

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В. ЛОМОНОСОВА
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
им. А.Н. СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

А.О. Касумян, Д.С. Павлов

СТАЙНОЕ ПОВЕДЕНИЕ РЫБ



Товарищество научных изданий КМК

Москва ♦ 2018

А.О. Касумян, Д.С. Павлов. Стайное поведение рыб. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2018. 274 с.

Книга представляет собой анализ современного состояния исследований стайного поведения рыб, его основных закономерностей и механизмов. Рассмотрено распространение стайного образа жизни, форма, численность и плотность стай, их размерный и видовой состав и непостоянство, внутренняя структура, пространственные предпочтения особей, их эквипотенциальность и лидерство, энергетика стайного плавания, передача сигнальной информации и реализация согласованного и скоординированного поведенческого ответа стаи. Большое внимание уделено сенсорным основам стайного поведения, его суточной динамике, образованию и дезинтеграции стай, влиянию факторов среды и физиологического статуса рыб на проявление стайных реакций, особенностям стай молодежи. На многочисленных примерах показано значение стайного образа жизни в защитном, пищевом и миграционном поведении рыб. Впервые рассмотрена континуальность проявления рыбами различных форм стайности, а также возникновение и эволюционные преобразования стайного поведения. Перечислены основные нерешенные проблемы и перспективные направления дальнейших исследований, возможное практическое применение результатов этих работ.

Книга предназначена для широкого круга зоологов и специалистов в области поведения и экологии животных, может быть использована студентами и аспирантами биологических факультетов высших учебных заведений в качестве пособия.

На передней обложке – стая тропических султанок Mullidae.

На задней обложке – смешанная стая кашмирского луциана *Lutjanus kasmira* (Lutjanidae) и желтополосого зубатого пентапода *Gnathodentex aureolineatus* (Lethrinidae) (Фото О.В. Савинкина)

*Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда
фундаментальных исследований, проект №18-14-00004*



Издание РФФИ не подлежит продаже

ISBN 978-5-907099-12-8

© МГУ им. М.В. Ломоносова, 2018.
© Касумян А.О., Павлов Д.С., 2018.
© ИПЭЭ РАН, 2018.
© ООО “КМК”, издание, 2018.

*Посвящается
Дмитрию Викторовичу Радакову –
исследователю, внесшему
выдающийся вклад в познание
стайного поведения рыб*

Содержание

1. ВВЕДЕНИЕ	6
2. ТЕРМИНЫ И ПОНЯТИЯ: СКОПЛЕНИЕ, АГРЕГАЦИЯ, ГРУППА, СТАЯ, КОСЯК	12
3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ СТАЙНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ СРЕДИ РЫБ ...	19
4. РАЗМЕРЫ, ФОРМА И ЧИСЛЕННОСТЬ СТАЙ	24
4.1. Размеры стай	24
4.2. Форма стай	26
4.3. Число рыб в стаях	32
5. СОСТАВ СТАЙ	35
5.1. Размерный состав	35
5.2. Видовой состав	37
6. ВНУТРЕННЯЯ СТРУКТУРА СТАЙ	42
6.1. Расположение рыб в стаях	42
6.2. Плотность стай	47
6.3. Внутрисканые группировки	51
6.4. Пространственные предпочтения рыб в стаях	53
7. СЕНСОРНЫЕ ОСНОВЫ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ	56
7.1. Зрение	56
7.2. Другие сенсорные системы	58
8. ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ЭНДОКРИННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ	64
9. СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ	67
10. НЕПОСТОЯНСТВО СОСТАВА СТАЙ	74
11. МЕХАНИЗМЫ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ	78
11.1. Взаимное привлечение рыб друг к другу	78
11.2. Имитационное поведение	86
11.3. Оптомоторная реакция	88
11.4. Внутрисканые взаимодействия	89
12. ОКРАСКА СТАЙНЫХ РЫБ И ЕЕ СИГНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ	93
13. ЭКВИПОТЕНЦИАЛЬНОСТЬ И ЛИДЕРСТВО В СТАЯХ	100
14. НАДРОГАНИЗМЕННЫЕ (ЭМЕРДЖЕНТНЫЕ) СВОЙСТВА СТАИ ...	107

15. ЗНАЧЕНИЕ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ	114
15.1. Гидродинамические и энергетические преимущества плавания в стае	114
15.2. Защитная функция стаи	122
15.2.1. Защитные поведенческие адаптации стайных рыб	124
15.2.2. Уязвимость стайных рыб для хищников	136
15.2.3. Защитное поведение стаи и освещенность	149
15.3. Стайное поведение и питание	154
15.4. Стайный образ жизни и миграционное поведение	163
15.5. Условнорефлекторный фонд стаи	166
15.6. Уязвимость стайных рыб для паразитов	167
16. ФОРМИРОВАНИЕ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ .	168
16.1. Возраст перехода к стайному образу жизни	168
16.2. Размерная и видовая неоднородность стай молоди	176
17. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ	183
17.1. Абиотические факторы	183
17.2. Биотические факторы	185
17.3. Загрязняющие вещества и другие антропогенные воздействия	192
18. КОНТИНУАЛЬНОСТЬ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ	194
19. ЭВОЛЮЦИЯ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ	197
20. ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ	211
21. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	215
22. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	221
Приложение. Названия рыб, упоминаемых в тексте	261

1. ВВЕДЕНИЕ

Разнообразные контакты и взаимодействия между отдельными индивидуумами одного и того же вида, реализуемые в группах и сообществах преимущественно в виде различных поведенческих реакций, в совокупности формируют **социальное поведение**. Социальное поведение представляет собой масштабное явление, оно присуще представителям различных групп живых существ, начиная от микроорганизмов и простейших и заканчивая позвоночными животными и человеком (Wilson, 1975). Проявления социальных контактов животными в разных ситуациях, их особенности и механизмы, включая молекулярно-генетические, лежащие в основе социального поведения, пути эволюционного формирования биосоциальности – эти и другие аспекты социального поведения активно разрабатываются уже многие годы и продолжают привлекать внимание большого числа исследователей (см. например, Allee, 1931; Eibl-Eibesfeldt, 1970; Мантейфель, 1987; Тинберген, 1993; Székely et al., 2010; Кропоткин, 2011; Панов, 2011a, 2011b; Bourke, 2011; LeBoeuf et al., 2013; Herbert-Read, 2016; Kronauer, Levine, 2017; Баскин, 2017 и мн. др.).

Многие рыбы практически всю жизнь или большую ее часть проводят в составе разнообразных объединений. Такие объединения могут распадаться через несколько минут или часов после формирования и затем вновь образовываться уже в новом составе. В некоторых случаях они остаются стабильными на протяжении более длительного времени – дней, недель и даже месяцев. Внутренняя организация и форма взаимоотношений между членами объединений крайне разнообразны и зависят от видовой принадлежности рыб, их образа жизни, возраста, мотивационного состояния и физиологического статуса, от многих внешних факторов и причин, обуславливающих их существование. Все это объясняет сложность социального поведения, его комплексность и многообразие форм проявления, отражающие особенности биологии вида, коллективную стратегию использования пространства, пищевых и иных ресурсов, защиты, репродукции, миграций.

Стайное поведение принадлежит к наиболее распространенным среди рыб формам социального поведения. Рыбы многих видов объединяются в **стаи** – высокоинтегрированные надорганизменные системы, которые по размерам и численности могут быть самыми крупными агрегациями, известными для животных. Находясь в стаях, рыбы проявляют поведение, качественно отличающееся от поведения отдельных индивидуумов при изолированном содержании. Их двигательные реакции характеризуются необычайно тесной скоординированностью, а поведение особей,

входящих в стаю, отличается высокой взаимосвязью и взаимообусловленностью. Биологическое значение этой формы поведения чрезвычайно велико и имеет непосредственное отношение к реализации рыбами разнообразных жизненных функций.

Стаи рыб, в которых все особи имеют единую ориентацию и проявляют высокую согласованность действий, как правило, легко выявить. Вместе с тем, стайность как биологическое явление характеризуется высокой лабильностью и пластичностью. В силу этого внешние проявления стайного образа жизни, его значение и особенности могут существенно различаться не только у разных видов рыб, но и у представителей одного и того же вида, имеющих разные возраст и размеры тела, отличающихся по физиологическому состоянию, занятых отправлением различных жизненных функций (питание, отдых) и т.п. Стайное поведение в большой степени зависит также и от внешних факторов – освещенности, наличия течений, присутствия хищников, от типа биотопа. Все это позволяет утверждать о существовании определенной совокупности форм стайного поведения, сменяющих одна другую в зависимости от изменения возраста и состояния рыб или в связи со сменой ими биотопа и вида деятельности, изменения условий существования и многого другого.

Стайное поведение рыб всегда привлекало большое внимание натуралистов и исследователей. Специальные работы в этой области выполнены еще в первой половине и в середине 20 века и связаны с такими именами как А.Е. Parr, С.М. Breder, Д.В. Радаков, Е. Shaw, J.R. Hunter, М.Н.А. Keenleyside. В последствии исследования стайного поведения становятся все более регулярными и основываются не только и не столько на наблюдениях за поведением рыб в природе, сколько на использовании разнообразных экспериментальных подходов и методов. Со второй половины XX века в мире ежегодно публикуется большое число статей, содержащих результаты экспериментальных исследований и полевых наблюдений за стайным поведением рыб. В последние годы подобных работ становится меньше, но усиливается интерес к выяснению различных деталей и особенностей проявлений стайного и группового поведения и тех механизмов, которые лежат в основе взаимодействия между особями, обеспечивают образование и существование стай и приобретение ими новых эмерджентных качеств, отсутствующих у составляющих их индивидуумов. Среди зарубежных ученых, внесших значительный вклад в изучение базовых механизмов стайного поведения рыб в последние годы, хотелось бы отметить Т.Т. Pitcher, J.K. Parrish, B.L. Partridge, А.Е. Magurran, J. Krause, J.-G.J. Godin, А.Т.Т. Ward, S. Marras, P. Domenici, E. Ranta, N. Peuhkuri, J.E. Herbert-Read, O.A. Misund, K.L. Middlemiss и др.



Радаков Дмитрий Викторович
(1916–1977)

Изучение стайного поведения рыб долгое время было приоритетным и для многих ихтиологов в нашей стране. Эти исследования в России были инициированы важными практическими задачами, имеющими отношение к разведке промысловых скоплений рыб и повышению эффективности лова. Характерной особенностью работ, выполнявшихся российскими учеными, был биологический подход к изучению стайности рыб, попытки вскрыть приспособительное значение этого явления, его сложность и многообразие форм проявления. Наиболее интенсивно проблема стайного поведения рыб разрабатывалась в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН (бывший

Институт морфологии и экологии животных АН СССР) в лаборатории, которую длительное время возглавлял Борис Петрович Мантейфель. Сотрудники лаборатории – Д.С. Павлов, И.И. Гирса, В.В. Герасимов, В.Р. Протасов, Т.С. Лещева, Ю.Н. Сбикин, А.Д. Мочек, А.А. Дарков наряду с другими направлениями поведения рыб в течение многих лет уделяли много внимания изучению и стайного поведения.

Но безусловным лидером этих исследований в лаборатории был Дмитрий Викторович Радаков (1916–1977). Он разрабатывал и широко применял различные экспериментальные методы и приемы, в том числе основанные на фото- и кинорегистрации движений рыб, совмещал работу в лаборатории с наблюдениями за поведением рыб в природных условиях. Д.В. Радаковым детально рассмотрены вопросы поведения стайных рыб при питании и при нападении хищника, проблема сохранения стаей рыб постоянства своего состава, анализировались причины и механизмы объединения нескольких стай в единую стаю и распад крупной стаи на несколько мелких. Им подчеркивалось важное значение постоянных переходов рыб из одной стаи в другую для обновления и пополнения условнорефлекторного фонда стаи. Большое внимание в работах Д.В.Радакова уделено механизмам согласованного поведения отдельных особей в стае, особенностям передачи волны возбуждения в стае, определению абсолютного и относительного количества реагирующих особей, которое достаточно, чтобы увлечь за собой остальных партнеров по стае. Важные результаты были получены в ходе экспериментов по изучению реакции

стаи на модели орудий лова в сочетании с одновременным воздействием на рыб сильных биотических факторов (присутствие хищника). Особенно интересны эксперименты Д.В. Радакова, в которых он наблюдал за реакциями стай на пугающий раздражитель, доступный для восприятия лишь части особей. Им было установлено, что скорость распространения информации в стае в 15 раз превышает максимальную (бросковую) скорость движения рыб и зависит от силы раздражителя, тогда как природа раздражителя влияния на распространение волны возбуждения (информационной волны) не оказывает. Волна возбуждения может угасать, либо приводить к направленному движению части особей стаи, т.е. вызвать “поток движения”, который, в свою очередь, может привести к лавинообразному перемещению всей стаи. Полученные результаты были изложены Д.В. Радаковым в ряде публикаций 1950–70-х годов, а затем в монографии «Стайность рыб как экологическое явление» (1972)¹. Сразу же переведенная на английский язык (Radakov, 1973), эта монография до настоящего времени входит в число наиболее цитируемых работ в публикациях по стайному поведению и по-прежнему служит настольной книгой специалистов, занимающихся проблемами поведения рыб и других групп животных.

В развитии общих представлений о биологической роли стаи у рыб большой вклад внесли также Б.П. Мантейфель, Г.В. Никольский, Н.В. Лебедев, В.В. Герасимов, И.И. Месяцев, Г.А. Малюкина и многие другие. Так, важное значение имели представления, сформулированные Г.В. Никольским (1955), который подчеркивал адаптивную природу этой формы социального поведения. Детальные наблюдения за реальным поведением и питанием рыб в естественных водоемах, сопоставление этих данных с результатами изучения возможностей зрительной рецепции рыб и значения этого сенсорного канала в обеспечении стайных контактов позволило достаточно полно и наглядно раскрыть адаптивный смысл стайного образа жизни рыб. Работами, выполненными под руководством Б.П. Мантейфеля, показано, в частности, что при суточном снижении освещенности распад стай начинается раньше, чем рыбы теряют зрительный контакт друг с другом. Такая последовательность событий связана с тем, что сохранение стаи в сумеречное время суток делало бы рыб более доступными для ночных хищников, способных успешно обнаруживать жертву не за счет зрения, а благодаря высокому развитию других орга-

¹ Творческая биография и полный список научных работ Д.В. Радакова приведены в некрологе, опубликованном в журнале «Вопросы ихтиологии» (1979, т. 79, № 3, с. 546-548).

нов чувств. Роль оптомоторной реакции в стайном поведении рыб рассматривалась в работах В.Р. Протасова, Ю.П. Алтухова, Д.С. Павлова. Исследованию имитационных рефлексов и их значения в стайном поведении рыб, роли отдельных рецепторов, а также переднего мозга рыб в поддержании стайного поведения были посвящены работы В.В. Герасимова, выполненные на морских видах рыб. Им подчеркивалась высокая лабильность и пластичность стай рыб, полисенсорная основа поддержания согласованности поведения особей. А.А. Дарковым совместно с Д.В. Радаковым были проведены эксперименты по определению минимального количества особей, достаточного для образования стаи у рыб, и значения относительных размеров особей для образования совместных стай. Много внимания стайному поведению уделено при анализе этологической организации прибрежных сообществ морских рыб разных широт А.Д. Мочек, предложившим понятие континуума социального поведения как процесса последовательных обратимых и многообразных модификаций взаимодействующих рыб, адекватно реагирующих на быстро меняющиеся внешние условия (Мочек, 1987). Исследования пространственной структуры стай рыб, зависимости расстояния между партнерами в стае от скорости плавания рыб, от возможности восприятия особью маневрирования партнера и уверенной имитации его действий, группового взаимодействия рыб и скоростных характеристик стай проводились Л.И. Серебровым и Е.Н. Сабуренковым. Г.А. Малюкиной выполнены работы по оценке роли органов чувств, в частности зрения и обоняния, в поддержании рыбами стайных контактов и в проявлении так называемого «группового эффекта».

