб имитационной способности становится доступным всем ее членам. Если индивидуальные условные рефлексы возникают очень быстро и сравнительно быстро угасают при неподкреплении, то в стае через взаимовлияние рыб друг на друга происходит сохранение наиболее важных навыков, вырабатываемых на стабильные закономерные события. Однотипность ответа рыб на такие внешние раздражители способствует согласованности и скоординированности поведения рыб и повышению целостности стаи.

Условнорефлекторный фонд стаи постоянно расширяется. Это происходит двумя путями. Первый из них реализуется благодаря интенсивному обмену особей между стаями – в дневное время за счет перманентно происходящих процессов объединения и распада стай, а вочные и утренние часы – при рассредоточении рыб и образовании новых по составу стай. Второй путь связан с передачей условных рефлексов от одних особей другим за счет способности рыб к имитации и выработке соответствующих рефлексов. Этот путь расширяет диапазон навыков, которыми владеют особи в стае и обеспечивает сигнальную преемственность – ненаследственную передачу информации от особи к особи или от поколения к поколению.

Возможность стайных рыб использовать в своем поведении не только индивидуально приобретаемый опыт, но и навыки других рыб, быстрое обогащение и расширение условнорефлекторного фонда стаи, элиминация случайных и прочное закрепление полезных связей – все это служит важнейшими биологическими характеристиками стайного образа жизни рыб.

15. ФОРМИРОВАНИЕ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

15.1. Сроки перехода к стайному образу жизни

Способность вести стайный образ жизни является врожденным свойством рыб. Стойность относится к жестко закрепленному видовому поведенческому признаку и при наличии контакта с представителями своего вида (или при имитации их реального присутствия) проявляется рыбами независимо от конкретных условий выращивания или особенностей индивидуального опыта особи. Стойное поведение в равной мере проявляют рыбы как выросшие в группе, так и содержащиеся в изоляции начиная с момента вылупления из икринки. Молодь атерины *Atherina mochon*, выращенная при полной изоляции до возраста 35 дней, после помещения в аквариум с другими особями, также выращенными в отсутствии контактов с конспецификами, сразу же успешно образовывала стаю. Аналогичные результаты получены при изучении поведения уклеки *Alburnus alburnus*, выращенной в изоляции до двухгодовалого возраста. Гольяны, отловленные из естественных водоемов, в которых отсутствуют хищники, проявляют такую же стайную защитную тактику по отношению к щуке, что и гольяны из “щучьих” водоемов. Молодь горчака образует стайку уже через несколько минут после выхода из мантийной полости моллюсков. В таких стайках личинки горчака имеют единую ориентацию, их движения хорошо согласованы, какого-либо заметного по продолжительности периода времени, связанного с переходом молоди к стайному поведению не отмечено. Личинки кеты *Oncorhynchus keta* и камчатской микижи *Parasalmo mykiss* образуют стайки сразу же (в первые 30-40 мин) после выхода из нерестового бугра.

Молодь большинства видов рыб начинает вести стайный образ жизни уже в раннем возрасте – вскоре после перехода к экзогенному питанию. Среди пресноводных рыб несколько раньше начинает проявлять стойное поведение молодь, обитающая в реках и несколько позже молодь из стоячих водоемов.

Так в реке молодь гольяна образует стайки в конце первой недели жизни при длине около 7.0 мм, когда у питающихся личинок еще сохраняются остатки желточного мешка. Молодь сигов – белорыбицы *Stenodus leucichthys leucichthyes*, нельмы *S. leucichthys nelma*, сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka*, байкальского омуля *C. autumnalis*, чудского сига *C. lavaretus maraenoides* образует стайки почти сразу же после вылупления – на первом личиночном этапе развития (т.е. с частично сохранившимся желточным мешком). До полного рассасывания желточного мешка начинает вести стайный образ жизни молодь таких нерестующих в реках рыб как вырезуб *Rutilus frisi* и кутум *R. frisi kutum*, шемая *Chalcalburnus chalcoides*, рыбец *Vimba vimba*. В реках личинки этих рыб держатся в местах с небольшой скоростью потока – вблизи берегов, у водной растительности, за валунами, в заливчиках и омутках. По мере роста личинки осваивают участки реки с относительно большими скоростями потока. На третий день после выхода из бугра начинают держаться поляризованными стайками личинки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*.

Молодь рыб, населяющая преимущественно водоемы со стоячей или медленно текучей водой – верховки *Leucaspis delineatus*, леща *Aramis brama*, плотвы *Rutilus rutilus*, воблы *R. rutilus caspicus*, иссык-кульского чебачка *Leuciscus schmidti*, образует стаи позже, на третьем личиночном этапе развития (С₂ по В.В.Васнеццову), через некоторое время после полного рассасывания желточного мешка. Молодь окуня начинает плавать стайками на 11-й день после вылупления по достижении IV-V этапа развития (по Константинову, 1957). В водохранилищах, озерах или прудах ранняя молодь держится стайками на мелководье вблизи берега и в окнах среди зарослей водной растительности. По мере роста молодь постепенно начинает отходить от берега и осваивать более глубокие участки водоема.

Возраст, в котором молодь начинает вести стайный образ жизни не является жестко закрепленным признаком и определяется условиями существования: молодь воблы в реке, т.е. при наличии течения образует стайки уже на первом личиночном этапе развития *B*, когда у нее еще имеются остатки

желточного мешка. При отсутствии течения, например в ильмене, молодь воблы переходит к стайному поведению позже - на этапах C_2-D_1 , как и молодь остальных карповых рыб в слабо проточных водоемах.

Переход молоди к стайному образу жизни в условиях стоячих вод происходит, как правило, медленнее, чем у молоди, населяющей текучие воды. И в том и в другом случае этот переход осуществляется не сразу, а через образование характерных скоплений, получивших название “облачко”. В пределах таких скоплений личинки неполяризованы, они ориентированы в разные стороны и не проявляют согласованного поведения в ответ на внешние стимулы. Подобные скопления легко заметить в прибрежной зоне водохранилищ, озер и прудов в заливчиках, среди высшей водной растительности, а в реках – в местах, где скорость течения слабая или практически не выражена.

К тому времени, когда молодь (личинки) начинает проявлять стайное поведение, она достигает определенного уровня морфологического и функционального развития, позволяющего ей активно плавать и выполнять согласованные стайные перемещения. К этому времени у молоди уже заполнен воздухом плавательный пузырь и она без особых усилий держится в толще воды. Увеличение размеров хвостового и грудных плавников, расширение непарной плавниковой складки в области зачатков спинного и анального плавников, появление в хвостовом плавнике скелетных элементов повышает способность молоди к активным двигательным реакциям, осуществлению более сложных движений. Личинки теперь не только могут выполнять короткие прямолинейные броски в горизонтальной плоскости, но и совершать повороты. Свободные передвижения в вертикальной плоскости еще затруднены.

Ко времени образования стаи у личинок возрастают функциональные возможности сенсорных систем, прежде всего зрительной рецепции, осуществляющей координацию движений и взаимную ориентацию личинок друг на друга. У личинок карповых литофильных рыб развитие зрительной рецепции происходит намного быстрее, чем у фитофильных рыб, что хорошо

согласуется с различиями этих экологических групп рыб по срокам перехода к стайному образу жизни. У личинок к началу стайной жизни максимального проявления достигает оптомоторная реакция и реореакция, происходит быстрое развитие функции хемосенсорных систем (обоняние, вкус). Момент стаеобразования совпадает с возрастом, когда молодь рыб становится способной к выработке оборонительных условных рефлексов (рис. 41). На важную роль центральной нервной системы в процессах становления стайного поведения в онтогенезе рыб указывают результаты экспериментов по

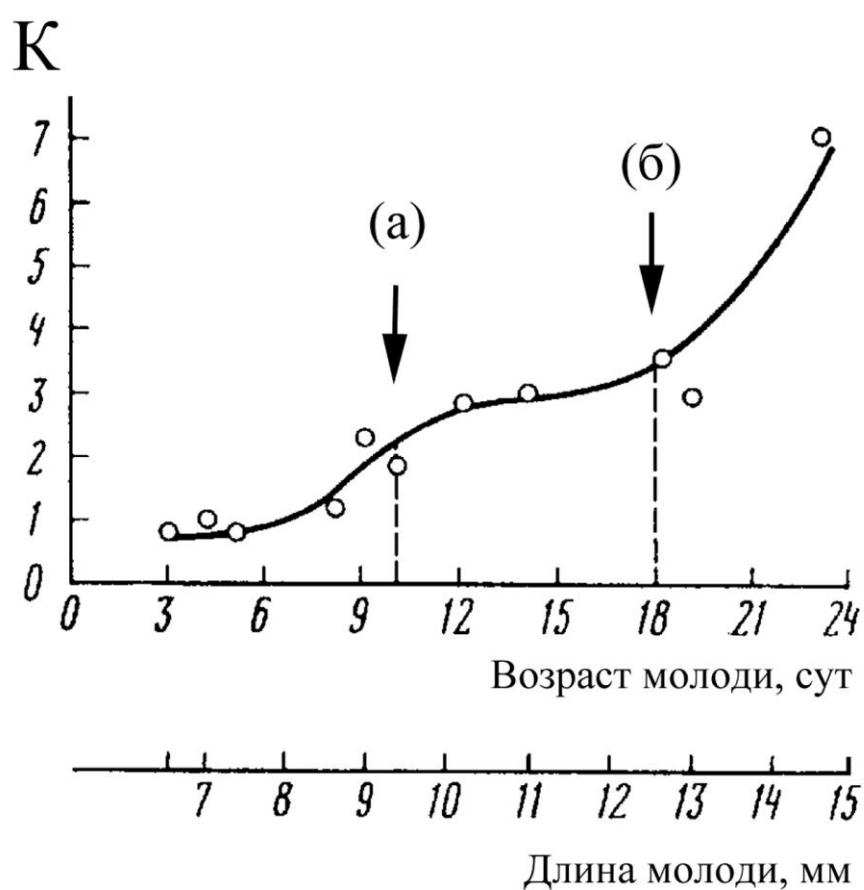


Рисунок 41. Формирование оборонительных рефлексов у плотвы *Rutilus rutilus* в онтогенезе. К – отношение времени, требуемого одиночному хищнику – щуке *Esox lucius* для поимки 5-ти предварительно обученных личинок или мальков плотвы к времени, требуемого для поимки 5-ти необученных личинок или мальков (обучение на хищника проведено по методу «актеры-зрители»). Стрелки – первое проявление молодью удачных бросков от хищника (а) и переход молоди к стайному образу жизни (б) (по Лещевой, Жуйкову, 1989).

