

06
ИБВВ

АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

**БИОЛОГИЯ
ВНУТРЕННИХ
ВОД**

№

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ

30

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ

ГИДРОБИОЛОГИИ, ИХТИОЛОГИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ
БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ ВОДОЕМОВ

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ
№ 30



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Ленинград · 1976

Ответственный редактор
докт. биол. наук *А. Г. ПОДДУБНЫЙ*

Б $\frac{21009-584}{055(02)-76}$ Без объявления

© Институт биологии внутренних вод
АН СССР, 1976

В целях повышения эффективности научных исследований в области теоретических основ круговорота органического вещества во внутренних водоемах и ускорения внедрения результатов этих исследований в различные отрасли народного хозяйства в Институте биологии внутренних вод АН СССР широко практикуется проведение совместных работ с другими научно-исследовательскими и производственными организациями. Наиболее успешно такая кооперация осуществляется при исследованиях, связанных с охраной и воспроизводством рыбных запасов на внутренних водоемах, включая проблему сохранения и интенсификации естественного воспроизводства ценных промысловых рыб в условиях зарегулированного стока и подбор оптимальных поликультур видов для новых экосистем водохранилищ. Острая необходимость научного обоснования и разработки специальных устройств, обеспечивающих поддержание условий эффективного воспроизводства ценных проходных промысловых рыб, очевидна.

В Институте биологии внутренних вод АН СССР при участии заинтересованных организаций выполнен значительный объем научно-исследовательских работ в этом направлении. Активное участие в проведении их принимает Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, научно-исследовательский Институт прикладной математики и кибернетики при Горьковском университете, Куйбышевский авиационный институт, Саратовское отделение ГосНИОРХа, Институт проблем передачи и информации АН СССР, Московский государственный университет, Институт океанологии АН СССР, ВНИРО, Гидропроект и ряд других учреждений и организаций.

В настоящее время разработаны методы телеметрического прослеживания рыб, решены некоторые вопросы биолого-гидравлического моделирования, позволяющие изучать поведение рыб

в зонах гидротехнических сооружений. Получены данные по поведению отдельных видов рыб в различных водотоках, по особенностям их ориентации и движения при прохождении гидротехнических сооружений и в зонах их влияния, реакциям рыб на изменения основных факторов среды. Все это способствует созданию и повышению эффективности конструкций рыбозащитных сооружений, определению наиболее оптимальных условий их эксплуатации.

Учитывая большую заинтересованность ряда организаций в результатах научных проработок перечисленных вопросов, мы решили посвятить им специальный номер «Информационного бюллетеня».

В НОВОМ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ КОРПУСЕ

В августе 1972 г. лаборатория ихтиологии Института биологии внутренних вод АН СССР получила в свое распоряжение новый экспериментальный лабораторный корпус (рис. 1), в состав которого вошли трехэтажное здание с глубоководным бассейном и аквариумами, водозаборный комплекс и блок технического обеспечения.

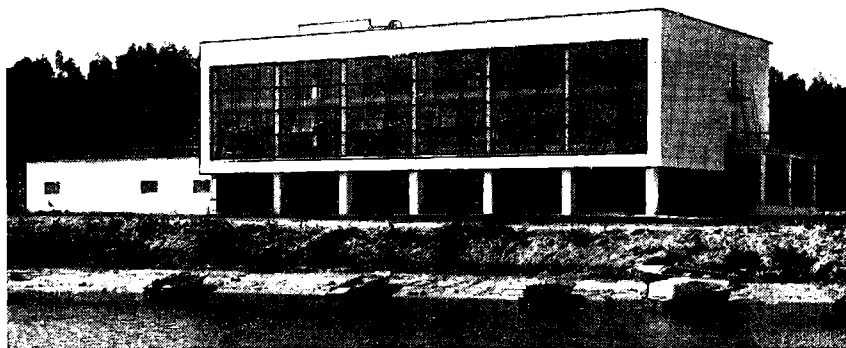


Рис. 1. Лабораторный корпус.

Рабочие помещения для сотрудников расположены на каждом из 3 этажей и оборудованы приточной и вытяжной вентиляцией с увлажнением и подогревом воздуха в зимнее время, водопроводом с холодной и горячей водой, подводом сжатого воздуха, электроэнергией переменного тока напряжением 380 и 220 В — электроосвещением люминесцентными лампами и лампами накаливания, телефонами, радиотрансляцией и электрочасами.

В главном зале на 2-м этаже (рис. 2) размещены гидродинамический бассейн, выполненный в виде 2 сопряженных колец общей емкостью 77.2 м³, большие открытые аквариумы емкостью 24, 18 и 14.4 м³ при высоте 1.2 м, 9 аквариумов для содержания рыб

емкостью 5.4 и 3.6 м³, открытые сверху и имеющие одну боковую прозрачную стенку из оргстекла, и 20 аквариумов емкостью 0.2 м³ каждый. На 3-м этаже над всеми вышеуказанными аквариумами и бассейном установлен передвижной пролетный мост-тележка, позволяющий вести сверху фото- и киносъемку поведения рыб в процессе исследования.

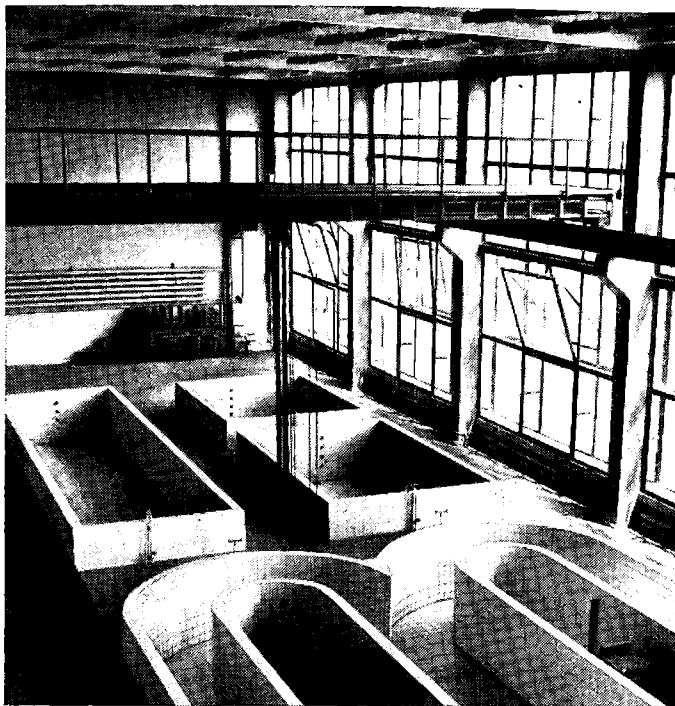


Рис. 2. Главный зал корпуса.

В пролете между 1-м и 2-м этажами на бетонном основании установлен большой глубинный аквариум емкостью 45 м³ (5×3×3 м), открытый сверху и оборудованный в своей нижней части боковыми прозрачными стенками из оргстекла. На 3-м этаже над ним имеется люк для кино-фото регистрации поведения рыб.

Все аквариумы оборудованы автономной системой наполнения и стока воды. К каждому аквариуму и бассейну подведен сжатый воздух. Вода в аквариумы может подаваться из артезианской скважины через станцию водоочистки и непосредственно из водохранилища.

Расположение корпуса на берегу Рыбинского водохранилища дает возможность быстро и в нужном количестве отловить необ-

ходимую для эксперимента рыбу, выдержать ее в прибрежье водоема нужное время, а затем, не травмируя, доставить в аквариумы и длительно содержать в различных условиях.

Корпус оснащен необходимым контрольно-измерительным и регистрирующим электрическим оборудованием, позволяющим производить довольно широкий круг экологических, этологических, электрофизиологических и биохимических экспериментов.

В настоящее время силами рабочих групп лаборатории самостоятельно и в сотрудничестве со специалистами из других учреждений на базе экспериментальных установок корпуса налажены работы по изучению различных аспектов поведения рыб и их ответных реакций на изменение основных факторов водной среды, атмосферного давления и вариаций геомагнитного и электрических полей.

Исследуются возможности управления поведением рыб с помощью температурного фактора, для чего изучаются поведение и распределение рыб в условиях термоградиента. В хроническом эксперименте при интервале температур 0—40° выясняется зависимость отпугивающих или привлекающих температур от сезона года, физиологического состояния, предварительной адаптации, размера и возраста рыб.

В гидродинамических бассейнах изучаются стайное поведение и плавательная способность рыб, анализируется структура стай рыб, плывущих с различными скоростями, их распределение в потоках воды с различной скоростью и конфигурацией. По длительности движения с определенной скоростью, изменениям частоты дыхания и сердечных сокращений, электрической активности белых и красных мышц с использованием визуальных, кинографических и электрофизиологических методов выявляются связи между поведением и функциональными изменениями в организме плавающих рыб.

Начато многоплановое исследование суточных ритмов двигательной активности рыб и влияния на них факторов среды.

Разработан метод автоматической многосуточной регистрации передвижений рыб в круглых аквариумах с одновременной записью температуры воды, освещенности, атмосферного давления и других факторов.

Производится выращивание молоди и взрослых особей разных видов рыб с целью детального изучения периодичности их роста, получения эталонов чешуи, выяснения природы временных и циклических изменений роста и физиологических функций организма рыбы.

В одном из бассейнов создана замкнутая экосистема, существующая за счет собственного круговорота энергии, позволяющая исследовать трофические связи в элементарном биоценозе (водная растительность—планктон—бентос—рыба).

По заданиям ГКНТ при Совете Министров СССР исследуются возможности разработки новых эффективных средств рыбопро-

пуска и защиты рыбы от попадания в водозаборные сооружения и решается ряд других важных вопросов.

Опыт 3-летней эксплуатации экспериментального корпуса позволил наряду с уже получаемой научной продукцией выявить его конструктивные недостатки, которые в настоящее время устраняются и, что пожалуй самое главное, дал возможность оценить преимущества и внедрить в практику исследований комплексный эколого-физиологический метод анализа состояния рыб и реакций их организма на внешние и внутренние раздражители. Это позволяет широко привлекать к разработке каждого вопроса большие группы специалистов узкого профиля и, исследуя его всесторонне, получать качественно высокую информацию, необходимую для экологических обобщений.

А. Г. Поддубный

РАДИОТЕЛЕМЕТРИЯ В ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Основное достоинство биотелеметрических методов, применяемых в ихтиологии, — возможность получения информации о поведении и физиологии подопытного объекта, а также о параметрах среды на расстоянии в условиях, приближенных к естественным, или непосредственно в природе. Для высших позвоночных универсальны радиотелеметрические методы. Они основаны на получении данных по радиоканалу и широко распространены в медицине и биологии. Фактор, затрудняющий использование радиоканала для передачи информации о водных животных, — высокая степень поглощения электромагнитных колебаний водной средой, что резко уменьшает радиус действия передающих устройств. Так как затухание ультразвуковых колебаний в воде существенно меньше, чем радиоволн, то при изучении рыб в естественных условиях чаще применяется ультразвуковая телеметрия (в лаборатории ихтиологии Института биологии внутренних вод АН СССР она успешно используется с 1965 г.).

Вместе с тем радиотелеметрические методы имеют ряд преимуществ в сравнении с ультразвуковыми. Прежде всего это относительная дешевизна оборудования, длительное время работы передатчиков, возможность прослеживания рыбы разными методами (с берега, катера или самолета), а также зимой непосредственно через лед, меньшее количество помех в сильнотурбулентных потоках (рыбоходы, водопады, нижние бьефы плотин), где применение ультразвуковых передатчиков из-за акустических помех часто неосуществимо.

Впервые на возможность применения радиотелеметрии в ихтиологических исследованиях было указано на симпозиуме по биотелеметрии в США в 1962 г. Уже первые опыты с радиопередатчиками для мечения и получения ЭКГ рыб показали эффективность нового метода. В настоящее время наиболее совершенные кон-

струкции позволяют изучать поведение около 30 рыб одновременно на глубинах до 50 м в течение 4 месяцев при дальности приема сигналов 1—3 км. Разработаны методики для получения некоторых физиологических параметров. Радиотелеметрические методы успешно используются экологами и физиологами 8 крупных научных учреждений США и Японии.

Разнообразен перечень вопросов, решаемых с помощью радиотелеметрии: исследование глубины и скорости плавания, направления движения и двигательной активности рыб, изучение ЭКГ сердца и частоты дыхания рыб, а также влияния на них факторов окружающей среды (течений, температуры, глубины) и анестезирующих веществ, исследование участков обитания, распределения, миграций рыб в озерных и речных условиях в различные сезоны года.

Все радиотелеметрические устройства, предназначенные для изучения рыб, работают в диапазоне коротких (КВ) или ультракоротких (УКВ) волн. По типам кодирования информации различают системы с непрерывной и импульсной модуляцией по частоте (ЧМ), амплитуде (АМ), фазе (ФМ) и т. п., аналогично используемым в приборах наземной биотелеметрии. Это делает возможным в ряде случаев применение устройств, уже разработанных для медицинских и эколого-физиологических исследований человека и высших позвоночных (микрокапсулы-датчики рН и температуры, радиопередатчики для регистрации ЭКГ, ЭЭГ и ЭМГ, приемная аппаратура и дешифраторы).

Сочетание радиотелеметрических и ультразвуковых методов позволяет значительно расширить наши представления о поведении и ориентации рыб, изучить влияние на рыб инсектицидов, гербицидов и промышленных загрязнений, исследовать физиологические механизмы их пищеварительной и кровеносной системы. Уже сейчас с помощью радиотелеметрии принципиально возможно получение таких тонких показателей, как скорость кровотока, кровяное давление, рН кишечника не в остром, а в хроническом опыте.

Именно поэтому следует полагать, что в недалеком будущем радиотелеметрические методы наряду с ультразвуковой телеметрией найдут широкое применение в эколого-физиологических исследованиях рыб.

ЛИТЕРАТУРА

1. Биологическая литература. М., 1971.
2. Биотелеметрия. М., 1965.
3. Малинин Л. К., Свирский А. М. Применение биотелеметрии в ихтиологии. — Обзоры информ. ЦНИИТЭИРХ, 1972.
4. Радиотелеметрия в физиологии и медицине. — Матер. 2-го симп. Свердловск, 1963.
5. Соколов В. Е., Степанов Н. С. Радиотелеметрия в экологии животных, радиопрослеживание животных. — Зоол. ж., 1968, 47.

6. Техника биологической телеметрии и ее применение в биологии и медицине. — Тез. IV Всесоюз. н.-техн. семинара «Развитие физиологического приборостроения для научных исследований в биологии и медицине». М., 1972.
7. Frank T. H. Telemetering the electrocardiogram of free swimming *Salmo irideus*. — IEEE Trans. Bio-Medical Engineering, 1968, 15, 2.
8. Ibaraki T. Electrocardiograms and their telemetry as physiological information on rainbow trout. — Bull. Mar. Biotelem. Res. Group., 1970, 30.
9. Ichihara T. Ultrasonic, radio tags and various problems in fixing them to marine animal body. — Report Fisheries Resources Investigations Scientists Japanese Government Fisheries Agency, 1971, 12.
10. Kajihara T., Uchida I., Shirachata S., Soma M. Tracking of rainbow trout and red sea turtles using a radio beacon. — Bull. Mar. Biotelem. Res. Group., 1969, 2.
11. Lonsdale E. M. The use of radio frequency telemetry for tracking fresh water fish. — Proc. 1967 National telemetering Conference, San Francisco, 1967.
12. Lonsdale E. M. Radio telemetry for tracking and EKG studies on fresh water fish. — Proc. 49 th Annu. Conf. West. Assoc. State Game and Fish Comm., Jackson Lake Lodge, Wyo, 1969.
13. Lonsdale E. M., Baxter G. T. Design and field tests of a radio-wave transmitter for fish tagging. — Progress. Fish-Culturist, 1968, 30, 1.
14. Lonsdale E. M., Marshall W. C. Jr. Noncontact sensing of electric field surrounding trout. — ISA Trans. 1973, 12, 1.
15. Mackey R. S. Bio-Medical Telemetry Sensing and transmitting biological information from animals and man. New York, 1970.
16. Nomura S., Ibaraki T., Shirachata S. Electrocardiogram of the rainbow trout and its radio transmission. — Japan. J. Veterin Sci., 1969, 31, 3.
17. Roberts M. G., Wright D. E., Savage G. E. A technique for obtaining the electrocardiogram of fish. — Comp. Biochem. and Physiol., 1973, A 44, 2.
18. Soma M., Iwashita M., Hiraoka K., Nojima S., Marujima O., Isikawa K. A study on ecology of aquatic animals through application of radio transmitter IVO. Technological problems of radio beacons attached to live aquatic animals. Manuscript, Annual Meeting Jap. Soc. Sci. Fish, 1967.
19. Winter J. D., Kuechle V. B., Siniff D. B. An underwater radio tracking system. — Underwater Telemetry Newsletter, Huntsman Marine Laboratory, Brandy Cove, St. Andrews, New Brunswick, Canada, 1973.

В. К. Голованов, Л. К. Малинин

КООРДИНАЦИОННОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ПРОБЛЕМЕ РЫБОПРОПУСКНЫХ СООРУЖЕНИЙ РЕЧНЫХ ГИДРОУЗЛОВ

13—14 февраля 1975 г. в Институте биологии внутренних вод АН СССР (Борок) состоялось очередное координационное совещание организаций-соисполнителей задания ГКНТ при СМ СССР 0.01.288 «Разработать и исследовать эффективные конструкции рыбопропускных устройств речных гидроузлов с учетом других мероприятий по сохранению рыбных запасов внутренних водоемов».

В совещании участвовало около 30 специалистов, представляющих 13 институтов и конструкторские бюро: Гидропроект им. С. Я. Жука (головная организация), Институт биологии внутренних вод АН СССР, Ихтиологическая комиссия, Новочеркасский инженерно-мелиоративный институт, Калининский политехнический институт, Калининградский государственный университет, АзНИИРХ, ГосНИОРХ, СКБ Ленгидросталь, СЭКБ промысловства и др.

Заслушаны информации Главного гидротехника ГТО Гидропроекта Б. С. Малеванчика о состоянии выполнения научно-исследовательских и опытно-конструкторских работ по заданию 0.01.288, сообщения представителей организаций-соисполнителей об итогах работы, планах исследований на 1975 г. и о подготовке годовых и сводных отчетов.

Отмечено, что, несмотря на значительный объем выполненных научно-исследовательских и проектных работ, имеющих важное рыбохозяйственное значение, организация и постановка исследований по разработке мероприятий по охране и естественному воспроизводству рыб на внутренних водоемах не отвечают возросшим современным требованиям, слабо внедряются в практику новые методы исследований поведения рыб в естественных условиях, в явно недостаточном объеме разрабатываются биологические основы управления поведением рыб, плохо изучаются недостатки введенных в строй рыбопропускных сооружений. Совещание отметило, что ни в академических, ни в отраслевых институтах Министерств рыбного хозяйства СССР и РСФСР нет специализированных отделов, лабораторий по разработке биологических основ рыбопропускных и рыбозащитных сооружений, хотя необходимость в этом давно назрела.

В результате обсуждения состояния работ по заданию 0.01.288 совещание пришло к выводу о необходимости значительного расширения объема исследований поведения рыб в зонах гидротехнических сооружений, более широкого внедрения биогидравлического моделирования, интенсификации опытно-конструкторских работ и обратилось в заинтересованные организации с соответствующими предложениями.

Следующее координационное совещание намечено провести в августе—сентябре 1975 г.