Настоящая книга посвящена стайному поведению рыб, рассмотрению всех его аспектов, начиная от размеров, состава и внешней формы стай и заканчивая механизмами внутривидовых взаимодействий входящих в них особей, континуальностью проявления рыбами стайного образа жизни, его возникновению и возможным эволюционным преобразованиям. Авторы намеренно ограничивали себя этими рамками и не претендовали на сравнительный анализ стайного поведения с другими формами социального поведения рыб или других животных, отдавая себе отчет в сложности осуществления такого сравнения в рамках одной книги.

В основу настоящей монографии положен опубликованный ранее обзор по стайному поведению рыб (Pavlov, Kasumyan, 2000) и учебное пособие (Павлов, Касумян, 2003), предназначенное для студентов старших курсов кафедры ихтиологии Московского государственного университета им.М.В.Ломоносова, дополненные новыми материалами, опубликованными в последние годы.

Авторы выражают свою искреннюю признательность Л.М. Баскину и А.Д. Мочёку, ознакомившихся с рукописью настоящей книги и высказавших ряд замечаний и пожеланий по ее содержанию, К.В. Кузичину и Е.В. Романенко за ценные советы при обсуждении некоторых вопросов, затрагиваемых в книге. Авторы благодарны Е.С. Михайловой, К.Ф. Дзержинскому, Ф.С. Лобыреву, Т.В. Головкиной, Л.С. Алексеевой, Н.В. Протасовой, оказавшим большую помощь при поиске первоисточников и в подготовке рукописи к опубликованию.

В книге использованы материалы, полученные в ходе выполнения исследовательских проектов РФФИ и Программы фундаментальных исследований РАН (№ 1.21П «Биоразнообразие природных систем. Рациональное использование биологических ресурсов России»). Завершающая часть работы выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 14-14-01171-П, 14-50-00029), начальные этапы – при поддержке Программы “Ведущие научные школы” (проекты 14.120.14.2666-НС, 14.W02.16.7894-НС).

2. ТЕРМИНЫ И ПОНЯТИЯ: СКОПЛЕНИЕ, АГРЕГАЦИЯ, ГРУППА, СТАЯ, КОСЯК

В связи со значительным разнообразием внешнего проявления рыбами стайного образа жизни долгое время термин «стая» не имел общепринятого определения несмотря на большие усилия и многочисленные попытки его формулирования, которые предпринимались исследователями с самого начала специальных работ по изучению стайности у рыб (Parr, 1927; Месяцев, 1937; Марти, 1948; Morrow, 1948; Keenleyside, 1955; Никольский, 1955; Breder, 1959; Williams, 1964; Лебедев, 1967; Shaw, 1967; Герасимов, 1964, 1983; Радаков, 1965, 1972; Pitcher, Parrish, 1993 и мн. др.). Международная конференция по поведению рыб, состоявшаяся в 1967 году в Бергене (Норвегия) своим решением предложила авторам, использующим этот термин, указывать, во избежание путаницы, какой смысл в каждом конкретном случае ими вкладывается в понятие «стая». Такое решение было вызвано тем, что в качестве основного критерия стайного поведения разными исследователями использовались те или иные частные проявления или свойства стаи, которые различаются у разных видов рыб или изменяются в зависимости от возраста, состояния или условий обитания рыб. В рекомендациях, принятых на 11 международном этологическом конгрессе (Франция, 1969 г.), стайное поведение рыб формулируется как любое групповое объединение особей на основе биосоциального притяжения друг к другу (“*biosocial attraction*”), что никак не улучшило взаимопонимание исследователей. К сожалению, терминологическую путаницу так и не удалось преодолеть, она сохраняется и в настоящее время. Хорошим подтверждением этому может быть договоренность, которая потребовалась участникам небольшого международного рабочего совещания по современному состоянию и новым направлениям в изучении стайного и агрегационного поведения пелагических рыб, состоявшегося в 2003 на Гавайских островах. Во избежание семантической неразберихи исследователи вынуждены были совместно решить, какой смысл они будут вкладывать в термин «стая» во время общения на совещании (Dagorn, Holland, 2003).

В большинстве случаев под **стаей** (*school*) понимается лишь одна форма стайного поведения, когда особи, составляющие стаю, ориентированы строго в одном направлении, располагаются на определенном расстоянии друг от друга, а стая сохраняет свое единство и синхронность действий во время перемещений. Общепринятой считается точка зрения, что основными признаками стайного поведения является единая ориентация и синхронность плавания рыб. Эта форма поведения полуочи-

ла в англоязычной литературе название *schooling*, а состояние такой групповой объединенности рыб – *school*. Некоторыми авторами в качестве главного признака стайного образа жизни принимается такой функциональный критерий как способность рыб проявлять взаимную аттрактивную реакцию друг на друга, позволяющую им не терять связь между собой и сохранять единую стаю. Дискуссия по поводу критериев стаи и смысл, который вкладывался разными исследователями в это понятие детально рассмотрены в специальных монографиях (Радаков, 1972; Герасимов, 1983).

Существующая путаница в терминологии связана с нечетким разделением понятий стая и **скопление**, или **группа** (*shoal*). В узком значении, скопления представляют собой пространственные объединения, которые образуют особи, не всегда одного вида, привлеченные какими-либо аттрактивными стимулами – пищевыми, температурными, световыми, запаховыми, гидрологическими и т.п. Скопления образуются в местах, подходящих для питания или отдыха, перед препятствиями, в зонах с резким градиентом каких-либо внешних факторов. Объединение особей в скопления чаще всего происходит индивидуально, т.е. независимо друг от друга. В скоплениях рыбы не только не проявляют заметного притяжения друг к другу, но у них отсутствует единая ориентация и согласованные двигательные ответы на внешние раздражители. Скопления рыб не имеют внутренней структуры, а образующие их особи не объединены выполнением какой-либо определенной функции. Плотность рыб в скоплениях, как правило, ниже, чем в стаях. Исключение могут представлять нерестовые скопления, образуемые многими территориальными рыбами для размножения. Например, груперы (представители рода *Epinephelus* и близкородственные им виды) являются типично территориальными рыбами, они охраняют собственную территорию от других рыб, проявляют хоминг и остаются на своих участках в течение многих месяцев и даже лет. И лишь для размножения они временно покидают свою территорию, перемещаются к местам нереста, где формируют временные скопления, в которых зрелые особи демонстрируют сложные и хорошо согласованные совместные действия, входящие в нерестовый репертуар груперов (Erisman et al., 2009). Скопления, в которых плотность рыб превышает обычную более, чем в 100 раз, на глубинах в 1500 м формирует тупорылый макрурус *Coryphaenoides rupestris*. Плывущие в толще воды рыбы все ориентированы в одну сторону, они совершают неожиданные броски вперед, могут преследовать друг друга или плыть почти соприкасаясь, т.е. проявлять типичные элементы не стайного, а репродуктивного поведения (Neat, 2017).

Иногда для обозначения скоплений используют другой термин – **агрегация** (*aggregation*) (Dagorn, Holland, 2003). Скопления, или агрегации, образуются за счет концентрации рыб одного или разных видов, отличающихся размерами, формой и окраской, питанием и другими особенностями биологии. Примером скоплений могут служить рыхлые, часто разновидовые группировки рыб, образующиеся ночью после распадаения нескольких стай (Радаков, 1972). Другим примером типичных скоплений или агрегаций является высокие плотности речных рыб в русловых зимовальных ямах в крупных реках или концентрация рыб у коралловых рифов, особенно вокруг далеко отстоящих от основного рифа крупных коралловых колоний. Сообщается, что вокруг больших колоний склерактиниевого коралла *Porites porites*, изолированных от рифа ровным песчаным дном, можно наблюдать устойчивые агрегации из нескольких сотен рыб разных видов – мелкозубой барабули *Mulloidichthys martinicus*² (Mullidae), желтополосой ронки *Haemulon flavolineatum* и обыкновенной ронки *H. plumeri*³ и нескольких других видов из этого же семейства (Haemulidae), луцианов рода *Lutjanus* (Lutjanidae) (Enrlich, Enrlich, 1973). Скопления рыб образуются, например, в открытом океане под плавающими водорослями или различными предметами – бревнами, обломками и мусором. Эти предметы служат зрительными ориентирами и привлекают многих рыб, находящихся себе здесь временное убежище. Этот феномен получил специальное название – **meeting point**⁴ (Dagorn, Fréon, 1999; Fréon, Dagorn, 2000). Образующиеся таким образом группировки чаще всего представляют собой скопления и не могут рассматриваться в качестве истинных стай.

В некоторых случаях скопления внешне могут быть похожими на истинные стаи рыб. Такие объединения формируют, например, самки бронзовой молот-рыбы *Sphyrna lewini* перед или во время размножения. В

² Здесь и далее латинские названия рыб приводятся при первом упоминании видов. Латинские названия видов в большинстве случаев соответствуют тем, которые использованы в публикациях, содержащих первичные данные. Русские названия видов рыб приведены по «Атласу пресноводных рыб России» (Решетников и др., 2003) и по «Пятиязычному словарю названий животных. Рыбы» (Решетников и др., 1989).

³ Полный список русских и латинских названий рыб, упоминаемых в тексте, приведен в Приложении.

⁴ Свойство рыб образовывать временные агрегации у плавающих предметов широко используется в практике океанического рыболовства в тропиках – ежегодно с этой целью в море устанавливают около 100 000 таких плавающих искусственных островов, которые снабжены GPS-маяками и могут иметь портативные сонары для удаленного контроля численности скопившихся рыб (Moreno et al., 2016).

Таблица 1. Среднее значение углового расстояния (вертикального и горизонтально-го совместно) между ближайшими особями и угловое отклонение особей от среднего в стаях обыкновенного атеринопса *Atherinops affinis*, северного анчоуса *Engrulis mordax*, японской скумбрии *Scomber japonicus* и перуанской ставриды *Trachurus symmetricus* и в скоплениях бронзовой молот-рыбы *Sphyrna lewini* (Klimley, 1985).

Вид	Угловое расстояние между ближайшими особями в группе (°)	Угловое отклонение особей от среднего для группы (°)
Обыкновенный атеринопс <i>Atherinops affinis</i>	31	33
Северный анчоус <i>Engrulis mordax</i>	29	36
Японская скумбрия <i>Scomber japonicus</i>	14	16
Перуанская ставрида <i>Trachurus symmetricus</i>	22	22
Бронзовая молот-рыба <i>Sphyrna lewini</i>	9	7

таких объединениях, которые исследователи обозначают словом “school”, все особи ориентированы строго параллельно и отклонение их от единого для всех направления даже меньше, чем у многих облигатно стайных рыб (табл. 1). Однако несмотря на большое внешнее сходство со стаей, объединения, образуемые бронзовыми молот-рыбами, существенно отличаются от истинных стай. Так, в объединениях бронзовых молот-рыб расстояние между особями больше, чем в типичных стаях, значительно больше и размерная вариабельность особей. Кроме того, в объединениях между самками молот-рыбы постоянно наблюдаются агрессивные проявления, в том числе и за наиболее предпочитаемое расположение, которым является центр скопления. Это место обычно занимает наиболее крупная самка. Предполагается, что объединение самок молот-рыбы не связано с обеспечением защитной функции, как у типично стайных рыб, а предназначено для внутригрупповых контактов и других социальных взаимоотношений во время дневного отдыха (Klimley, 1985). Концентрирование в дневное время в определенных местах, например, там, где вода прогревается до более высоких значений температуры, характерно и для других акул. Однако и у них строгая взаимная ориентация особей в образующихся временных скоплениях отсутствует (Economakis, Lobel, 1998).

Скопления рыб обычно формируются без какой-либо связи со стайным поведением. Например, в искусственных условиях скопления образует еще не начавшая питаться ранняя молодь осетровых рыб (предличинки), которые в этом возрасте собираются на дне бассейнов в плотные “рои” (Ходоревская и др., 2007). Образование таких скоплений происходит благодаря врожденному отрицательному отношению к свету и поло-



Рис. 1. Скопления ранней молоди персидского осетра *Acipenser persicus* на дне рыбоводного бассейна («роение») (фото Ч.А. Мамедова).

жительной тактильной реакции (тигморекс), присущей молоди осетровых рыб этого возраста. В отсутствии каких-либо предметов, которые могли бы служить укрытиями, предличинки тесно прижимаются друг к другу, стремясь иметь максимальный тактильный контакт с дном и с соседями (рис. 1). В природных водоемах подобные скопления скорее всего не образуются из-за того, что быстрый речной поток в тех местах, где происходит нерест осетровых, разносит выметываемую икру, а затем и выплывшуюся молодь, совершающую «свечки» – периодические быстрые подъемы со дна в толщу воды. Объединения, получившие в отечественной литературе название «облачко», формирует ранняя, еще не стайная молодь многих карповых рыб (Васнецов и др., 1957; Дмитриева, 1960; Ланге, 1960а, 1960б; Дислер, 1960; Соин и др., 1981).

В англоязычной литературе значение термина «скопление», или «группа» (*shoal*) значительно шире, чем у термина «стая» (*school*). Под *shoal* понимаются пространственные объединения особей, между которыми возможны различные формы социальных взаимодействий, в том числе переходные состояния стаи, возникающие при задержке рыб для питания или отдыха, когда особи на какое-то время теряют единую ориентацию, а также типичные стаи с единой ориентацией особей и согласованными

двигательными ответами на внешние стимулы (Breder, 1959, 1976; Pitcher, 1983; Pitcher, Parrish, 1993). Таким образом понятие *shoal* включает в себя *school*, т.е. стайное поведение рассматривается как частный случай группового. Иными словами, каждая стая представляет собой скопление, но не каждое скопление – стаю (Luo, 1993). Под *shoal* понимают не только стаи, но и другие типы объединений, которые существуют, как правило, более продолжительное время, а взаимоотношения между особями могут быть связаны с размножением, с внутрисемейными, иерархическими или территориальными контактами и т.п.

Несмотря на кажущуюся четкость этих определений использование терминов «стая» и «скопление» в каждом конкретном случае по-прежнему основывается не на объективных критериях, а на предпочтениях, взглядах или экспертном мнении конкретного исследователя. Например, многие авторы скоплением называют остановившуюся для откорма ходовую стаю несмотря на то, что дезориентация и рассредоточение питающихся особей кратковременны, и рыбы могут почти мгновенно объединиться, начать движение и вновь представлять собой типичную ходовую стаю. Скоплением называют и объединение ранней молоди типа «облачко», которые формируют только начинающие питаться внешним кормом личинки многих рыб, еще неспособные к стайному плаванию. Отсутствие общепринятых критериев стайного поведения служит причиной сохраняющейся терминологической путаницы. К сожалению, доля публикаций, в которых авторы специально уточняют, что ими понимается под *shoal* или *school*, крайне невелика (Luo, 1993; Leis, Carson-Ewart, 1998; Sakakura, Tsukamoto, 1998; Miller, Gerlai, 2012; Kowalko et al., 2013 и некоторые др.). Без таких уточнений, основываясь лишь на приводимых конкретных результатах, обычно невозможно уверенно относить описываемые в публикациях частные случаи поведения рыб к стайному или групповому типу (см., например, Paxton, 1997). Более того, существуют примеры, когда для оценки поведения одного и того же вида рыб в сходных внешних условиях разными авторами применяются разные термины. Это касается и таких видов рыб, которых используют в качестве модельных объектов для выяснения закономерностей и механизмов внутривидовых взаимодействий или особенностей и характеристик стайных реакций. Так, поведение трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* одними исследователями обозначается термином *shoal* (Van Harve, FitzGerald, 1988; Krause, 1993b; Peuhkuri, 1997, 1998a, 1998b; Krause et al., 1998b), другими – термином *school* (Ranta, Lindstrom, 1990; Ranta, Kaitala, 1991; Ranta et al., 1992a, 1992b и др.). Такая же запутанная картина наблюдается и при описании поведения другой используемой для экспериментов и наблюдений

рыбы – гуппи *Poecilia reticulata*: либо *shoal* (Dugatkin, Godin, 1992; Krause, Godin, 1995), либо *school* (Seghers, 1974; Magurran, Seghers, 1990, 1994; Magurran et al., 1994; Budaev, 1997; Griffiths, Magurran, 1997). Даже при описании поведения типично стайных рыб, таких как обыкновенный го-льян *Phoxinus phoxinus*, встречается термин *shoal* вместо более специ-фичного и точного *school* (Berhhard et al., 2012).