выращиванию молоди желтохвоста *Seriola quinqueradiata* на кормах, различающихся по содержанию в них высоко ненасыщенных жирных кислот. Для обеспечения нормальных темпов формирования стайного поведения в онтогенезе желтохвоста необходимо, как оказалось, присутствие в корме докозагексаеноевой кислоты, которая накапливается в мозге рыб.

Ряд исследователей считает, что развитие стайного поведения в онтогенезе рыб тесно связано с формированием оптомоторной реакции. Однако справедливость этого правила соблюдается не у всех рыб. Так результаты экспериментов, выполненных на зубатом каранксе *Pseudocaranx dentex*, показали, что у молоди этого вида способность удерживать в поле зрения подвижные зрительные ориентиры, а также проявлять взаимное привлечение к конспецифичной молоди возникает при достижении длины соответственно 4-6 мм и 12 мм. Переход же к стайному образу жизни происходит значительно позже – при длине 16 мм. По мере развития молоди уменьшается угол между направлениями движения ближайших особей по стае, быстро сокращается линейная дистанция между ними, увеличивается взаимное привлечение молоди друг к другу. Степень выраженности взаимного привлечения, по мнению исследователей, является наиболее существенным для развития стайного поведения. Процесс метаморфоза у зубатого каранкса заканчивается по достижении молодью длины 10 мм, т.е. до периода образования стаи. Отсутствие примеров, когда формирование оптомоторной реакции в онтогенезе рыб начиналось бы после перехода молоди к стайному образу жизни и высокий уровень развития такой реакции у всех стайных видов подчеркивает ее важную роль в обеспечении этой формы поведения.

Возраст, в котором молодь начинает проявлять стайное поведение, не связан с уровнем стайности взрослых особей. Так у сельдевых, которые относятся к рыбам с наиболее ярким проявлением стайного образа жизни, стайки образуются поздно, только у мальков, в то время как прозрачные личинки держатся рассредоточено. Молодь атлантической сельди начинает держаться стаей с наступлением метаморфоза, когда усиливается пигментация

тела, заполняется воздухом плавательный пузырь, формируются рецепторы зрительной, акустической и сеймосенсорной систем, усиливается мускулатура, становится дефинитивным распределение красных и белых мышц, быстро возрастает скорость плавания, достигает максимума относительная площадь дыхательной поверхности в жабрах (рис. 42). Согласно данным разных исследователей, это происходит после достижения молодью длины 25-30 мм, свыше 32 мм или 35-40 мм. Различия связаны с методами исследования и несовпадением критериев, использованных для оценки сроков перехода к стайному поведению. У личинок атлантической менидии стайное поведение становится хорошо выраженным раньше – при длине тела около 12 мм. При такой же длине тела – около 13 мм, заканчивается переход к стайному образу жизни и у северного анчоуса. Наблюдения за поведением развивающейся

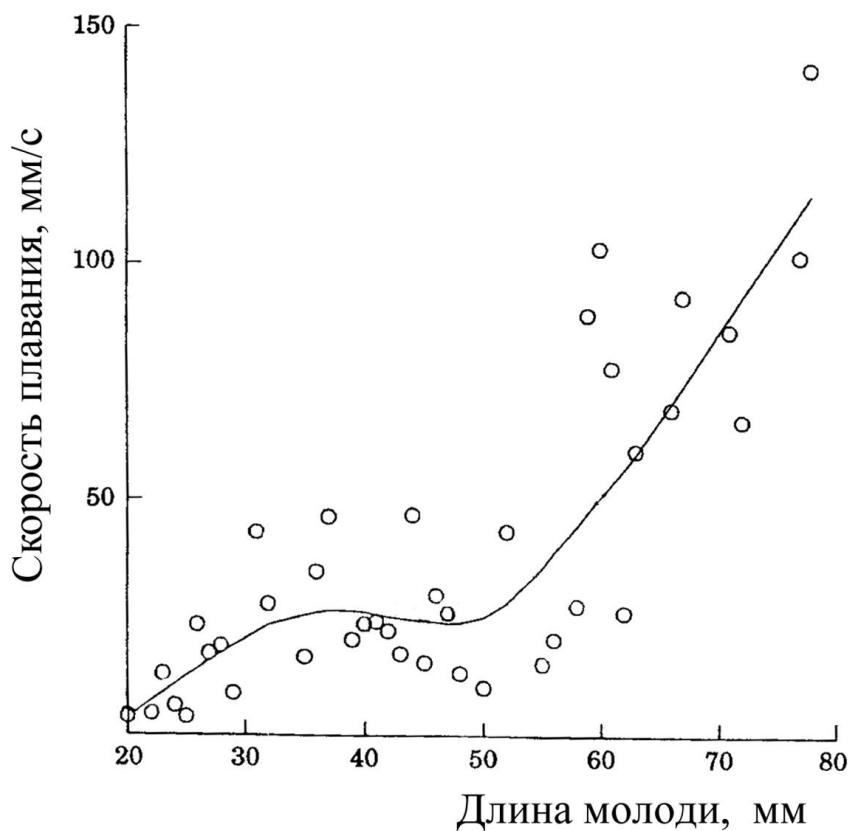


Рисунок 42. Изменение скорости плавания молоди атлантической сельди *Clupea harengus* в онтогенезе (по Gallego, Heath, 1994).

молоди этого вида, выполненные в лабораторных условиях, хорошо согласуются с данными о характере распределения ранней молоди анчоуса в море. Оказалось, что после перехода к стайному плаванию степень агрегированности, снизившаяся из-за рассеивания икры и вылупившейся молоди течениями, начинает вновь быстро возрастать (рис. 43). У этих рыб, как и у молоди сельди, переход к стайному образу жизни совпадает с морфологическими преобразованиями, которые характерны для процесса метаморфоза. У желтохвоста переход к стайному плаванию происходит при достижении молодью длины 13 мм. В значительно более раннем возрасте образует стаю молодь желтоглазой кефали *Aldrichetta forsteri* – при достижении длины 4-6 мм.

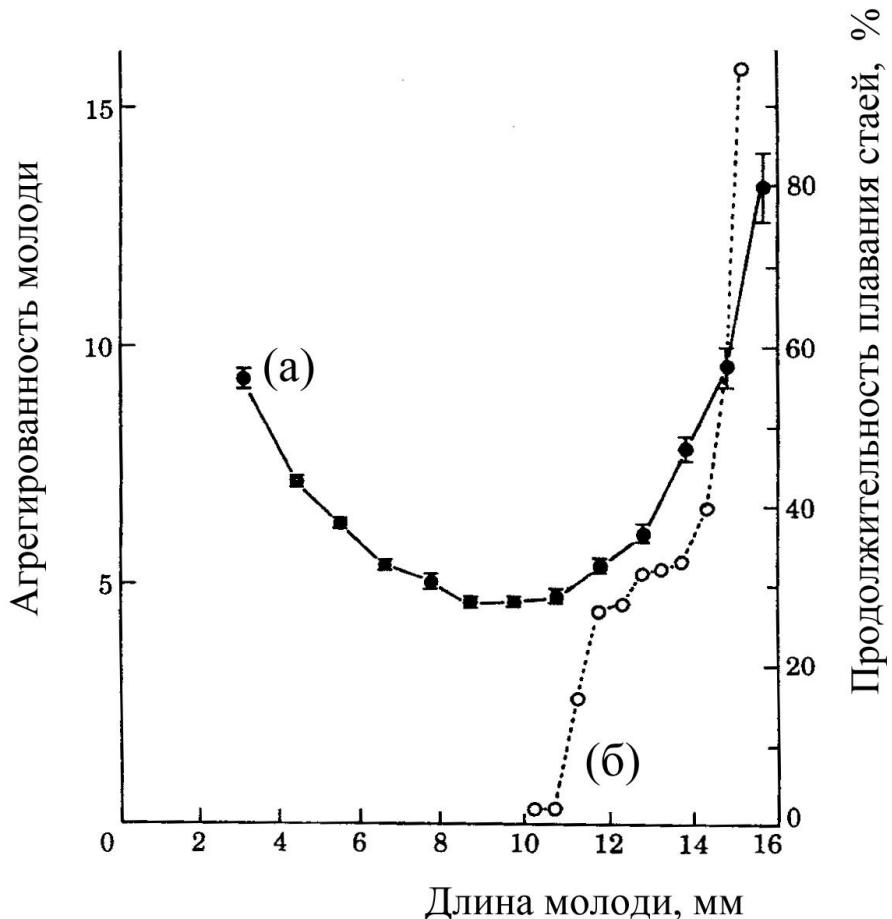


Рисунок 43. Изменение агрегированности в море (а) и времени, затрачиваемого на стайное плавание (б) в онтогенезе северного анчоуса *Engraulis mordax* (по Hunter, Coyne, 1982).