А. Г. Поддубный, Л. К. Малинин

А. М. С в и р с к и й, Л. К. М а л и н и н,
В. И. О в ч и н н и к о в

О СУТОЧНОМ РИТМЕ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ОКУНЯ

Речной окунь (*Perca fluviatilis* L.), по одним данным [5], наиболее активен в дневные часы и обладает сезонным изменением суточной ритмики с нарушением ритма весной и осенью, по другим [3] — у него наблюдается 2 пика активности — на рассвете и в сумерки. Б. П. Мантейфель с соавторами [1] относит окуня к сумеречно-дневному типу рыб, у которых максимальная активность проявляется при освещенности в широком диапазоне (единицы—сотни лк).

В настоящей работе приведены данные по двигательной активности 3 окуней размером 18—20 см, пойманных неводом в прибрежье водохранилища и отнерестившихся в лабораторных условиях.

На другой день после нереста они были посажены в модифицированную установку конструкции Мюллера и Шрайбера [4], где их движения регистрировались в течение 8 дней — с 28 апреля по 5 мая 1974 г. Установка состояла из кольцевого аквариума с непрозрачными стенками (диаметр внешней стенки 90 см, внутренней — 50) и регистрирующего устройства, работающего по принципу фотореле. О степени интенсивности движения окуня судили по количеству пересечений рыбой фиолетового луча света, пропущенного через специальные окошки в стенках аквариума, за единицу времени. Одновременно регистрировалась освещенность у поверхности воды в аквариуме, температура воды и атмосферное давление. Во время опыта рыб кормили один раз в 2 дня ограниченным количеством дождевых червей.

Чередование подъемов и спадов двигательной активности (количество пересечений за час) опытных рыб происходит через различные интервалы времени (рис. 1, а). Спектральным анализом [2] было выявлено, что наиболее достоверно ($P = 0.95$) колебание активности с периодом, равным 24 час. Распределение среднечасовых величин интенсивности движения в течение суток имеет один максимум, приходящийся на 17 час., и 2 минимума — в 2 и 21 час, и очень хорошо коррелирует с суточным изменением освещенности ($r = +0.74$). По уравнению регрессии каждому среднему увеличению освещенности на 10 лк в час соответствует

повышение двигательной активности на 4.5%, если принять количество пересечений в ночное время за 100% (рис. 1, б).

Однако среднесуточные показатели активности имеют обратную зависимость от суточного уровня освещенности ($r_{\text{с}} = -0.67$),

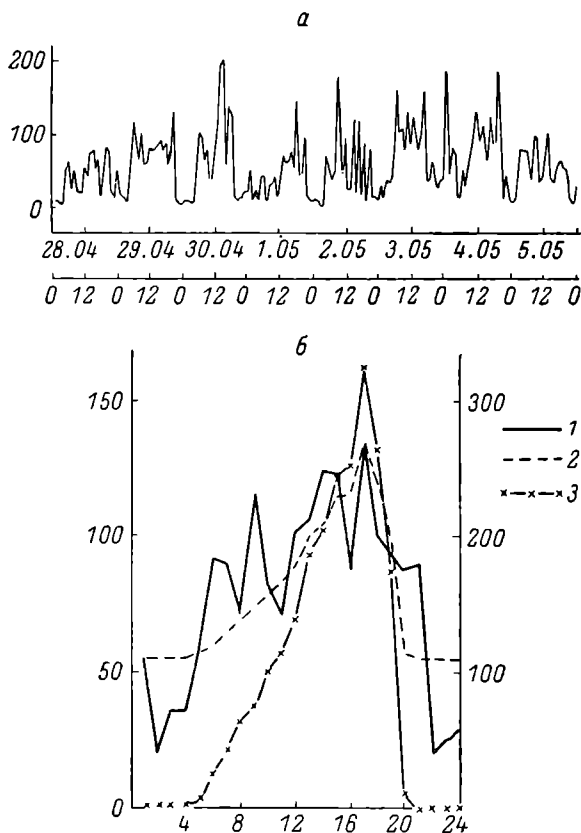


Рис. 1. Двигательная активность окуня.

а — абсолютное значение активности за период наблюдения. По оси ординат — количество пересечений в час; по оси абсцисс — дни (вверху), часы (внизу).

б — зависимость активности от суточного изменения освещенности. Кривые: 1 — эмпирическая, 2 — регрессивная, 3 — освещенности. По оси ординат — среднее количество пересечений в час (слева) и средняя освещенность, лк/час (справа); по оси абсцисс — часы.

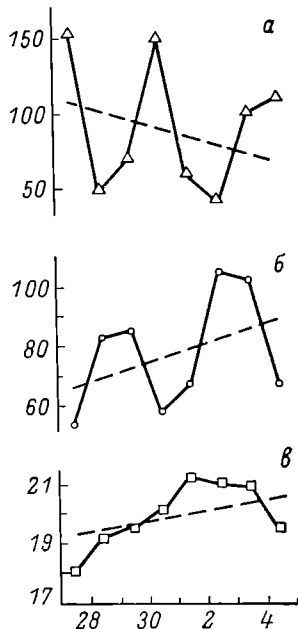


Рис. 2. Распределение среднесуточных величин двигательной активности окуня, освещенности и температуры в апреле—мае.

Пунктирная линия — средний уровень колебания показателей. По оси ординат: *а* — освещенность, лк/час, *б* — количество пересечений рыбой луча света за час, *в* — температура воды, °C/час; по оси абсцисс — дни.

т. е. окуни более активны в пасмурные дни, чем в солнечные (рис. 2, *а*, *б*). Некоторое влияние оказывает и температура воды ($r = +0.55$): общее повышение двигательной активности соответствовало постепенному нагреванию воды в установке. Значительной

корреляции между изменениями интенсивности плавания и атмосферного давления, а также и режимом кормления не обнаружено.

Таким образом, отнерестившийся окунь в лабораторных условиях и при дефиците пищи имеет вполне определенный суточный ритм изменения интенсивности плавания с максимумом в светлые часы суток. Между суточным распределением двигательной активности и изменением освещенности наблюдается положительная прямолинейная зависимость, однако очень высокий уровень освещенности в середине дня приводит к некоторому снижению активности. Температура, по-видимому, не вносит изменений в суточный ритм, а влияет только на общий его уровень.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мантейфель Б. П., Гирса И. И., Лещева Т. С., Павлов Д. С. Суточные ритмы питания и активности некоторых пресноводных хищных рыб. — В кн.: Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М., 1965.
2. Саруханян Э. И., Смирнов Н. П. Многолетние колебания стока Волги. — В кн.: Опыт геофизического анализа. Л., 1971.
3. Alabaster J. L., Robertson K. G. The effect of diurnal changes in temperature dissolved oxygen and illumination the behaviour of roach (*Rutilus rutilus*), bream (*Abramis brama*) and perch (*Perca fluviatilis*). — *Animal Behaviour*, 1961, 9.
4. Müller K., Schreiber K. Eine Methode zur Messung der lokomotorischen Aktivität von Süßwasserfischen. — *Oikos*, 18, 1.
5. Siegmund R. Lokomotorische Aktivität und Ruheverhalten bei einheimischen Süßwasserfischen (*Pisces, Percidae, Cyprinidae*). — *Bull. Zbb.*, 1969, 88, 3.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР

В. В. Лапки н, К. Н. З а й ц е в

РЕАКЦИЯ РЫБ НА ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ ПОЛЕ РАЗЛИЧНОЙ ЧАСТОТЫ

Реакция рыб в синусоидальных полях различных частот изучена недостаточно полно. Нам известно всего несколько работ в этом направлении [2—6]. Например, для электрических рыб обнаружено от 1 до 3 максимумов чувствительности, проявляющихся на частотах 5—15, 200—300 и 700—2200 гц [2, 4, 5], для неэлектрических рыб (плотвы и форели) найден один максимум, приходящийся на частоты 100—150 гц [3]. Подобные

эксперименты дают основание полагать, что существуют рыбы, наиболее чувствительные к определенному спектральному составу электрических полей. Исследования этого вопроса представляют интерес для установления механизма избирательной способности рыб, а также раскрытия биологической значимости этих полей в жизни рыб.

В настоящей работе приводятся результаты исследований чувствительности неэлектрических рыб в широком диапазоне частот (от 0 до 20 кгц) в продольном, поперечном и вертикальном полях, т. е. при расположении электрических силовых линий по горизонтали вдоль тела рыбы, поперек и в вертикальном направлении. Целью данных опытов было установление у неэлектрических рыб специализированных органов, ответственных за электрочувствительность к полям определенной частоты и направления.

Чувствительность рыбы к электрическим полям определялась по общепринятой безусловнорефлекторной методике [3], в соответствии с которой визуально регистрировались изменения в поведении особи, помещенной в однородное электрическое поле известных параметров. В качестве таких поведенческих информационных характеристик служили наиболее четкие для данного метода реакции возбуждения и электронаркоза. За реакцию возбуждения принимали легкое вздрагивание тела, спинного или хвостового плавников, вызываемое минимальной мощностью поля данной спектральной частоты. Реакция электронаркоза характеризовалась полным обездвиживанием тела рыбы с момента подачи тока. Опыты проводились на неэлектрических рыбах — карасях с длиной тела 11—13 см и средним объемом 48 см³ в аквариуме размерами 44×23×14 см, в котором поочередно создавали однородное электрическое поле 3 направлений. На каждой исследуемой частоте определялась электрочувствительность 10 особей рыб. Удельное сопротивление воды составляло ~3000 ом/см, температура воды равнялась 12—14°.

Слабой стороной данной методики считается процесс подачи тока в аквариум, величина которого предварительно выставляется на эквивалентной нагрузке (в нашей установке эту функцию выполнял идентичный аквариум), а затем цепь замыкается на исследуемый аквариум с рыбой.

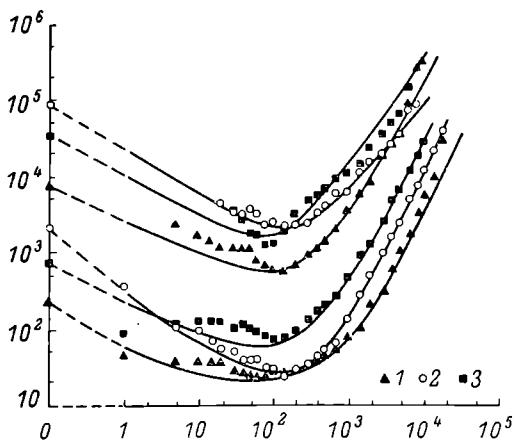
Во время коммутации в цепи аквариума могут протекать процессы перехода от одного режима работы к другому, различающиеся величиной амплитуды, фазы или частотой, которые могут оказывать влияние на значение пороговых величин соответствующих реакций рыб.

Для выяснения этого вопроса в продольном поле на различных частотах (50 гц, 1 кгц, 10 кгц) были проведены контрольные измерения порога возбуждения рыб при плавном изменении напряженности поля в исследуемом аквариуме. Сравнение контрольных и опытных данных показало, что в пределах погрешности эксперимента (~10%) пороги возбуждения одинаковы. Равенство порогов возбуждения в этих 2 случаях, по-видимому, обусловлено теми обстоятельствами, что время переходных процессов мало, а время наблюдения оператором ответной реакции организма на ток, как правило, велико — 3—5 сек. Поэтому в методике с визуальной оценкой реакции оператор регистрирует возбужденное состояние рыбы, вызванное не коммутационными процессами, а основными параметрами создаваемого поля.

Другая сложность в определении электровосприятия рыб при введении тока в воду металлическими электродами заключается в оценке поляризации электродов для поля постоянного тока и на низких частотах — до ~50 гц. Полученные нами экспериментальные данные по реакции возбуждения

и электронаркоза в зависимости от частоты синусоидального тока (см. рисунок) выражены в величинах мощности (мквт), приходящейся на объем тела рыбы (48 см³) и представлены без учета поляризации.

Анализируя опытные данные восприятия карасем электрического поля различных частот, можно заключить, что минимальная мощность поля, вызывающая соответственно реакции возбуждения и электронаркоза, приходится на частоту 100 гц. Аномалия, проявляющаяся на частотах ниже 100 гц, может быть связана как с поляризационными явлениями на электродах, так и с электрочувствительностью организма рыбы. Изменение направления поля по отношению к телу рыбы не влияет на ход кривых



Реакция возбуждения и электронаркоза карася в зависимости от частоты и направления электрических силовых линий поля по отношению к телу рыбы.

1 — в продольном поле, 2 — в вертикальном, 3 — в поперечном поле. Нижние кривые — реакции возбуждения, верхние — электронаркоза. По оси ординат — мощность, мквт; по оси абсцисс — частота, гц. Масштаб логарифмический.

в распределении мощности от частоты. Судя по одинаковому ходу кривых, органы, ответственные за чувствительность рыб к току различных частот, едины. Ими, как и предполагалось ранее вообще

к электрическому раздражителю, по-видимому, служат нервно-мышечные элементы [2]. Механизм избирательного восприятия синусоидального тока различных частот, вероятно, обусловлен релаксацией диэлектрической проницаемости, протекающей на клеточном уровне, по аналогии с изменением сопротивления тканей (клеток) в зависимости от частоты тока [1].

ЛИТЕРАТУРА

1. Биофизика. Под ред. Б. Н. Тарусова, О. Р. Колье, М., 1968.
2. Протасов В. Р. Биоэлектрические поля в жизни рыб. М., 1972.
3. Шабанов В. Н. Изменения параметров реакций плотвы и форели в зависимости от частоты переменного синусоидального тока. — Изв. ИНИ озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1975, 96.
4. Howe D. W., Erskine F. T., Granath L. P. Threshold sensitivity of *Sternarchus albifrons* to electric fields. — Amer. Zool., 1966, 6, 4.

5. Knudsen E. I. Behavioral thresholds to electric signals in high frequency electric fish. — J. Comp. Physiol., 1974, 91, 4.
6. Lissman H., Machin K. Electric receptors in a nonelectric fish (Clarias). — Nature, 1963, 199, 88, 6.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР

В. В. Лапкин, Л. К. Малинин,
В. Ю. Амелонский

О ВИДОВЫХ И ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЯХ РЕАКЦИЙ РЫБ В ПОСТОЯННОМ ЭЛЕКТРИЧЕСКОМ ПОЛЕ

Уже первые исследования поведения рыб в электрических полях показали, что для них наиболее характерны 3 реакции (возбуждения, анодная и электронаркоз), зависящие от размера, возраста и вида рыбы [2, 3]. Далее было обнаружено, что переход от одной реакции к другой у различных видов происходит по-разному. Так, виды, более чувствительные к электрическим полям, для наступления реакции электронаркоза в переменном электрическом поле требуют большую степень увеличения напряженности поля, чем менее чувствительные [1].

Для проверки этой закономерности в постоянных электрических полях нами был рассмотрен переход реакции возбуждения в анодную для 10 видов рыб семейства карповых (табл. 1).

Таблица 1

Пороговые величины реакций возбуждения и анодной для различных видов рыб в постоянном электрическом поле

Вид рыбы	Условное напряжение на длину тела рыбы, В		Переход реакции возбуждения в анодную ($U_{ан.}/U_{возб.}$)
	реакция воз- буждения ($U_{возб.}$)	анодная реакция ($U_{ан.}$)	
Лещ	0.41	2.31	5.6
Синец	0.45	2.16	4.8
Густера	0.54	2.32	4.3
Чехонь	0.58	2.58	4.4
Уклея	0.81	3.00	3.7
Жерех	0.85	3.45	4.1
Карп	0.88	2.89	3.3
Плотва	1.01	2.57	3.5
Карась	1.08	2.51	2.3
Язь	1.14	3.65	3.2

Примечание. Приведены средние значения для 10 особей каждого вида.

Определения пороговых величин поля, вызывающих эти реакции, производились в одинаковых условиях по общепринятой методике у 10 представителей каждого вида. Размеры исследованных особей одного вида колебались в пределах 1—2 см, вариации размеров рыб разных видов были больше и составляли 12—20 см. Результаты опытов выражались в единицах условного напряжения на среднюю длину тела рыб данного вида по формуле: $U = E \cdot l$, где E — напряженность поля, В/см, l — средняя длина тела рыб, см. Для всех исследованных видов отмечалась четкая анодная реакция, которая характеризовалась разворотом рыб в сторону анода в восходящем токе. Размах пороговых величин поля, вызывающих реакцию возбуждения, составлял 0.37—1.83 В, а анодную — 1.89—5.6 В.

Судя по реакции возбуждения, пелагические виды, т. е. наиболее активные пловцы (синец, чехонь, укляя, жерех), более чувствительны к постоянному электрическому полю, чем придонные (табл. 1). Однако по анодной реакции повышенной чувствительностью к току наряду с синцом обладают и придонные виды — лещ, густера, карась и плотва.

Сравнение отношений реакций анодной и возбуждения показывает, что величина этого перехода находится в обратной зависимости от чувствительности рыб к проявлению реакции возбуждения, т. е. наблюдается та же закономерность в межвидовой смене реакций, как и в переменном электрическом поле.

Т а б л и ц а 2

Индивидуальные различия перехода реакции возбуждения в анодную для некоторых видов рыб в постоянном электрическом поле

Особь вида	$U_{\text{возб.}}, \text{ В}$	$U_{\text{ан.}}/U_{\text{возб.}}$	Особь вида	$U_{\text{возб.}}, \text{ В}$	$U_{\text{ан.}}/U_{\text{возб.}}$
Л е щ			С и н е ц		
1	0.37	6.2	1	0.38	5.4
2	0.38	5.9	2	0.38	5.4
3	0.38	5.4	3	0.42	5.5
4	0.39	6.4	4	0.42	5.5
5	0.41	6.0	5	0.44	4.7
6	0.44	5.5	6	0.44	4.6
7	0.45	5.2	7	0.45	4.5
8	0.45	5.2	8	0.45	4.5
9	0.48	4.4	9	0.54	4.3
10	0.62	4.0	10	0.54	4.3
П л о т в а			К а р а с ь		
1	0.63	4.1	1	0.94	2.7
2	0.81	3.6	2	0.99	2.6
3	0.83	3.8	3	0.99	2.3
4	0.92	4.0	4	1.00	2.3
5	0.94	3.0	5	1.00	2.4
6	1.26	4.2	6	1.11	2.3
7	1.36	3.6	7	1.13	2.4
8	1.64	3.1	8	1.19	2.1
9	1.75	3.4	9	1.23	2.0
10	1.83	3.3	10	1.25	2.0

Поскольку, кроме межвидовых различий, имелись индивидуальные особенности в проявлении этих реакций, были проведены аналогичные сравнения для отдельных групп каждого вида. В результате этого обнаружено, что внутри вида также наблюдается подобная закономерность (табл. 2).

Следует отметить, что визуально очень трудно регистрировать начальные моменты наступления реакций, а это естественно приводит к дополнительным погрешностям в измерениях и, по-видимому, определяет отклонения значений перехода реакций некоторых рыб от установленной закономерности.