Наиболее полное определение стаи, отражающее ее биологическую сущность, было сформулировано Д.В. Радаковым (1972, стр. 5): “*стая рыб – это временная группа особей обычно одного вида, которые на-ходятся (все или большей частью) в одной фазе жизненного цикла, активно поддерживают взаимный контакт и проявляют или могут проявить в любой момент организованность действий, биологически полезную, как правило, для всех особей данной группы. Внешний облик стаи может часто и сильно изменяться в зависимости от состояния рыб и условий, в которых они находятся*”. Именно такого взгляда на стайность как на сложный и многогранный биологический феномен, в котором реализуется вся совокупность возможных форм проявления стай-ного поведения, придерживаются и авторы настоящей книги.

В отечественных публикациях при описании стайного поведения рыб можно встретить также понятия “косяк” и “промысловое скопление”. Понятие «косяк» идентичен термину “стая”, но используется преимуще-ственно в рыбохозяйственной литературе для обозначения крупных стай или их объединений. Под промысловым скоплением понимают на-хождение многих крупных стай рыб на ограниченной акватории, облав-ливание которой может дать промысловый улов. Промысловое скопле-ние не имеет какой-либо структуры, а образующие его стаи независимы друг от друга.

3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ СТАЙНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ СРЕДИ РЫБ

Стайный образ жизни широко представлен среди рыб. Он присущ большому числу видов, различающихся по систематическому положению и образу жизни, населяющих морские и пресные воды, крупные и небольшие водоемы в высоких и низких широтах, обитающих в условиях потока или в стоячих водах, различающихся многими биологическими характеристиками. Стайное поведение проявляют ранняя молодь и половозрелые особи, мирные и хищные рыбы, обитатели побережья и удаленных открытых пространств. В наибольшей мере стайное поведение выражено у пелагических рыб и у рыб, совершающих сезонные, нерестовые или иные типы миграций. Значительное число стайных видов имеется и среди донных кочевых рыб побережий, таких, как, например, представители семейства султанковых (Mullidae), предпочитающих протяженный монотонный рельеф песчаного дна, лишенный каких-либо укрытий. По некоторым оценкам (Shaw, 1978) около 25% всех видов рыб проявляет стайное поведение в течение всей жизни, а около 50% видов – в течение личиночного или малькового периодов.

Стайные виды не известны среди глубоководных и пещерных рыб, среди рыб, ведущих скрытый или ночной образ жизни, обладающих плохо развитым зрением или проводящих большую часть времени в укрытиях. Их мало среди прибрежных малоподвижных донных рыб, занимающих, как правило, в пределах свойственных им биотопов домашние участки и не совершающих миграции или кочевки. Стайные виды практически отсутствуют среди рыб, обитающих в быстрых горных потоках или в водоемах с постоянно высокой мутностью воды. В отличие от рыб, ведущих одиночный образ жизни, у стайных рыб слабо развиты индивидуальные защитные приспособления – шипы, колючки, ядовитые железы и т.п. Для стайных рыб не характерно проявление угрожающих демонстраций и прямой агрессии. Им несвойственно также проявление различных форм заботы о потомстве, хотя в этом правиле имеется достаточное число исключений. Например, самцы трехиглой колюшки в репродуктивный период держатся поодиночке, строят гнезда, охраняют кладку и раннюю молодь, но вне этого периода вместе с самками и подростковой молодью объединяются в стаи.

Среди рыб можно найти все градации перехода от высокостайных к нестайным видам. Имеются рыбы, для которых стайный образ жизни имеет исключительно важное значение и которые вне стаи практически не су-

ществуют. Таких рыб называют **облигатно стайными**. Например, одиночные особи атлантической сельди *Clupea harengus* могут погибать уже через несколько дней после изоляции (Герасимов, 1962), по-видимому, из-за сильнейшего стресса, вызванного социальной депривацией. У **факультативно стайных** рыб стайное поведение сохраняется в течение большей части жизненного цикла и лишь на ограниченное время, например, связанное с размножением, может замещаться одиночным образом жизни или образованием брачных или семейных группировок. Так, дальневосточная сардина-иваси *Sardinops sagax melanosticta* относится к типично стайным рыбам открытой пелагиали, образующей в дневные часы крупные многотысячные стаи. В репродуктивный период в сумеречное и ночное время суток, когда происходит нерест, стаи разбиваются, а самцы и самки образуют отдельные пары (Shiraishi et al., 1996). Черноморская смарида *Spicara smaris* вне периода размножения живет стаями, но перед нерестом и на время охраны кладки икры самцы этих рыб становятся строго территориальными, самки же сохраняют стайность (Мочек, 1987). Аналогичным образом модифицируется поведение в связи с репродукцией у колюшек, у некоторых других видов. У многих горбылевых рыб, живущих в течение большей части года стаями, в период размножения самки продолжают оставаться в стаях, тогда как самцы на это время становятся одиночками. Самцы, например, серого горбыля *Cynoscion regalis*, покидают пелагиаль, распределяются по песчаному дну в прибрежье и, выбрав здесь себе место, начинают издавать громкие барабанные звуки, привлекая самок. Они поднимаются в пелагиаль лишь на короткое время для нереста и затем вновь опускаются на дно (Connaughton, Taylor, 1995). У цихловой рыбы полосатоглазого хаплогромиса *Haplochromis burtoni* наблюдается обратная ситуация, эти рыбы объединяются в стаи на короткий период для размножения (Fernald, Hirata, 1979).

У данио рерио *Danio rerio* быстрый переход от стайного поведения к индивидуальному происходит в ответ на пищевой стимул: запах корма вызывает быстрое вычленение активного и агрессивного лидера из ранее внешне равных по статусу особей (Касумян, Пономарев, 1986). Даже атлантическая сельдь, относящаяся к облигатно стайным рыбам, в период интенсивного откорма в прибрежье во время прилива рассредоточивается и держится поодиночке, но при испуге быстро вновь объединяется в стаи (Гирса, Лапин, 1985). Черноморские зеленушки *Crenilabrus ocellatus* большую часть времени проводят у дна, однако при кратковременных подъемах в толщу воды формируют стаи, хотя среди макрофитов и нагромождений камней встречаются лишь по одиночке. При перемещениях в условиях однородного донного рельефа зеленушки часто

объединяются в стаи ходового типа (Мочек, 1987). **Нестайные рыбы** на протяжении всей жизни не формируют стаи даже на короткое время.

Проявление стайного поведения или отказ от него у рыб одного и того же вида может быть связан с изменениями условий существования или местообитания. Одним из таких важных факторов является **зрительная структурированность среды**, насыщенность ее зрительными ориентирами. Имеется достаточно большое число примеров, иллюстрирующих отчетливую тенденцию к стайности у рыб, находящихся в условиях однородного пространства. Напротив, в биотопах с пересеченным рельефом или в сложно структурированных биотопах рыбы в большей степени предпочитают вести одиночный образ жизни. Это характерно даже для облигатно стайных рыб. Так, навага *Eleginus nawaga* в прибрежной пелагиали встречается только стайками и демонстрирует типично стайное поведение. По мере приближения к береговой зоне и перехода в придонные слои, стайки рассредоточиваются и особи проявляют стереотип поведения одиночных рыб. При уходе от берега в пелагиаль, например, при отливе, навага легко восстанавливает стайное поведение. Аналогичным образом ведет себя и атлантическая треска *Gadus morhua* – в зоне прибрежных подводных зарослей макрофитов она держится преимущественно поодиночке, но в пелагиали образует крупные стаи (Мочек, 1987). Сеголетки сайды *Pollachius virens* на удалении от прибрежной зоны почти всегда встречаются только стайками, доля замеченных в пелагиали одиночных сеголеток сайды варьирует от 0.3 до 4% в разные летние месяцы. Если стайки, хорошо заметные в верхних слоях воды, перемещаются неторопливо и спокойно, то одиночные особи встречаются ближе ко дну и их плавание быстрое и нервное с зигзагообразной траекторией. Однако вблизи берега среди зарослей водорослей сеголетки обычно держатся поодиночке, причем, чем выше плотность зарослей, тем чаще встречаются одиночные особи сайды (Rangeley, Kramer, 1995). Придонно-пелагические рыбы – абудефдуф *Abudefduf saxatilis*, серый луциан *Lutjanus griseus*, хромисы *Chromis cyanea* и *C. multilineata* и морские ласточки *C. chromis* в толще воды ведут себя как стайные рыбы, но при уходе ко дну или в укрытия – рассредоточиваются (Мочек, 1987). В стаях танихтиса *Tanichthys albonudus* переход от согласованного плавания к конфликтным столкновениям между особями наблюдается при сокращении площади обитания или участков, пригодных для нереста (Magurran, Bendelow, 1990).

У многих видов рыб стайное поведение проявляет лишь молодь, тогда как более старшие по возрасту особи ведут одиночный образ жизни. Так происходит, например, у пятнисто-голубой акары *Alquitans latifrons*

(Мочек, 1987). У колючего горчака *Acanthorhodeus asmuksi* молодь держится стайками лишь до достижения длины тела около 5 см (Никольский, 1974). Стайками держится молодь хромиса-красавца *Hemichromis bimaculatus*, но затем примерно к трехмесячному возрасту, стаи распадаются и молодь становится территориальной (Chen et al., 1983). У других рыб наблюдается противоположное поведение, как, например, у синего хирурга *Acanthurus coeruleus* и рыбы-хирурга *A. bahianus*. У этих рыб молодь не образует стай. Но достигнув половозрелости часть особей начинает держаться крупными плотными стаями, другие проявляют территориальное поведение. Выяснено, что поведенческий стереотип, избираемый взрослыми хирурговыми Acanthuridae, зависит от местообитания – у внешней стороны кораллового рифа большинство половозрелых рыб держатся стаями. Доля стайных рыб и размеры формируемых ими стай уменьшаются по мере продвижения к центру рифа и его внутреннему склону. Насколько стабильной является избранная той или иной особью индивидуальная стратегия поведения остается невыясненным (Lawson et al., 1999).

Большое разнообразие последовательных переходов от одной формы поведения к другой демонстрируют лососеобразные рыбы. Молодь некоторых из них в речной период жизни проявляет одиночно-территориальное поведение, но затем к моменту смолтификации и выходу в море начинает вести себя типично стайным образом (сима *Oncorhynchus masou*, кижуч *Oncorhynchus kisutch* и др.). В море эти рыбы сохраняют стайное поведение вплоть до возвращения в родные реки для размножения (Maeda, Hidaka, 1979). Личинки кеты *Oncorhynchus keta* плавают стайками сразу после выхода из нерестового бугра и фактически сохраняют стайность в течение всей последующей жизни (Дислер, 1960). Молодь арктического хариуса *Thymallus arcticus* в течение первых недель после выхода из грунта объединяется в стайки, но затем у нее все больше и больше начинает проявляться агонистическое поведение – покусывания, демонстрации, преследования. Став старше и крупнее молодь старается перейти к территориальности (Kratt, Smith, 1979).

Сеголетки пятнистого нотрописа *Notropis hudsonius* держатся на мелководье в половине случаев поодиночке, а в половине – мелкими стайками (Seghers, 1981). К полностью асоциальным рыбам относятся осетровые, которые не проявляют не только стайного, но и каких-либо других форм групповых взаимоотношений как с конспецифичными, так и с гетероспецифичными особями даже при высоких плотностях посадки. Не выявлены у осетровых рыб и элементы подражательного поведения в самых разных биологических ситуациях (Сбикин, 1996).

В целом, разделение рыб на факультативно и облигатно стайных (Breder, 1959) довольно затруднительно, прежде всего из-за того, что существует большое число градаций перехода от рыб, для которых стайный образ жизни является единственно возможным и до таких, которые не образуют стай даже на короткое время. Имеются рыбы, например, молодь американского гольца *Salvelinus fontinalis*, которые легко и быстро переходят от группового к территориальному образу жизни и к формированию сложных доминантно-соподчиненных отношений (McNicol, Noakes, 1984). Принадлежность к факультативно и облигатно стайным рыбам может основываться на относительной продолжительности времени, в течение которого рыбы демонстрируют стайное поведение, однако не всеми исследователями такой подход поддерживается (Partridge, 1980, 1982; Pitcher, 1983). В связи с тем, что многие рыбы проявляют стайное поведение в течение не всей жизни, а лишь начиная с определенного возраста или в определенные периоды жизни, некоторыми учеными предлагается использовать термин стайность не для характеристики социального типа поведения для вида в целом, а лишь в отношении особей, находящихся на определенных стадиях онтогенеза или в определенном состоянии (Дарков, Мочек, 1979).

Итак, среди стайных видов можно найти все переходы от рыб, объединяющихся в стаи только на короткий период времени, главным образом в связи с репродукцией, и до тех, кто практически всю свою жизнь проводят в стаях. По мере уменьшения степени расчлененности (структурированности) пространства и отрыва от субстрата происходит закономерная социализация рыб вплоть до образования стай в пелагиали. Напротив, у дна или в биотопах с пересеченным рельефом, в зарослях или при наличии других препятствий и укрытий наблюдается преимущественное развитие стереотипов индивидуального поведения, усиление агонистических реакций. При экспериментальном расчленении пространства стайная интегрированность у рыб уменьшается (Мочек, 1987). Стайное поведение является характерным элементом биологии значительной части видов рыб, при этом чаще оно присуще особям, находящимся на ранних фазах своего жизненного цикла.

4. РАЗМЕРЫ, ФОРМА И ЧИСЛЕННОСТЬ СТАЙ

4.1. Размеры стай

Стаи в большинстве своем представляют собой объемные, трехмерные структуры (Partridge, 1980). Внешние параметры таких стай оценивают длиной, шириной и высотой. Размеры стай колеблются чрезвычайно сильно, в один и тот же период наблюдений рыбы одного вида могут держаться стаями, параметры которых отличаются многократно – в десятки и сотни раз. Например, протяженность (длина) перемещающихся стай черноморской ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* варьирует от нескольких метров до нескольких сотен метров (Тихонов, 1958).

Наиболее крупные по размерам стаи образуют морские пелагические массовые рыбы. Для оценки размеров стай используют гидроакустические методы, методы фоторегистрации и визуального наблюдения, в том числе с самолетов. С применением таких методов установлено, что длина стай у японской скумбрии *Scomber japonicus* достигает 100–150 м, а ширина 15 м (Hara, 1985a, 1985b). Стаи берикса-альфонсина *Beryx splendens* (Berycidae) в пелагиали имеют длину в несколько сотен метров

(300–1000 м) и высоту (толщину) до 30–90 м (Галактионов, 1984). Стаи атлантической сельди в период нагула в открытом море достигают 50 м в длину при средней высоте около 3 м (Токарев, 1958). Их средняя площадь составляет (по данным для 44 разных стай) около 1000 м² (Nøttestad et al., 2002), площадь некоторых из стай сельди превышает 3000 м² (Misund et al., 1995). Стаи европейского анчоуса (хамса) *Engraulis encrasicolus* имеют длину от 20 до 1600 м при высоте от 8 до 60 м (Токарев, 1953), при этом площадь стай (косяков) анчоуса во время зимовки у северных берегов Черного моря превышает 200.000–400.000 м², а занимаемый ими объем дости-

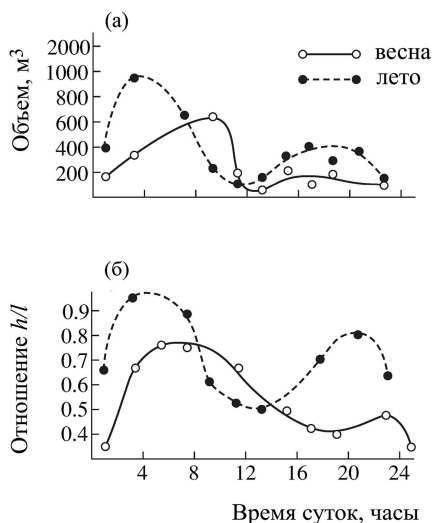


Рис. 2. Суточные ритмы изменения объема (а) и пропорций (б) стай тупорылого макруруса *Coryphaenoides rupestris* в разные сезоны года: h – высота стаи, l – длина стаи (по Галактионовой, Галактионову, 1990).