В онтогенезе ряда видов лососевых формирование стайного поведения связано с периодом смолтификации и началом покатной катадромной миграции в море. Потеря территориальности и переход к стайному образу жизни у таких видов как атлантический лосось, кумжа, проходные арктические гольцы рода *Salvelinus* зависит от комплекса условий обитания, прежде всего, от обеспеченности молоди пищей и температуры воды, и может наступать в возрасте от 1+ до 3-4 и более лет. Переход от территориального к стайному поведению находится под гормональным контролем.

Возникнув в онтогенезе рыб на ранних этапах развития стайный инстинкт в дальнейшем, по мере роста рыб продолжает развиваться и усиливаться. Это хорошо демонстрируют результаты экспериментов и наблюдений, выполненные на гольяне. В непроточных аквариумах ранние личинки этого вида держатся преимущественно рассредоточено или в виде облачка. При испуге, вызванном движениями в воде небольшим сачком, молодь на короткое время объединяется в поляризованную стайку, которая вновь быстро рассредоточивается. Чем старше рыбы, тем больше времени они проводят в стае. Регистрация времени, в течение которого молодь после испуга находится в составе поляризованной стаи, показывает, что продолжительность стайного плавания быстро возрастает и с определенного времени молодь держится стаей большую часть времени. Динамика процесса усиления стайного инстинкта отражена на рисунке 44. В отличие от взрослых рыб, молодь, как правило, плавает относительно разреженными и малочисленными стайками: число особей в объеме, ограниченном четырьмя длинами тела рыб у небольших по размеру гольянов и уклек (39 и 97 мм) меньше, чем у более крупных особей этих рыб (56 и 175 мм). Несмотря на то, что стайный образ жизни у молоди рыб распространен более широко, чем у взрослых, имеются рыбы, такие как осетровые, щуковые, бычковые и другие, которые даже на ранних этапах развития никогда не проявляют каких-либо элементов стайного поведения.

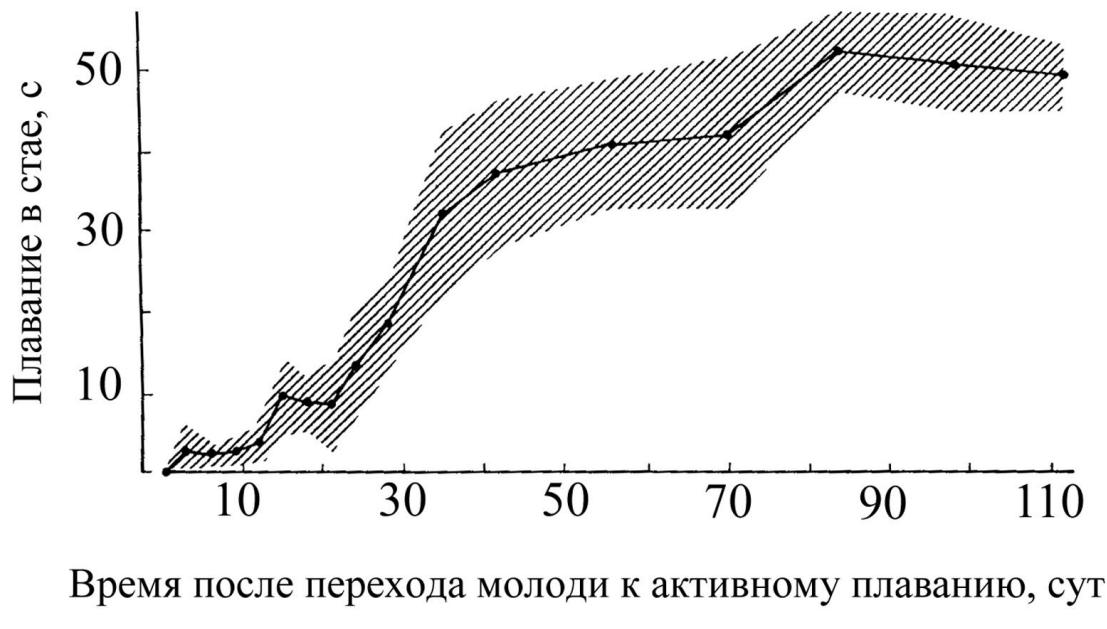


Рисунок 44. Формирование стайного поведения в онтогенезе гольяна *Phoxinus phoxinus*. По вертикальной оси – продолжительность стайного плавания в течение первой минуты после внезапного испуга и рассредоточения молоди. Затененная зона - область доверительных интервалов, 0.95% (по Magurran, 1990).

15.2. Размерная и видовая неоднородность стай молоди

Стаи ранней молоди обладают всеми основными признаками, характеризующими стайное поведение взрослых рыб – единой ориентацией, согласованностью двигательных реакций, отсутствием лидеров (эквипотенциальность). Вместе с тем молоди рыб присущи и некоторые свои специфические особенности, которые в стаях взрослых особей либо менее выражены, либо не проявляются вовсе. К таким особенностям относится повышенная размерная и видовая неоднородность стай, относительно слабая способность к сохранению единства стаи при резких и быстрых сменах направления движения.

В выловленных из естественных водоемов стаях одновременно могут находиться личинки и мальки, различающиеся по длине тела в 2-3 раза (т.е. на 100-200%!) и относящиеся по уровню морфологического развития к нескольким (3-5) смежным этапам развития. Образование разновозрастных стай отмечено для молоди байкальского бычка-желтокрылки *Cottocomephorus grawingkii*, кутума, леща. В смешанных стаях воблы одновременно могут встречаться личинки, начиная от этапа С₂ до Е включительно, при этом размеры молоди в таких стайках колеблются от 8-9 до 15-16 мм. В стайках леща одновременно встречается молодь от 7-8 до 15-16 мм, в стайках плотвы – от 9 до 14-15 мм, в стайках уклей – от 9 до 30 мм. В таких разнокачественных по размеру особей стаях молоди обычно всегда хорошо выражена модальная группа, которая может объединять до 70-80% всех особей (рис. 45).

В отличие от взрослых рыб в стаях молоди довольно часто встречаются представители не одного, а нескольких видов рыб. Сведения о разновидовых стаях молоди довольно многочисленны. Так в стаях личинок и мальков гольяна можно обнаружить молодь плотвы, ельца, голавля, верховки, в стайках горчака – молодь уклей, леща, верховки. Совместные стайки часто образуют личинки леща и плотвы, нельмы и сига-нельмушки, плотвы, леща, густеры, синца, язя и окуня. Личинки окуня встречаются в стайках плотвы, личинки и мальки угая *Tribolodon brandtii* в стайках молоди амурского чебака *Leuciscus waleckii* и плоскоголового жереха *Pseudaspis leptcephalus*. В совместных стайках леща и воблы соотношение молоди этих двух доминирующих видов может быть близким, молодь других видов, язя и густеры в таких стайках составляют небольшую долю. Молодь африканских цихловых, которую самки этих рыб вынашивают во рту, также держится неоднородными по видовому составу стайками. В стайках доля “чужой” молоди, относящейся к другим цихлидам двух и более видов, в среднем составляет менее 5%, а в отдельных случаях – до 50%. В составе поляризованных стай молоди тилапии *Tilapia rendalli* встречаются личинки и мальки еще 6 видов рыб, но их общее число не превышает 10% от общей численности стаи. В прибрежной зоне совместные