Таким образом, характер перехода реакций рыб в электрических полях имеет не только видовую, но и индивидуальную специфику, т. е. как виды, так и отдельные особи внутри вида, наиболее чувствительные к проявлению реакции возбуждения, требуют большего увеличения напряженности поля для наступления последующих реакций.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Б о д р о в а Н. В., К р а ю х и н Б. В. О видовых различиях перехода рыб от первичной реакции к стадии электроанаркоза при воздействии на них электрическим током. — Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1962, 13.
2. Д а н и л о т е Г. П. Воздействие электрических полей на рыб. — В кн.: Основные особенности поведения и ориентации рыб. М., 1974.
3. П р о т а с о в В. Р. Биоэлектрические поля в жизни рыб. М., 1972.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР

Л. К. М а л и н и н, В. В. Л а п к и н,
Г. И. Р у к а в и ц ы н

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ НЕЭЛЕКТРИЧЕСКИХ РЫБ К ПОСТОЯННЫМ ЭЛЕКТРИЧЕСКИМ ПОЛЯМ

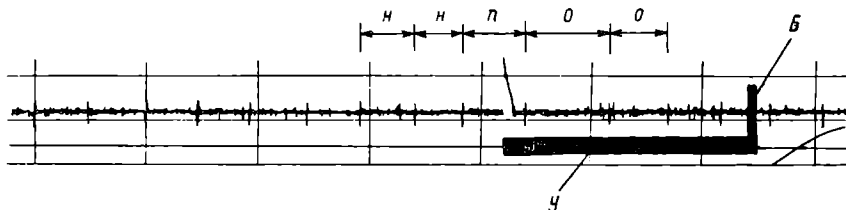
Электрочувствительность неэлектрических рыб в отличие от таковой электрических и слабоэлектрических изучена недостаточно. Обычно за пороговую чувствительность этих рыб принимается напряженность поля, вызывающая реакцию возбуждения и составляющая десятки милливольт на сантиметр [1]. В то же время известно, что слабоэлектрические рыбы, имея высокую чувствительность (сотые и десятые доли микровольт на сантиметр), реакцию возбуждения проявляют при напряжениях, сравнимых с величинами поля для неэлектрических рыб [2].

Исходя из этого можно ожидать, что и у неэлектрических рыб электрочувствительность также не соответствует порогу реакции

возбуждения. Для проверки этого положения нами были проведены исследования по восприятию неэлектрическими рыбами электрических полей в широком интервале напряженностей, включая величины поля, вызывающие реакции возбуждения, — анодную и электронаркоз.

Определение порога чувствительности проводилось по условнорефлекторной методике с поочередной подачей серии слабых (условных) и сильных (безусловных) электрораздражителей. Ответной реакцией организма на условный раздражитель служили изменения интервала между первыми (1—3) сердечными сокращениями, которые сравнивались с сердечным ритмом в норме [3]. Запись электрокардиограммы рыбы с выработанным условным рефлексом на слабое электрическое поле производилась с помощью самопишущего прибора «Мультикард» (см. рисунок).

Наряду с условнорефлекторной методикой для изучения электрочувствительности рыб использовалась безусловнорефлекторная, основанная на регистрации распределения рыб в электроградиентных условиях среды. В сим-



Изменение сердечного ритма до (H), в момент (П) и после (O) подачи слабого электрического поля.

У — длительность условного раздражителя, Б — длительность безусловного раздражителя.

метричном крестообразном аквариуме рыбе предоставлялась возможность свободного выбора любого из четырех отсеков (каналов), в одном из которых создавалось электрическое поле. Коммутирующее устройство установки позволяло производить смену канала с полем, что исключало возможное влияние на распределение рыб факторов среды, не связанных с электрическим полем. Для уменьшения эффекта стайного поведения эксперименты проводились в темноте. Регистрация распределения рыб осуществлялась фотокамерой с фотовспышкой, расположенными над аквариумом. В данных опыта выявлялась минимальная напряженность поля, вызывающая реакцию избегания (отпугивания), — по статистически достоверной разности распределения рыб в опыте (при подаче тока) и в контроле (без тока). Минимальные величины поля, вызывающие реакции возбуждения (анодную и электронаркоза), исследовали по общепринятой методике, при этом за реакцию возбуждения принималось легкое вздрагивание спинного плавника. Анодная реакция характеризовалась первичным разворотом рыбы в сторону анода в восходящем поле. За электронаркоз принималась реакция полного обездвиживания тела рыбы.

В экспериментах использовали сеголетков леща длиной (l) 6.6 см и объемом (V) 4.35 см³. Поскольку положение рыбы в токовом поле при исследовании пороговой чувствительности и реакции отпугивания не учитывалось, данные опытов пересчитаны на объем ее тела.

В результате оказалось, что визуально наблюдаемые реакции возбуждения (анодная и электронаркоз) проявляются при мощностях поля, значительно превышающих пороговую чувствительность рыб (см. таблицу).

Результаты исследований восприятия рыбами электрических полей

Реакция	Плотность тока, (σ), ма/см ²	Удельное сопротивление, (ρ), ом·см	Напряженность электрического поля, (E), мв/см	Электрическая мощность, приходящаяся на объем тела рыбы ($W = \sigma E \cdot v$), мквт
Пороговая чувствительность	7.54 10^{-4} *	3000	2.27	0.0074
Отпугивания . .	0.038 *	2000	76	12.6
Возбуждения . .	0.035	3000	105	16.0
Анодная	0.16	3000	480	334
Электронаркоз	0.31	3000	930	1322

Примечание. Звездочкой обозначена достоверная вероятность $P = 0.99$.

Так, мощность поля, вызывающая реакцию возбуждения, обычно принимаемую за электрочувствительность леща, превышает истинную пороговую на 3 порядка (соответственно 16.0 и 0.0074 мквт). Более того, на наш взгляд, эта разница еще не является предельной, поскольку при выработке условного рефлекса на слабое электрическое поле сеголетки леща быстро утомляются и часто гибнут во время проведения опытов.

Реакция отпугивания незначительно отличается от реакции возбуждения (соответственно 12.6 и 16.0 мквт). Из этого следует, что по распределению рыб в электроградиентных условиях нельзя определить пороговую чувствительность.

Таким образом, результаты вышеприведенных исследований показывают, что электрочувствительность неэлектрических рыб значительно ниже порога реакции возбуждения. Вполне допустимо, что она соизмерима с пороговой чувствительностью слабоэлектрических рыб.

ЛИТЕРАТУРА

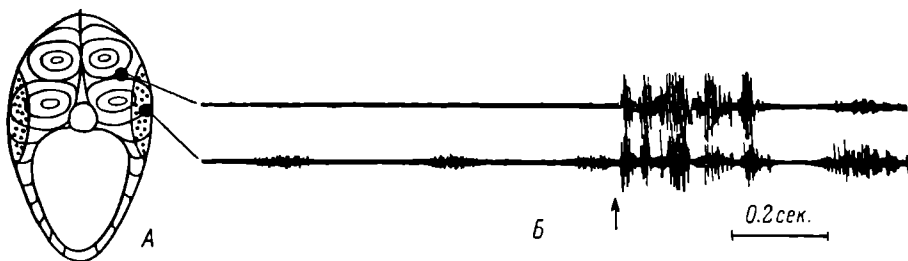
1. Бодрова Н. В., Краюхин Б. В. К вопросу о «видовой» чувствительности рыб к электрическому току. — Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, 5.
2. Электрические и акустические поля рыб. М., 1973.
3. Rommel S. A., McCleave Jr. J. D. Oceanic electric fields: perception by American eels? — Science, 1972, 176, 4040.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР

ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ КРАСНЫХ И БЕЛЫХ МЫШЦ КАРПА ВО ВРЕМЯ ПЛАВАНИЯ

Туловищная мускулатура рыб, как и других позвоночных, состоит из 2 типов мышечных волокон — красных и белых. Они отличаются друг от друга по целому ряду анатомических и физиологических свойств [1]. У большинства костистых рыб красные мышечные волокна лежат периферически вдоль средней линии тела и составляют отдельную мышцу — *musculus lateralis superficialis*. Большая же боковая мышца (*musculus lateralis magnus*) состоит из белых мышечных волокон.

Регистрация электрической активности мышц у спинальной акулы [2, 3] показала, что во время медленного плавания ра-



Точки отведения (А) и миограммы красных и белых мышц (Б).

ботают только красные мышцы, а белые включаются при более интенсивном плавании, вызванном механическим или электрическим раздражением. Нам представляется интересным узнать, как работают красные и белые мышцы у интактных костистых рыб во время произвольного плавания.

Объектом исследования в данной работе был карп (*Cyprinus carpio* L.) длиной 25 см. Рыбу помещали в поток воды с небольшой скоростью (0.2 м/сек.), в котором она могла плыть непрерывно длительное время. Для регистрации электромиограммы (ЭМГ) в тело рыбы с помощью хирургической иглы вводили монополярный электрод, изготовленный из тонкого медного изолированного провода (диаметром 0.15 мм). Кончик электрода был загнут и очищен от изоляции на протяжении 3—5 мм. Один электрод вводили в поверхностную боковую мышцу, а другой — в большую боковую на том же rostro-каудальном уровне. У карпа 35 сегментов, электроды располагали либо в 5-м, либо в 17-м, либо в 27-м сегменте. Усиленные сигналы подавали на экран двухлучевого осциллографа, регистрацию производили на непрерывно движущуюся пленку.

Обнаружено, что при спокойном плавании работают только красные мышцы (см. рисунок). Когда рыбу испугали (отмечено стрелкой), она совершила бросок, при этом появились всплески

белых мышц, работа красных мышц усилилась. При броске возникают 3—5, редко до 10 вспышек ЭМГ в значительно более высоком ритме, чем при спокойном плавании. Аналогичная картина наблюдалась как в краниальных, так и в туловищных и каудальных частях мускулатуры.

Таким образом, у интактного карпа, как и у спинальной акулы, непрерывное и длительное плавание обеспечивается работой красных мышц. У карпа белые мышцы включаются лишь на короткое время при экстренных ситуациях (уход от опасности и т. п.).

ЛИТЕРАТУРА

1. Boddeke R., Slijper E. J. and van der Stelt A. Histological characteristics of the body-musculature of fishes in connexion with their mode of life. — Proc. Koninkl. nederl. acad. wet., C. 1959, 62.
2. Bone Q. On the function of the two types of myotomal musculature fibre in elasmobranch fish. — J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1968, 46.
3. Grillner S. On the Generation of Locomotion in the Spinal Dogfish. — Exp. Brain Res., 1974, 20.

Институт океанологии АН СССР,
Московский университет

А. М. Пахорук

О ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ МОЛОДИ РЫБ В Р. ИЛЬДЬ

Покатные миграции молоди — эволюционно сложившаяся форма поведения рыб, адаптивная к водным течениям. Изучение их закономерностей имеет большое теоретическое и практическое значение. К сожалению, закономерности ската изучены еще недостаточно полно. Сведения по покатной миграции молоди различных систематических групп рыб обобщены в монографии [4].

Данная работа посвящена суточному ритму ската молоди. Имеющиеся по этому вопросу публикации касаются в основном крупных рек южных районов страны [1—4]. В северных районах покатная миграция молоди изучалась только у лососевых. Между тем сравнение суточной ритмики ската молоди в различных условиях светового дня может дать ключ для выяснения роли светового режима в регулировании процессов покатной миграции.

Один из этапов такого исследования — исследование на р. Ильдь, впадающей в Рыбинское водохранилище. В этом районе в июне темновой период с освещенностью менее 1 лк равен 3 час., а минимальная освещенность ночью составляет десятые—сотые доли люкса (для дельты Волги темновой период равен 7 час.). Расход воды в р. Ильдь в паводок достигает 1—2 м³/сек., а в межень падает до 0.1—0.05 м³/сек., прозрачность воды по диску

Секки составляет 4—5 м. Небольшие плесы со слабо выраженными течениями сменяются бурными перекатами.

Работа проводилась на участке реки в районе дер. Марьино Некоузского района. Процесс покатной миграции изучался методом круглосуточного отлова покатной молоди с помощью ихтиопланктонных сетей сечением 0.3 м² (на 1 дм² входного отверстия приходится 11.2 дм² шелкового газа № 13). Сети устанавливались на перекате (скорость течения 0.4—0.6 м/сек.),¹ длительность лова составляла 5—10 мин., интервалы между пробами — от 0.5 до 2 час. в зависимости от освещенности. В 3-суточных станциях освещенность подробно замерялась люксметрами Ю-16 и Ю-17.

Всего взято более 100 ихтиопланктонных проб. Отловлено и обработано 1472 экз. молоди плотвы длиной 5—25 мм, 506 — уклей 5—8 мм и 37 — гольца 4.5—15 мм (см. таблицу). Оказалось, что в р. Ильдь молодь рыбы длиной 5—25 мм интенсивно мигрировала только в сумеречно-ночное время (см. рисунок). Такой тип покатной миграции отмечался у карповых и бычков в дельте Волги [4], у бычка в р. Или [3], у лососевых [5] и др.

В дневное время незначительный скат наблюдался только у предличиннок плотвы и уклей длиной 5—8 мм (см. рисунок, а, б). Интенсивная миграция плотвы этих размеров начинается после 22 час. (освещенность над водой 10 лк), а уклей даже раньше — при освещенности 50 лк. Скат плотвы достигает максимума в 23 часа (1 лк), а уклей — в 24 часа при 0.1 лк. В дальнейшем интенсивность ската снижается до дневного уровня. Интенсивный скат молоди плотвы и уклей длиной 5—8 мм длится примерно 5 час. Молодь гольца мигрировала с 23 час. до 1 часа ночи.

В процессе наблюдений обнаружены некоторые закономерности в покатной миграции молоди плотвы. Так, скат начинался

Размерно-видовой состав покатной молоди рыб в р. Ильдь

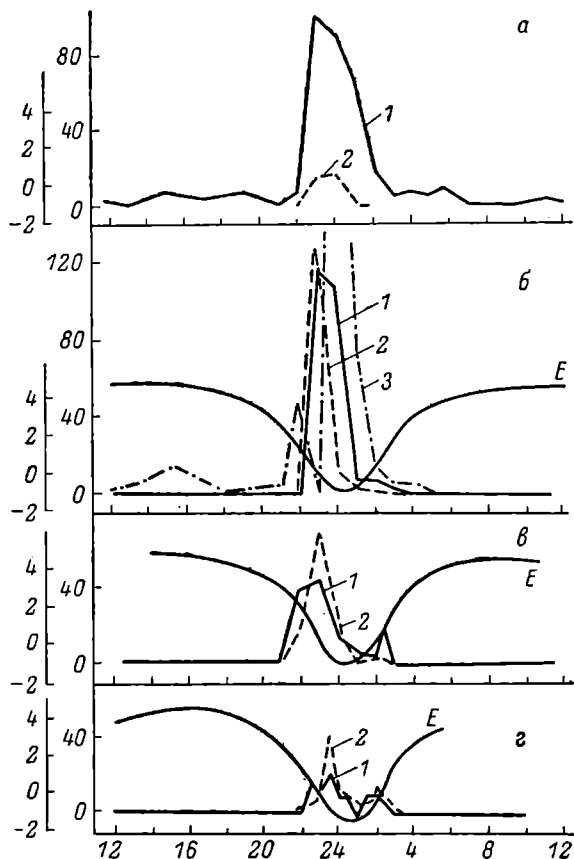
Виды рыб	Суточные станции (длительность лова 5 мин.)							
	29—30 V		11—12 VI		21—22 VI		2—3 VII	
	количество рыб, экз.	длина, мм	количество рыб, экз.	длина, мм	количество рыб, экз.	длина, мм	количество рыб, экз.	длина, мм
Плотва	308	6.5±0.1	353	10.9±0.03	236	13.1±0.02	172	13.6±0.14
Уклея	3	5.7	497	6.4±0.03	6	6.0	0	—
Голец	26	6.2±0.3	3	4.5	6	9.4±1.10	2	10—12

	Контрольные ночные обловы (длительность лова 10 мин.)							
	13 VII		15 VII		17 VII		28 VII	
Плотва	88	15.9 14—21	147	17.0 14—20.5	115	16.4 13—21	52	18.8 15—25

Примечание. Для суточных станций дана средняя статистическая длина рыб, для контрольных обловов — средняя арифметическая и крайние значения.

¹ В сборе и обработке материала принимали участие Д. С. Павлов, Д. А. Бродский, М. Е. Гурьев, И. А. Чеснокова. Пользуемся случаем выразить им глубокую благодарность.

в основном после 22 час. при освещенности 10—20 лк (21 июня миграция началась при освещенности 82 лк). Максимум ската наблюдался в 23—23.5 час. при 1—0.05 лк. С увеличением длины



Суточный ритм покательной миграции молоди рыб в р. Ильдь в 1971 г.

а — 29—30 мая: 1 — плотва, 5—8 мм, 2 — голец, 4.5—9 мм; б — 10—11 июня: 1 — плотва, 8.5—11 мм, 2 — плотва, 11.5—14 мм, 3 — укля, 5—8 мм; в — 21—22 июня: 1 — плотва, 10—13 мм, 2 — плотва, 13.5—17 мм; г — 2—3 июля: 1 — плотва, 10—15 мм, 2 — плотва, 15—19 мм. Е — освещенность, лк. По оси ординат слева — десятичные логарифмы освещенности, лк; справа — количество рыб в пробе, шт.; по оси абсцисс — время суток, часы.

рыб имеется тенденция к уменьшению длительности вечернего ската и наряду с этим, как бы в компенсацию, появляется второй, более слабый, утренний пик (см. рисунок, в, г). Рыбы меньшей длины, как правило, мигрировали более равномерно от начала и до конца периода их интенсивного ската. С каждой последующей

станцией у этих рыб наблюдалась тенденция к сглаживанию основного пика. Напротив, у рыб большей длины основной пик сужался, появлялась тенденция к импульсному протеканию интенсивного ската.

Таким образом, на примере р. Ильдь доказано наличие интенсивной покатной миграции у молодежи туводных рыб, которая в условиях короткого темного периода (3 часа) происходит при минимальной освещенности ($1-0.05$ лк), т. е. на порядок выше, чем миграция в дельте Волги при 7-часовом темном периоде.

ЛИТЕРАТУРА

1. Захарян Г. Б. Суточный ритм ската молодежи осетровых в р. Куре. — Рыбное хоз-во, 1969, 3.
2. Иванова С. Н., Печникова Н. В. Наблюдение за скатом молодежи шипа в низовьях Аму-Дарьи. — Вопр. ихтиол., 1967, 7.
3. Нездой В. К. Некоторые особенности покатной миграции молодежи амурского бычка на зарегулированном участке р. Или. — Матер. конф. молодых ученых КазГУ. Алма-Ата, 1974.
4. Павлов Д. С., Пахорук А. М. Биологические основы защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения. М., «Пищевая промышленность», 1973.
5. Пушкарева Н. Ф. Наблюдения за скатом мальков приморской горбуши в р. Улике. — Изв. ТИНРО, 1967.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных АН СССР

Д. С. Павлов, Л. К. Малинин,
А. Н. Черноусов

ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ ПЛАВАТЕЛЬНОЙ СПОСОБНОСТИ КАРПА И ВЛИЯНИЕ НА НЕЕ ГОЛОДАНИЯ

Плавательная способность рыб, т. е. длительность движения с определенной скоростью, — один из важных показателей их поведения, находящийся в прямой зависимости от факторов внешней и внутренней среды [1, 2]. В данном сообщении рассматривается изменчивость плавательной способности рыб и ее вариации у сытых и голодных особей. Изучалось поведение 68 карпов размером 19—23 см, содержащихся около года в одинаковых условиях.

Опыты проводились в боковом лотке гидродинамического бассейна лаборатории ихтиологии Института биологии внутренних вод АН СССР, куда был встроен металлический желоб длиной около 3 м и сечением 0.5 м. Течение создавалось электродвигателями с приводом на винты 2 лодочных моторов. С обеих сторон желоба установлены жалюзи, регулирующие скорость

течения в пределах 10—70 см/сек. и обеспечивающие достаточно хорошую равномерность потока.