Таблица 2. Размеры крупных косяков европейского анчоуса *Engraulis engrasicolis* во время зимовки в Черном море (по Беренбейму, 1955)

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

гает нескольких миллионов кубических метров (табл. 2) (Беренбейм, 1955). Средний диаметр стай северного анчоуса *Engraulis mordax* у тихоокеанского побережья Северной Америки составляет 29.1 м, но около половины всех рыб (по биомассе) сосредоточена в стаях, диаметром более 70 м (Smith, 1981). Объем стай тупорылого макруруса *Coryphaenoides rupestris* может превышать 1000 м³, он не остается постоянным и имеет определенную суточную динамику (рис. 2) (Галактионова, Галактионов, 1990). Площадь стай у черноморской ставриды во время весенних миграций достигает 50.000 м² (Тихонов, 1958). Интересно, что средние размерные характеристики стай морских пелагических рыб в трех географически удаленных промысловых районах Атлантического океана довольно сходные, похожи также и частотные распределения длины, ширины и высоты исследованных стай (рис. 3). Это указывает на универсальность механизмов, приводящих к образованию рыбами крупных стай (Paramo et al., 2010). Следует, однако иметь в виду, что линейные размеры одной и той же стаи могут быстро, фактически ежеминутно, и в большом диапазоне меняться в силу различных причин – изменения скорости перемещения рыб, появления опасности или обнаружения пищи и т.п. (Misund et al., 1998).

Часто стаи рыб располагаются настолько близко друг к другу, что не всегда удается отчетливо их дифференцировать. Перемещаясь в одном направлении, они постоянно разделяются на более мелкие стаи, а затем вновь объединяются между собой в одну единую. При наблюдениях с самолета общая протяженность цепи плотно расположенных друг к другу стай сингиля *Liza aurata* и остроноса *L. saliens*, мигрирующих вдоль восточного берега Каспийского моря, составляла до 100 км (Пробатов, 1953). В дельте Волги молодь костистых рыб, мигрирующая вверх по

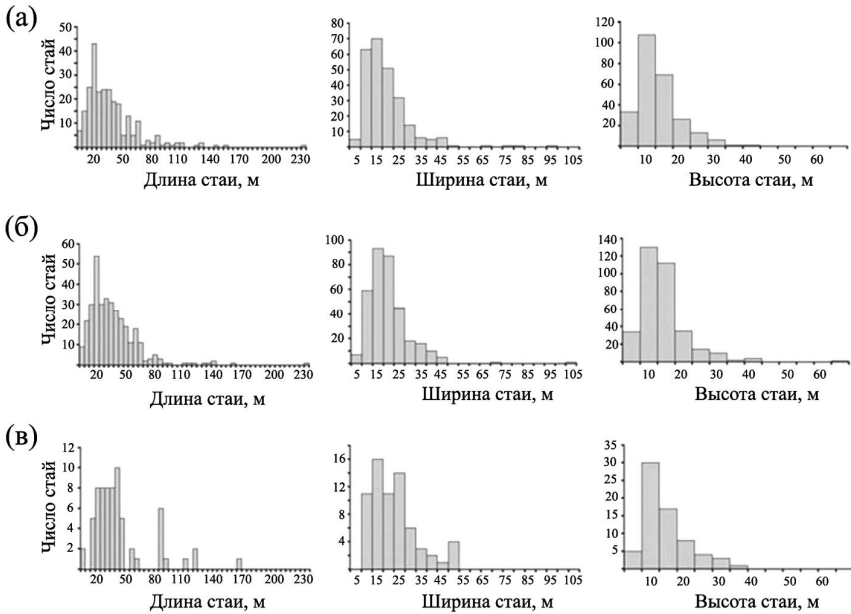


Рис. 3. Частотное распределение значений длины, ширины и высоты стай пелагических рыб в трех географически удаленных промысловых районах: а – у берегов Мексики в Мексиканском заливе (257 стай), б – у берегов Венесуэлы в Карибском море (343 стай), в – у берегов Сенегала в Центральной Атлантике (68 стай). Размеры стай оценены с помощью многолучевого сонара, видовой состав рыб в стаях не определялся (по Paramo et al., 2010).

течению на зимовку, образует в береговой полосе непрерывную многокилометровую ленту (Д.С. Павлов, неопубликованные данные).

По оценкам, выполненным с применением современных дистанционных методов (OAWRS – ocean acoustic waveguide remote sensing), позволяющих охватывать значительные акватории, протяженность стай морских пелагических рыб может превышать 10 км и занимать площадь в десятки квадратных километров. Такие «мега-стай» состоят из десятков миллионов особей и представляют собой самые крупные объединения, известные для животных (Makris et al., 2006).

4.2. Форма стай

Формы, которую принимают стай даже одного и того же вида рыб, чрезвычайно разнообразны и быстро меняющиеся (Nøttestad et al., 1996). Это особенно хорошо заметно при наблюдениях сверху: с высоты 400–500



Рис. 4. Форма крупных стай дальневосточной сардины-иваси *Sardinops sagax melanosticta* (по наблюдениям с самолета) (по Кагановскому, 1939).

м стаи рыб выглядят в виде буроватых и темных пятен, если рыбы находятся не глубже 25–30 м от поверхности моря. Так, во время движения вдоль береговой линии в Каспийском море крупные стаи кефалей (*Mugil spp.*) принимают округлую, подковообразную, вытянутой в виде ленты и другие формы (Макарчук, Белоусов, 1953). Разнообразием формы характеризуются крупные стаи морских пелагических рыб, например, таких как дальневосточная сардина-иваси (рис. 4). Оценка с помощью сонаров формы стай атлантической сельди в Северном море показало, что из 166 стай примерно 2/3 имели круглую, овальную или близкую к квадратной форму, чуть меньше трети – в разной мере вытянутую в длину форму. У небольшого числа стай форма оценена как параболическая и аморфная (рис. 5) (Misund et al., 1995). Округлую или овальную форму у стай связывают с попыткой рыб быть менее заметными при возникновении опасности, а вытянутые в длину или параболические стаи рыбы формируют обычно при перемещениях или при питании (Pitcher, Partridge, 1979; Partridge et al., 1983).

Стаи постоянно меняют свою форму и размеры, становятся более плотными

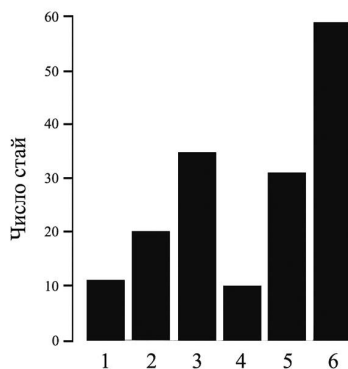


Рис. 5. Частота встречаемости стай разной формы у атлантической сельди *Clupea harengus* в Северном море: 1 – аморфная, 2 – круглая, 3 – овальная, 4 – параболическая, 5 – вытянутая, 6 – квадратная (по Misund et al., 1995).

или разреженными, формируют «псевдоподии» и «вакуоли», меняют глубину плавания, распадаются или объединяются с соседними. По одним оценкам, выполненным для атлантической сельди, такие преобразования происходят в среднем каждые 15 минут, а межстайные контакты, т.е. сближения и удаления, объединения и разделения регистрируются каждые 23 минуты (Nøttestad et al., 2002). В основе другой оценки была регистра-

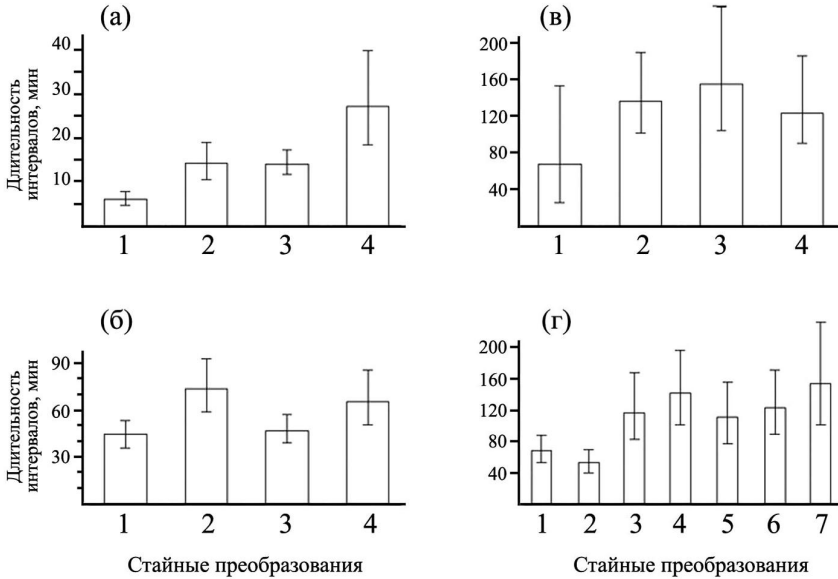


Рис. 6. Частотное распределение длительности интервалов времени между различными внутри- и межстайными преобразованиями (среднее значение и 95% доверительный интервал), происходящими в течение 1 часа у 14 одновременно находящихся под наблюдением стай атлантической сельди *Clupea harengus*: а – интервалы между стайными преобразованиями: 1 – все преобразования суммарно, 2 – внутрестайные преобразования, 3 – межстайные преобразования, 4 – преобразования, вызванные атаками хищников; б – интервалы между межстайными преобразованиями: 1 – сближение, 2 – объединение (слияние), 3 – удаление, 4 – разделение; в – интервалы между преобразованиями, вызванными хищниками: 1 – находящимися вблизи стаи, 2 – атакой одиночного или небольшой группы хищников, 3 – атакой стаи хищников, 4 – следованием или преследованием хищниками стаи сельди; г – интервалы между внутрестайными преобразованиями: 1 – быстрые (1–2 мин) увеличения плотности и уменьшения объема стаи, 2 – быстрые (2–5 мин) перераспределения внутрестайных группировок, 3 – кольцевые перемещения рыб и образование «вакуоли» в центре стаи, 4 – формирование одной или нескольких удлиненных выпячиваний («псевдоподий»), 5 – удлинение стаи в направлении движения (соотношение длины к ширине стаи больше, чем 3:1), 6 и 7 – быстрые (1 мин) опускания стаи вниз на глубину или подъемы к поверхности воды (по Pitcher et al., 1996).

ция в течение 1 часа поведения каждой из 14 одновременно находящихся под наблюдением стай. Согласно этой оценке различные стайные преобразования, в том числе изменения формы, происходят с интервалом примерно в 5 мин. Внутрестайные изменения совершаются примерно в два раза чаще, чем изменения, вызванные межстайными взаимодействиями или атаками хищных рыб (рис. 6) (Pitcher et al., 1996). Похожие значения получены при наблюдении с помощью сонаров за стаями дальневосточной сардины *Sardinops sagax* – изменения формы у стай происходили в среднем каждые 2.08 мин, а разделение или объединение стай – каждые 5 мин (Misund et al., 2003). Столь же быстрые преобразования формы или численности демонстрируют и мега-стаи – крупные стайные объединения морских пелагических рыб (Makris et al., 2006).

Наиболее типичную внешнюю форму стаи принимают во время движения и когда они находятся на течении. Их называют **ходовыми стаями**, другое название таких стай – **поляризованные стаи**. При наблюдении сверху они имеют вытянутую или заостренную форму (рис. 7). Важным признаком структуры ходовых стай является единая, строго параллельная ориентация рыб в направлении движения стаи или потока воды.

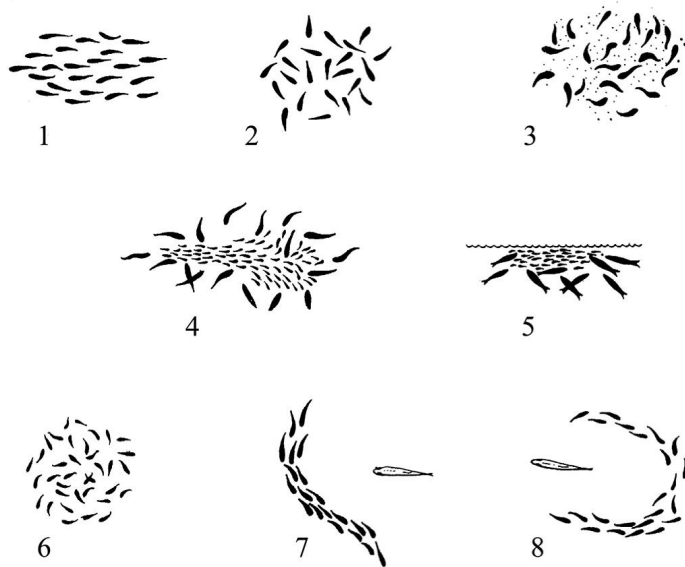


Рис. 7. Основные типы стай рыб: 1 – ходовая стая; 2 – отдыхающая стая; 3 – питающаяся стая рыб-планктофагов; 4 и 5 – питающиеся стаи пелагических хищников (вид сверху и сбоку); 6 – оборонительная стая кругового обзора; 7 и 8 – оборонительная стая, уходящая из-под атаки одиночного хищника (по Радакову,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

Важной особенностью ходовых стай является высокая согласованность движения рыб при перемещениях и совершении сложных маневров. В целом, за счет постоянных перемещений рыб в пределах стаи, ее очертания непостоянны и изменчивы даже на протяжении относительно коротких отрезков времени (Зуев, Беляев, 1970), однако параллельная ориентация особей и вытянутая в длину форма ходовых стай обычно хорошо выражены.

При замедлении движения ходовых стай и переходе рыб к питанию форма стаи из вытянутой становится округлой, а ее структура меняется: нарушается единая ориентация особей, рыбы рассредоточиваются, стая становится рыхлой. Расположение и ориентация рыб полностью определяются особенностями пищевого поведения отдельных особей. Такие стаи называют **питающимися стаями** (рис. 7). Находясь в них, рыбы проявляют характерное пищедобывательное поведение. У мелких планктоноядных рыб в это время можно видеть короткие резкие и частые броски и повороты в стороны. Переход от питающейся стаи к ходовой и обратно происходит быстро, например, при перемещении рыб с одного места питания к другому, как это легко можно видеть, наблюдая за поведением питающейся на мелководье молоди рыб (Carvalho et al., 2007). Еще более рыхлой выглядит **отдыхающие стаи** (рис. 7), в них рыбы малоподвижны и как бы висят в воде. Отдыхающие стаи хорошо заметны летом у поверхности воды в середине светлого, наиболее жаркого времени суток, когда интенсивность питания большинства рыб резко снижается.