сумеречное время

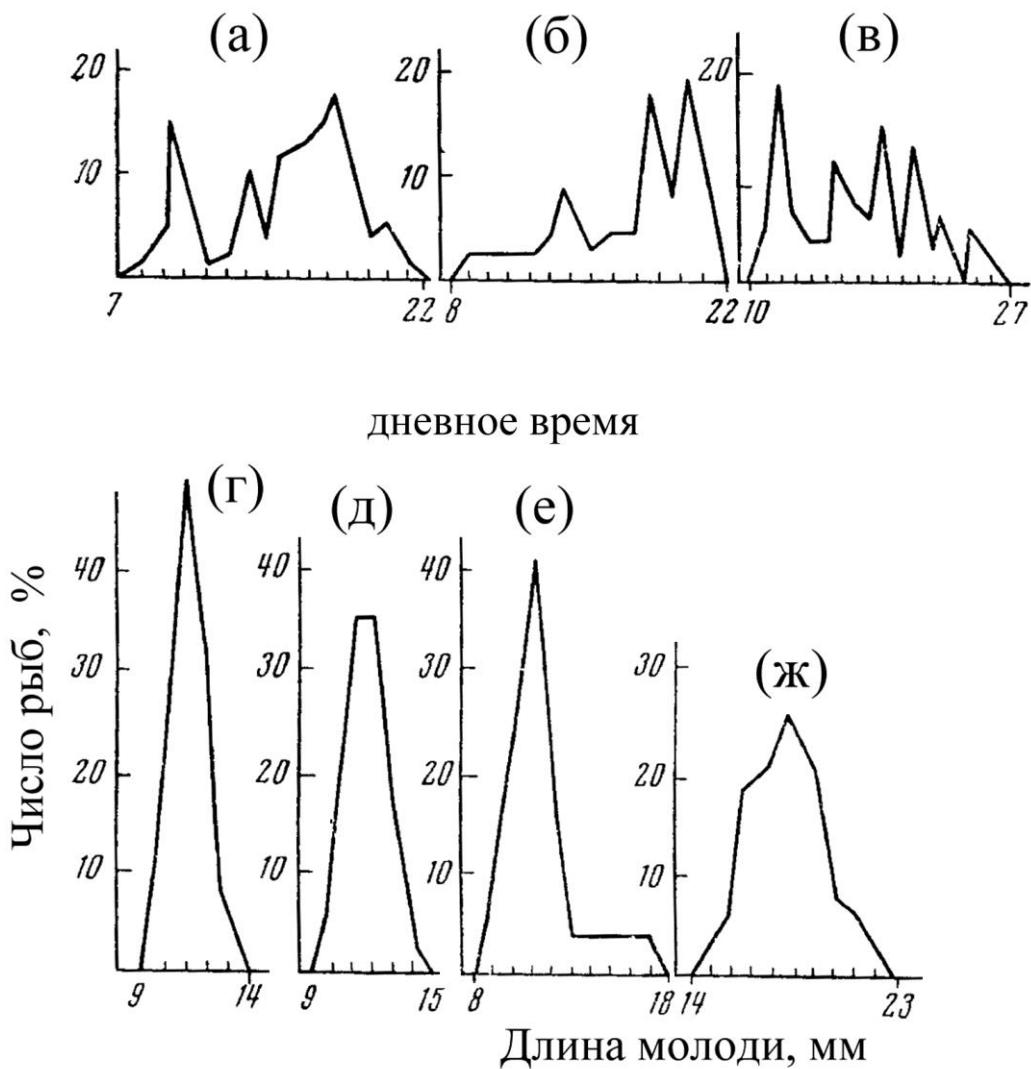


Рисунок 45. Размерный состав групп (а, б, в) и стай (г, д, е, ж) молоди уклейки *Alburnus alburnus*, отловленных в сумеречное (ранее утро, поздний вечер) и дневное время (по Гирса, 1973).

стайки образуют близкие по размерам мальки сельди и дальневосточной многопозвонковой песчанки *Ammodytes hexapterus*, горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и тихоокеанского волосозуба *Trichodon sp.* Отмечается способность ранней молоди некоторых видов коралловых рыб (ронки *Haemulon sp.*) образовывать совместные стаи даже с напоминающими их по размеру, форме тела и поведению мизидами (ракообразные). Такие группировки существуют не

более 5 дней и распадаются из-за быстрого роста рыб, однако образуются вновь каждые 2 недели с появлением новой партии ранней молоди.

В стаях молоди золотого нотемигонуса *Notemigonus crysoleucas* в большинстве случаев можно встретить близкую по размерам молодь четырех других совместно обитающих видов рыб – поперечно-полосатого фундулюса *Fundulus diaphanus*, белого чукучана *Catostomus commersoni*, трехиглой колюшки и четырехиглой колюшки *Apeltes quadracus*. В более чем 90% случаев разновидовые стаи включают в себя молодь 1-2 дополнительных видов. Образование таких смешанных стай происходит неслучайным образом, т.е. соотношение численности молоди в стаях отличается от ее численности в местах вылова стаек. Прослеживается достоверная положительная связь между числом видов рыб в стае и ее численностью, тогда как оба эти параметра не коррелировали со средними размерами тела молоди в стае.

Имеется ряд условий, способствующих возникновению неоднородных по размерному и видовому составу стай молоди. Основное – одновременное присутствие в водоеме молоди разного возраста. Это происходит из-за того, что большинство рыб, молодь которых образует неоднородные стаи, обладает значительной продолжительностью нерестового периода. Одновременному присутствию в естественных водоемах большого количества разновозрастной молоди способствует также разнокачественность икры, выметываемой разными самками, отличающимися возрастом или физиологическим состоянием, неоднородностью яйцеклеток в пределах одной и той же порции. Различия в темпах индивидуального развития молоди усиливаются под воздействием многих абиотических факторов внешней среды, их резких колебаний в период эмбрионального и личиночного развития рыб. Например, при низких температурах воды выплление эмбрионов из одной кладки икры более затянуто во времени, чем при более высоких. Быстрое расхождение в темпе роста ранней молоди и формирование разнокачественности рыб по уровню морфо-функционального развития подтверждено как наблюдениями за молодью из естественных водоемов, так и экспериментальным путем.

Совместные стаи образует молодь только тех возрастных групп или видов, которые характеризуются значительным сходством биологии, предпочитающие одни и те же биотопы и не совершающие дальних перемещений. Пищевые спектры у объединяющейся в совместные стаи молоди близки или полностью совпадают. По мере роста и развития рыб видовой состав стай становится все более однородным, прежде всего из-за расхождения молоди разных видов по питанию, по предпочитаемым биотопам, по локомоторным возможностям, особенностям поведения и т.п. Например, молодь рыб-ворчунов *Haemulon flavolineatum* и *H. plumieri* часто держится совместно в одних и тех же стаях, но после достижения определенной длины, эти рыбы смешанных стай не образуют и встречаются в разных участках прибрежья и коралловых рифов. В прибрежной зоне тихих речных заводей совместные стаи образуют личинки шемаи *Chalcalburnus chalcooides*, рыбца *Vimba vimba*, афипского ельца *Leuciscus aphipsi*, ельца *Leuciscus leuciscus*, быстрышки *Alburnoides bipunctatus*, которые в это время питаются сходными кормами. По мере роста и развития пищевая специализация становится все более выраженной и молодь этих рыб распределяется по разным биотопам и совместных стаек уже не формирует. Ранняя молодь сига *Coregonus lavareus* и европейской ряпушки *C. albula* перестает образовывать совместные стаи после достижения длины 5 см и с этого времени встречается в водоеме на разных его участках. Совпадение содержимого кишечников показано для молоди тихоокеанского волосозуба *Trichodon trichodon* и горбуши *Onconrhynchus gorbuscha*, часто образующих совместные стаи на каменистых участках в прибрежье у юго-восточных берегов Аляски. Молодь этих видов имеет не только сходные спектры питания, но и близкие динамические характеристики. У рыб – обитателей стоячих или медленно текущих водоемов образованию многовидовых стай способствует совпадение мест нереста (например, у карповых рыб, откладывающих икру на водную растительность). У речных рыб смешанные стаи формируются вследствие скапливания уже начавшей активно плавать, но обладающей слабыми локомоторными возможностями ранней

молоди в затишных местах – в небольших омутах, плесах и заливчиках, за различными укрытиями (камнями, корягами, водной растительностью).

Неоднородность стай, особенно размерно-возрастная, имеет важное адаптивное значение в жизни молоди. Присутствующие в стае особи старших возрастных групп благодаря относительно хорошо развитым сенсорным системам раньше и с большего расстояния обнаруживают скопления кормовых организмов или замечают опасность и демонстрируют при этом хорошо выраженные поведенческие ответы. Младшая по возрасту молодь, еще не имеющая столь высокой чувствительности к биологически значимым сигналам, но уже обладающая хорошо выраженным имитационными рефлексами, подражает поведению старшей молоди и уходит вместе с ней от опасности или скапливается на кормовых участках. По наблюдениям, выполненным в природе, в стаях молоди более крупные особи держатся, как правило, во главе стаи, определяя направление ее движения.

Таким образом, стайность является врожденной формой поведения. У большинства видов рыб стайное поведение формируется на ранних этапах развития, вскоре после перехода молоди на внешнее питание. У морских стайных рыб, проходящих фазу метаморфоза, стайность развивается, как правило, после завершения этого процесса. Возраст перехода к стайному образу жизни не связан с уровнем стайности, характерным для взрослых особей. Ко времени образования стаи зрительная рецепция и боковая линия достигают высокого уровня функционального развития. Успешной реализации стайного поведения способствует быстрое формирование у молоди мышечной системы, позволяющей поддерживать высокую скорость плавания. В отличие от взрослых рыб, стаи молоди характеризуются значительно большей вариабельностью размерного и видового состава. Эта черта является важной адаптивной особенностью, усиливающей сенсорные возможности

стай в целом и способствующей выживанию молоди в естественных биотопах.

16. ФАКТОРЫ СРЕДЫ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ СТАТУС ОСОБИ

Подобно многим другим поведенческим реакциям стайное поведение подвержено влиянию разнообразных внешних стимулов и зависит от внутреннего состояния рыб. Эти аспекты стайного поведения частично уже упоминались выше.

16.1. Абиотические факторы

В реках наличие такого мощного фактора как **течение** приводит к тому, что здесь обычно можно наблюдать лишь ходовые высокополяризованные стаи. Это достигается благодаря врожденной реореакции рыб – ориентации на поток. Стai кругового обзора, питающиеся стаи или отдыхающие встречаются в реке лишь в затишных местах – в заводях, омутах, у берегов среди водной растительности или за крупными камнями, корягами, т.е. там, где течение невелико или практически отсутствует. В отличие от пелагических морских рыб, образующих очень большие, многочисленные стаи, объединяющие порой сотни тысяч или миллионы особей, стаи речных рыб, как правило, существенно меньше. От наличия течения и его скорости зависит также форма стай и их плотность (см. разделы 4 и 6). При увеличении **температуры воды** стаи становятся менее плотными. Влияние **освещенности** на стайные реакции рыб детально изложено в разделе 8. Выраженность стайного поведения меняется от насыщенности среды обитания рыб **зрительными ориентирами**. В оптически однородной среде молодь атлантического лосося, пунтиуса *Puntius puntius tetrazona* и ряда других видов демонстрирует стайное поведение, тогда как в

оптически неоднородной среде может происходить частичная или полная замена стайного поведения на иную стратегию поведения (территориальное).