За показатель плавательной способности принималось время выдерживания рыбами потока 66 ± 3 см/сек. от момента включения установки до сноса и прижатия рыб к заградительной решетке в конце желоба. Работа проводилась в июле—октябре при температуре воды 17—19° и освещенности 200—500 лк.

Первая серия экспериментов показала, что длительность плавания отдельных особей варьирует в больших пределах — от 10 сек. до одного часа и более (табл. 1). В опыте выделились 2 группы рыб: с длительностью плавания менее 25 мин. (37 особей) и более часа (10 особей или 21.3% от общего числа исследованных рыб). Столь резкие различия в плавательной способности особей ранее отмечены у форели и нерки [4]. При повторных замерах, проведенных после 10—15-минутного отдыха, первоначальная картина распределения рыб по длительности плавания резко изменилась, произошло существенное уменьшение длительности плавания рыб как с высокой, так и со слабой плавательной способностью, вызванное утомлением.

Т а б л и ц а 1

Распределение рыб по длительности плавания в первом и повторных замерах, %

Интервалы между замерами, мин.	Длительность плавания, мин.				
	0—1	1—5	5—10	10—25	более 60
—	4.3	17.0	27.7	29.7	21.3
10	6.4	25.6	42.5	19.1	6.4
15	57.4	36.2	0.0	6.4	0.0
15	36.2	44.7	19.1	0.0	0.0

Во второй серии опытов оценивались вариации длительности плавания в потоке со скоростью 66 см/сек. 21 карпа, имеющих небольшое время выдерживания потока (1—10 мин.). Этих рыб разделили на 3 подгруппы: с длительностью плавания 1—4 мин. — 10 особей, 4—7 мин. — 6 особей и 7—10 мин. — 5 особей. В течение 23 суток этим карпам продолжали давать стандартное количество пищи и неоднократно измеряли их плавательную способность. Серии замеров производили не менее чем через сутки, т. е. после полного восстановления работоспособности рыб [3, 5]. Средняя величина длительности плавания каждой из 3 подгрупп сохранялась на протяжении всего опыта, т. е. индивидуальные различия отобранных особей стабильны во времени (табл. 2). Некоторое увеличение длительности плавания у всех 3 подгрупп, видимо, связано с постепенным привыканием рыб к условиям эксперимента, но оно не выходит за пределы ранее определенных показателей группы в целом.

На этих же карпах было исследовано влияние голодания на длительность плавания. Следует отметить, что в литературе существует 2 противоречивые точки зрения [2]. Одни авторы считают, что скорость плавания голодных рыб увеличивается или не отличается от показателей сытых рыб. Другие отмечают, что голодание вызывает снижение скорости плавания. Наши опыты показали, что голодание в течение 1—2 суток может быть достаточным для существенного снижения плавательной способности. Так, если средняя длительность плавания 5 карпов, ежедневно получающих корм, равнялась 4 мин. 32 сек., то уже после суток голодания она уменьшилась почти в 4 раза — 1 мин. 03 сек.

Далее проводились опыты с многосуточным голоданием. Три подгруппы рыб, выделенные выше, в течение 18 суток не получали корма. Замеры дли-

Показатели длительности плавания карпов, мин.

Выделенные подгруппы	Дата замера				
	14 IX	15 IX	16 IX	17 IX	18 IX
Первая	3.06	4.45	4.70	5.31	2.40
	2.85	3.78	3.45	3.62	5.58
	4.11	2.65	3.08	3.67	4.51
	3.72	4.83	5.13	5.21	4.72
	5.90	3.48	4.25	4.70	4.63
	3.52	5.47	3.35	3.98	4.90
	4.00	4.21	3.00	5.05	5.28
	3.06	4.68	4.60	4.78	3.53
	3.35	3.30	4.40	4.58	4.50
Среднее	4.85	4.90	3.85	3.97	3.75
	3.84	4.20	3.98	4.48	4.38
Вторая	8.18	8.73	6.25	9.72	8.31
	7.05	5.95	9.60	10.13	9.58
	7.90	9.08	8.90	10.28	10.70
	5.97	8.70	8.10	5.77	6.48
	8.53	7.68	7.38	8.56	17.30
	9.40	—	—	—	—
Среднее	7.83	8.03	8.04	8.88	10.47
Третья	10.50	9.97	10.75	17.31	12.55
	11.20	10.60	8.85	12.10	11.30
	10.20	10.33	11.06	10.08	13.05
	10.40	10.38	10.01	10.45	10.65
	10.31	10.23	11.18	11.88	9.98
Среднее	10.52	10.30	10.37	12.36	11.50

тельности плавания в том же потоке показали, что она резко уменьшилась во всех подгруппах: в 1-й — в 7 раз, во 2-й — в 3, в 3-й — в 2 раза (табл. 3). Возобновление питания приводило к быстрому восстановлению плавательной способности, особенно хорошо это заметно в 3-й подгруппе. Видно также,

Таблица 3

Длительность плавания карпов (в среднем для подгрупп) и ее изменения после 18-суточного голодания, мин.

Подгруппа	Дата замера рыб										
	сытых								после голодания		
	28 VIII	2 IX	4 IX	6 IX	14 IX	15 IX	16 IX	18 IX	7 X	8 X	9 X
Первая	2.17	3.45	3.10	3.60	3.84	4.20	3.98	4.38	0.63	0.85	1.10
Вторая	5.00	5.00	—	—	7.83	8.03	8.04	10.47	3.48	5.73	6.28
Третья	8.00	8.20	8.40	—	10.52	10.30	10.37	11.50	6.08	8.00	8.88
											1.48
											1.77
											8.55
											10.35

что и после длительного голодания отобранные по плавательной способности подгруппы сохранялись.

Таким образом, индивидуальные различия и фактор голодания оказывают существенное влияние на показатели плавательной способности. Судя по длительности плавания в одном и том же потоке, выделяются особи с высокими, средними и низкими показателями плавательной способности. Принимая во внимание, что индивидуальные различия носят достаточно стабильный характер, можно считать, что такая разнокачественность в плавательных способностях рыб сохраняется длительный период.

ЛИТЕРАТУРА

1. Павлов Д. С., Сабуренков Е. Н. Метод определения продолжительности плавания рыб на крейсерских скоростях. — Рыбное хозяйство, 1965, 9.
2. Павлов Д. С., Сабуренков Е. Н. Скорости и особенности движения рыб. — В кн.: Основные особенности поведения и ориентации рыб. М., 1974.
3. Black E. C., Connor A. R., Lan K. C., Chin W. G. Changes in glycogen, pyruvate and lactate in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during and following muscular activity. — J. Fish. Res. Board Canada, 1962, 19.
4. Brett I. R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. — J. Fish. Res. Board, Canada, 1964, 21.
5. Hochachka P. W. Liver glycogen reserves of interacting resident and introduced trout populations. — J. Fish. Res. Board Canada, 1961, 18.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных АН СССР
Институт биологии
внутренних вод АН СССР

С. М. К а ш и н, Л. К. М а л и н и н,
Г. Н. О р л о в с к и й

О СКОРОСТИ ДВИЖЕНИЯ ХИЩНИКА И ЖЕРТВЫ ВО ВРЕМЯ БРОСКА

В зависимости от времени выдерживания определенной скорости выделяют максимально доступную, бросковую, максимальную и крейсерскую скорости плавания рыб [2]. Первые 2 типа скоростей развиваются рыбами за очень короткие промежутки времени при быстротечных реакциях, например при испуге, преодолении водопada. Покадровый анализ кинограмм показал, что в этих случаях рыбы способны развивать скорости более 30 длин тела (L) в 1 сек., в отдельных случаях — до 70 [1], что значительно превосходит скорости, наблюдаемые в лабораторных исследованиях и составляющие не более 20 L /сек. [2—4]. Время

выдерживания столь высоких скоростей ограничивается десятиными долями секунды.

Естественно возникает вопрос, способны ли рыбы развивать такие же высокие скорости в обычных меж- или внутривидовых отношениях. Наиболее вероятными моментами проявления таких скоростей могут являться броски хищника на жертву и уход последней от захвата, кинограммы которых и анализируются в данной работе.

Киносъемку бросков рыб производили в аквариуме $0.6 \times 0.4 \times 0.35$ м одновременно в вертикальной и горизонтальной (через зеркало, установленное над аквариумом под углом 45° к горизонтали) плоскостях. В качестве хищника использовали жереха (18—20 см) и щуку (14—16 см). Через 3—6 дней после поимки в водохранилище эти хищники начали нормально питаться, охотясь на сеголетков леща и плотвы размером 2—5 см. Съемку производили киноаппаратом «Конавс» со скоростью 16—32 кадра в 1 сек. После линейной и временной дешифрации полученных кинограмм рассчитывали скорости, ускорение и угловые повороты рыб в отдельные фазы броска.

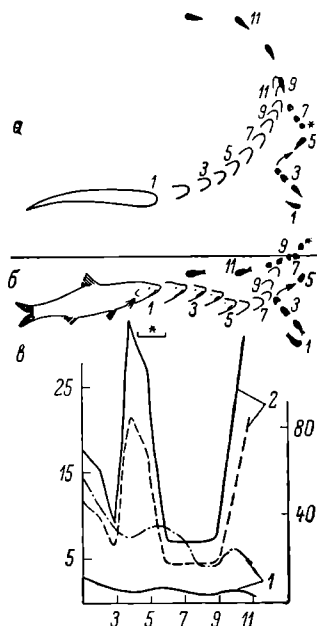
Известно, что жерех в природе охотится, активно преследуя добычу, в то время как щука — типичный засадчик, маскирующийся в зарослях водной растительности. В условиях аквариума эта разница в способе охоты проявляется в том, что жерех «гоняет» свою жертву по всему аквариуму, завершая преследование броском с расстояния не более 1 L. Щука при подсадке к ней сеголетков плотвы или леща медленно, как бы подкрадываясь, подплывает к ним или замирает на одном месте в ожидании подхода жертвы на расстояние броска, которое составляет также около 1 L, чаще 0.5 L. Длительно неокормленные хищники довольно часто бросаются на мальков и с большего расстояния, но обычно безрезультатно. Скорость во время броска неравномерна: сначала она увеличивается, а при схватывании добычи резко снижается, составляя в среднем для жереха 6—7, для щуки 5—6 L/сек. Ускорение в завершающей стадии броска может достигать величины до 20 м/сек.² (или при пересчете до 100 L/сек.²) при максимуме скорости 12—15 L/сек. (за 0.04 сек. рыба может преодолеть 11.5 см). В самый последний момент броска рыба открывает рот, что приводит к уменьшению скорости. Кратковременность раскрытия рта (в пределах одного кадра) перед самым захватом добычи следует считать вполне оправданной, поскольку преждевременное открытие вызвало бы резкое увеличение лобового сопротивления, на преодоление которого при тех же скоростях движения необходим дополнительный расход энергии.

Динамика броска щуки примерно такая же, что и у жереха, но за счет того, что перед броском на добычу скорость щуки равна нулю или незначительна, величина ускорения ее возрастает до 30 м/сек.², или 180 L/сек.². Следует отметить, что ускорение скорости щуки при быстрых стартах может достигать 50 м/сек.² [5]. Обычно после 2—4 успешных бросков скорость движения рыбы в броске заметно уменьшается, уменьшается также и частота бросков.

Для избегания хищника сеголетки должны развивать скорость, равную или большую, чем скорость у преследователя (см. рисунок). За счет меньших размеров относительная скорость их в отдельных случаях может составлять 35 L/сек. Но столь высокие скорости мальки не способны выдерживать длительное время (в наших наблюдениях они отмечались за период 0.04—0.12 сек.). Поэтому чаще успешное избегание хищника обеспечивается не только скоростью, но и высокой маневренностью и малой инерционностью. У всех сеголетков, удачно ушедших от броска хищника, отмечается очень большое ускорение, т. е. жертва для избегания захвата набирает скорость быстрее, чем хищник. На основании анализа кинограмм следует признать, что и маневренность сего-

Траектории и скорость броска жереха и ухода от него сеголетка леща.

а — траектории движения рыб в горизонтальной плоскости, б — то же в вертикальной плоскости, в — скорость движения жереха (1) и леща (2). *Сплошная линия* — скорость в относительных единицах, *пунктирная* — в абсолютных. 1, 3, 5... 11 — последовательность положения рыбы через каждые 0.125 сек., * — момент прыжка леща на воздух. По оси ординат слева — относительная скорость движения рыб, L/сек., справа — абсолютная скорость, см/сек.; по оси абсцисс — отметки последовательности положения рыбы, синхронизированные с их траекториями движения.



летков несколько выше, чем у щуки и жереха. Так, в пределах 2 кадров, т. е. за 0.08 сек., сеголетки способны развернуться почти на 180° , в то время как хищники — всего на $90-120^\circ$.

Таким образом, даже в условиях ограниченного пространства, аквариума, в броске хищника на жертву и в уходе последней от захвата развиваемые рыбами скорости весьма высоки и достигают величин, отмеченных при мобилизационно-панических реакциях. Успешное избегание хищника рыбами-жертвами обеспечивается не только стайным эффектом, но и их малой инерционностью и высокой маневренностью.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вискребенцов Б. В., Савченко Н. В. Паническая реакция и скорости движения рыб. — Природа, 1973, 4.
2. Павлов Д. С., Сабуренков Е. Н. Скорости и особенности движения рыб. — В кн.: Основные особенности поведения и ориентации рыб. М., 1974.
3. Радаков Д. В., Протасов В. Р. Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб. М., 1964.

4. B l a x t e r I. H. S. Swimming speeds of fish. — FAO Conf. fish behav. relation fishing techn. and tactics, Bergen, 1967.
5. W e i h s D. The mechanism of rapid starting of slender fish. — Biorheology, 1973, 10, 3.

Институт океанологии АН СССР
Институт биологии
внутренних вод АН СССР
Московский университет

Д. В. Радаков, А. А. Дарков

О РАЗЛИЧИЯХ В ПОВЕДЕНИИ СТАЙ РЫБ В ЗОНЕ ДЕЙСТВИЯ МОДЕЛЕЙ ХИЩНИКА И ТРАЛА

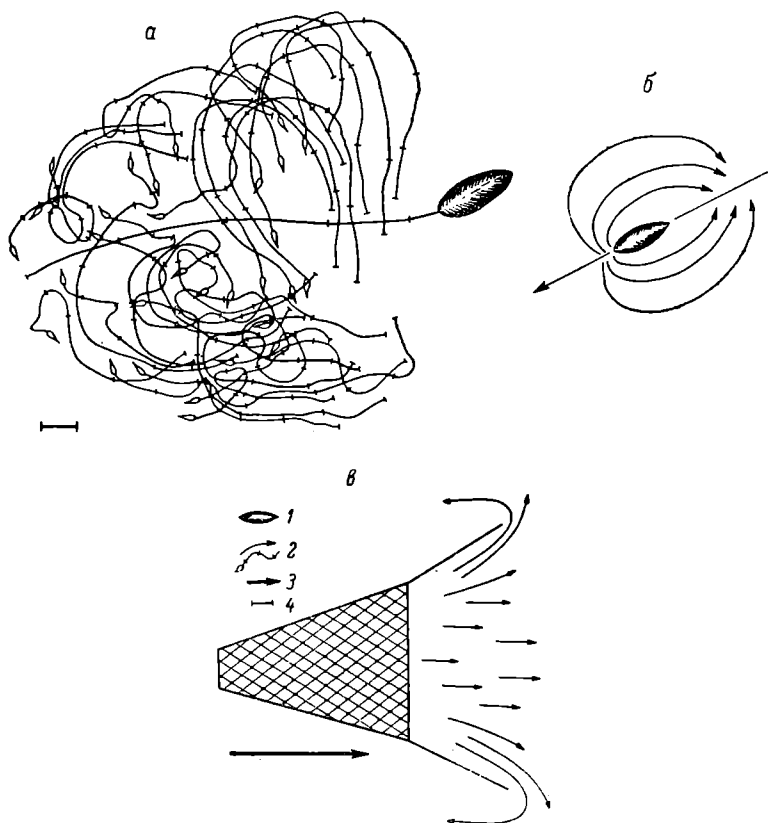
В задачу данной работы входило получение данных, необходимых для выявления аналогов естественных реакций рыб в сложном поведенческом ответе стаи на модель тралящего орудия лова.

Основной методический прием при проведении соответствующих экспериментов состоял в киносъемке поведения стай рыб (молодь леща), проявляемого при взаимодействии стай с подвижной моделью трала (раскрытие между концами крыльев — 1.05 м, длина — 1.28 м) или моделью хищника (обтекаемой формы тело длиной 20—30 см, протягиваемое с помощью тонкой лески или имеющее собственный электродвигатель и управляемое дистанционно). Предварительные эксперименты показали большое сходство реагирования стай рыб на живого хищника и на его модель. Полученные кинодокументы анализировались как на экране, так и на установке ППУ-3.

Известно [4, 5], что массовость и подвижность рыб в стаях — эффективное защитное свойство стаи, дезориентирующее хищников, особенно угонщиков. В этой связи не менее важны для рыб-жертв защитные маневры в целом, в частности так называемый Ф-маневр (см. рисунок, а, б) [6]. Как следует из результатов наших исследований, Ф-маневр обладает следующими особенностями. Во-первых, это, по-видимому, врожденная реакция. Во всяком случае в эксперименте она наблюдается очень четко у сеголеток леща ($L = 50-60$ мм), выращенных из икры в прудах, лишенных каких бы то ни было других рыб. Во-вторых, этот маневр практически не затухает, т. е. он сохраняет четкость даже при многократном протягивании модели хищника через стаю (до 100 раз и более).

В зоне действия крыла трала поведение рыб сходно с тем, которое отмечается при нападении хищника (см. рисунок, в), т. е. рыбы выполняют в той или иной мере Ф-маневр. Мы указываем на этот маневр с оговоркой, потому что полностью в соответствии с ним действуют только рыбы, находящиеся вблизи начала крыла, тогда как многие особи, расположенные около

внутренней его стороны, проявляют этот маневр менее четко. Последнее объясняется, вероятно, тем, что на этих рыб помимо самого крыла модели трала оказывает влияние основная часть стаи, находящаяся в пространстве между крыльями. Рассматривая поведение этой последней группы рыб, можно видеть большое



Поведение стай рыб в зоне действия моделей хищника и трала.

а — кинограмма траекторий движения рыб при проталкивании через стаю модели хищника, б — схема направлений движения рыб в стае при нападении на нее хищника, в — то же при облове их моделью трала. 1 — движение хищника, 2 — движение рыб в стае, 3 — направление движения модели трала, 4 — интервал времени, сек.

значение «вязкости» стаи, которая приводит к взаимодействию 2 противоречивых стремлений: уйти от приближающегося трала и сохранить контакт с остальными рыбами стаи, не оторваться от нее. Часто при более или менее равномерном распределении рыб перед устьем модели трала при его движении образуются 3 зоны, объединяющие рыб со сходным поведением (см. рисунок, в). У каждого из крыльев создаются «шотоки движения» [6], выходя-

щие из зоны облова соответственно вправо и влево. Третья зона располагается перед устьем трала между этими 2 потоками движения. Поведение рыб в этой зоне отражает отмеченный выше комплекс их противоречивых стремлений. Следует отметить, что рыбы, плывущие перед тралом, не развивают максимальной скорости движения и не выходят (или только частично выходят) через достаточно крупную ячею [2, 3]. Кроме того, рыбы идут даже перед каркасом трала, совсем не обтянутым сеткой.