При угрозе нападения хищников или возникновении какой-либо иной опасности стая становится менее подвижной и более плотной, рыбы в них обычно ориентированы головой не внутрь, а в разные стороны, поэтому такие стаи получили название **стай кругового обзора**. Многие морские пелагические рыбы при прямой угрозе нападения хищников формируют **шарообразную стаю**, часто называемую «глобулярной». Шарообразную стаю, также, как и стаю, совершающую маневрирование для ухода от атакующего хищника, называют **оборонительной стаяй** (рис. 7). Двигательная активность испуганных рыб в таких стаях, особенно в шарообразных, высокая, рыбы быстро перемещаются в пределах стаи и замирают лишь на короткое время. При быстрых перемещениях в пределах таких стай, рыбы, находящиеся на периферии, двигаются в одном направлении. Оборонительная стая характеризуется максимальной маневренностью. Очертания ее, плотность, ориентация уходящих от атаки хищника особей быстро меняются, в некоторых случаях целостность стаи при уходе от опасности нарушается, и она распадается на две

или несколько более мелких стай, которые затем могут вновь быстро объединяться в одну единую стаю.

Если у европейского анчоуса, черноморской ставриды, атлантической сельди, атлантической трески высота стаи может быть значительной и немногим меньше, чем длина или ширина, то в стаях сингиля или остроноса все рыбы располагаются практически в одной плоскости (Пробатов, 1953). Такие стаи часто называют **плоскими стаями**, в отличие от **объемных стай**, в которых рыбы находятся на разных уровнях относительно друг друга. Плоской стаей обычно перемещаются по песчаному мелководью султанковые рыбы (Mullidae) (Мочек, 1987). Незначительную высоту имеют стаи молоди многих пресноводных рыб, стоящие на потоке илидвигающиеся вниз или вверх по течению.

Перемещающиеся стаи европейского анчоуса имеют вытянутую форму с соотношением длины к ширине стаи в среднем 2.09:1 (Squire, 1978). Форма стай японской скумбрии еще более вытянутая и их длина превышает ширину в 6–10 раз (Nara, 1985a). Небольшие движущиеся стаи харенгулы *Harengula sp.* по своей форме напоминают сплюснутый эллипсоид с отношением осей 2.1:2.0:1.6 (Cullen et al., 1965). Формулу, аппроксимирующую стаю эллипсоидом вращения $V = 1/6\pi lph$ используют для расчетов объема стаи исходя из данных о ее длине (l) и высоте (h) (Галактионова, Галактионов, 1990). Поскольку стаи трехмерные структуры, то для анализа их пространственных характеристик следует учитывать и ширину занимаемого ею объема. Стаи желтоглазой кефали *Aldrichetta forsteri*, по форме близкие к вытянутому сфероиду, имеют соотношение длины, высоты и ширины, равное 5:2:1 (Middlemiss et al., 2018b). Несмотря на значительную вариабельность формы стай рыб, принято считать, что в среднем пропорция ее длины, ширины и высоты близка к 3:2:1. Предполагается также, что эллипсоидная форма делает стаю менее заметной (Pitcher, Partridge, 1979). Методами высокоточной гидроакустики обнаружено, что уплощенная сфероидной формы стая характерна для рыб (атлантическая сельдь), располагающихся у поверхности или в придонных слоях воды, тогда как в толще воды форма у стаи ближе к шарообразной (Misund, 1991, цит по Pitcher, Parrish, 1993). Европейский анчоус во время откорма образует круглые или овальные стаи (Голенченко, 1956), а при миграциях через Керченский пролив из Азовского моря в Черное море форма стай чрезвычайно изменчива (Макаручук, Белоусов, 1953; Токарев, 1958). Такие стаи с быстро меняющейся конфигурацией получили название **амебообразных стай** (Кротов, 1938). Пропорции стаи могут иметь определенную суточную динамику – от близкой к шарообразной форме в утренние и вечерние часы (отношения вы-

соты к длине стаи 0.8–1.0) до вытянутой в светлое время суток (0.5–0.8) (рис. 2) (Галактионова, Галактионов, 1990).

При наблюдениях за одной и той же стаей рыб можно легко увидеть все переходы от ходовой или амебообразной к питающейся или отдыхающей, а при возникновении угрозы – от отдыхающей или питающейся стаи к ходовой или оборонительной. Даже во время отдыха, когда рыбы ориентированы по-разному, они не рассредоточиваются далеко друг от друга и почти мгновенно вновь образуют поляризованную стаю при внезапном испуге (Rangeley, Kramer, 1995). Многообразие стайного поведения, быстрый переход стаи от одного типа к другому в соответствии с конкретными жизненными функциями рыб – питанием, отдыхом, избеганием опасности, миграциями и т.п. свидетельствует о наличии определенного спектра различных по структуре и предназначению форм стайного поведения, их единстве и взаимной обратимости. Они образуют континуум форм стайного поведения, заключающийся в постоянном и быстром переходе стаи от одной формы к другой – от ходовой к питающейся, от оборонительной или отдыхающей вновь к ходовой стае и т.п. Смена форм проявления стайного поведения происходит не в ходе онтогенетических преобразований или сезонной и суточной циклики, а постоянно и быстро в более коротких временных масштабах (секунды, минуты, часы) и несомненно является важнейшим свойством этого типа поведения рыб.

4.3. Число рыб в стаях

Минимальная численность групп рыб, способных проявлять стайное плавание, равна трем особям (см. раздел 11.1). Обычно число особей в стаях рыб превышает этот минимальный уровень и их численность широко варьирует, в том числе и у представителей одного и того же вида. Небольшими стаями, состоящими всего лишь из нескольких особей, часто держатся крупные хищные рыбы. Малочисленные стайки характерны для молоди речных рыб, особенно в ручьях и в небольших речках. В то же время, в период нереста, миграций или откорма многие рыбы собираются в крупные стаи, объединяющие сотни тысяч или миллионы особей. Наиболее крупные стаи образуют многие морские пелагические рыбы.

Существует большое число данных, иллюстрирующих диапазон возможных значений численности стай рыб. Так, прицельным выловом стай атлантической сельди с помощью промысловых тралов выяснено, что суммарная масса рыб в стае достигает 100 т (Радаков, 1972). Исходя из средней массы тела сельди численность особей в таких стаях определена равной 250.000 экземплярам. По оценкам других исследователей число рыб в стаях атлантической сельди варьирует от 100 особей до 400 тысяч

и выше (Misund et al., 1995). Согласно выполненным гидроакустическим измерениям в стаях сельди, имеющих длину от 100 до 280 м и толщину от 4 до 14 м, в 1 м³ занимаемого стаей объема находится от 11 000 до 103 000 рыб (Trevorrow, Claytor, 1998). Близкие величины получены и для стай некоторых других морских пелагических рыб – у годовиков лобана *Mugil cephalus* стаи могут состоять из более чем 300.000 особей (Heller, Hoese, 1962), у дальневосточной сардины-иваси численность стай доходит до 500.000 (Кагановский, 1942). Стаи крупных синих тунцов *Thunnus thynnus*, массой тела от 100 до 350 кг, насчитывают от нескольких особей до свыше 1000 индивидуумов (Lutcavage et al., 2000).

Однако во многих случаях численность стай, в том числе и морских пелагических рыб, бывает намного меньше. Так по визуальным подсчетам из гидростата обычно стаи крупной атлантической трески включают до 10 особей, более мелкой трески – до нескольких десятков особей, стаи пикши *Melanogrammus aeglefinus* обычно состоят из 10–30 рыб, молоди тресковых Gadidae – несколько сотен (Киселев, Соловьев, 1961), молоди атлантической менидии *Menidia menidia*, длиной 11–12 мм, состоят из 30–50 экз. Число рыб в стаях темно-бурого луциана *Lutjanus monostigma* не превышает 1000–2000 (Potts, 1970), в стаях южноевропейской атерины *Atherina boyeri* – 1000, молоди европейского анчоуса – несколько десятков тысяч, молоди черноморской барабули *Mullus barbatus ponticus* – 200, губанов из рода *Crenilabrus* – до нескольких десятков (Аронов, 1977). Стаи, состоящие из нескольких десятков особей, формируют неполовозрелые особи луны-рыбы *Mola mola* (Abe et al., 2012). Молодь трехиглой колюшки держится стаями, число особей в которых варьирует от 6–8 до 50 (Peuhkuri, Seppä, 1998), в стаях молоди обыкновенного гольяна насчитывают от нескольких десятков до нескольких сотен личинок или мальков (Соин и др., 1981). Совместные стаи молоди золотого нотемигонуса *Notemigonus crysoleucas*, поперечно-полосатого фундулюса *Fundulus diaphanus* и некоторых других насчитывают от 6 до свыше 750 особей, причем численность большинства стай превышает 20 особей (Krause et al., 1996a, 1996b, 1998a).

Столь выраженная вариабельность линейных размеров стай рыб и числа входящих в них особей отражает высокую пластичность этой формы поведения, ее подверженность влиянию различных внутренних и внешних факторов. В некоторых случаях противоречивость существующих сведений о размерах и численности стай рыб связана с неоднозначностью содержания, вкладываемого разными исследователями в понятие стаи. Не всегда ясно, имеют ли они дело с одной стаей, или с несколькими одновременно, или они оценивают параметры не стаи, а скопления рыб, в

котором особи не связаны между собой общностью поведения. Высказывается точка зрения, согласно которой громадные миграционные скопления многих морских пелагических рыб представляют собой единую стаю, численность которой зависит лишь от количества готовых к миграции особей (Милановский, Рекубретский, 1960). Однако такие гигантские скопления следует рассматривать как пространственные объединения или агрегации многих в той или иной мере самостоятельных стай, между которыми связь может отсутствовать. Высказывается предположение, основанное на расчетах и моделировании, что существует максимальная численность стаи, при превышении которой она уже перестает восприниматься входящими в нее рыбами как единое целое (Kunz, Hemelrijk, 2012).

Численность стаи одного и того же вида рыб может зависеть от возраста и размеров рыб, их состояния, условий обитания и т.п. Так, если крупная атлантическая треска держится мелкими стаями (Киселев, Соловьев, 1961), то небольшие особи этого вида и пикши образуют стаи численностью до 2–3 тыс. особей, при этом с увеличением размеров рыб число их в стае уменьшается. Замечено также, что стаи этих рыб в пелагиали, как правило, более многочисленны, чем у дна (Константинов, 1977) или в прибрежье (Мочек, 1987). У гуппи связь между размерами рыб и численностью стаи слабая (Hoare et al., 2000b), тогда как наличие потока влияет на численность стаи сильно – на течении гуппи держится небольшими стаями, но в местах, где течение отсутствует, стаи на много крупнее (Hockley et al., 2014).

Таким образом, стаи рыб весьма разнообразны по своим размерам, форме и числу составляющих их особей. Параметры, отражающие эти внешние характеристики стай, весьма неустойчивы и легко сдвигаются под действием различных факторов и условий существования, возраста или состояния рыб, что подчеркивает высокую пластичность этих характеристик стаи и стайного поведения в целом.

5. СОСТАВ СТАЙ

В большинстве случаев стаи рыб характеризуются высокой однородностью видового и размерного состава и отсутствием заметных индивидуальных отличий физиологического статуса у входящих в них особей (Месяцев, 1939; Breder, 1951, 1959). Рыбы в стаях имеют одинаковую зрелость половых желез, близкий уровень активности симпатно-адреналовой системы (уровень катехоламинов в мозге), совпадают и другие физиологические показатели (Радаков, 1972; Nechaev, 1991). В некоторых ситуациях, например, в преднерестовый период, стаи рыб могут объединять преимущественно самок или самцов, как это наблюдается, например, у мойвы *Mallotus villosus* (Davoren et al., 2006). Унифицированность особей по видовой принадлежности, размерам и внутреннему состоянию является важнейшей характеристикой стай рыб (Shaw, 1962, 1978; Радаков, 1972; Partridge, 1982; Мантейфель, 1987; Pitcher, Parrish, 1993).

5.1. Размерный состав

Рыбы в стаях имеют близкие размеры и обычно не различаются между собой более чем на 50% средней длины тела. Такие данные получены главным образом для ходовых стай половозрелых рыб в период их нагульных, зимовальных или нерестовых миграций (Shaw, 1962). Существуют утверждения, что если рыбы различаются своими размерами более чем на длину головы, то это препятствует формированию единой стаи и что различия по длине лимитируют образование единых стай в большей мере, чем принадлежность к разным видам (Schaffer, 1955). Анализ размерного состава 34 стай, отловленных в небольшом озере, показал, что среднее значение коэффициента вариации длины тела рыб в стае составляет около 16% (Krause et al., 1996b).

Размерная и видовая гомогенность стай рыб в природных водоемах указывает на то, что объединение рыб происходит не случайным образом и что высокая ассортативность (неслучайность) подбора индивидуумов при формировании стаи обеспечивается определенными механизмами (Krause et al., 1996a, 1996b; Peuhkuri et al., 1997). Прежде всего однородность размерного состава достигается за счет пассивного выхода из стаи более мелких особей, которые, не обладая достаточными локомоторными способностями, рано или поздно отстают от стаи. Снижение вероятности объединения разноразмерных рыб в составе единой стаи может вызываться несовпадением биотопических предпочтений у рыб разного размера, например, разным отношением к глубине, освещенности, потоку

или наличие укрытий. Установлено также, что реакция привлечения к конспецифичным особям, присущая стайным рыбам, лучше всего проявляется по отношению к особям близкого размера (Keenleyside, 1955; Ranta et al., 1992b; Krause, 1994; Krause, Godin, 1994b). Унификации размерного состава происходит также и благодаря тому, что хищники, как это было продемонстрировано на разнообразных примерах, в непропорционально большем количестве выедают из неоднородных стай тех особей, которые выделяются своими размерами (Theodorakis, 1989 и др.). Размерная гомогенность стай рыб повышается после нападений хищника (Pitcher et al, 1986b; Ranta et al., 1992a), что может достигаться не только из-за истребления маргинальных по размерам индивидуумов, но и за счет распада стай на более однородные по составу две или большее число самостоятельных стай или перераспределения особей между соседними стаями.

В неоднородных стаях мелкие особи попадают в значительно менее выгодные условия для питания. Экспериментальным путем выяснено, что конкурентная способность крупных индивидуумов намного выше: в стае голавлей *Leuciscus cephalus*, состоящей из двух равных по численности размерных групп (соотношение средних длин тела 0.66:1), на долю более крупных особей приходилось свыше 85% от всей потребленной пищи. Уменьшение доли крупных особей приводило к росту потребления пищи более мелкими рыбами (Krause, 1994). Предполагается, что избегание мелких рыб объединяться в стаю вместе с крупными рыбами будет минимизировать пищевую конкуренцию между партнерами. С другой стороны, пищевая активность одиночных крупных особей в стае более мелких рыб также оказывается подавленной (Peuhkuri, 1997, 1998a). Перечисленные особенности служат основными механизмами, приводящими к унификации размеров рыб в стае.

Более противоречивы данные о размерном составе стай молоди рыб. На примере обыкновенного голяка было установлено, что молодь не объединяется в единую стаю, если разница по длине тела превышает определенную величину (Berwein, 1941). В то же время, согласно многократным наблюдениям, выполненным Радаковым (1972) молодь южно-европейской атерины, заметно различавшаяся своими размерами, легко образует совместную стаю. Больший чем у взрослых рыб уровень размерной неоднородности состава стай личинок и мальков показана на большом числе конкретных примеров и, по-видимому, может рассматриваться либо в качестве одной из особенностей стайного поведения молоди рыб, либо указывает на недостаточное развитие тех механизмов, которые приводят к гомогенности стай взрослых особей (см. раздел 16.2).

5.2. Видовой состав

Ходовые стаи мигрирующих рыб, особенно мелких пелагических видов, обладающих высокой численностью, характеризуются в большинстве случаев исключительной однородностью видового состава. Для морских пелагических рыб-планктофагов существует ограниченное число данных, указывающих на присутствие в их стаях каких-либо посторонних по видовой принадлежности особей (Hobson, 1963; Parrish, 1989a). Кратковременное объединение представителей разных видов морских пелагических рыб в одну стаю или скопление может происходить, вероятно, лишь во время откорма в местах концентрации кормовых организмов, где для питания рассредоточиваются стаи разных рыб. У более крупных морских рыб, особенно пелагических хищников, разновидовые стаи формируются, по-видимому, чаще. Например, смешанные стаи обычны для атлантической скумбрии *Scomber scombrus* (Pitcher, Parrish, 1993), для желтоперого тунца *Thunnus albacares* и обыкновенного скипджека *Katsuwonus pelamis* (Matsumoto et al., 1984; Hallier, 1991).