16.2. Биотические факторы

Важным фактором биологической природы, модифицирующим проявление стайного поведения, является **накормленность рыб**, уровень их пищевой мотивации. Замечено, что в условиях дефицита корма повышается двигательная активность рыб и формируются более плотные ходовые стаи, что можно объяснить повышением у рыб пищевой поисковой активности. В неходовых стаях пищевая депривация приводит к рассредоточению рыб и уменьшению плотности стай, расстояние между особями в стаях голодающих рыб возрастает, уменьшается поляризованность особей, что, как предполагается, способствует более быстрому обнаружению корма и более полному использованию пищевых ресурсов. Пропорционально длительности голодаания сокращается доля особей в стае, отвечающих на нападение хищника изменением скорости или направления движения. Голодные рыбы, как это установлено для верховки, медленнее образуют стаю, чем сытые. Голодные рыбы по сравнению с сытыми чаще держатся более мелкими стаями, что, как предполагается, снижает уровень пищевой конкуренции между партнерами по стае. Голодные рыбы обычно занимают позицию во главе стаи, что в целом приводит к их большей уязвимости, но в то же время позволяет им более интенсивно питаться. Благодаря этому они довольно быстро сравниваются по уровню пищевого насыщения с другими партнерами по стае.

На проявление стайного поведения большое влияние оказывают условия выращивания или содержания рыб. Особи, выращенные при высокой **плотности посадки**, держатся в просторном аквариуме гораздо более компактной и поляризованной стайкой, чем особи того же возраста, помещенные в аналогичные условия, но содержавшиеся предварительно при более разреженной посадке. Эти различия двух групп рыб проявляются тем

сильнее, чем продолжительнее их выращивание при разных условиях содержания.

На стайное поведение рыб существенным образом влияет **присутствие хищника**. При возникновении реальной угрозы нападения стаи становятся значительно компактнее, приобретают шаровидную форму, усиливается нервозность и скорость перемещения рыб и происходит образование так называемой “мельницы” (по Breder). У молоди рыб в присутствии хищника затруднено или не происходит образования стаи в утренние часы. В популяциях рыб, населяющих водоемы свободные от хищников, стайное поведение проявляется не столь отчетливо, как это имеет место у рыб из водоемов с высокой численностью хищников. Например, молодь синежаберного солнечника *Lepomis macrochirus*, выращенная в прудах в присутствии большерогого окуня *Micropterus salmoides* гораздо больше времени плавает стаей и реже формирует рыхлые группировки в затененных местах, чем молодь, не имевшая предварительных контактов с хищниками. Эти различия отчетливо выражены в экспериментах, выполненных как при предъявлении модели хищника, так и при ее отсутствии при любых уровнях освещенности (рис. 46).

На важное значение приобретенных навыков в стайном поведении рыб указывает также ряд других экспериментальных данных. Установлено, что **социальная депривация**, т.е. изоляция от других особей своего вида, является мощным фактором, изменяющим поведение рыб и делающим их отличными по ряду этологических показателей от рыб, содержавшихся в группе. Так двухгодовалые верховки, выращенные без каких-либо контактов с другими рыбами, хотя и способны к стайному плаванию, но проявляют реакцию привлечения по отношению к особям своего вида независимо от длины тела рыб-актеров, тогда как рыбы, выращенные в группе, оказывали большее предпочтение особям близкого размера. Выявлен ряд других отличий в стайном поведении, вызываемых полной социальной изоляцией молоди от конспецификов.

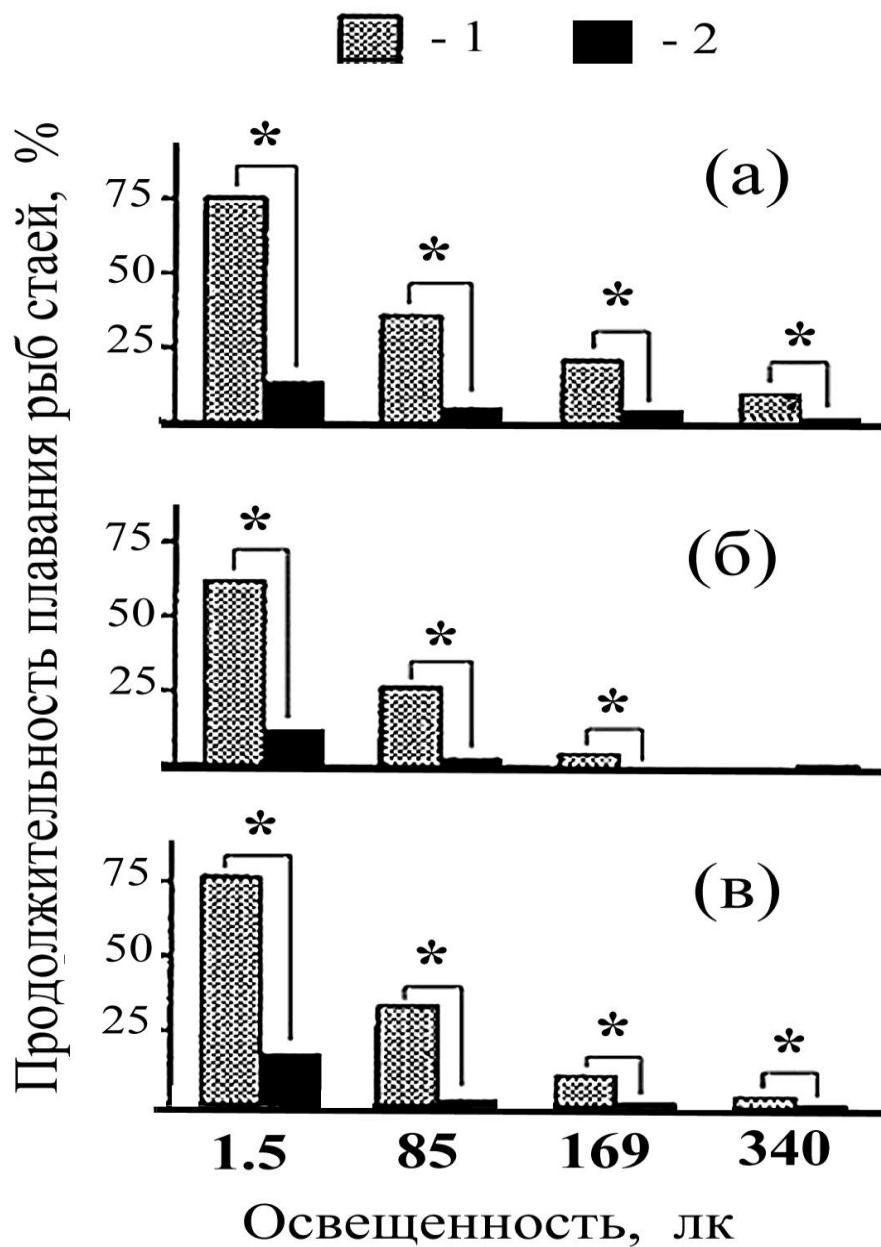


Рисунок 46. Продолжительность стайного плавания молоди *Lepomis macrochirus*, выращенной в присутствии (1) или в отсутствии (2) хищника - большеротого окуня *Micropterus salmoides*, при разных условиях эксперимента: в отсутствии хищника (а), при предъявлении модели хищника в освещенной (б) или затененной (в) зоне бассейна и разном уровне освещенности. Достоверность различий продолжительности стайного плавания молоди сравниваемых групп, р: * - ≤ 0.05 (по McCartt et al., 1997).

Стайный образ жизни является обязательной формой существования для многих рыб, поэтому искусственное разобщение стайных рыб друг от друга оказывает сильное воздействие не только на их поведение, но и приводит к значительным изменениям физиологического состояния. У таких рыб как гольян и золотая рыбка изоляция от стаи вызывает резкое усиление интенсивности метаболизма: потребление кислорода у одиночек может быть выше, чем у рыб, содержащихся в группе более чем в 1.5 раза. Объединение нескольких одиночных особей вместе в одну группу приводит к нормализации дыхания. Это феномен, получивший название «групповой эффект» проявляется гораздо заметнее на свету, но не исчезает полностью и в темноте (например, у медаки *Oryzias latipes*). Усиление уровня метаболизма у стайных рыб при одиночном содержании связано с их повышенным беспокойством, переходом в стрессовое состояние. Скорость плавания молоди лобана *Mugil cephalus* в свободном режиме, т.е. в отсутствии внешних стимулов, значительно ниже в том случае, если молодь находится в стае. Одиночные особи плавают с большей скоростью, часто меняют направление движения, что, несомненно, свидетельствует об их стрессовом состоянии. У рыб, ведущих одиночный образ жизни, групповой эффект имеет обратную направленность: демонстрация сидящим поодиночке в респирометрах территориальным морским собачкам-шан *Blennius pholis* их собственного изображения в зеркале вызывает у подопытных рыб проявление агрессивного поведения и имитацию нападения на противника, что, как следствие, приводит к достоверному увеличению потребления кислорода.

Установлено, что изоляция от группы и содержание поодиночке приводит к резкому повышению в кожной слизи рыб содержания гемоглобина, сдвигу некоторых других биохимических параметров этого секрета. Характер изменений состава слизи свидетельствует о развитии у изолированных от группы рыб **синдрома стресса**. Повышенный уровень энергетического обмена и стрессовое состояние, испытываемое стайными рыбами при одиночном содержании служит основной причиной отставания их по темпу роста, тогда

как контрольные «одиночки», которых выращивали при тех же режимах кормления, но с сохранением возможности поддерживать визуальный контакт с другими рыбами, росли значительно быстрее. У нестайных рыб при выращивании в таких условиях наблюдается замедление.

Стрессовое состояние стайных рыб, вызываемое изоляцией особей друг от друга, проявляется в подавлении подвижности, резком угнетении исследовательской активности, в более медленной скорости адаптации к новым условиям. Например, у выловленных в природе одиночных особей сайды привыкание к аквариумным условиям и начало потребления корма происходит в 3 раза медленнее, чем у рыб, содержащихся группой. У атлантической сельди адаптация после вылова и помещения в искусственные условия происходит тем медленнее, чем меньше стайки подопытных рыб. Находящиеся в изоляции или в небольших группах стайные рыбы более насторожены и пугливы.