Все эти наблюдения еще раз подчеркивают, что поведение рыб перед устьем модели трала специфично и сильно отличается от поведения стаи рыб при нападении на нее хищника.

Поведение рыб внутри сетного мешка характеризуется тем, что отмеченная выше специфика их поведения в пространстве между крыльями модели трала в этой зоне выражена еще более резко. Это объясняется несколькими причинами. Во-первых, с увеличением плотности скопления рыб в мешке существенно нарушаются свойственные им в естественных условиях внутростайные взаимосвязи. Во-вторых, основная масса рыб, попавшая в сетной мешок модели трала, находится под непосредственным воздействием надвигающегося орудия лова, что часто приводит к возникновению панической реакции. Все это вызывает сильную дезориентацию рыб, резко отличающую их поведение при воздействии трала от слаженного поведения при нападении хищника.

Изложенное выше согласуется с представлением В. В. Васнецова [1] об относительности адаптаций вообще и с тезисом Ю. Ю. Марти [7, 8] об относительности приспособлений рыб, эффективных при защите от хищников и инадаптивных при воздействии орудий лова.

В дальнейших исследованиях предполагается уточнить роль закономерностей поведения рыб в стае во время ее облова, а также уделить большое внимание математическому выражению установленных закономерностей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Васнецов В. В. Целостность экологии вида у рыб (экологические корреляции). — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953.
2. Коротков В. К. Скорость и выносливость рыб при выходе из трала. — Вопр. ихтиол., 1970, 10, 6.
3. Мартышевский В. Н., Коротков В. К. Особенности поведения некоторых видов рыб в зоне действия трала. — В кн.: Всесоюз. конф. по вопр. изучения поведения рыб в связи с техникой и тактикой промысла. Мурманск, 1968.
4. Мантейфель Б. П., Радаков Д. В. Об изучении адаптивного значения стайного поведения рыб. — Успехи современной биологии, 1960, 50, 3.
5. Радаков Д. В. Об особенностях оборонительного поведения стай некоторых пелагических рыб. — Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1961, 39.

6. Радаков Д. В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972.
7. Marty J. J. Contradiction of some protective features of fish in nature and fishing. ICES Comparative Fishing Committee, 1961.
8. Marty J. J. On the problem of the effect of fisheries on the fish stocks. — Fisheridizectorates Skrifter. Ser. havunder Skelser, Bergen, 1969, 15, 3.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР

Т. С. Лещева

О ВОЗМОЖНОСТИ ОПОСРЕДОВАННОГО ОБУЧЕНИЯ РЫБ В ГРУППЕ

У животных различного уровня филогенеза соотношение врожденного и приобретаемого компонентов поведения различно. Данные, полученные в результате сравнительно-физиологических исследований, позволяют предполагать, что чем выше уровень развития нервной системы, тем большее значение имеют приобретенные реакции в поведении животного [3, 10].

В процессе эволюции нервная деятельность животных все более усложняется, безусловные рефлексy и инстинкты у линии вторичноротых тесно переплетаются с индивидуальным и групповым (стайным) условнорефлекторным обучением и обучением потомства родителями («сигнальная преемственность»). Результатом такого направления эволюции становится появление у животных элементов рассудочной деятельности (разума) [9]. В аспекте изучения высшей нервной деятельности рыб очень интересен рефлекс подражания. Особенно четко он проявляется у стайных рыб [1, 2, 4, 5 и др.].

Нами проведен ряд экспериментов по выработке условных (положительных и отрицательных) рефлексов в группах рыб. Эти эксперименты в зависимости от того, каким образом происходило подкрепление условного раздражителя, можно разделить на 3 основные группы.

I группа включает опыты, в которых вырабатывались оборонительные и пищевые реакции, причем воздействие подкрепляющих факторов испытывала на себе непосредственно вся группа, которая могла воспринимать их всеми органами чувств. Методика проведения опытов этой группы описана ранее [8].

Рыба в большинстве случаев здесь максимально быстро обучалась обороняться от хищника или приходить к кормушке по зрительному сигналу. Обучение такого типа наиболее прочно, длительность удержания его в памяти зависела в основном от возраста рыбы.

II группа опытов проводилась по методике «артисты—зрители», которая описана ранее [2, 6]. В этих экспериментах обучаемые рыбы-зрители отде-

лялись от рыб-артистов прозрачной перегородкой, через которую можно было наблюдать за их поведением при подаче условного сигнала и его подкреплении. В этой группе экспериментов возможно обучение лишь четкостайных рыб, основной рецептор которых — зрение. Обучение это более кратковременно, чем в I группе опытов, и затормаживалось в несколько раз быстрее (также соответственно возрасту подопытной рыбы).

Наиболее интересны опыты III группы. Эти эксперименты начаты на базе Института биологии внутренних вод АН СССР летом 1974 г. в аквариумах-лотках, разделенных на 3 равных узких отсека. В каждый отсек высаживалось по одинаковому количеству рыб — 10 шт. Первый и второй отсеки разделялись прозрачной перегородкой, третий — до последнего этапа опытов отделялся от первых двух непрозрачной перегородкой. На первом этапе опытов рыбы 1-го и 2-го отсеков обучались подходить к одному из заданных мест кормления по условному сигналу. Причем рыбам 1-го отсека подкреплением обучения служил корм, подаваемый через 10 сек. после зрительного сигнала — зажигания лампочки. Рыбам 2-го отсека положительным подкреплением зрительного сигнала являлись побежка и кормление рыб 1-го отсека.

После того как рыбы 2-го отсека неоднократно проявляли четкую реакцию подхода к заданному месту по условному зрительному сигналу, их считали обученными. На следующем этапе опытов переходили к работе с 3-м отсеком. Непрозрачную перегородку, разделявшую 2-й и 3-й отсеки, заменяли прозрачной. Теперь зрительно изолировали 1-й отсек. Для большинства рыб, с которыми нам приходилось работать, один лишь вид побегов обученных рыб 2-го отсека по условному сигналу к заданному месту при данной методике оказался недостаточным для выработки положительного рефлекса у рыб 3-го отсека. В большинстве случаев рыбы-артисты, т. е. бывшие рыбы-зрители (рыбы второго отсека), не видя уверенных побегов по сигналу рыб 1-го отсека и последующего пищевого подкрепления их, но наблюдая поведение рыб 3-го отсека (либо безразличное, либо испуганное при подаче сигнала), сами утрачивали реакцию подхода к заданному участку по сигналу.

Однако в опытах с аквариальной рыбой — тетрагоноптерусом (*Hemigrammus caudovittatus* E. Ahl.), рыбой, проявляющей четкостайную реакцию, результат получился очень интересным. Группа рыб, бывших «зрителей» (из 2-го отсека), на 2-м этапе опытов не утратила приобретенных навыков. Рыбы 3-го отсека, наблюдавшие подход бывших рыб-зрителей, ставших рыбами-артистами на этом этапе, в силу подражания также стали приходить по условному сигналу к заданному месту. После 18 совместных подходов рыб 2-го и 3-го отсеков последний снова изолировали непрозрачной перегородкой, а находящимся в нем рыбам предъявили условный сигнал, и они самостоятельно пришли к заданному месту. Результаты опытов показали возможность опосредованного обучения рыб в тех случаях, когда обучаемые рыбы не видят «конечного результата» опытов (например, кормления) и подкреплением условного сигнала для них служит лишь подход к сигналу обученных рыб-артистов. Рефлекс, выработанный таким образом, оказался очень устойчивым, и уже на 3-й сигнал после изоляции 3-го отсека четкого подхода не наблюдалось, а на 4-й — пришли только 30% подопытных рыб. Последующие опыты показали, что условный сигнал вновь стал для них раздражителем — или индифферентным, или пугающим.

Эти опыты, конечно, не решают проблемы опосредованного обучения у рыб. В этом плане необходимы дальнейшие исследования. Но сам факт пусть даже кратковременного опосредованного обучения в группе стайных рыб благодаря только рефлексу подражания интересен в свете проблемы управления поведением.

Вопрос создания защитного фонда поведенческих реакций в группе рыб, и особенно необходимость снабжения защитными

реакциями молоди, выпускаемой из искусственных рыбообразных сооружений, уже поднимался в ряде работ [7, 9, 11 и др.].

При обучении рыб в группе возможности их различны. При столкновении стаи с хищником лишь часть рыб может непосредственно испытать на себе его воздействие. Другая часть рыб, наблюдавшая схватывание хищником сочленов стаи, также вырабатывает оборонительную реакцию на него. В стае всегда имеется и часть рыб, которая наблюдала лишь приближающегося хищника и последующую побегку от него испуганных сочленов, не видя схватывания жертвы. Наши опыты подтверждают возможность обучения в этой группе рыб. Несомненно, найдутся такие особи, которые не видели хищника и побегку обучившихся рыб не связали с опасностью. Однако и они могут спастись от хищника и уходят от опасности в силу рефлекса подражания. Так, обучение в группе, несмотря на то что разные особи получали подкрепление в различной степени или могли вовсе не получить его благодаря общности стайных реакций и прежде всего рефлекса подражания, образует так называемый условнорефлекторный фонд стаи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Айрапетьянц Э. Ш. К вопросу об эволюции взаимодействия внешних и внутренних рецепторов. — В кн.: Эволюция функций нервной системы. Л., 1958.
2. Богомолова Е. М., Саакян С. А., Козаровицкий Л. Б. Подражательные условные рефлексy у рыб. — Тр. совещ. по физиол. рыб. М.—Л., 1958.
3. Воронин Л. Г. Материалы к физиологии высшей нервной деятельности рыб. — Тр. совещ. по физиол. рыб. М.—Л., (1956) 1958.
4. Герасимов В. В. Специфичность подражания у рыб. — Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та, М.—Л., 1964, 2, 5 (9).
5. Козаровицкий Л. Б. Рефлексы следования у рыб. — В кн.: Третье научн. совещ. по эволюц. физиол., посвященное памяти акад. Л. А. Орбели. Л., 1961.
6. Лещева Т. С. Образование оборонительных рефлексов при подражании у личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)). — Вopr. ихтиол., 1968, 8, 6 (53).
7. Лещева Т. С. Выработка комплекса оборонительных реакций на хищника как необходимое условие подготовки молоди перед выпуском в водоем. — Матер. Всесоюзн. совещ. молодых специалистов «Развитие прудового хозяйства и рационального освоения водоемов и водохранилищ». М., 1971.
8. Лещева Т. С. Особенности образования оборонительных реакций на хищника у молоди стайных рыб. — В кн.: Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М., 1974.
9. Мантейфель Б. П. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции. — В кн.: Биол. основы управления поведением рыб. М., 1970.
10. Мантейфель Б. П. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. — В кн.: Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М., 1974.
11. Попов Г. В. Материалы к изучению оборонительных условных рефлексов у мальков рыб. — Высшая нервная деятельность, 1953, 3, 5.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных

им. А. Н. Северцова АН СССР

НЕКОТОРЫЕ СТОРОНЫ ОБРАЗОВАНИЯ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ У МОЛОДИ РЫБ В СТАЕ

Оборонительное поведение рыб состоит из целого комплекса реакций, включающего элементы как врожденные, так и приобретаемые в результате жизненного опыта. Среди врожденных реакций защиты можно назвать, например, такую, как стремление рыбы уйти от любого более крупного, чем она сама, приближающегося предмета. Она начинает проявляться у большинства рыб уже с момента выклева. Такие реакции, как распознавание и избегание хищника, — врожденные. Одна из наиболее интересных защитных реакций молоди — запоминание дистанции броска конкретного хищника, с которым данной жертве пришлось столкнуться. На основании ряда работ, в том числе и наших, можно представить, что с каждым конкретным хищником рыбе приходится «знакомиться» и вырабатывать способы защиты от него. Причем адаптации, направленные на защиту от одного хищника, могут не спасти жертву от хищника с другим типом охоты. Известно, что воздействию хищников наиболее подвержена молодь рыб, особенно на ранних стадиях развития.

Настоящая работа — продолжение ранее начатых исследований по возможности выработки оборонительных реакций у молоди рыб [5—7]. Цель ее — изучение с экологических позиций способности обучения молоди рыб к распознаванию и избеганию опасности, влияния различных факторов на вероятность выработки оборонительной реакции и становление ее в онтогенезе.

Последние годы (с 1971 г.) исследовалось формирование оборонительной реакции у молоди наиболее массовых видов рыб Рыбинского водохранилища. Работы проводились на базе Института биологии внутренних вод АН СССР. Оборонительные реакции у молоди рыб изучались на следующих видах: плотва (*Rutilus rutilus* (L.)), густера (*Blicca bjoernna* (L.)), укляя (*Alburnus alburnus* (L.)), лещ (*Abramis brama* (L.)), красноперка (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)), линь (*Tinca tinca* (L.)) и др. Хищниками в опыте служили молодь щуки (*Esox lucius* (L.)), окуни (*Perca fluviatilis* (L.)), тритоны (*Triturus vulgaris*, *T. cristatus*), хищные беспозвоночные — личинки жука-плавуны (*Dytiscus latissimus*). Эксперименты проводились также с аквариумными рыбами, такими как тетрагоноперус (*Hemigrammus caudovittatus* Ahl.), огненный барбус (*Puntius conchonius* Hamilton-Buchanan), данио-рерио и леопардовый (*Brachydanio rerio* Hamilton-Buchanan, *B. frankei* Meinken) и др. Всего с молодью рыб Рыбинского водохранилища проведено около 300 опытов. Полученные материалы позволили подтвердить закономерности, намеченные ранее.

Становление активных оборонительных рефлексов у стайной молоди рыб на хищника зависит от ряда факторов. У личинок и ранних мальков (до начала стаеобразования) оно вырабатывается хуже, чем у более поздних мальков. Ранние личинки, уже

подвергавшиеся воздействию хищника, и личинки, столкнувшиеся с ним впервые, выедаются в равной степени интенсивно. Со времени четкого образования стай у исследованной молодежи доступность «обучающихся» приблизительно в 2 раза снижается по сравнению с таковой у необученной молодежи.

Опосредованная оборонительная реакция на хищника у стайных рыб вырабатывается лучше, чем у нестайных или амфибий.

Стайная молодежь лучше обучается на хищника, добывающего свою добычу путем активного гона, чем на хищника-засадчика скрадывающего типа. Так, например, активный угонщик — окунь обучает жертву лучше, чем хищник «смешанного типа» — молодежь щуки, в поведении которой все же преобладает затаивание. Еще меньше обучает жертву четкий засадчик, например ротан (*Perccottus glehni* Dyb.). Обучение на обычного хищника (с которым данный вид рыб сталкивается в природе) идет быстрее, чем на хищника необычного или на неестественный раздражитель (например, электрический ток). Необычные хищники в наших опытах — тритон и личинка жука-плавунца.

Затормаживание оборонительной реакции на хищника зависит от возраста молодежи и происходит тем скорее, чем моложе рыба. Так, при обучении на малька щуки молодежи плотвы длиной 10—25 мм торможение оборонительного рефлекса началось уже на 2-й день, плотва же длиной 30—35 см сохраняла оборонительный рефлекс 2 дня, затормаживание его началось лишь на 3-й день после обучения. Взрослая рыба обучения практически не утрачивает.

Затормаживаясь у части рыб, оборонительный рефлекс сохраняется или восстанавливается при подкреплении его у другой части стаи. У стаи рыб в целом имеется так называемый условно-рефлекторный фонд, который благодаря подражанию оказывается достоянием всей стаи.

Кроме материала, подтверждающего вышеизложенные закономерности, нами были получены данные еще по ряду вопросов обучения молодежи рыб в стае.

Одним из наиболее важных следует считать вопрос о соотношении количества обученных и необученных рыб, т. е. сколько рыб необходимо обучить, чтобы стая прореагировала как обученное целое? Очевидно, в каждом конкретном случае соотношение это будет меняться в зависимости от степени стайности подопытной рыбы, ее физиологического состояния, силы раздражителя и ряда других факторов. Так, в опытах В. В. Герасимова [2, 3], проведенных с треской, — рыбой, имеющей высокоразвитый стайный рефлекс, одна особь, обученная совершать побегки на условный раздражитель, увлекала за собой до 9 необученных. По данным Р. Ю. Касимова [4], при выпуске в естественный водоем осетрят, рыб нестайных, имеющих слаборазвитое зрение, необходимо придерживаться соотношения 1 : 1. Д. В. Радаков [8] с помощью кинограмм показал, что 30—40% стаи верховки, молодежи сайды

и некоторых других рыб (рыбец × шемая), прореагировав на раздражительность, может изменить действие всей стаи.

В наших экспериментах, проводимых с помощью методики «артисты-зрители» [1, 5, 7] с молодью рыб, обладающих рефлексом сосалывания, при равных количествах рыб-артистов и рыб-зрителей последние обучались всегда, а также в большинстве случаев и при соотношении 1 : 1.5.

При непосредственном столкновении хищника со стаей обучение молодежи происходит намного эффективнее. Так, в аквариумах, в которых подготавливали для опытов обученную жертву [7], к 200—300 экз. молодежи плотвы подсаживали 2—3 хипчика (например, сеголеток шуки). Эффект обучения сказывался обычно уже на следующие сутки, причем один сеголеток шуки мог съесть за это время меньше 10 мальков, оставшиеся же приобретали необходимые оборонительные реакции. Замеры времени схватывания обученных и необученных жертв контрольным хипчиком показали снижение доступности первых по сравнению со вторыми в среднем в 2 раза.

В опытах по обучению молодежи плотвы и густеры личинкой жука-плавуна стайка мальков становилась полностью доступной для голодного и достаточно активного хипчика, если она состояла на 40—50% из особей, обученных на данного хипчика.

Очень интересным нам кажется вопрос передачи информации между особями разных видов рыб. Так, в опытах со стайкой «модельных» рыбок (южноамериканские фонарики — *Hemigrammus ocellifer* Steindachner) одиночные особи других видов шли в максимальном числе случаев (100%) за обученной стайкой при достаточно высоко развитом стайном рефлексе (например, верховка, стайная на протяжении всей жизни, начиная с возраста поздней личинки). Одиночные же особи нечеткостайных рыб (например, монетка — *Ctenobrycon spilurus*), ведущие стайно-территориальный образ жизни в половозрелом состоянии, приходили за обученными рыбами к условному месту по сигналу в два раза меньшем количестве (50% случаев). Нестайные же рыбы привлекались к условному месту лишь на звук питания, либо на вид питающихся рыб-артистов.

Летом 1974 г. проводились опыты, в которых рыбами-артистами были модельные рыбы (данио-рерио), рыбами-зрителями — равная по размеру молодежь плотвы. В этих опытах рыбы-зрители приходили к условному месту по заданному сигналу вслед за рыбами-артистами всегда при соотношении, равном 1 : 1, в подавляющем большинстве случаев при 1 : 1.5 и практически не шли при соотношении 1 : 2.

Этот вопрос представляет интерес в практическом отношении. Так, «модельные» виды рыб в большинстве своем удобны в работе и хорошо переносят «условия неволи», они могут служить «артистами-менторами», при необходимости обучить каким-либо реакциям своих диких собратьев, например в условиях рыбхозов или нерестово-выростных хозяйств.