Иная ситуация может наблюдаться у прибрежных стайных тропических рыб, близких по образу жизни и питанию, сходных по размерам, форме и окраске тела, населяющих одни и те же биотопы. Крупные разновидовые стаи, объединяющие преимущественно растительноядных представителей разных родов и семейств, часто можно встретить среди коралловых рифов (Ogden, Buckman, 1973; Itzkowich, 1977). Обитающие в прибрежье тропических морей рыбы-попугаи (Scaridae) – синий хирург *Acanthurus coeruleus* и синий скар *Scarus coelestinus* образуют совместные стаи, численность которых достигает 50–400 особей. Однако, доля синего скара в таких стаях относительно невелика и не превышает нескольких процентов (Alevizon, 1976). В стаях *Acanthurus bahianus*, насчитывающих многие сотни особей, обычно встречаются представители других видов этого рода – синий хирург *A. coeruleus* и обыкновенная рыба-хирург *A. chirurgus*. Отсутствие в стаях *Acanthurus bahianus* гетероспецифичных особей представляет собой исключение (Мочек, 1987). В свою очередь, в стаях синего хирурга также присутствуют рыбы многих видов – рыбы-хирурги *Acanthurus bahianus* и *A. chirurgus*, белый кифоз *Kyphosus sectatrix*, различные рыбы-попугаи *Scarus spp.*, пятнистый флейторыл *Aulostomus maculatus* и даже султанки, такие как мелкозубая барабуля *Mulloidichthys martinicus* и пятнистый садмонет *Pseudupeneus maculatus* (Morgan, Kramer, 2004). Интересно, что такая толерантность к присутствию в стае рыб других видов, часто не родственных, сочетается у синего хирурга сменами модели поведения со стайного к территориальному или переходом к одиночным перемещениям, напри-

мер, к местам санитарной обработки рыбами-чистильщиками (Morgan, Kramer, 2004, 2005).

Совместные стаи формируют рыбы-попугаи – *Scarus croicensis*, *S. radians*, *Sparisoma viride*, ворчуновые (Haemulidae) – синеполосая ронка *Haemulon sciurus*, желтополосая ронка *H. flavolineatum* и обыкновенная ронка *H. plumeri*, луциановые (Lutjanidae) – морской адвокат *Lutjanus apodus*, серый луциан *L. griseus*, луциан хоку *L. josi*, губановые (Labridae) – донцелла *Halichoeres poeyi*, двуполосая донцелла *H. bivittatus*, двухцветная талассома *Thalassoma bifasciatum* (Мочек, 1987). Совместными стаями держится имеющая сходную окраску тела молодь рыб-попугаев *Chlorurus sordidus*, *C. bleekeri*, *C. gibbus*, *Scarus spinus* и *S. schlegeli* (Crook, 1997) или взрослые особи зебровидного (трехполосого) дасцилла *Dascyllus aruanus* и сетчатого (двухполосого) дасцилла *D. reticulatus* (Losey, 2003). Среди выловленных в прибрежье нескольких десятков стай рыб-хирургов *Acanthurus bahianus* часто обнаруживают единичных особей рыбы-попугая *Scarus taeniopterus*. Полностью моновидовые стаи были исключением (Debrot, Myrberg, 1988). Хромисы *Chromis nitida* и *C. atripectoralis* вблизи коралловых рифов держатся либо расположенными рядом, но четко отделенными друг от друга, стаями, либо формируют совместные стаи (Sackley, Kaufman, 1996). Вхождение посторонних по видовой принадлежности особей в стаи может происходить с разной легкостью в разных биотопах. Подводное прослеживание за полосатой барабулей *Mullus surmuletus* во время питания в прибрежном мелководье обнаружило, что встреченные на ровном и открытому песчаном дне небольшие стайки этих рыб были в основном моновидовыми, тогда как при нахождении среди камней и зарослей водной растительности в них часто входили губановые и спаровые рыбы – морской юнкер *Coris julis*, рулена *Symphodus tinca*, клюворыл *Diplodus vulgaris*, белый саргус *D. sargus* и некоторые другие (Ajemian et al., 2016). Большое число примеров состава разновидовых стай рыб коралловых рифов южного шельфа Кубы приводит в своей монографии А.Д.Мочек (1987). Некоторые из рыб коралловых рифов (ворчуновые – Haemulidae) объединяются в единые стаи с ракообразными (мизиды), сходными с этими рыбами по размерам, форме тела и поведению (McFarlad, Kotchian, 1982).

Образование разновидовых стай чаще всего наблюдается у молоди рыб, особенно в первый год ее жизни (см. раздел 16.2). Например, мальки пескаря-губача *Sarcocheilichthys szerskii* живут в стайках амурского голяна *Phoxinus lagowskii* и чебачка *Pseudorasbora parva* (Никольский, 1974). Смешанные стаи образуют личинки и ранние мальки сига *Coregonus lavaretus* и европейской ряпушки *Coregonus albula* (Лапин и др., 1978), в

стаях молоди обыкновенного гольяна можно встретить личинок ельца *Leuciscus leuciscus* и обыкновенной плотвы *Rutilus rutilus* (Соин и др., 1981). В составе совместных стай молоди золотого нотемигонуса и поперечно-полосатого фундулюса встречается также и молодь белого чукучана *Catostomus commersoni*, трехиглой колюшки и четырехиглой колюшки *Apeltes quadratus*. Около 2/3 стай золотого нотемигонуса из 34 обследованных были неоднородными по видовому составу, свыше чем в 90% случаев разновидовые стаи включали в себя молодь 1–2 дополнительных видов (Krause et al., 1996b). В неоднородных по видовому составу стаях молоди рыб часто выделяется один доминирующий по численности вид, представители которого составляют основу смешанных стай. Например, в стаях молоди обыкновенного гольяна на долю этого вида приходится до 95–99% от общего числа особей (Соин и др., 1981), в стаях молоди золотого нотемигонуса – около 71% (Krause et al., 1996b). Иногда представители разных видов могут составлять в стае равные или близкие по величине доли (Танасийчук, 1947). Особенности видового состава стай молоди рыб детально рассмотрены в разделе 16.2.

Объединение в единую стаю рыб разных видов дает им определенные преимущества, прежде всего в связи с питанием, поскольку даже незначительное расхождение по предпочитаемым кормовым объектам приводят к заметному снижению пищевой конкуренции в стае и к более полному использованию пищевых ресурсов биотопа (Ehrlich, Ehrlich, 1973; Wolf, 1985, 1987). Коралловые растительноядные рыбы в крупных смешанных стаях легче преодолевают сопротивление территориальных рыб и используют в пищу растения, находящиеся на индивидуальных участках, охраняемых другими рыбами (Vine, 1974; Barlow, 1974; Alevizon, 1976; Robertson et al., 1976, 1977; Foster, 1985a, 1985b; Marsh, Ribbink, 1986). Объединение рыб разных видов приводит, как правило, к образованию более крупных стай, что выгодно для всех особей из-за возникающих преимуществ при питании, а также при защите от опасности (Ehrlich, Ehrlich, 1973; Sackley, Kaufman, 1996).

Вместе с тем, присутствующие в стаях “посторонние” рыбы, хорошо заметны и в первую очередь истребляются хищниками. Несомненно, что повышенная уязвимость таких рыб является одной из причин кратковременного существования смешанных разновидовых стай. Особенно высок риск быть схваченной при атаке хищника, если отличающаяся от других членов стаи особь другого вида находится в малочисленной стае. Чем крупнее стая, тем относительно более защищенными в них оказываются рыбы других видов или других размеров, имеющие какие-либо индивидуальные отличия от остальных особей по окраске или по поведе-

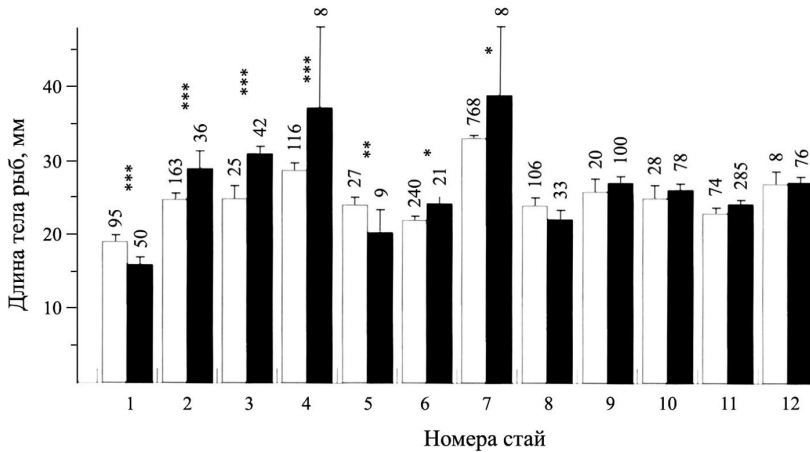


Рис. 8. Длина молоди золотого нотемигонуса *Notemigonus crysoleucas* (светлые столбцы) и поперечно-полосатого фундулюса *Fundulus diaphanus* (темные столбцы) в совместных стаях (стандартная длина тела, SL, и 95% доверительный интервал). Число особей каждого вида в стае приведено цифрами над столбцами; *, ** и *** – достоверность различий по длине тела между рыбами двух видов в стае (по Krause et al., 1996b).

нию (Landeau, Terborgh, 1986). Расхождение рыб разных видов и образование из одной смешанной стаи несколько моновидовых происходит и при непосредственной угрозе нападения хищника (Wolf, 1985). Часто при возникновении непосредственной опасности смешанные стаи распадаются на несколько более однородных в видовом отношении мелких стай. Такая особенность обнаружена при наблюдении за поведением стаи, искусственно составленной из нескольких видов карповых рыб – обыкновенного гольяна, ельца *Leuciscus leuciscus* и пескаря *Gobio gobio*. В присутствии хищника (модель щуки *Esox lucius*) вероятность того, что партнером по стае оказывалась конспецифичная особь, значительно повышалась (Allan, Pitcher, 1986).

Интересно, что даже при образовании совместных стай, особи разного вида в стае обычно близки по размерам. Это было обнаружено в ходе специального исследования, в котором сравнивали размеры тела молоди золотого нотемигонуса и поперечно-полосатого фундулюса в совместных стаях. Молодь этих видов часто образует такие стаи в прибрежном мелководье озер Северной Америки. Анализу подвергали только те стаи, которые были выловлены полностью и в которых численность особей обоого вида была достаточной для статистических сравнений. Оказалось,

что стай, выловленные в одном и том же месте озера, могут различаться почти в два раза по средним размерам входящих в них рыб (суммарно для обоих видов). Однако размеры особей разных видов в составе одной и той же стаи различаются меньше – статистически значимой разница была лишь в 7 из 12 совместных стай, причем в некоторых из них более крупными были особи золотого нотемигонуса, в других – фундулюса (рис. 8) (Krause et al., 1996b). Таким образом механизмы, обеспечивающие размерную ассортативность состава многовидовых стай, одинаково эффективны для рыб разных видов.

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

6. ВНУТРЕННЯЯ СТРУКТУРА СТАЙ

6.1. Расположение рыб в стаях

Пространственное расположение рыб в стае, или **структура стаи**, изучена преимущественно на примере ходовых стай. В них особи ориентированы строго параллельно друг к другу, партнеры располагаются между собой на равном расстоянии, положение тела рыб близко к горизонтальному. Например, у сайды средний угол наклона продольной оси тела рыб к горизонтальной плоскости составляет всего лишь $0.9 \pm 5.4^\circ$ (Foote, Opa, 1987). Взаимное расположение и расстояние между партнерами в стае не случайно, а подчиняется определенным правилам.

При наблюдении за стайным плаванием рыб в природе или в аквариумах и бассейнах, можно легко увидеть, что рыбы в ходовых стаях смещены относительно друг друга в горизонтальной плоскости, располагаясь в шахматном или ромбовидном порядке (рис. 9). Такие стаи называются **изотропными**. Расположение рыб в изотропной стае определяется, в том числе, физическими силами, возникающими в водной среде при плавании рыб. Теоретические расчеты, выполненные известным гидrofизиком академиком В.В. Шулейкиным еще в 30-е годы, показали, что между двумя перемещающимися в жидкости в одном направлении близко расположенными телами действуют так называемые **пондеромотор-**

ные силы, величина которых определяется взаимным расположением этих тел (рис. 10) (Шулейкин, 1968). Если угол между направлением движения тел и отрезком, соединяющим их центры, так называемый **курсовой угол**, больше или меньше $54^\circ 40'$, то действие сил, сближающих тела, превышает или уступает действию отталкивающих сил. Угол направления на соседних партнеров, рассчитанный исходя из действующих пондеромоторных сил соответствует величине этого угла в реально наблюдаемых стаях рыб (Cullen et al., 1965; Серебров, 1984). Величина пондеромоторных сил пропорциональна четвертой степени длины тела рыб, поэтому для небольших по размеру рыб эти силы относительно невелики и не оказывают такого значительного влияния на их поведение, как на поведение более крупных особей. Это объясняет тот факт, что в стаях, состоящих из мелких рыб, расположение особей относительно друг друга не столь заметно под-

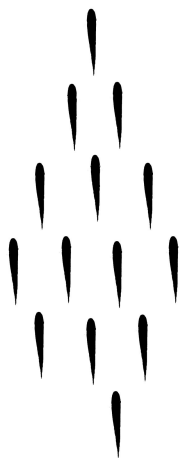


Рис. 9. Расположение рыб в изотропных ходовых стаях.

чиняется шахматному порядку, тогда как в стаях крупных рыб, например, у тунцов, плывущих с большой скоростью, этот порядок выдерживается гораздо строже.

Шахматный порядок плывущих стай рыб обусловлен не только действием возникающих в это время пондеромоторных сил, но и другими особенностями гидродинамики плавания и энергетикой плывущих рыб. Активно перемещаясь или находясь на течении, рыбы создают в воде гидродинамические возмущения – постепенно слабеющий своеобразный турбулизованный **гидродинамический след** (рис. 11). Этот след симметричен

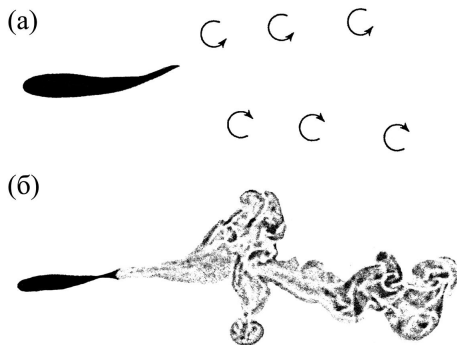


Рис. 11. Схема расположения гидродинамических вихрей, создаваемых плывущей рыбой (а) и гидродинамические возмущения, остающиеся плавающей рыбой в мелководном аквариуме с резким вертикальным градиентом температуры ($2^{\circ}\text{C}/\text{см}$); визуализация возмущений – за счет преломления лучей света (по McCutchen, 1976) (б).

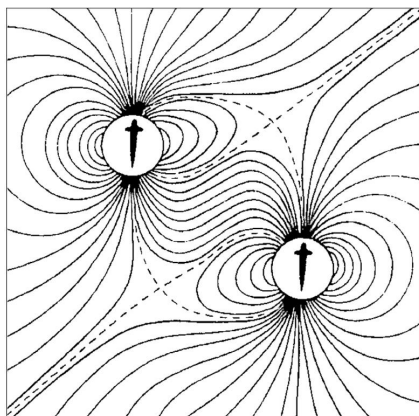


Рис. 10. Схема гидродинамических сил отталкивания и сближения, при которых наступает их взаимное уравнивание при стайном плавании рыб (по Шулейкину, 1968).