Возвращение в стаю или обеспечение зрительного контакта со стаей приводит к нормализации состояния и поведения одиночек. Оригинальными по методическому решению экспериментами, выполненными на звездчатой пристелле *Pristella riddlei* и горчаке продемонстрировано, что один только внешний вид непитающихся конспецифичных особей вызывает у одиночек значительное усиление потребления корма: у пристеллы более чем в 10 раз, у горчака – почти в 2 раза. Эксперименты выполнены таким образом, чтобы исключить влияние на питание одиночек имитационного рефлекса. Для этого зрительный контакт со стаей восстанавливали только после предварительного кормления рыб-актеров, когда они уже не проявляли каких-либо элементов пищевого поведения, которые могли бы усилить пищевую активность одиночек. Установлено, что чем крупнее стая, тем быстрее рыбы успокаиваются после различного рода стрессовых воздействий, например, после атаки хищника (рис. 47).

Стайное поведение изменяется при **инвазии паразитами**. Поперечно-полосатые фундулюсы, зараженные метацеркариями trematodes *Crassiphiala bulboglossa* при плавании стаей совместно со здоровыми рыбами располагаются

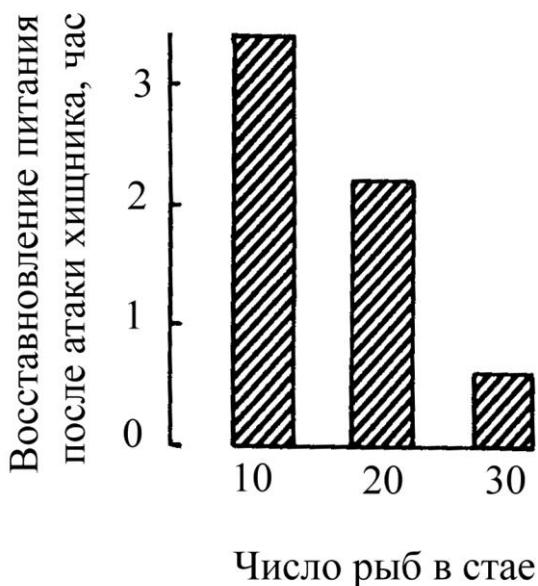


Рисунок 47. Влияние численности стаи на скорость восстановления питания гольяна *Phoxinus phoxinus* после испуга, вызванного нападением хищника – щуки *Esox lucius* (по Magurran, Pitcher, 1987).

на большем удалении от партнеров, чаще занимают позиции по периферии стаи, где риск подвергнуться атаке хищников гораздо выше, чем в центре стаи. Зараженные рыбы больше времени проводят вне стаи, а при предъявлении модели хищника (зимородок *Megacephale alcyon*) не проявляют того испуга, который характерен для здоровых рыб и не образуют плотной стаи (рис. 48), что делает пораженных паразитами особей уязвимее. Аналогичные изменения поведения наблюдаются и у трехглой колюшки при поражении паразитической цестодой *Schistocephalus solidus*.

16.3. Загрязняющие вещества

Степень стайной объединенности рыб снижается в присутствии токсических веществ, таких как органические красители, используемые для мечения молоди, и детергенты. В то же время, находясь в стае, рыбы значительно сильнее проявляют реакцию избегания и способны реагировать на более низкие концентрации загрязняющих веществ (тяжелые металлы), чем одиночные особи.

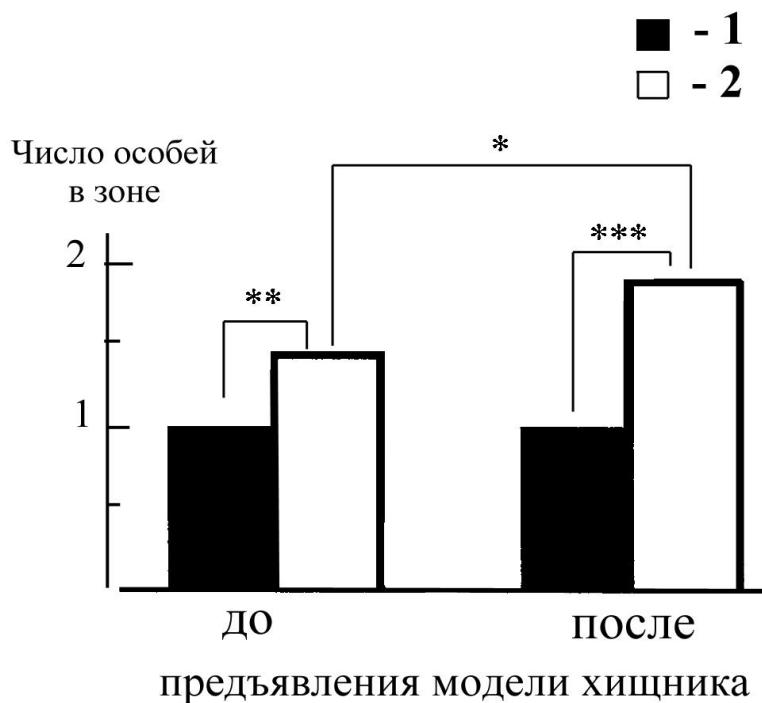


Рисунок 48. Плотность стай поперечно-полосатого фундулюса *Fundulus diaphanus*, составленных из рыб, пораженных (1) паразитической трематодой *Crassiphiala bulboglossa* и здоровых рыб (2) до и после предъявления модели хищника – зимородка *Megaceryle alcyon*. По вертикальной оси – число особей, располагающихся в пределах зоны, ограниченной двумя длинами тела рыб. Достоверность различий, p : * - <0.05 ; ** - <0.01 ; *** - <0.001 (по Krause, Godin, 1994a).

17. ЭВОЛЮЦИЯ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Основной движущей силой возникновения и эволюции стайного поведения следует рассматривать обеспечение лучшей защиты и выживания рыб. Переход к стайному образу жизни привело не только к снижению пресса хищников, но и к приобретению многих других жизненно важных преимуществ, имеющих отношение к питанию, размножению, миграциям, позволило стайным рыбам существовать и успешно конкурировать с другими видами, сохранять или увеличивать свою численность. Именно стайные рыбы

принадлежат к тем видам, которые формируют популяции, имеющие огромную биомассу и служащие основой промысла.

К настоящему времени четкие представления об эволюции стайного поведения рыб еще не сформировались, что обусловлено сложностью поиска прямых документальных свидетельств истории развития поведенческих признаков. Анализ особенностей поведения представителей крупных таксонов хордовых животных показывает, что видов, для которых характерно стайное поведение нет среди бесчерепных (*Acrania*) и ряда групп позвоночных животных (*Vertebrata*): у бесчелюстных (*Agnatha*) – миксин (*Mixini*) и миног (*Petromyzontes*), у большинства хрящевых рыб (*Chondrichthyes*), несмотря на то, что многие из акул существенно не отличаются от типично стайных рыб по образу жизни (обитание в пелагиали) и уровню развития зрения – сенсорной основы стайного поведения. Отсутствуют стайные виды и среди слитночерепных, или цельноголовых, рыб (*Holocephali*). Нет их и среди примитивных групп костных рыб (*Osteichthyes*) – кистеперых (*Sarcopterygii*), двоякодышащих (*Dipnoi*), хрящевых ганоидов (*Chondrostei*), многоперых (*Polypteri*), амиеобразных (*Amiiformes*), панцирникообразных (*Lepisosteiformes*). Однако среди более молодой группы костных рыб – костищих (*Teleostei*) типично стайные виды составляют уже значительную долю (по некоторым оценкам – до 25%). Это дает основание утверждать, что в ходе эволюционного процесса у позвоночных животных стайный образ жизни, как форма социального поведения, возникает или получает значительное распространение только начиная с костищих рыб.

Рассматривая костищих рыб можно видеть, что стайные виды представлены как в относительно давно возникших таксонах этой группы, таких как, например, сельдеобразные *Clupeiformes*, так и среди эволюционно более продвинутых – карпообразных *Cypriniformes*, окунеобразных *Perciformes* и др. В пределах многочисленных и крайне разнообразных по своей биологии костищих рыб, стайное поведение в большей мере коррелирует с особенностями образа жизни рыб, их экологией, нежели с их происхождением.

Как уже отмечалось ранее, большинство стайных видов являются пелагическими рыбами, населяющими приповерхностные хорошо освещенные слои воды, слабо структурированные биотопы. Для стайных рыб не характерен территориальный образ жизни, многие из них являются мигрантами. Это позволяет считать, что стайность как экологическое явление могла возникнуть независимо в разных группах костистых рыб и она, по-видимому, не связана жестко с филогенетическим возрастом вида или его систематическими связями. Такая же ситуация наблюдается и в случае различных физиологических адаптаций, их возникновения и эволюционных преобразований, что отличает эти группы адаптаций (поведенческие, физиологические) от многих структурных (морфологических) приспособлений, возникших в ходе эволюции.