ЛИТЕРАТУРА

1. Богомолова Е. М., Саакян С. А., Козаровицкий Л. Б. Подражательные условные рефлексы у рыб. — Тр. совещ. по физиол. рыб. М.—Л., 1958.
2. Герасимов В. В. Пищевое поведение мурманской сельди в стае и вне стаи в аквариальных условиях. — Тр. Мурманск. морск. бнл. ин-та, 1962, 2, 2 (8).
3. Герасимов В. В. Стайное поведение и роль имитационных факторов в стаеобразовании у рыб. — Вопр. сравнительной физиол. анализа-ров, 1966 (1965), 2.

4. К а с и м о в Р. Ю. Влияние хищника на молодь осетровых разного размера. — Тр. Азерб. отд. ЦНИОРХ, 1972, 7.
5. Л е щ е в а Т. С. Образование оборонительных рефлексов при подражании у личинок плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)). — Вопр. ихтиол., 1968, 8, 6 (53).
6. Л е щ е в а Т. С. Выработка комплекса оборонительных реакций на хищника как необходимое условие подготовки молоди рыб перед выпуском в водоем. — Матер. Всесоюз. совещ. молодых специалистов «Развитие прудового хозяйства и рационального освоения водоемов и водохранилищ». М., 1971.
7. Л е щ е в а Т. С. Особенности образования оборонительных реакций на хищника у молоди стайных рыб. — В кн.: Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М., 1974.
8. Р а д а к о в Д. В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР

А. Г. П о д д у б н ы й, В. К. Г о л о в а н о в,
В. В. Л а п к и н

ПОВЕДЕНИЕ РЫБ В ТЕРМОГРАДИЕНТНЫХ УСЛОВИЯХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СЕЗОНА ГОДА

Если влияние термальных вод на биологию многих видов рыб изучено более или менее полно [5], то элементы поведения рыб в зоне действия подогретых вод исследованы явно недостаточно. Особенно это касается изучения в сезонном плане таких показателей, как избираемые температуры и температуры отпугивания рыб [1, 4].

Некоторое представление об ответных реакциях водных животных на изменение термиче среды дает исследование их поведения и распределения в термоградиентной среде в лабораторных условиях. В настоящей работе приводятся предварительные данные об избираемых, отпугивающих и летальных температурах у молоди густеры (*Blicca bjoerkna* L.) в зависимости от сезона года (см. таблицу).

Исследования проводились по общепринятой методике [2, 3] с июля по октябрь 1974 г. на сеголетках густеры в возрасте 2—4 месяцев при длине тела рыб 2—5 см и среднем весе 0.5—1.5 г. Опыты велись в течение первых 2 суток после вылова.

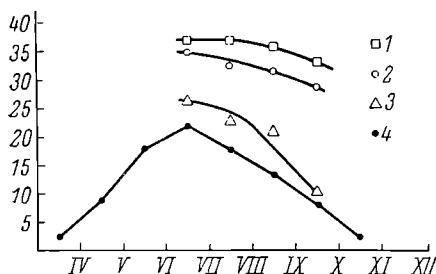
Рыб в количестве 50—60 экз. помещали в термоградиентную установку с интервалом температур 8—40°. При этом нижний предел предоставляемых температур был на 2—4° ниже температур акклимации. Температуры избираемые, отпугивания и летальные измерялись с точностью $\pm 0.5^\circ$: избираемые температуры — один раз в 10 мин., остальные — в момент выхода рыбы из зоны отпугивания или ее гибели. Продолжительность одного опыта составляла в среднем около 4 час. Всего проведено 20 серий опытов по 2—6 в месяц.

Температуры, избираемые густерой и отпугивающие ее в зависимости от температуры водоема

Дата	Температура			
	акклимации до опыта		избираемая	отпугивающая
	средняя за 10 предыдущих суток в водоеме	средняя за последние сутки в водоеме или аквариуме		
Июль	22.5	22.3	26.5	35.2
Август	18.4	17.2	20.5	32.0
	17.4	19.0	25.0	33.7
Сентябрь	16.0	15.8	21.0	32.0
Октябрь	9.3	10.3	10.0	29.0

Поведение рыб в термоградиентной среде характеризовалось формированием стаи, затем свободным перемещением ее по аквариуму, в дальнейшем концентрацией и замедленным движением в зоне избираемых температур с редкими выходами из нее.

Избираемые температуры были максимальными в июле — 26.5°. В августе и сентябре по мере падения температуры воды



Сезонная зависимость избираемой, отпугивающей и летальной температуры для густеры.

1 — летальная температура, 2 — отпугивающая, 3 — избираемая температура, 4 — среднемесячная температура воды в водоеме. По оси ординат — температура воды, °C; по оси абсцисс — месяцы.

в водоеме они снизились до 20.5—21.0°. Высокая избираемая температура (25°) в 2 сериях в конце августа, на наш взгляд, объясняется несколько повышенной температурой акклимации в последние сутки, иначе температурой, от которой рыба начинала «работать». В этих опытах, на протяжении 2.5 час. каждый, стая густеры вначале выбирала температуру 20—23°, затем спустя час-полтора переходила в зону более высокой — 24.5—25.5°, в которой и оставалась до конца эксперимента.

В летние месяцы и в сентябре рыбы неизменно выбирали температуру более высокую, нежели температура воды в водоеме. Разница между температурами избираемыми и акклимации последних суток (ступенька), постоянно составляющая 3—5°, в октябре при температуре воды в водоеме 10° исчезает. Время, затрачиваемое стаей для перехода в зону избираемых температур, колеблется от 10 мин. до 1.5 час.

Аналогично сезонному снижению избираемых температур от июля к октябрю уменьшаются и температуры отпугивания (см. рисунок). Максимальная температура отпугивания — 35.5°,

зафиксированная в июле, снизилась в августе—сентябре до 32—33,5°, а в октябре при температуре акклимации последних суток 9—10° составила в среднем 29°. При этом разница между температурой отпугивания и температурой акклимации последних суток до сентября равнялась 12—16°, а в октябре — 17—19°, представляя собой необходимый температурный градиент для абсолютного отпугивания густеры в лабораторных условиях.

Наблюденные летальные температуры (мгновенная смерть) также зависели от начальных температур акклимации. Летом и в сентябре летальные температуры составляли 36—37°, в октябре летальный исход наблюдался уже при температурах 32—34°.

Следует отметить, что общий процент погибших за опыт в условиях жесткого температурного градиента — 0,1 град./см в горизонтальном направлении и 0,45 град./см в вертикальном — был относительно невелик и составил в среднем около 10%, т. е. большинство рыб оказалось в состоянии активно выходить из зоны отпугивания, не попадая в летальные температуры.

Таким образом, изучение поведения молодежи густеры в термоградиентных условиях показало сезонную зависимость температур избираемых, отпугивания и летальных от температур предшествующей акклимации с исчезновением ступеньки (разности между избираемой температурой и температурой акклимации последних суток) при осеннем охлаждении воды в водоеме до 9—11°.

ЛИТЕРАТУРА

1. И в л е в В. С. Эколого-физиологический анализ распределения рыб в градиентных условиях среды. — Тр. совещ. по физиол. рыб. М., 1958.
2. И в л е в В. С. Методы определения избираемой температуры. — В кн.: Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., 1962.
3. Л а п к и н В. В., П о д д у б н ы й А. Г. К использованию термоградиентной зоны для управления поведением рыб. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР, 1975, 27.
4. Т а т ь я н к и н Ю. В. Распределение молодежи трески *Gadus morhua morhua* L., сайды *Pollachius virens* L. и пикши *Melanogrammus aeglefinus* L. в термоградиентных условиях. — Вопр. ихтиол., 1972, 12, 6.
5. Щ е р б у х а А. Я. Изменчивость некоторых морфобиологических показателей густеры *Blicca bjoerkna* L. в терминальных водах Айдары и Северского Донца. — Вопр. ихтиол., 1973, 13, 4.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛОДИ ЛЕЩА В ТЕРМОГРАДИЕНТНОЙ СРЕДЕ

В настоящем сообщении излагаются результаты опытов по распределению и поведению молоди леща в жесткой термоградиентной среде. Цель экспериментов — изучение возможностей локального управления поведением рыб с помощью термозон повышенных температур в летний период [2].

Опыты проводились в июле 1974 г. с мальками 2-месячного возраста. Среднемесячная температура воды в районах вылова молоди составляла 22° . Эксперименты велись по общепринятой методике [1—3], как правило, в дни отлова рыбы. В продольном аквариуме длиной 150 см создавались условия среды с нарастающим градиентом температур в 2 направлениях: $0.1^{\circ}\text{град./см}$ — в горизонтальном и $0.45^{\circ}\text{град./см}$ — в вертикальном при высоте столба воды 20 см.

Подопытные рыбы (30—70 экз.) высаживались или непосредственно в гетеротермную среду, или в изотермную, в которой затем создавались условия с распределенным градиентом температур. Вид рыбы определялся после опыта, длительность которого составляла от 3 до 6 час. Регистрация температуры воды в зонах преимущественного нахождения рыбы первые 1.5—2 часа велась через 15 мин., в дальнейшем — через 30 мин. При этом регистрировались минимальная и максимальная температуры воды в аквариуме, характер горизонтального и вертикального распределения, а также температуры отпугивания, вызывающие четкий и устойчивый выход рыб из термозон. Температура воды в опыте измерялась с точностью $\pm 1^{\circ}$.

Поскольку в экспериментах исследовался смешанный материал, при его обработке использовались лишь результаты опытов, в которых присутствовало от 60% и более рыб одного вида.

Анализ данных и наблюдения за поведением молоди леща (см. таблицу) показали, что рыбы образуют устойчивую группировку в зоне избираемых температур через 30—40 мин. после посадки в термоградиентную среду. Среднее значение избираемой температуры составляет 25.5° , модальное — 26.5° . Другие факторы (например, освещенность, содержание кислорода) не влияли на выбор избираемой температуры. Это проверялось сдвигом зоны избираемых температур в аквариуме и характеризовалось смещением рыб в эти зоны. Величина избираемой температуры зависит от температуры акклимации и составляет разницу с ней в 3.5° . Среднее значение устойчивой отпугивающей температуры (34°) отличается от температуры акклимации в среднем на 12° . Температура 37° летальна и при градиенте в $0.45^{\circ}\text{град./см}$ вызывает мгновенную гибель молоди леща. Изменения температуры среды с нарастанием в $0.1^{\circ}\text{град./см}$ при прочих равных условиях не смертельны для рыб. В таких термоградиентных условиях мальки, как правило, замедляют скорость плавания в области повышенных температур, хорошо ориентируются и практически не попадают в зоны летальных температур.

Характеристика поведения молодежи леща, акклимированной к летним температурам (°C) в термоградиентной среде

Номер опыта	Количество рыб	Количество погибших рыб	Интервал предостав-ляемых температур	Температура			Разность температур	
				аккли-мации	наби-раемал	отпуги-вающая	избирае-мой и акклима-ции	отпуги-вающей и аккли-мации
1	55	0	17—37	22	27	33	5	11
2	22	0	17—35	22	26.5	32	4.5	10
3	40	0	20—35	22	26	33	4	11
4	58	29	18—42	23	25	34	2	11
5	18	0	16—36	18	21	34	3	16
6	50	5	19—43	24	27	36	3	12

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. И в л е в В. С. Методы определения избираемой температуры. — В кн.: Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., 1962.
2. Л а п к и н В. В., П о д д у б н ы й А. Г. К использованию термоградиентной зоны для управления поведением рыб. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1975, 27.
3. V a d e n h u i z e n T. R. Temperatures selected by *Tilapia mossambica* (Peters) in a test tank with a horisontal temperature gradient. — Hydrobiol., 1967, 30, 3—4.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР

А. Г. П о д д у б н ы й, В. К. Г о л о в а н о в,
Л. К. М а л и н и н

О ТЕМПЕРАТУРЕ ТЕЛА НАЛИМА

Температура тела большинства рыб эквивалентна температуре окружающей среды или несколько превышает ее в случае увеличения подвижности животного. Только у отдельных видов, развивающих значительные (до 70 км/час) скорости, — парусников, тунцов, акул — это превышение достигает 5—10° [3]. Как показали морфологические исследования, поддержанию высокой температуры тела этих рыб способствует особое строение системы кровеносных сосудов, пронизывающих белую и красную мускулатуру животного и обеспечивающих сохранение энергии, которая образуется в результате внутримышечного обмена [3].

Многочисленные измерения температуры тела производились, как правило, на рыбах, закрепленных неподвижно и подвергнутых наркозу или только что отловленных. Миниатюрные термо-

датчики позволяют регистрировать температуру тела свободно-плавающих животных в условиях, максимально приближенных к естественным.

Цель наших исследований — изучение отклонений температуры мышц и кишечной полости рыб при общих и локальных изменениях температур окружающей среды в диапазоне $1-15^{\circ}$. В качестве объекта был выбран налим — представитель холодолюбивых рыб, годичный цикл жизнедеятельности которого резко отличается от такового других рыб умеренных широт [2].

Температуру тела измеряли с помощью электротермометра, представляющего собой мостовую схему, в одно плечо которой включен датчик — терморезистор КМТ-14 с усилителем постоянного тока на 2 транзисторах. Индикатором служил чувствительный микроамперметр. До и после каждого опыта проводили тарировку датчиков температуры в термостате, что сводило погрешность в определении температуры тела к минимуму. Такой термометр позволял производить измерения с точностью $\pm 0.1^{\circ}$. Терморезистор вводился на глубину 1—3 см в спинные мышцы или в кишечную полость через анальное отверстие. Одновременно с помощью другого датчика регистрировали температуру воды у поверхности тела рыбы. Провода от обоих микродатчиков выводили на поплавок и далее к измерительному прибору. После введения в тело инородного предмета рыба, видимо пытаясь избавиться от него, проявляет повышенную двигательную активность. В течение часа ее поведение приходит в норму и ничем не отличается от поведения контрольных рыб: она или стоит неподвижно на месте, или медленно перемещается по аквариуму.

Опыты проводились на 9 половозрелых особях налима — 3 самках и 6 самцах размерами 50—60 см.

Как показали измерения, температура глуболежащих мышц налима превышает на 0.6° , чаще на $0.1-0.3^{\circ}$ температуру окружающей среды, в то время как в подкожных участках она близка или вообще не отличается от температуры воды. Температура полости тела практически одинакова с мышечной.

Сравнение 2 групп рыб, адаптированных в течение нескольких суток к температурам $5-5.5^{\circ}$ и $10-11^{\circ}$ и неадаптированных, показало, что в случае быстрых (0.5 град./мин.) изменений термической среды разность между температурами в глубине тела и на поверхности его в первые 3 мин. достигает $1-5^{\circ}$, уменьшаясь затем до обычной величины — $0.1-0.6^{\circ}$. При постепенном повышении или понижении температуры воды со скоростью 0.04 град./мин. температура тела рыб стабилизировалась через 5—30 мин. после окончания нагрева или охлаждения.

У адаптированных налимов после 2-часового нагревания воды от 5 до 10° постоянная температура тела устанавливалась через 15—30 мин., в то время как у неадаптированных этот период не превышал 15 мин., составляя в среднем 8 мин. Аналогичные результаты получены и при постепенном охлаждении воды с 10 до 5° . Контрольные замеры на мертвых рыбах показали, что температура тела у них следует за температурой окружающей воды как у простых физических предметов, т. е. независимо от того, сколько времени они находились в термостабильных условиях

до начала изменения температуры среды, лишь бы их температура к этому началу была равной температуре среды.

Таким образом, чем продолжительнее период пребывания налима в неизменных термических условиях, тем медленнее стабилизируется температура его тела при повышении или понижении температуры окружающей среды. Подобная инертность, возможно, является проявлением элементов терморегуляции, направленной на смягчение резких температурных изменений среды [1].

Как было показано Дэвисом [4], изменение температуры воды, окружающей голову и жабры карасей, приводит к соответствующим изменениям температуры всего тела рыб. Сходные результаты получены и в опытах с налимом. При кратковременном охлаждении головы в области жабр посредством льда температура тела рыб не изменялась, при длительном — постепенно понижалась, при этом отличие от температуры окружающей среды составляло не более $1-3^{\circ}$. На мертвых особях подобной закономерности не наблюдалось. Следовательно, у налимов кровь, охлажденная в жабрах, проходя по внутренним органам, видимо, вновь нагревается, являясь своего рода смягчающим буфером между температурами тела и среды.

Кратковременные локальные понижения температуры у поверхности кожи оказывали различное воздействие в зависимости от точки приложения. Охлаждение кожи кусочками льда с площадью соприкосновения $2-3\text{ см}^2$ на участке введения датчика вызывало в течение нескольких минут постепенное снижение температуры, но не более чем на $1-3^{\circ}$, в глубоких слоях мускулатуры, в подкожном слое, оно наступало сразу же после приложения льда — почти до нуля. При воздействии льдом в $1-3\text{ см}$ от датчика температура тела изменялась незначительно, при большем удалении — изменений не отмечалось.

Таким образом, температура кишечной полости и мышц у налима повышается по направлению от поверхности в глубину тела, отличаясь не более чем на 0.6° от температуры окружающей среды. В случае предварительной адаптации к термостабильным условиям изменение температуры тела налима при изменении таковой окружающей среды представляет собой более инертный процесс, чем у неадаптированных особей. Кровеносная система налима играет важную роль в теплоотдаче и распределении тепла в теле рыб.

В целом следует отметить, что температура тела налимов — представителей холодолюбивых рыб — полностью определяется термикой среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Пегель В. А., Реморов В. А. О роли внешней среды в формировании и особенностях проявления терморегуляционных реакций у рыб. — В кн.: Обмен веществ и биохимия. М., 1967.

2. Сергеев Р. С. Материалы по биологии налива Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, 1 (4).
3. Carey F. G. Fishes with warm bodies. — Sci. Amer., 1973, 228, 2.
4. Davies R. E. Heat transfer in the gold fish. *Carassius auratus*. — Coepeia, 1955, (3).

Институт биологии
внутренних вод АН СССР

Б. А. Флеров, Л. Н. Лапкина

ИЗБЕГАНИЕ РАСТВОРОВ НЕКОТОРЫХ ТОКСИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ МЕДИЦИНСКОЙ ПИЯВКОЙ

Способность водных беспозвоночных избегать токсические вещества исследуется крайне недостаточно. Цель настоящей работы — выяснить в эксперименте особенности поведения медицинской пиявки (*Hirudo medicinalis*) при переходе в токсические растворы, определить пороги проявления реакции избегания некоторых распространенных токсических веществ (синтетического стирального порошка, фенола, полихлорпинена — ПХП, хлорофоса) и ее зависимость от концентрации растворов.

Реакции избегания исследовались в сосуде размером $600 \times 50 \times 50$ мм с 2 встречными потоками воды. Благодаря одинаковой их скорости (0.5 л/час), а также общему стоку в центре сосуда создавалась четкая граница 2 сред — вода—токсикант. Один из потоков представлял собой слабый раствор метиленового синего (0.00005%) и служил контролем, другой — раствор испытуемого токсиканта. Направление потоков чередовалось для предотвращения выработки у животных условнорефлекторной реакции избегания.

Реакции избегания оценивались по времени пребывания отдельной пиявки в токсической зоне сосуда на протяжении 10-минутного наблюдения. Также учитывалось ее поведение при переходе границы вода—токсикант. Для испытания каждой концентрации бралось не менее 14 пиявок. В контрольных экспериментах вместо растворов токсикантов в сосуд подавалась чистая вода.