относительно продольной оси тела рыб и представляет собой **систему затухающих микрововоротов** (микрозавихрений), которые поочередно срываются с кромки хвостового плавника при обтекании потока воды внешней поверхности тела рыбы. Микрововороты создаются как при активном движении рыб за счет работы основного движителя – хвостового стебля и хвостового плавника, так и у рыб, стоящих на течении. В турбулизованной среде, которая создается в стае, рыбы избегают следовать непосредственно за впереди идущей особью, а располагаются в стороне от нее. Обусловленность расположения рыб в стае физическими законами послужила основанием для формулирования **гидродинамической гипотезы формирования стай рыб**

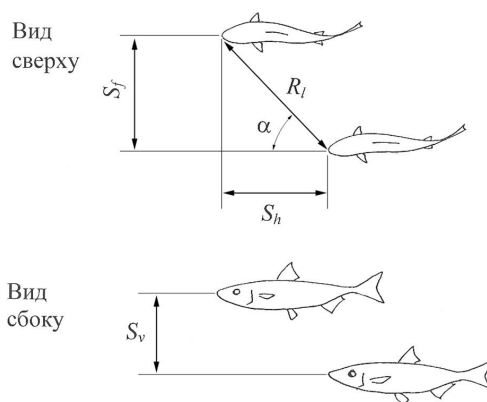


Рис. 12. Величины, характеризующие взаимное расположение соседних рыб в стае: R_l – линейная дистанция; S_f – фронтальное смещение, S_h – горизонтальное смещение, S_v – вертикальное смещение, α – курсовой угол.

(Беляев, Зуев, 1969). Согласно этой гипотезе энергия, затрачиваемая рыбами на плавание меньше в том случае, если они находятся в стае и выше у одиночных особей (см. раздел 15.1).

Рыбы не только располагаются относительно друг друга определенным образом, создавая пространственную структуру стаи, но и стремятся выдерживать между собой вполне определенную дистанцию, которая приблизительно одинакова у соседних пар (Hunter, 1966; Inagaki et al., 1976; Aoki, 1980; Partridge, 1981). Расстояние до соседнего партнера по стае может быть охарактеризовано несколькими разными величинами или показателями: R_l – *линейная дистанция*, т.е. длина отрезка, соединяющего двух соседних рыб; S_f – *фронтальное смещение*, или расстояние между параллельными траекториями плавания двух соседних рыб; S_v – *вертикальное смещение*, или расстояние в вертикальной плоскости между горизонтами плавания двух соседних рыб, S_h – *горизонтальное смещение*, или смещение особей относительно друг друга в горизонтальной плоскости (рис. 12). Линейная дистанция между особями в ходовых стаях обычно составляет от 2–3 до 4–5 средних длин тела рыб (L) (табл. 3), иногда оно может быть значительно ниже (Breder, 1965, 1967; Зуев, Беляев, 1970; Серебров, 1984). С помощью подводной стереофотоаппаратуры установлено, что в природной обстановке линейная дистанция между особями в стаях японской ставриды *Trachurus japonicus* (длина тела около 20 см) и скумбрии *Scomber sp.* (длина около 16 см) составляет 1.43 и 1.51 L (Aoki et al., 1986). В стаях атланти-

Таблица 3. Линейная дистанция между соседними особями в ходовых стаях и средняя плотность стай у рыб (по Сереброву, 1976, с дополнениями)

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

ческой сельди дистанция до ближайшего партнера в среднем составляет $0.82 L$, а при испуге может быть еще меньше – $0.77 L$ (Pitcher, Partridge, 1979; Partridge et al., 1980b; Domenici et al., 2000a). В искусственных условиях относительное расстояние между партнерами достигает еще меньших величин: при содержании в бассейне харенгулы *Harengula sp.* расстояние между ближайшими партнерами по стае равно всего 4.4 см при длине тела рыб около 7.5 см (Cullen et al., 1965), т.е. около 0.6 длины тела. Для более точного представления о реальном расстоянии между рыбами в стаях предлагают оценивать дистанцию до нескольких ближайших партнеров и определять соотношение между полученными величинами. Чем ближе оно к 1:1, тем более упорядочена (гомогенна) структура стай (Partridge et al., 1980b).

Величина линейной дистанции варьирует в соответствии с нормальным распределением (рис. 13), что подчеркивает стремление рыб в стае выдерживать между собой оптимальное расстояние (Серебров, 1984). Проведенные расчеты показывают, что отношение линейной дистанции (R_i) к средней длине тела рыб (L) в ходовых стаях может выражаться близкими величинами ($K=R/L \approx 2.44$, колебания от 2.19 до 2.75), как это было показано на примере ряда видов морских пелагических рыб (Серебров, 1976). Однако, по данным других исследователей, эта величина может быть иной. В стаях черноморской ставриды длиной тела 16–20 см при наблюдении за их поведением в проточном бассейне (скорость потока 1.2 м/сек) расстояние между особями не превышает 2–3 толщины тела (чаще всего 0.5–1.0 толщины тела) (Зуев, Беляев, 1970). Фронталь-

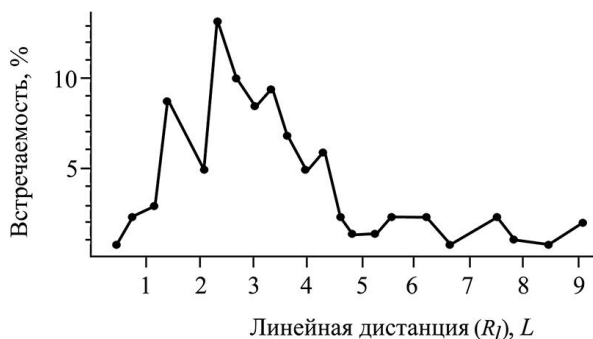


Рис. 13. Распределение величин линейной дистанции (R_l) между ближайшими партнерами в стаях мойвы *Mallotus villosus*. Линейная дистанция выражена в длинах тела рыбы, L (средняя длина рыб равна 15.22 см) (по Сереброву, 1984, с изменениями).

ное смещение рыб в стаях несколько меньше линейной дистанции, а вертикальное смещение значительно меньше линейной дистанции и фронтального смещения. В ходовых стаях мойвы, как это следует из анализа фотографий, сделанных непосредственно в стаях этих рыб, курсовой угол между соседними особями, располагающихся друг от друга на расстоянии около трех длин тела (46 см) равен в вертикальной плоскости 32° , тогда как в горизонтальной плоскости его величина больше — $54^\circ 40'$ (Серебров, 1984). В стаях черноморской ставриды вертикальное смещение составляет около 0.5 толщины тела рыб, а горизонтальное смещение обычно варьирует в пределах 0.25–0.75 L (Зуев, Беляев, 1970). Расположение рыб в стае относительно друг друга в горизонтальной и в вертикальной плоскостях отражены на рис. 14.

В определенных ситуациях положение особей стаи может быть менее стабильным или зависеть от некоторых факторов. Снижение освещенности приводит к увеличению дистанции между ближайшими партнерами по стае (Azuma, Iwata, 1994). В смешанных по видовому составу искусственно сформированных стаях карповых рыб, более крупные по размеру ельцы *Leuciscus leuciscus* (14 см) всегда располагались во главе стаи, тогда как обыкновенные гольяны (5–6 см) и пескарки *Gobio gobio* (9 см) всегда, т.е. при любых комбинациях состава стаи, располагались в задней ее части, занимая более верхние (гольян) или нижние (пескарь) горизонты. Наблюдения за особями, снабженными индивидуальными цветными метками, показало, что положение особей всех трех видов рыб в смешанных стаях менее стабильно по сравнению с расположением этих же рыб в моновидовых стаях (Allan, 1986). В поливидовых стаях рыб-

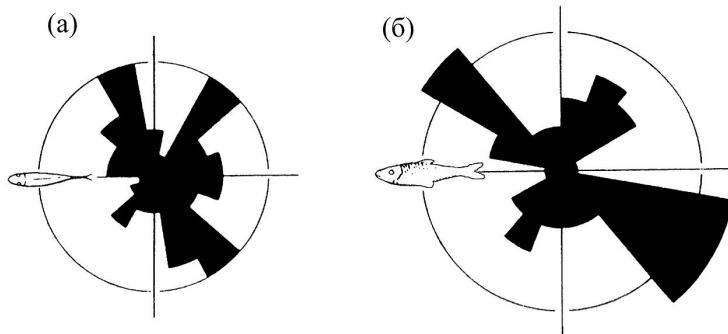


Рис. 14. Положение ближайших особей в горизонтальной (а) и вертикальной (б) плоскостях в стаях рыб (по Cullen et al., 1965).

хирургов представители доминирующего по численности синего хирурга *Acanthurus coeruleus* обычно занимают положение во главе стай, а малочисленные особи другого вида рыб-хирургов *A. bahianus* держатся в задней ее части (Morgan, Kramer, 2004).

6.2. Плотность стай

Структуре изотропной стаи, т.е. стаи с шахматным порядком расположения особей, соответствует геометрическое представление в виде наиболее плотной “упаковки” в пространстве сфер с радиусом $R_i/2$, когда рыбы располагаются вблизи узлов тетраэдрической решетки. Это подтверждается математическими расчетами и реально наблюдаемым расположением рыб в стаях (Заферман, 1975; Серебров, 1984; Заферман, Серебров, 1988). Сферическая форма индивидуальной зоны вокруг рыб в стае подтверждена строгими трехмерными измерениями их расположения (Middlemiss et al., 2018b).

Соотношение между плотностью расположения рыб в стае, их средними размерами и расстоянием между соседними особями приведены в табл. 3, зависимость между средней длиной рыб и расстоянием между особями в стае (линейная дистанция) показана на рис. 15. Между последними двумя параметрами наблюдается тесная корреляционная связь ($r=0.979$). Проведенные расчеты показывают, что средняя абсолютная плотность стай обратно пропорциональна третьей степени линейной дистанции между рыбами ($r=1.4/R_i^3$) (Серебров, 1976; Заферман, Серебров, 1988). Близкое совпадение реально наблюдаемой в природе плотности стай морского бекаса *Macrorhamphosus scolopax* с расчетной достигает-

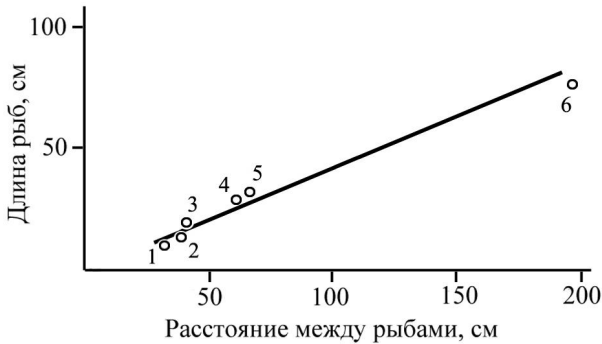


Рис. 15. Зависимость расстояния между рыбами в стае (линейная дистанция, R) от их средней длины тела: 1 – европейский анчоус *Engraulis encrasicolus*; 2 – мойва *Mallotus villosus*; 3 – сайка *Boreogadus saida*; 4 – атлантическая треска *Gadus morhua*; 5 – атлантическая сельдь *Clupea harengus*; 6 – тупорылый макрурус *Coryphaenoides rupestris* (по Сереброву, 1976).

ся только при использовании для вычислений коэффициента K тех видов рыб, которые близки к морскому бекасу по форме тела и некоторым другим морфологическим особенностям, таким как отношение максимального отклонения хвостового плавника от продольной оси тела при плавании к длине тела рыбы (Серебров, 1976).

Согласно существующим оценкам, средняя плотность рыб в ходовых стаях должна быть близка к соотношению, когда на одну особь приходится объем воды, равный кубу длины тела рыбы (L^3) (Pitcher, Partridge, 1979). Однако реально выполненные наблюдения свидетельствуют, что плотность стай существенно различается, при этом она может быть намного ниже или больше указанной выше величины даже по данным, полученным для одного и того же вида. По оценкам одних авторов, в стаях атлантической сельди на 1 особь в среднем приходится $0.7 L^3$ (Pitcher, Partridge, 1979), по данным других – $1.15 L^3$ (Domenici et al., 2000a). В последнем случае оценки выполнены для стаи сельди, окруженной охотящимися на них касатками *Orcinus orca* и принявшей характерную для такой ситуации шарообразную форму. Средняя плотность рыб в таких стаях составила 24.6 экз/м^3 , что на порядок больше, чем в стаях таких же по размеру рыб в такое же время года и суток, но не подвергающихся угрозе нападения хищника (Domenici et al., 2000a). Средняя плотность, установленная по гидроакустическим оценкам 76 стай сельди, составила 4.25 экз/м^3 (при варьировании этого показателя от 0.3 до 5.0 экз/м^3). Эта величина достаточно стабильная и повторяется при оценках плотности

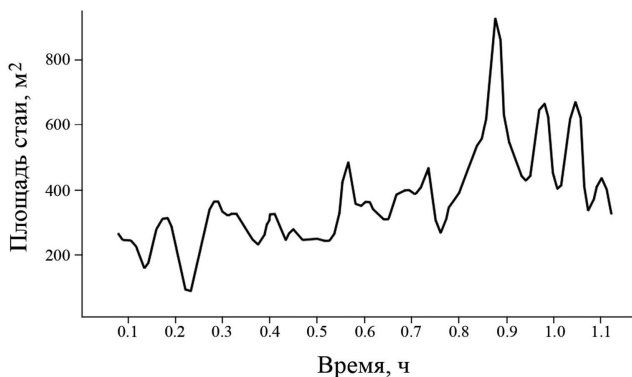


Рис. 16. Изменения горизонтальной площади одной из стай атлантической сельди *Clupea harengus* у берегов Северной Норвегии (по Misund et al., 1998).

перемещающихся стай сельди разной формы в разные годы (Misund, Floen, 1993; Misund, 1993; Misund et al., 1995).

Средняя плотность стай тупорылого макруруса *Coryphaenoides rupestris* длиной тела около 65–80 см, равна 1–2 экз/м³ (Галактионова, Галактионов, 1990), атлантической трески и пикши – около 1 экз/м³ (Константинов, 1977). Эта величина варьирует в больших пределах. Так, если средняя плотность стай дальневосточной сардины длиной тела около 15 см составляет около 26 экз/м³, то отдельные стаи могут отличаться по плотности более, чем в 100 раз (Misund et al., 2003). С короткими интервалами и в широком диапазоне меняется плотность одной и той же стаи, о чем можно легко судить, в частности, по постоянно меняющейся площади стаи (рис. 16) (Misund et al., 1998). В преднерестовый период плотность рыб в стаях тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* значительно выше и составляет нескольких десятков рыб в 1 м³ (Ганьков и др., 1953). В стаях японской ставриды среднее число рыб длиной около 20 см в 1 м³ составляло 6.6, в стаях скумбрии *Scomber sp.* – 19.5 (Aoki et al., 1986), в стаях мойвы, длиной тела около 15–16 см – 1–3 экз/м³ (Серебров, 1984). Плотность рыб в стае, выраженная в виде объема, приходящегося на одну особь, коррелирует со средним расстоянием до ближайшего партнера по стае. Связь между этими параметрами в стаях сайды отражена на рис. 17 (Pitcher, Partridge, 1979).