Некоторыми исследователями высказывается предположение о возникновении стайного поведения в связи с выходом пресноводных рыб в морскую среду и освоением вначале литоральной зоны, а затем и открытой. Отсутствие в открытой водной толще убежищ и каких-либо ориентиров, позволяющих рыбам координировать свои перемещения, скрываться от врагов и пережидать опасность, и привело к возникновению стайности как одного из важнейших приспособлений, направленных прежде всего на защиту от хищников. Экспериментальным путем показано, что в искусственно созданной обстановке, когда отсутствуют какие-либо зрительные ориентиры (что может рассматриваться в качестве модели пелагиали), рыбы с так называемой **факультативной социальной стратегией**, т.е. способные быстро изменять форму социальных отношений при изменении внешних условий, переходят к стайному поведению. Объединяясь в стаю, эти рыбы как бы преобразуют оптически однородную среду в структурированную, оптически гетерогенную, используя в качестве зрительных ориентиров партнеров по стае.

Стайный образ жизни является одной из форм социального поведения. Согласно классификации социальных структур, предложенной Конрадом Лоренцом, стаи рыб могут быть отнесены к **анонимным сообществам открытого типа**, в которых вхождение новых членов происходит свободно и

не встречает какой-либо агрессии со стороны резидентов. Анализируя происхождение стайности, можно высказать гипотезу, касающуюся эволюции социального поведения у позвоночных животных в целом. Несомненно, что эквипотенциальную стаю рыб следует рассматривать в качестве исходной, наиболее примитивной формы социального поведения, в которой контакты между особями, входящими в одну и ту же группировку, крайне просты и направлены, по существу, лишь на синхронизацию двигательной активности и поддержание групповой единицы в течение весьма ограниченного времени (минуты, часы). Внутригрупповые связи не только кратковременны, но и не персонифицированы, стаи рыб быстро распадаются и вновь формируются, но уже в другом составе. Возможно, развитие взаимоотношений между особями в эквипотенциальных стаях привело в дальнейшем к формированию более сложных социальных структур, таких как иерархические стаи, группы с иерархией и семейные группы, территориальные ассоциации, колонии и т.п. Во всех этих социальных проявлениях имеются элементы, отсутствующие в эквипотенциальных стаях – индивидуальное или групповое распознавание, агрессия и др. Вполне возможен и прямой эволюционный путь от асоциальности к сложно организованным социальным структурам с иерархией, т.е. без прохождения этапа эквипотенциальной стайности. Подобный эволюционный сценарий также нельзя исключать.

Эквипотенциальность – важнейшая характеристика стай, отличающая их от большинства типов социальных объединений других позвоночных животных. По-видимому, есть все основания предполагать, что эквипотенциальные стаи, объединяющие в надорганизменную систему особей, равных по своим возможностям, служили промежуточным этапом эволюционного прогресса от асоциального, дисперсного образа жизни к жизни в группировках с развитыми социальными взаимоотношениями. Эквипотенциальность является определяющим фактором при объединении рыб в стаи. Поэтому даже в смешанных стаях выполняется обязательное условие значительного фенотипического сходства стайных партнеров. Эта особенность

– возможность успешного существования неоднородных по видовому составу стай, принципиально отличает стайное поведение рыб от иных форм социальных взаимодействий не только рыб, но и животных других классов. Как подчеркивается многими этологами, социальные проявления подразумевают контакты между представителями одного и того же вида, входящими в одну локальную внутрипопуляционную группировку. В стаях рыб, которые, на наш взгляд, следует рассматривать как наиболее простую, первичную форму проявления социального поведения, взаимоотношения между особями реализуются без каких-либо признаков видовой или размерной дискриминации. Сведения, ясно указывающие на иной, более тесный характер внутристайных взаимоотношений между конспецификами по сравнению с контактами между стайными партнерами, различающимися по видовой принадлежности, отсутствуют.

18. ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Начиная с древнейших времен, когда человек только начинал освоение ресурсов гидросферы, и до нашего времени основу мирового промысла составляют типично стайные виды рыб. В число наиболее массовых видов рыб, которых когда либо использовал человек, входят облигатно стайные рыбы – перуанская ставрида *Trachurus symmetricus murphyi*, перуанский анчоус *Engraulis ringens*, дальневосточная сардина *Sardinops sagax*, атлантическая сельдь *Clupea harengus*, атлантическая скумбрия *Scomber scombrus*, обыкновенная ставрида *Trachurus thrachurus*. К важным объектам промысла принадлежат и многие другие типично стайные пелагические рыбы. Поэтому результаты изучения стайного поведения имеют большое практическое значение, они, безусловно, должны учитываться при разработке новой техники и орудий лова, совершенствовании тактики рыболовства, при поиске мест скоплений объектов промысла.

Знание закономерностей стайного поведения требуется для эффективного решения прикладных задач, имеющих отношение не только к рыболовству, но и к аквакультуре, т.е. к выращиванию рыб искусственным путем, а также к охране рыб, разработке способов защиты рыб от попадания в водозаборные устройства, предотвращения гибели в гидротехнических сооружениях и т.п. Этот большой комплекс вопросов представляет собой важный и самостоятельный аспект исследований стайного поведения рыб.

Тралы, закидные, кошельковые и ставные невода, жаберные сети и другие орудия лова представляют собой сложные, комплексные раздражители, способные влиять на поведение стайных рыб. Способность человека верно предугадать их реакцию в значительной мере определяет успех лова. Для правильного прогноза поведения облавливаемых рыб необходимо принимать во внимание как общие положения, закономерности и механизмы стайного поведения, так и биологические особенности конкретного вида рыб, физиологический статус особей, условия внешней среды и многое другое. Так, из-за различий в зрительных способностях и общей реактивности (возбудимости) разные виды рыб проявят стайное защитное поведение на приближающееся орудие лова на разном от него расстоянии. По разному реагируют на одно и тоже орудие лова голодные, накормленные или питающиеся рыбы, рыбы, находящиеся в преднерестовом состоянии, во время зимовки или миграций, на отдыхе и т.п. На эффективность лова влияет прозрачность воды, наличие и скорость течений. Он зависит от того, насколько прицельно было осуществлено траление или кошелькование стаи, какая ее часть была захвачена орудием лова, от его конструкции и наличия в нем повреждений, позволяющих пойманным рыбам уходить. Дезориентация стайных рыб существенно повышает уловистость орудий лова.

Известно, что гораздо легче облавливаются неподвижные стаи рыб, чем ходовые, плотные стаи по сравнению с разреженными, крупные стаи по сравнению с малочисленными. Лов стайных рыб намного эффективнее, если он осуществляется не в дневное, а в сумеречное время, когда защитные реакции

стайных рыб ослаблены, но сами стаи еще сохраняют свою целостность. Успешнее облавливаются, располагающиеся в придонных слоях, чем находящиеся в толще воды или у поверхности. Стремление облавливаемых рыб уходить от опасности в нижние горизонты воды также должно учитываться при выработке тактики лова. Способность рыб к обучению и быстрое распространение навыков из-за постоянного перемешивания стай резко снижает эффективность лова, проводимого в течение длительного времени на одном и том же промысловом скоплении с помощью однотипных орудий лова. Смена орудий лова или его технологии приводит к повышению добычи рыбы.

Эти правила, перечисленные выше, не универсальны и имеют большое число исключений, обусловленные видовыми особенностями рыб, функциональными возможностями их сенсорных систем, возрастом, состоянием, действующими внешними факторами, конструктивными особенностями орудий промысла и используемой тактикой лова. Многие из этих вопросов, особенно касающиеся новых объектов рыболовства, разработаны не достаточно. Далеко не всегда удается также составить точный прогноз сроков и мест образования промысловых скоплений стай рыб, определить направления их перемещений (промысловая разведка). Для этого требуются не только точные знания механизмов и закономерностей стайного поведения, но и многих особенностей биологии конкретных объектов промысла, их образа жизни, развития органов чувств и т.п.

Принадлежность рыб к группе облигатно стайных, факультативно стайных или нестайных рыб должно учитываться в аквакультуре и при искусственном воспроизводстве. Например, выпуск заводской молоди стайных рыб в естественные водоемы следует производить группами, а не разреженно, когда формирование стаи затруднено или невозможно. Эта рекомендация касается и экспериментальных исследований, в которых для прослеживания за перемещениями и распределением стайных рыб в водоемах используют мечение. При выпуске предварительно обученной заводской молоди необходимо, чтобы ее доля была не ниже 30-40% от общего числа

одномоментно выпускаемой молоди. На выпуск молоди нестайных рыб, таких как осетровые, эти рекомендации не распространяются.

17. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Стайность представляет собой важнейшую адаптацию, проявляющуюся на надорганизменном уровне и расширяющую арсенал средств, обеспечивающих существование рыб, реализацию ими большинства жизненных функций. Несмотря на то, что это эволюционное приобретение возникло, по-видимому, независимо во многих группах костистых рыб, оно обладает сходными чертами проявления. К таким общим, универсальным свойствам, несомненно, относится высокий уровень фенотипической однородности рыб в стаях. Стai рыб характеризуются также и поведенческой однородностью особей, их эквипотенциальностью. Отсутствие постоянных лидеров в стаях, особенно в крупных, обеспечивает быстрое и адекватное реагирование на внешние стимулы, которые в трехмерном пространстве могут поступать с самых разных, часто неожиданных, направлений. Отличительной особенностью стайного поведения рыб служит высокая степень лабильности, выражющаяся в континууме форм его проявления, в быстрых изменениях внешней формы стай, в изменениях состава, в распадении стай и образовании новых, в переходе рыб из одной стаи в другую. Это приводит к быстрому распространению приобретаемого рыбами индивидуального опыта, его накоплению в виде так называемого условнорефлекторного фонда. Наряду с высокой лабильностью проявления, стайное поведение относится к стабильным видовым признакам, имеющим врожденный характер, жестко закрепленным генетически и формирующимся в онтогенезе рыб независимо от действующих средовых факторов. Возраст, в котором молодь начинает проявлять стайное поведение, не коррелирует с уровнем стайности взрослых особей. У многих видов рыб стайное поведение проявляет лишь молодь, тогда как более старшие

особи ведут одиночный образ жизни. Врожденным свойством является также взаимное стремление стайных рыб друг к другу, хорошо выраженная у них способность к имитационному поведению, к проявлению оптомоторной реакции.