Испытывались следующие концентрации токсических веществ: стиральный порошок «Лотос-71» — 0.2—100 мг/л, фенол — 1—200 мг/л, химически чистый ПХП — 0.1—10 мг/л, 80%-й технический хлорофос — 0.1—1 мг/л.

Наблюдая за пиявками в воде, можно выделить 3 основных типа их движений, между которыми имеются градации и переходы.

1. Ползание: вытянув головные сегменты туловища и закрепившись передней присоской, пиявка подтягивает каудальный конец так, что тело ее перемещается лишь в горизонтальной плоскости.

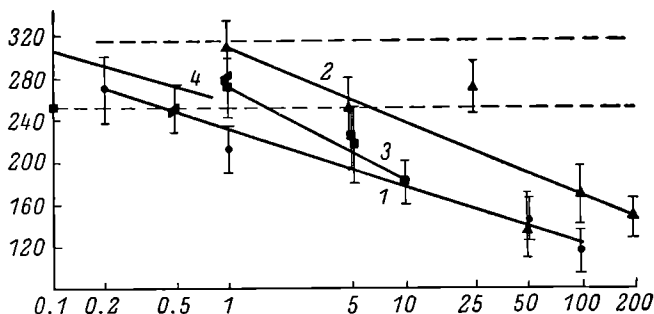
2. Гусеницеподобное движение или «шагание»: животное подтягивает заднюю присоску вплотную к передней, дугообразно изгибая тело в вертикальной плоскости.

3. Плавание или змееподобное движение: осуществляется во всех плоскостях.

В контроле, а также в опытах, где концентрация токсиканта еще низка, поведение пиявок при переходе границы вода—токси-

кант практически не меняется, и животные осуществляют тот тип передвижения, который наблюдался у них в воде. Однако по мере увеличения концентрации токсического вещества характер двигательной активности на границе заметно меняется. Прежде чем пересечь эту границу, пиявки или резко останавливаются на 20—40 сек., или начинают производить поисковые движения, дотрагиваясь головными сегментами до токсического раствора и отворачивая их в сторону, а затем переходят в токсическую зону, изменяя характер перемещения на более быстрый.

При высоких концентрациях наблюдаются четко выраженные реакции избегания: длительные остановки перед границей, разворот и уход в сторону, противоположную токсическому раствору,



Избегание некоторых токсических растворов медицинской пиявкой.

1 — «Лотос-71», 2 — Фенол, 3 — ПХП, 4 — хлорофос. Пунктирная линия ограничивает доверительный интервал колебаний значений в контроле. По оси ординат — среднее время нахождения пиявки в токсических растворах, сек.; по оси абсцисс — концентрация токсических веществ, мг/л (логарифмическая шкала).

продолжительные задержки в чистой воде. Такое поведение свойственно для животных, ползущих или «шагающих» к границе. Плывущие пиявки, как правило, заходят в токсическую зону, но быстро ее покидают. Реже у них наблюдается смена движения на медленное: пиявка в токсическом растворе сжимается и через некоторое время очень медленно начинает ползти. Очевидно, это есть проявление шокового состояния.

Из-за большого разнообразия характера перемещений за основной критерий избегания брались не сами поведенческие реакции, а среднее время нахождения животных в токсической зоне — более объективный показатель.

Максимальное избегание проявлялось в растворах «Лотос-71» (табл. 1). Статистически достоверное отличие от контроля наблюдалось уже при концентрации 1 мг/л (см. рисунок). В этом случае пиявки демонстрировали четко выраженное оборонительное поведение. Растворы фенола избегались, начиная с концентрации 50 мг/л, а растворы ПХП — с 5 мг/л. В последнем случае пове-

Показатели избегания токсических растворов медицинской пиявкой

Концентрация, мг/л	Среднее время нахождения пиявки в токсическом растворе, сек.	Достоверность различия в опыте и контроле		Поведение
		критерий Стьюдента	вероятность	
«Лотос-71»				
0.2	271±34	0.30	> 0.05	Изменялся характер движения Изменялся характер движения, наблюдалось избегание
1	212±22	2.57	0.01	
5	221±29	1.96	0.05	То же
50	145±20	5.41	< 0.001	» »
100	112±22	6.25	< 0.001	Наблюдалась повышенная активность, пиявки быстро уходили из токсической зоны
Фенол				
1	309±26	0.86	> 0.05	Поведение не изменялось Изменился характер движения
5	250±30	0.94	> 0.05	
25	270±25	0.44	> 0.05	То же
50	138±32	4.01	< 0.001	Изменился характер движения, наблюдалось избегание
100	166±31	4.85	< 0.001	То же
200	144±20	5.34	< 0.001	В большинстве случаев наблюдалось избегание
Полихлорпинен				
0.1	252±32	0.85	> 0.05	Поведение не изменялось Изредка наблюдалось избегание, характер движения не изменялся
1	270±31	0.35	> 0.05	
5	216±36	1.99	0.05	То же
10	179±25	3.47	< 0.001	Наблюдалась повышенная двигательная активность, а также избегание
Хлорофос				
0.01	303±19	0.81	> 0.05	Изредка изменялся характер движения
0.1	361±21	2.96	< 0.01	
0.5	251±25	1.08	> 0.05	» »
1	278±17	0.18	> 0.05	Поведение не изменялось
Контроль				
0	283±16	—	—	Поведение не изменялось

дение животных на границе мало изменялось. Хлорофос совсем не избегался, а его раствор 0.1 мг/л оказался для пиявок даже предпочтительным. С увеличением концентрации «Лотос-71», фенола, ПХП избегание усиливалось и обнаруживалась зависимость между концентрацией и эффектом, подчиняющаяся закону Вебера—Фехнера (реакция пропорциональна логарифму концентрации), отмеченная Ишио [3] в реакциях избегания токси- кантов у рыб.

Сравнение концентраций, характеризующих степень токсичности исследуемых веществ, с пороговыми концентрациями, вызывающими реакцию избегания, показало, что четко эта реакция проявляется в стиральном порошке и феноле (табл. 2). Последний избегается также многими водными насекомыми и паукообразными [1]. Наиболее токсичные вещества (пестициды) либо не избегаются пиявкой (хлорофос), либо избегаются (ПХП) при его летальных концентрациях. Это подтверждает мнение [2] о том, что некоторые беспозвоночные (креветки) не избегают таких широко распространенных пестицидов, как ДДТ, малатион, севин и т. д.

По-видимому, не только в эксперименте, но и в природе в созданных пестицидами токсических зонах у пиявок не может осуществляться одна из форм оборонительного поведения — реакция бегства — и животные обречены на гибель. Это лишний раз характеризует пестициды как крайне опасный и коварный вид загрязнений. При фенольном загрязнении, особенно детергентами, уход из токсической зоны осуществляется эффективно.

Т а б л и ц а 2

Токсичность некоторых веществ для медицинской пиявки и их пороговые концентрации, вызывающие реакцию избегания (экспозиция 48 час.)

Токсикант	Концентрация, мг/л			Пороговые концен- трации, вызываю- щие реакцию избегания
	МПК	IC ₅₀	IC ₁₀₀	
«Лотос-71»	150	190	300	1
Фенол	275	290	400	50
ПХП	2.5	5	10	5
Хлорофос	0.05	0.3	0.6	Нет избегания

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алексеев В. А., Флеров Б. А. Реакция избегания токсических растворов фенола у некоторых водных насекомых и паукообразных. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1972, 14.
2. Hansen D. J., Schimmel S. C., Keltner J. M. Jr. Avoidance of pesticides by grass shrimp (*Palaemonetes pugio*). — Bull. Environ. Contam. and Toxicol., 1973, 9, 3.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР

С. С. Зозуля

ОБ ОБРАЗОВАНИИ АГРЕГАЦИЙ У *BYTHOTREPES LONGIMANUS* (LEYDIG)

Неравномерность горизонтального и вертикального распределения организмов зоопланктона отмечена многими исследователями. Даже в небольших водоемах площадью 0.5 га однородные и одновременные ловы могут дать весьма различные результаты [6].

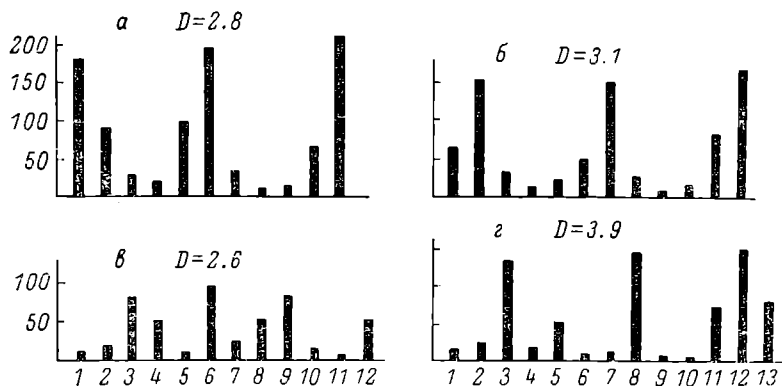
Неравномерность горизонтального распределения зоопланктона вызывается разными причинами, среди которых, по-видимому, большое значение имеют особенности биологии планктонных животных — образ жизни, поведение, взаимоотношение внутри популяций. Так, известна способность *Polyphemus pediculus* образовывать в светлое время суток стаи, которые представляют собой пищевое объединение рачков разного возраста, размера, пола и физиологического состояния, а в период гамогенеза способствуют встрече полов [1, 2]. У бентосных кумовых раков наблюдалось образование брачных роев [7]. Агрегатность в распределении различных организмов зоопланктона показана и другими авторами [4, 5].

С целью выяснения распределения хищной кладоцеры *Bythotrephes longimanus* нами в течение летнего сезона 1974 г. производились сборы на Кубенском озере, Шекснинском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах. Ловы выполнялись ночью в момент максимальной численности рачков у поверхности в период их подъема большой сетью Джудая (входное отверстие 0.2 м²). Сетка буксировалась с лодки на протяжении 20, 15 и 7 м. В течение 30—40 мин. делалось по 11—13 обловов.

Для оценки распределения организмов можно использовать показатель дисперсии $D = \sigma^2/M$, где σ^2 — среднеквадратичное отклонение от средней численности, M — средняя численность. Если $D < 1$, то распределение равномерное и организмы имеют тенденцию к избеганию друг друга и рассеиванию. При $D = 1$ распределение нормальное, при $D > 1$ — агрегатное, т. е. организмы имеют тенденцию к образованию скоплений [3]. При ловах на отрезках 20 м максимальное количество рачков в пробе превышало минимальное всего в 2.5—3 раза, а при ловах на расстоянии 15 м — в 4—5 раз, т. е. результаты обработки сборов

не дали существенной количественной разницы. Показатель дисперсии в первом случае 1.1, во втором 1.6.

При ловах на отрезках 7 м число рачков в разных пробах резко отличалось. Максимальное количество битотрефа в пробах превышало минимальное в 17—31 раз (см. рисунок). Показатель дисперсии для *Bythotrephes longimanus* в различных водоемах в разное время колебался от 2.6 до 3.9. Это позволяет считать, что битотреф имеет тенденцию к образованию поверхностных скоплений в ночное время. Поперечник их равен примерно 5—7 м. Агрегации занимают площадь порядка 25—35 м², и численность



Число экземпляров битотрефа в пробах (лов сетью Джудая на расстоянии 7 м).

а — Рыбинское водохранилище, 18 VII; б — Кубенское озеро, 11 VIII; в — Шекснинское водохранилище, 16 VIII; г — Горьковское водохранилище, 10 IX. D — коэффициент дисперсии. По оси ординат — количество рачков в улове сетки, экз.; по оси абсцисс — порядковый номер пробы.

рачков в них достигает нескольких тысяч. Промежутки между соседними скоплениями составляют 20—25 м.

Для выяснения причин, вызывающих образование поверхностных скоплений битотрефа в ночное время, при обработке материала в каждой пробе рачки разбивались по группам в соответствии с возрастом и стадией зрелости их зародышей [8]. В состав поверхностных скоплений битотрефа входят рачки разного возраста, размера, пола и физиологического состояния. Было выделено 4 группы: новорожденные, молодь, взрослые партеногенетические самки и гамогенетические самки и самцы.

Можно считать, что ловы с максимальным количеством рачков были в скоплениях, со средней численностью — на их периферии, с минимальным количеством — между скоплениями.

Во всех обследованных водоемах минимальный процент новорожденных отмечен в агрегациях, а максимальный между ними.

	Рыбинское водохрани- лище (18 VII)	Шекснин- ское водо- хранилище (16 VIII)	Кубенское озеро (11 VIII)	Горьковское водохрани- лище (10 IX)
Центр	28.3	3.0	5.6	21.6
Периферия	34.9	6.8	9.1	22.5
Места разрывов..	42.1	13.5	11.4	34.8

Молодь битотрефа (в возрасте не менее суток) распределяется равномерно, и процент ее в скоплениях и промежутках примерно одинаков.

Микрораспределение взрослых партеногенетических самок, по-видимому, зависит от стадии зрелости вынашиваемых эмбрионов. Самки с яйцами и развивающимися эмбрионами наиболее многочисленны в агрегациях, а самки со зрелыми зародышами — между ними и на их периферии. По-видимому, отрождение молоди партеногенетическими самками происходит на окраинах скоплений и между ними. Можно предположить, что смысл этого заключается в охране новорожденных, поедаемых взрослыми.

В зависимости от структуры популяции битотрефа меняется коэффициент дисперсии. В период партеногенеза при различной численности он равен 2.6—2.8, а с переходом популяции к гамогенезу достигает 3.9. Очевидно, с появлением гамогенетических особей в значительных количествах скопления уплотняются и расстояния между ними увеличиваются. Гамогенетические особи наиболее многочисленны (%) в агрегациях.

	Рыбинское водохрани- лище (18 VII)	Шекснин- ское водо- хранилище (16 VIII)	Кубенское озеро (11 VIII)	Горьковское водохрани- лище (10 IX)
Центр	5.9	6.9	17.0	38.2
Периферия	3.1	3.3	7.3	24.6
Места разрывов..	0.8	2.4	2.7	7.7

Очевидно, это облегчает самцам отыскивание неоплодотворенных гамогенетических самок, число которых невелико.

Ночные скопления битотрефа состоят в основном из взрослых особей. По всей вероятности, в течение всего партеногенетического периода поверхностные агрегации представляют собой прежде всего пищевые объединения — стаи хищников, охотящихся за добычей. С переходом к гамогенезу образование более плотной стаи способствует встрече полов, что типично для периодов размножения многих водных и наземных беспозвоночных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Б у т о р и н а Л. Г. О причинах образования стай у *Polyphemus pediculus* (L.). — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1969, 3.
2. Б у т о р и н а Л. Г. Некоторые особенности поведения *Polyphemus pediculus* (L.). — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1972, 16.

3. В а й н ш т е й н Б. А. О статистической достоверности количественных учетов пресноводных беспозвоночных. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1969, 3.
4. В ь ю ш к о в а В. П. К вопросу об агрегатности распределения организмов зоопланктона Волгоградского водохранилища. — Матер. I Всесоюзн. симп. по поведению водных беспозвоночных. Борок, 1972.
5. Л у ф е р о в В. П. Агрегатность распределения некоторых ракообразных в Шекснинском водохранилище. — Матер. II съезда ВГБО. Кпшинев, 1970.
6. М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. К методике количественного учета фауны в мелких водоемах. — Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, 1955, 2.
7. М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.—Л., 1960.
8. Р и в ь е р И. К. Материалы по размножению хищных *Cladocera* (*Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*) в Рыбинском водохранилище. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, 22 (25).

Институт биологии
внутренних вод АН СССР

Л. К. М а л и н и н, М. М. С м е т а н и н

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ЭВМ ПРИ АНАЛИЗЕ РАБОТЫ НИЖНЕ-ТУЛОМСКОГО РЫБОХОДА

Известно, что поведение рыб в приплотинных зонах гидротехнических сооружений в значительной степени зависит от гидрологических условий данного участка, которые в свою очередь во многих случаях определяются режимом работы самого сооружения.

Поведение семги в нижнем бьефе Нижне-Тулумской ГЭС не составляет исключения. Как показали телеметрические наблюдения [2], семга в приплотинную зону нижнего бьефа этой ГЭС подходит в потоке воды, идущем от работающих агрегатов, но после ряда безуспешных попыток пройти в верхний бьеф утомленная рыба скатывается вниз или переходит в более спокойные участки приплотинной зоны, расположенные против неработающих агрегатов. Если остановлен крайний к рыбоходу агрегат, то, не сумев пройти в верхний бьеф, семга выходит на участок, прилегающий к рыбоходу, что увеличивает вероятность ее прохода, тем более что в этом случае привлекающая струя просматривается значительно дальше, чем при его работе. Визуальный подсчет рыбы, заходящей в рыбоход, показал, что при остановке именно этого агрегата наблюдается повышение прохода рыб в верхний бьеф [1]. Таким образом, непосредственные наблюдения за заходом семги в рыбоход при различных режимах работы ГЭС позволяют выявить наиболее оптимальный режим.

На основании 5-летних данных работы рыбохода нами была сделана попытка выявить статистическим путем степень влияния работы Нижне-Туломской ГЭС на заход семги. Эта задача в значительной степени осложняется тем, что подсчет рыб в рыбоходе производится не на входе его, а при выходе в верхний бьеф, т. е. производится подсчет рыбы, уже прошедшей рыбоход. Время прохождения рыб по нему, как показывают наблюдения, варьирует в весьма широких пределах — от нескольких часов до нескольких суток. Поэтому при изучении связи между количеством рыбы, зашедшей в течение суток в ловушку рыбохода (1-й ряд), и энергией, вырабатываемой отдельными агрегатами за сутки (2—5-й ряды), а также общесуточным сбросом воды через все агрегаты (6-й ряд) был сделан сдвиг на 0, 1, 2, 3 суток.

Обработка данных велась с помощью ЭВМ «Наири». Вычислена взаимная корреляция между первым и остальными рядами по формуле

$$K_{x_i y_i} = \frac{\sum_{i=1}^{n-\tau} (x_i - m_x)(y_{i+\tau} - m_y)}{\sigma_x \sigma_y (n - \tau)},$$

где $K_{x_i y_i}$ — коэффициент взаимной корреляции между рядами x_i и y_i , n — число членов ряда (90—120), τ — сдвиг между рядами, равный 0, 1, 2, 3 суткам, m_x и m_y — математические ожидания анализируемых рядов, которые вычисляются следующим образом:

$$m_x = \frac{1}{n - \tau} \sum_{i=1}^{n-\tau} x_i; \quad m_y = \frac{1}{n - \tau} \sum_{i=1}^{n-\tau} y_{i+\tau}.$$

σ_x , σ_y — среднеквадратические отклонения исследуемых рядов, равные соответственно:

$$\sigma_x = \sqrt{\frac{1}{n - \tau} \sum_{i=1}^{n-\tau} (x_i - m_x)^2}; \quad \sigma_y = \sqrt{\frac{1}{n - \tau} \sum_{i=1}^{n-\tau} (y_{i+\tau} - m_y)^2}.$$

В качестве примера представлены результаты вычисления взаимной корреляции между числом рыб, зашедших в ловушку, и суточными энергиями 4 агрегатов (K_{12} — K_{15}), а также общим сбросом воды (K_{16}) для 1968 г.