Стайное поведение присуще многим видам рыб. Всех их объединяет проявляющаяся в большей или меньшей мере одна общая особенность экологии – тяготение к биотопам, в которых зрительные ориентиры либо отсутствуют, либо их количество крайне невелико. У рыб, прежде всего относящихся к факультативно стайным с факультативной социальной стратегией, тенденция к стайному поведению отчетливо прослеживается в условиях однородного пространства, тогда как в среде с более сложной зрительной структурой такие рыбы предпочитают держаться независимо друг от друга. У всех стайных рыб наблюдается четко выраженная мономодальность в сенсорном обеспечении этой формы поведения. Значение зрительной рецепции в стайному поведении исключительно велико, реальное участие иных дистантных органов чувств (боковая линия, обоняние, слух, электрорецепция) не подтверждено строгими экспериментальными данными.

Стайность рыб как биологический феномен известна уже давно, однако объектом специальных исследований она стала относительно недавно, с начала XX столетия после выхода в свет известной публикации Парра “К теоретическому анализу стайного поведения рыб” (1927). Длительное сдерживание исследований в этой области связано с тем, что в природных водоемах стаи рыб представляют собой весьма труднодоступный объект для исследования. Развитие гидроакустической техники и проведение подводных наблюдений, широкое использование аэрофотосъемок и прямых наблюдений за перемещениями стай промысловых рыб с самолетов, развитие экспериментальных исследований в искусственных условиях, применение разнообразных приемов кино- и видео регистрации поведенческих актов позволило в течение относительно короткого времени значительно расширить наши представления о закономерностях, механизмах и особенностях стайнного

поведения рыб. Интенсивность исследования этого сложного, многогранного и многопланового экологического явления не снижается и в последние годы. Это связано с тем, что разработка столь сложной проблемы имеет важное значение для формулирования фундаментальных, общебиологических положений о возникновении, путях и закономерностях развития биосоциальности у животных, для выяснения многих общих и частных вопросов биологии и экологии рыб, особенностей их поведения, взаимоотношений с другими представителями водных экосистем.

Несмотря на большой интерес к стайному поведению многие его стороны остаются слабо исследованными, а в некоторых случаях – противоречивыми. К их числу можно отнести, например, особенности гидродинамики и энергетики стайногого плавания рыб; взаимодействие особей и распространение информации в пределах стаи; механизмы, лежащие в основе реализация согласованного стайногого ответа на внешний стимул или отказа рыб от реагирования; взаимодействие между разными стаями, входящими в состав крупных агрегаций. Отсутствуют ясные представления о закономерностях формирования стайногого поведения в онтогенезе рыб, особенностях перехода ранней молоди от нестайногого к групповому, а затем к стайному образу жизни, невыяснены ключевые и лимитирующие факторы этого процесса. Несомненно, требует дальнейшего изучения проблема возможного участия и роли незрительных сенсорных систем в обеспечении стайнных реакций. На уровне предположений остаются вопросы, имеющие отношение к происхождению и эволюции стайногого поведения в общем контексте развития биосоциальности у животных.

Серьезное сдерживающее влияние на дальнейшее развитие исследований оказывает сохраняющаяся терминологическая путаница, которую, к сожалению, к настоящему времени так и не удалось преодолеть. В результате многие работы либо вовсе не могут быть привлечены для сравнительного анализа и формулирования обобщений, либо использование таких материалов должно быть крайне осторожным. Обращение Международной конференции по

поведению рыб, прозвучавшее почти 40 лет назад в Бергене в 1967 году о необходимости авторам указывать какой конкретный смысл они вкладывают в понятие «стая», сохраняет крайнюю актуальность и сейчас. Такой признак как параллельная ориентация рыб в стаях не может быть отнесен к обязательному признаку стайного поведения, присущему стаям постоянно. В настоящем пособии на многочисленных примерах показано, что поляризованность рыб в стае проявляется далеко не во всех ситуациях, она отсутствует при отдыхе, или при питании стайных рыб, во время обороны (стая кругового обзора) и т.д. Относить наблюдаемое в эксперименте или в природе поведение рыб к стайному (*schooling*), можно лишь в том случае, если оно соответствует основному признаку, присущему этой форме поведения – *взаимной скоординированности и согласованности действий объединения эквипотенциальных рыб* при реагировании на внешние стимулы, высоком единобразии в проявлении группового плавания. Совершенно очевидно, что соответствие этому критерию является обязательным. Поддерживание параллельной ориентации рыбами при плавании служит в большинстве случаев достаточным, но необязательным условием для отнесения проявляемой рыбами двигательной активности к стайному поведению.

Основываясь на основных признаках стайного поведения и механизмах его проявления стаи рыб можно определить *как временные объединения особей преимущественно одного вида, размера и физиологического статуса, в которых отсутствуют постоянные лидеры и внутригрупповое доминирование, характеризующиеся тесной взаимосвязью между особями и их взаимным стремлением к объединению и проявлению согласованных и единообразных действий при реагировании на внешние стимулы. Стайность представляет собой видовое свойство, в равной мере присущее всем особям без исключения, характеризующееся высокой лабильностью проявления, многообразные и быстро переходящие в друга друга формы которого образуют континuum стайного поведения.*

18. РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Герасимов В.В.1983. Эколо-физиологические закономерности стайного поведения рыб. М.: Наука, 124 с.
- Гирса И.И. 1981. Освещенность и поведение рыб. М.: Наука, 163 с.
- Дарков А.А. 1980. Экологические особенности зрительной сигнализации рыб. М.: Наука, 115 с.
- Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР, 310 с.
- Лоренц К. 1994. Агрессия (так называемое "зло"). М.: Издательская группа "Прогресс", "Универс". 272 с.
- Мантейфель Б.П.1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука, 270 с.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 2002. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России. Часть 1. Основные формы поведения рыб. Учебное пособие. М.: Издательство Московского университета. 34 с.
- Радаков Д.В. 1972. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука, 174с.
- Keenleyside M.H.A. 1979. Diversity and adaptation in fish behavior. Springer-Verlag, Heidelberg, 208 p.
- Krause J., Ruxton G.D. 2002. Living in groups. Oxford University Press, Oxford, 210 p.
- 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.

19. ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Беляев В.В., Зуев Г.В. 1969. Гидродинамическая гипотеза формирования стаи у рыб // Вопр. ихтиологии. Т.9. Вып.4. С.716-725.

Мантелейфель Б.П., Гирса И.И., Лещева Т.С., Павлов Д.С. 1965а. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука, С.3-81.

Мантелейфель Б.П., Гирса И.И., Лещева Т.С., Павлов Д.С. 1965б. Влияние изменяющейся освещенности на образование и распадение стай у рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука, С.83-90.

Мантелейфель Б.П., Радаков Д.В. 1960. Об изучении адаптивного значения стайного поведения рыб // Успехи совр. биол. Т.50. Вып.3. С.362-370.

Михеев В.Н. 1995. Выбор между индивидуальным и стайным поведением у рыб с факультативной социальной стратегией // Вопр. ихтиологии. Т.35. N4. С.515-518.

Мочек А.Д. 1987. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука, 267 с.

Павлов Д.С. 1963. Доступность атерин для ночных хищника - морского налима в разных условиях освещенности // Вопр. ихтиологии. Т.3. Вып.1. С.152-162.

Панов Е.Н. 2001. Бегство от одиночества. Индивидуальное и коллективное в природе и в человеческом обществе. М.: Лазурь. 637 с.

Радаков Д.В., Мочек А.Д. 1972. О взаимной стимуляции в стаях *Pristella riddlei* Meek и *Rhodeus sericeus* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. Т.12. N3. С.582-584.

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

Серебров Л.И. 1984. Структура и некоторые особенности группового взаимодействия особей в косяках мойвы *Mallotus villosus villosus* (Meller) (Osmeridae) // Вопр. ихтиологии. Т.24. №3. С.472-480.

Сильва А., Сабуренков Е.Н. 1978. Исследование роли подражания у верховки *Leucaspis delineatus* (Heckel) при движении стаей в потоке воды // Вопр. ихтиологии. Т.18. Вып.3. С.561-564.

Breder C.M. 1959. Studies on social groupings in fishes // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. V.117. N1. P.393-482.

Magurran A.E. 1990. The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish // Annals zool. Fenn. V.27. P.51-66.

Shaw E. 1978. Schooling fishes // Amer. Sci. V.66. P.166-175.

Настоящее пособие составлено на основе обзорной статьи Д.С.Павлова и А.О.Касумяна (Pavlov D.S., Kasumyan A.O. "Patterns and mechanisms of schooling behavior in fish: a review", Journal of Ichthyology, 2000, v.40, Suppl. 2, p.S163-S231), в которой приводятся ссылки на публикации, содержащие оригинальные данные, сведения и представления о структуре, механизмах и роли стайного образа жизни в поведении рыб.

Учебное издание

Павлов Дмитрий Сергеевич
Касумян Александр Ованесович

Стайное поведение рыб

Подписано в печать 14.11.2003.

Формат 60x84/16. Бумага офс. №1.

Печать Ризо. Усл. печ. л. 9.2.

Уч.-изд. л. 9.0. Тираж 250 экз. Заказ 1429 .

Ордена «Знак Почета» Издательство Московского университета.

125009, Москва, ул. Б.Никитская, 5/7.

Типография ордена «Знак Почета» издательства МГУ.

117234, Москва, Ленинские горы.