Сдвиг	K_{12}	K_{13}	K_{14}	K_{15}	K_{16}
0	−0.40	−0.20	−0.24	−0.42	−0.42
1	−0.31	−0.22	−0.46	−0.41	−0.41
2	−0.33	−0.27	−0.16	−0.40	−0.46
3	−0.24	−0.34	−0.20	−0.45	−0.46

Видно, что в большинстве случаев имеется небольшая, но достоверная связь между количеством прошедшей рыбоход семги и работой отдельных агрегатов ГЭС, количеством рыбы и общесуточным объемом сброса воды при стандартном значении критерия Стьюдента, равного 0.27 для порога вероятности безошибочных прогнозов 0.99 ($n=90$).

Все показатели связи имеют отрицательный знак. В связи с этим при существующих режимах работы ГЭС увеличение объема сброса воды через любой из агрегатов вызывает в среднем уменьшение числа рыб, заходящих в рыбоход и наоборот. Смысл этой связи, на наш взгляд, объясняется тем, что увеличение сброса воды через любой агрегат приводит к увеличению скорости потока, т. е. семге труднее сопротивляться встречному потоку, и поэтому больший ее процент скатывается вниз. Особенно это заметно при одновременной работе всех агрегатов. С уменьшением количества рыб, находящихся под плотиной, уменьшается и вероятность захода рыб в рыбоход, который находится непосредственно в приплотинной зоне. В вышеприведенных вычислениях учитывались только абсолютные показатели захода рыб. Различий между влиянием работы отдельных агрегатов ГЭС на количество рыбы, заходящей в ловушку, не обнаруживается. Далее сделана попытка проведения статистической обработки данных с учетом неравномерности подхода рыб под плотину, т. е. с выделением относительного показателя захода рыб.

В распределении числа рыб, зашедших в ловушку $X(t)$, можно выделить 2 компоненты

$$X(t) = X_1(t) + X_2(t).$$

Первая компонента — $X_1(t)$ — отражает общую тенденцию изменения количества заходов рыб в ловушку за время нерестовой миграции и вычисляется путем скользящего осреднения многолетних данных работы рыбохода. Безусловно, что величина $X_1(t)$ обусловлена численностью рыб, находящихся под плотиной, и в значительной степени отражает это распределение. Вторая компонента — $X_2(t)$ — характеризует отклонение от общей тенденции и зависит от различных факторов, в том числе и от режима работы ГЭС. Она служит относительным показателем влияния этих факторов и не зависит от численности рыб, находящихся под плотиной. Для анализа статистической связи второй компоненты с режимом работы ГЭС рассчитывалась множественная корреляция по формуле:

$$R = \sqrt{1 - \frac{\omega}{\omega_{11}}},$$

где R — множественный коэффициент, ω — определитель матрицы парных коэффициентов корреляции, ω_{11} — минор $n-1$ порядка.

Величина множественного корреляционного коэффициента всегда заключена между 0 и 1. Если исследуемая величина не находится в линейной корреляционной связи с учитываемыми факторами или эта связь мала, то значение R равно нулю или близко к нему. Если же эта величина находится в сильной корреляционной зависимости с учитываемыми факторами, то значение R близко к 1.

В нашем случае множественный корреляционный коэффициент — мера тесноты связи нерегулярной компоненты числа рыб, зашедших в рыбоход, с режимом работы турбин, т. е. его значение определяет влияние режима ГЭС. В большинстве случаев он достаточно велик ($R > 0.77$). Это говорит о том, что режим работы ГЭС оказывает наиболее значительное влияние на заход

рыб в рыбоход по сравнению с другими факторами, например с облачностью, температурой и т. д.

Таким образом, заход рыбы в рыбопропускное сооружение в значительной степени определяется режимом работы агрегатов ГЭС, и для анализа этой зависимости большую роль может сыграть статистический подход к решению данного вопроса. Этот метод будет более эффективным, если подсчет рыбы производить сразу же после ее захода в рыбоход. Он позволяет также установить наиболее оптимальный режим работы агрегатов не путем специального изменения их работы, что в практике не всегда осуществимо, а на основе уже существующего режима ГЭС.

ЛИТЕРАТУРА

1. Павлов Д. С., Пахорук А. М. Биологический анализ работы Нижне-Туломского рыбохода. — Тез. докл. Всесоюз. симп. «Биол. основы управления поведением рыб в связи с рыбозащитными и рыбопропускными сооружениями». М., 1971.
2. Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Гайдук В. В., Сметанин М. М. Закономерности прохождения мигрирующими производителями типичных участков реки, нижнего бьефа плотин и водохранилищ. — Тез. докл. Всесоюз. симп. «Биол. основы управления поведением рыб в связи с рыбозащитными и рыбопропускными сооружениями». М., 1971 г.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР

И. А. Михайлова, М. Л. Шик

МЕТОДИКА ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ОТНОШЕНИЯ РЫБ К ПОТОКУ ВОДЫ

Описываемая методика разработана для выяснения 2 вопросов: предпочитают ли рыбы данного вида поток воды пребыванию в стоячей воде и может ли включение потока воды служить подкреплением определенного действия, подобно пищевому и другим известным видам подкрепления.

Установка, сделанная в механической и радиоэлектронной мастерских МГУ, состоит из проточного аквариума, ток воды в замкнутом кольце которого создается винтом, приводимым в движение электромотором, и блока управления. Проточный аквариум (см. рисунок) и центральная камера в основании представляют собой прямоугольники. Между стенками центральной камеры и наружными стенками аквариума образуется замкнутое кольцо. Ток воды создается в замкнутом кольце по часовой стрелке. Внешним углом центральной камеры и внутренним углом аквариума придана овальная форма для ослабления завихрений в токе воды. Общая съемная крышка снабжена резиновыми прокладками. Конструкция выполнена из органического стекла толщиной 10 мм. Часть замкнутого кольца выделена ограждающими сетками из нержавеющей стали и образует рабочую зону (РЗ). Г-образная вертикальная прозрачная перегородка разделяет переднюю часть РЗ в продольном направлении на 2 половины и закрывает половину передней сетки. Та-

ким образом, во время работы мотора ток воды идет через одну половину передней части РЗ — коридор (К) — и отсутствует в другой половине — укрытии (У). В задней части РЗ перегородки нет, и через нее рыба может переходить из К в У и обратно. Трехлопастной винт из нержавеющей стали укреплен на оси, проведенной через герметизированный подшипник в стенке аквариума. Ось винта соединена резиновой муфтой с валом электромотора переменного тока. С помощью автотрансформатора можно менять число оборотов мотора и тем самым устанавливать скорость потока воды. Мы использовали мотор МД 1306 от бормашины. Линейная скорость потока воды, при которой велась работа, составляла 10 см/сек.

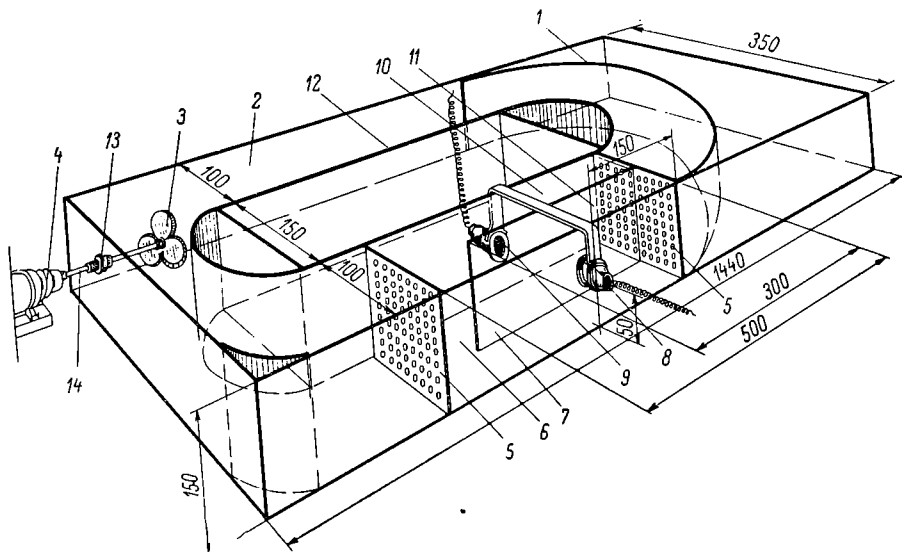


Схема проточного аквариума.

1 — наружная стенка замкнутого кольца, 2 — замкнутое кольцо, 3 — винт, 4 — электромотор, 5 — ограждающие сетки, 6 — рабочая зона, 7 — Г-образная перегородка, 8 — фотосопротивление, 9 — осветитель, 10 — укрытие, 11 — коридор, 12 — центральная камера, 13 — подшипник, 14 — резиновая муфта. Размеры установки указаны в мм.

На наружной стенке РЗ в 15 см от передней сетки и в 5 см от дна аквариума расположено фотосопротивление ФСР-1, а строго напротив него, на внутренней стенке РЗ, — осветитель (лампочка накаливания 0.15 А, 2.5 W) с диафрагмой и фокусирующей линзой. Рыба может пересекать луч, падающий из осветителя на фотосопротивление, находясь в К или в У. В обоих случаях прерывание луча света служит сигналом, по которому блок управления включает мотор на установленное экспериментатором время (от 1 до 20 сек., в проведенных опытах — на 3 сек.).

Установка может быть использована для изучения предпочтения потока воды пребыванию в стоячей воде в 2 режимах — пассивного и активного выбора. В активном режиме животное само включает поток воды, пересекая луч, падающий на фотосопротивление. Мотор включается при пересечении луча независимо от того, где рыба это сделала — в К или в У, но ток воды возникает только в К. Поэтому отношение числа пересечений, сделанных в К или в У за время опыта, может служить показателем предпочтения потока воды пребыванию в стоячей воде. Работа установки в этом режиме была испытана в сентябре на сеголетках леща (*Abramis brama*) длиной 5—7 см в Институте биологии внутренних вод АН СССР.

Лещей содержали в 300-литровом аквариуме. На протяжении всей серии опытов (7—12 дней) их не кормили. Температура воды в жилом аквариуме была 18—20°, а в проточном аквариуме 20—22°. Метили рыб, обрезая им часть плавника.

Для проведения опыта животное переносили из жилого аквариума в РЗ проточного аквариума и включали осветитель. Рыбе предоставляли время на «освоение», т. е. ждали, пока пройдет период неподвижности и рыба начнет спокойно плавать по всем отделениям РЗ. В первом опыте после периода «освоения» экспериментатор включал ток воды на 3 сек. (не более 3 раз), когда рыба находилась в задней части РЗ. Во втором и последующих опытах включение мотора производилось только самими животными. Учет числа пересечений луча начинали, когда рыба из задней части РЗ входила в К или в У и в первый раз прерывала луч света. Повторное включение происходило, если рыба пересекала луч через 3 сек. после предыдущего пересечения независимо от того, «входила она в луч» заново или оставалась в нем во время работы мотора или позже. Ежеминутно учитывали число переходов луча в К и в У по отдельности.

С каждой рыбой ставили обычно один опыт в день. Продолжительность опыта составляла 30 мин. Менее 6 опытов с одной рыбой сделано только в тех случаях, когда рыба заболела. Обычно заболевание обнаруживал по появлению язв и резкому снижению общей двигательной активности. Предварительные опыты проведены на молоди леща (см. таблицу).

Число включений мотора за последовательные 6-минутные интервалы опыта

№ опыта	Коридор						Укрытие					
	1	2	3	4	5	Σ	1	2	3	4	5	Σ
1	0	26	20	9	21	76	12	3	0	0	0	15
2	3	4	6	14	5	32	1	0	0	0	6	7
3	6	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0
4	10	12	44	24	15	105	0	0	0	0	1	1
5	3	6	8	13	7	37	4	0	0	0	0	4
6	3	5	0	13	7	28	3	1	2	0	0	6
Среднее	4.2	8.8	13	12.2	9.2	47.3	3.3	0.7	0.3	0	1.2	5.5

За 30 мин. опыта число пересечений луча лещом в коридоре в среднем составило 47, а в укрытии 6. В потоке воды рыба находилась 3 сек. $\times 47 = 141$ сек. за 1800 сек. опыта, т. е. примерно $\frac{1}{12}$ часть всего опыта. Следует отметить, что как общее число, так и число пересечений в К и в У сильно варьировало от опыта к опыту. Но независимо от этого в каждом опыте число переходов луча в К было больше, чем в У.

Обычно в опытах, особенно в первых, предпочтение К по отношению к У в первые минуты было слабее, чем в последующие. Так, один лещ в среднем делал за первые 6 мин. опыта 4.2 пересечения в К и 3.3 — в У, а в следующие 6 мин. — 8.8 и 0.7 соответственно.

Таким образом, попадание в поток воды может служить достаточным подкреплением для выработки двигательного условного рефлекса.

Московский университет
Межфакультетская лаборатория
математических методов в биологии

От редактора	3
------------------------	---

ИНФОРМАЦИИ

В новом экспериментальном корпусе (А. Г. Поддубный)	5
Радиотелеметрия в пхтиологических исследованиях (В. К. Голованов, Л. К. Малинин)	8
Координационное совещание по проблеме рыбопропускных сооружений речных гидроузлов (А. Г. Поддубный, Л. К. Малинин)	10

СООБЩЕНИЯ

А. М. С в и р с к и й, Л. К. М а л и н и н, В. И. О в ч и н н и к о в. О суточном ритме двигательной активности окуня	12
В. В. Л а п к и н, К. Н. З а й ц е в. Реакция рыб на электрическое поле различной частоты	14
В. В. Л а п к и н, Л. К. М а л и н и н, В. Ю. А м п е л о н с к и й. О видовых и индивидуальных различиях реакций рыб в постоянном электрическом поле	17
Л. К. М а л и н и н, В. В. Л а п к и н, Г. И. Р у к а в и ц ы н. Чувствительность неэлектрических рыб к постоянным электрическим полям	19
С. М. К а ш и н, Г. Н. О р л о в с к и й. Электрическая активность красных и белых мышц карпа во время плавания	22
А. М. П а х о р у к о в. О покатной миграции молоди рыб в р. Ильдъ Д. С. П а в л о в, Л. К. М а л и н и н, А. Н. Ч е р н о у с о в. Индивидуальные различия плавательной способности карпа и влияние на нее голодания	23
С. М. К а ш и н, Л. К. М а л и н и н, Г. Н. О р л о в с к и й. О скорости движения хищника и жертвы во время броска	26
Д. В. Р а д а к о в, А. А. Д а р к о в. О различиях в поведении стай рыб в зоне действия моделей хищника и трала	29
Т. С. Л е щ е в а. О возможности опосредованного обучения рыб в группе	32
Т. С. Л е щ е в а. Некоторые стороны образования оборонительных реакций у молоди рыб в стае	35
А. Г. П о д д у б н ы й, В. К. Г о л о в а н о в, В. В. Л а п к и н. Поведение рыб в термоградиентных условиях в зависимости от сезона года	38
В. В. Л а п к и н, Г. Н. С о б о л е в. Распределение молоди леща в термоградиентной среде	41
А. Г. П о д д у б н ы й, В. К. Г о л о в а н о в, Л. К. М а л и н и н. О температуре тела налима	44
Б. А. Ф л е р о в, Л. Н. Л а п к и н а. Избегание растворов некоторых токсических веществ медицинской пиявкой	45
С. С. З о з у л я. Об образовании агрегаций у <i>Bythotrephes longimanus</i> (Leydig)	48
Л. К. М а л и н и н, М. М. С м е т а н и н. Опыт применения ЭВМ при анализе работы Нижне-Тулomsкого рыбохода	52
И. А. М и х а й л о в а, М. Л. Ш и к. Методика для исследования отношения рыб к потоку воды	55
	58

Of éditor	3
I N F O R M A T I O N S	
On the new experimental building (<i>A. G. Poddubnyi</i>)	5
Radiotelemetry in ichtiological investigations (<i>V. K. Golovanov, L. K. Malinin</i>)	8
Coordination conference on the problem fish passes in hydrotechnical structures (<i>A. G. Poddubnyi, L. K. Malinin</i>)	10
A R T I C L E S	
A. M. Svirskiy, L. K. Malinin, V. I. Ovchinnikov. On the daily rithm of motor activity in perch	12
V. V. Lapkin, K. N. Zaitsev. Reaction of fishes to electric fields of various frequencies	14
V. V. Lapkin, L. K. Malinin, V. Yu. Ampelonskiy. On specific and individual differences in reaction of fishes to a static electric field	17
L. K. Malinin, V. V. Lapkin, G. I. Rukavitsin. Sensitivity of nonelectric fishes to static electric fields	19
S. M. Kashin, Y. N. Orlovskiy. Electric activity of red and white muscules of carp during swimming	22
A. M. Pakhorukov. On downstream migrations of immature fishes in the Ild river	23
D. S. Pavlov, L. K. Malinin, A. N. Chernousov. The influence of famine on swimming ability of carp and its individual differences	26
S. M. Kashin, L. K. Malinin, G. N. Orlovskiy. On the movement speed of predator and prey during a rush	29
D. V. Radakov, A. A. Darkov. On the differences in behaviour of fish shoals in the zone of action of prey and trawl models.	32
T. S. Lesheva. On the possibility of fish training in a group	35
T. S. Lesheva. Some aspects of formation of defensive reactions in young fishes in a shoal	38
A. G. Poddubnyi, V. K. Golovanov, V. V. Lapkin. Fish behaviour under thermogradient conditions depending upon the season	41
V. V. Lapkin, G. N. Sobolev. Distribution of the youngs of bream in a thermogradient medium	44
A. G. Poddubnyi, V. K. Golovanov, L. K. Malinin. On the temperature of burbot body	45
B. A. Flerov, L. N. Lapkina. Avoidance reaction to some toxic substances in medicinal leech	48
S. S. Zozulya. On aggregation formation in <i>Bythotrephes longimanus</i> (Leydig)	52
L. K. Malinin, M. M. Smetanin. The experience of computer application for analyzing the work of the Nizhne-Tulomskaya fish pass	55
I. A. Mikhailova, M. L. Shik. Methods for investigation of relation of fishes to water flow	58

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

Информационный бюллетень № 30

*Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР*

Редактор издательства Л. М. Маковская
Технический редактор Е. В. Кирилина
Корректор Л. Б. Наместникова

Сдано в набор 10/II 1976 г. Подписано к печати
21/VI 1976 г. Формат бумаги $60 \times 90^{1/16}$. Бумага № 2.
Печ. л. 4=4 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 4.43.
Изд. № 6322. Тип. зак. № 937. М-14948. Тираж 900.
Цена 30 коп.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

**ПРИНИМАЮТСЯ ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАКАЗЫ
НА ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ
ВНУТРЕННИХ ВОД АН СССР:**

Т. 33 (36). Гидробиология мелководий верхневолжских водохранилищ. (Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского). Ориентировочная цена — 1 руб.

Т. 34 (37). Биология и систематика пресноводных беспозвоночных. (Под ред. Б. А. Вайнштейна). Ориентировочная цена — 1 руб.

**ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ И ВЫСЫЛАЮТСЯ
НАЛОЖЕННЫМ ПЛАТЕЖОМ:**

Бюллетень Института биологии водохранилищ АН СССР. Вып. 1—13 (1958—1962 гг.). Цена комплекта 2 руб. 09 коп.

Биология внутренних вод. Информ. бюлл. Вып. 6—30 (1970—1976 гг.). Цена выпуска от 27 до 39 коп.

*Список имеющихся в продаже книг
высылается по первому требованию*

ЗАКАЗЫ НАПРАВЛЯТЬ ПО АДРЕСУ:

**152742, пос. Борок Некоузского р-на Ярославской обл.
Институт биологии внутренних вод АН СССР.
Научная библиотека.**