С увеличением скорости движения или при выходе рыб на течение компактность стаи заметно возрастает (Павлов, 1970; Pitcher, Partridge, 1979; Wiwchar et al., 2018). Так в естественных условиях среднее расстояние между особями в движущихся стаях мальков обыкновенного

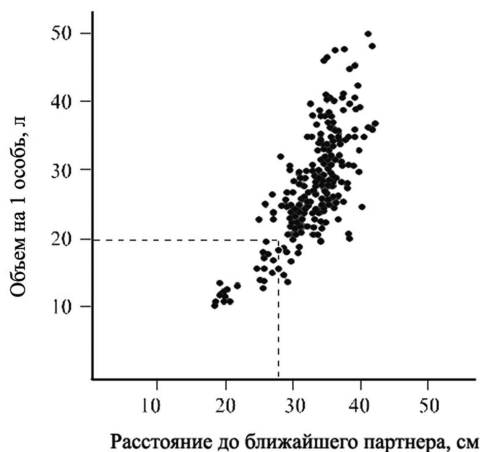


Рис. 17. Зависимость объема, приходящегося на 1 особь в стаях сайды *Pollachius virens* от среднего расстояния до ближайшего партнера по стае. Пунктирные линии отражают величины, соответствующие средней длине тела рыб L (на горизонтальной оси) и кубу длины тела L^3 (на вертикальной оси) (по Pitcher, Partridge, 1979).

усиливается параллельная ориентация особей (Inoue et al., 1979b). Замечено также, что средняя плотность в пределах крупных стай выше в центральных участках и уменьшается с приближением к их периферии. Центральные и краевые участки стай могут различаться по плотности в 10 и более раз (рис. 18). В центре крупных стай атлантической сельди (длина тела рыб 34 см) плотность в отдельных участках достигает 27 экз/м³, размеры таких участков составляют от нескольких метров до нескольких десятков метров (Misund, 1993; Misund, Floen, 1993).

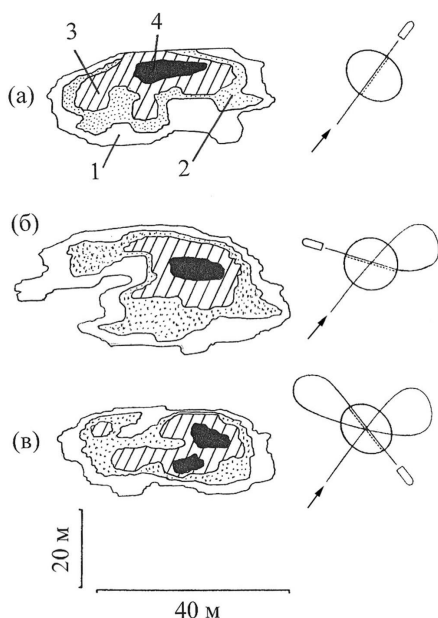


Рис. 18. Плотность рыб в различных частях стаи атлантической сельди *Clupea harengus*, оцененная с помощью гидроакустических методов. Справа показаны направления трансект, выполненных с интервалом в 3–5 минут. 1, 2, 3 и 4 – плотность рыб соответственно 0.1–1; 1–3; 3–8 и более 8 экземпляров в 1 м³. Отрезки указывают масштаб (по Misund, Floen, 1993).

6.3. Внутрестайные группировки

Ходовые стаи рыб, несмотря на свою изотропность, не являются абсолютно однородными и упорядоченными образованиями, а имеют своеобразную «ячеистую» структуру. Ячеистость стай трудно выявить визуальными методами анализа, но обнаруживается при математической обработке координат расположения отдельных особей в пространстве (Серебров, 1984; Заферман, Серебров, 1988). Эти ячейки получили название **внутрестайных субгруппировок**. Число рыб в субгруппировках, как было обнаружено в ходе специальных исследований стай мойвы, черноморской ставриды, пикши и других видов рыб, обычно не превышает 3–5 особей (Aoki, 1980; Partridge, 1981; Серебров, 1984; Заферман, Серебров, 1988). Именно в пределах этих небольших по численности субгруппировок и реализуется высоко упорядоченное расположение рыб относительно друг друга. Анализ плавания рыб показал, что даже небольшие стаи, численностью 20–30 особей, представляют собой объединение нескольких таких субгруппировок. Взаимное расположение рыб в субгруппировках различается, но чаще всего рыбы выстраиваются либо клином, либо в линию одна чуть позади другой (уступ) и лишь значительно реже можно встретить непродолжительное плавание двух рыб при их равном параллельном взаимном расположении (линейный фронт), когда горизонтальное смещение S_h практически не выражено. Форма клина может быть симметричной или асимметричной (рис. 19). Взаимное расположение рыб во внутрестайных субгруппировках постоянно меняется, в перегруппировании участвуют все рыбы, независимо от того, находятся ли они впереди, в середине или в задней части субгруппировки (Зуев, Беляев, 1970).

Специальный анализ расположения особей в стаях, выполненный по сделанным в природе фотографиям стай мойвы, выявил, что у этих рыб субгруппировки чаще всего (34.1%) состоят из трех особей, несколько реже – из 2, 4 или 5 рыб (20.5, 22.7 и 22.7% случаев) (Серебров, 1984). Расстояние до партнера в субгруппировках всегда меньше, чем расстояние до любой особи, входящей в какую-либо иную субгруппировку стай. В субгруппировках все рыбы размещаются либо строго в одной, горизонтальной плоскости, либо с незначительным смещением по вертикали. Предполагается, что такое расположение может быть вызвано не только гидродинамическими особенностями стайного плавания, но и с созданием оптимальных условий для контроля движений ближайших партнеров рецепторами боковой линии, расположенными на боковой поверхности туловища (Зуев, Беляев, 1970).

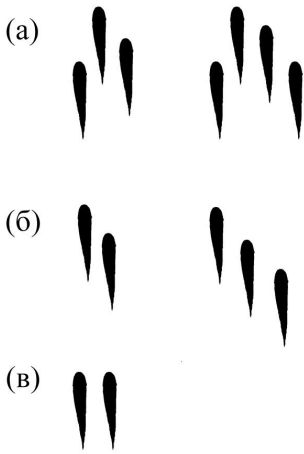
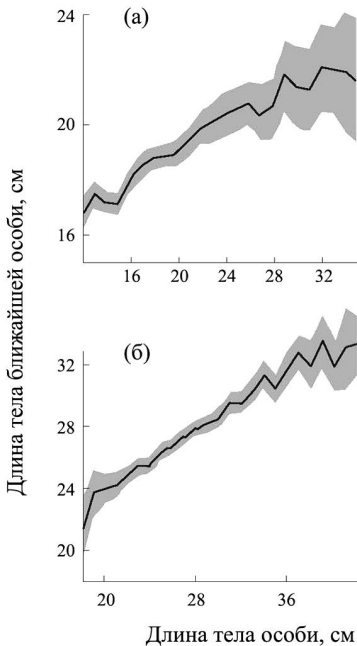


Рис. 19. Взаимное расположение рыб во внутростайных субгруппировках: а – клин симметричный и асимметричный, б – уступ, в – линейное расположение (по Зуеву и Беляеву, 1970).



Размеры рыб в субгруппировках практически совпадают. Использование стереовидеозаписей стай атлантической сельди и атлантической скумбрии для определения расстояния между более чем 17000 пар рыб позволило установить, что рыбы стремятся располагаться в стае рядом с близкими по размеру особями. Между ближайшими по стае соседними рыбами наблюдается высокая положительная корреляция по длине тела – 0.97 и 0.98 соответственно для сельди и скумбрии (рис. 20). Предпочтение держаться в стае рядом с близкими по размеру особями поддерживается несмотря на то, что рыбы в пределах стаи постоянно перемещаются: у сельди (длина тела 21 см) смена ближайшего партнера происходит в среднем 11 раз в минуту, т.е. через каждые пройденные рыбой 6.2 длины тела, у скумбрии (длина тела 31 см) – 6.2 раза в минуту или через 12.5 длины тела. Выбирают ли рыбы партнера близкого по размерам тела активным образом за счет зрительных оценок или такой выбор происходит благодаря действию гидродинамических сил остается неясным (Pitcher et al., 1985). Средняя плотность субгруппировок значительно выше, чем плотность в среднем по всей стае, например, в стаях мойвы плотность в субгруппировках достигала 7.60 экз/м³, тогда как в среднем по стае эта величина составляла около 0.95 экз/м³

Рис. 20. Зависимость между длиной тела ближайших соседних рыб в стаях у атлантической сельди *Clupea harengus* (а) и атлантической скумбрии *Scomber scombrus* (б). Затененная зона – область доверительных интервалов, 0.95% (по Pitcher et al., 1985).

(Серебров, 1984). Полагают, что особи в стаях не только у рыб, но и у других животных, вероятно наиболее тесно взаимодействуют друг с другом именно в пределах таких локальных субгруппировок (Ballerini et al., 2008).

6.4. Пространственные предпочтения рыб в стаях

Данные, касающиеся индивидуальных предпочтений рыб занимать определенные позиции в пределах стаи ограничены. Существуют наблюдения, согласно которым особи, различающиеся по размерам, распределяются в пределах стаи не гомогенно: средняя длина рыб из разных частей стаи может различаться на треть и более (Pitcher et al., 1985; Pitcher, Parrish, 1993). Например, наиболее крупные особи атлантической трески возглавляют стаи во время миграции на откорм после нереста. Рыбы-лидеры интенсивнее питаются, пища их разнообразнее и состоит из более предпочитаемых объектов питания (DeBlois, Rose, 1996). Такая же закономерность обнаружена и в стаях других морских рыб – атлантической скумбрии (Pitcher et al., 1982a), европейской сардины *Sardina pilchardus* (Muzinic, 1977), а также в стаях сеголеток обыкновенной плотвы, в которых относительное число крупных особей выше в передней части стай (Михеев, 1985). Замечено также, что в стаях, обладающих значительной толщиной, особи, располагающиеся в верхних слоях воды, мельче тех, что занимают нижние горизонты (Sette, 1950; Breder, 1951; Johnson, 1970).

Расположение в стае в ряде случаев связано с физиологическим состоянием особи. Например, голодные рыбы чаще занимают позицию во главе стаи (Krause et al., 1992; Krause, 1993a). В стаях обыкновенного голяна особи, схватившие корм, уходят с лидерской позиции, причем, как показали оценки интенсивности их метаболизма, они сдвигаются в заднюю часть стаи пропорционально величине той энергии, которая остается после энерготрат, необходимых для переваривания добычи (специфическое динамическое действие пищи) и поддержания стандартного метаболизма – чем больше пищи потребила рыба, тем выше энерготраты на переваривание, тем меньше остается энергии на плавание и другую активность и тем на большее расстояние рыба смещается с лидерских позиций (McLean et al., 2018). Эти данные служат хорошим примером корреляции физиологического состояния особи и ее поведения (Krause, Seebacher, 2018). У сингиля во главе стаи располагаются особи, способные более эффективно извлекать кислород из воды и обеспечивать высокий уровень метаболизма при двигательной нагрузке. При повышении скорости перемещения рыбы с более низким уровнем метаболизма предпочитают располагаться в задней части стаи, что снижает их энергозатра-

ты на плавание (Killen et al., 2011). Замечено, что особи, пораженные паразитами, обычно находятся на периферии стаи или на некотором удалении от нее, но сохраняют с ней зрительный контакт (Krause, Godin, 1994a; Barber et al., 1995). Как недавно выяснено, в стаях, состоящих из рыб двух разных видов, особи одного и того же вида предпочитают располагаться рядом, т.е. ближайшими партнерами чаще оказываются особи своего вида (Ali et al., 2018).

Особи, находящиеся в разных частях стаи, имеют разные преимущества и разные риски. Положение во главе стаи дает возможность рыбам не только более интенсивно питаться, но и увеличивает вероятность подвергнуться нападению хищника. В специально выполненных работах, в которых оценивались индивидуальные пространственные предпочтения в стае и смелость особи – способностью первой покидать убежище или осваивать новые условия, связь между лидерством и смелостью была выявлена, но она не всегда была сильно выраженной (Ward et al., 2004; Leblond, Reebs, 2006). Выяснено также, что у некоторых особей лидерство достаточно стабильное и проявляется с очевидным постоянством при наблюдениях, выполненных в разное время суток или в разные дни, что указывает на то, что стремление быть во главе стаи является внутренним индивидуальным качеством этих особей (Leblond, Reebs, 2006). Индивидуумы в стае различаются и своей реактивностью – одни из них всегда первыми реагируют на внешний стимул и увлекают за собой других партнеров по стае. Эти особи характеризуются не только стабильно высокой реактивностью, но и устойчивыми пространственными предпочтениями (Marras, Domenici, 2013).

Однако, причины, стоящие за проявлением рыбами внутростаинных пространственных предпочтений, не всегда удается раскрыть, как, например, у смолтов кижуча *Oncorhynchus kisutch*, у которых одни особи предпочитают держаться по периферии стаи, а другие в ее центре (Healey, Prieston, 1973). Длительная регистрация (4 дня) положения особей в стае атлантической скумбрии обнаружила стойкие, сохранявшиеся на протяжении всего периода наблюдений, предпочтения некоторых особей располагаться в определенных местах стаи. Однако значимая связь между размерами тела рыб и их пространственными предпочтениями не найдена (Pitcher et al., 1982a). Возможно, такие предпочтения чаще проявляются в искусственных условиях, когда особи, образующие единую стаю сосуществуют совместно в течение относительно продолжительного времени и между ними возможно формирование определенных отношений, вплоть до иерархических. В естественных условиях, когда постоянно происходит перегруппирование рыб в стаях, распадения стай и образова-

ние новых, переход особей из одной стаи в другую, индивидуальные пространственные предпочтения рыб вполне вероятно отсутствуют. В таких условиях могут наблюдаться лишь пространственные предпочтения, определяемые размерами рыб или их физиологическим статусом (пищевая мотивация, поражение паразитами и т.п.) (см. раздел 17.2).

Таким образом, стаи рыб имеют вполне предсказуемую внутреннюю структуру, которая довольно жестко детерминирована в ходовой стае – в наиболее яркой по проявлению форме стайного поведения. Упорядоченность рыб в движущихся стаях выражается не только в параллельном расположении особей, достаточно легко выявляемом даже при простых визуальных наблюдениях, но и в характерном смещении особей относительно друг друга, образовании внутрискотных группировок, стремлении рыб располагаться рядом с особями близкого размера. Выраженность внутренней организации стай, их плотность отчетливо связаны с размерами рыб, с их двигательными возможностями. Многие из структурных особенностей стай определяются физическими силами, возникающими при плавании рыб.

7. СЕНСОРНЫЕ ОСНОВЫ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

7.1. Зрение

Сенсорной основой стайного поведения является зрение. То, что сенсорное обеспечение стайного поведения имеет мономодальный характер установлено еще в начале 20 века известным исследователем Парром (Parr, 1927, 1931). Выполненные им опыты со зрительно депривированными рыбами (средиземноморская скумбрия *Scomber colias*) показали, что после потери зрения рыбы полностью теряли способность демонстрировать стайное поведение. Впоследствии подобные эксперименты были выполнены на многих видах рыб, их результаты подтвердили справедливость вывода о ключевой роли зрения в осуществлении рыбами стайного поведения. Постепенно, по мере восстановления зрительной функции, подопытные рыбы вновь приобретали возможность демонстрировать типичные стайные реакции. Такие же по смыслу эксперименты в дальнейшем были многократно повторены и на многих других видах (Радаков, 1972; Герасимов, 1983). Так, блокирование зрительного восприятия не позволяло молоди красноперки *Scardinius erythrophthalmus* объединяться в стаю с интактными особями (Keenleyside, 1953). Не были способны образовывать единую стаю взрослые интактные и ослепленные красноперки, содержащиеся совместно (устное сообщение Б.П. Мантейфеля и И.И. Гирса – по Даркову, 1980). Необладающие зрением особи пещерной формы *Astyanax* (= *Anoptichthys*) не могли держаться в стае вместе с особями этого вида, но принадлежащих к зрячей форме (Breder, 1959).

Ведущая роль зрительной рецепции в поддержании рыбами стайных контактов показана также с помощью других методов и подходов. Так, стремление образовать стаю с собственным отражением в зеркале наиболее отчетливо демонстрируют рыбы, которым в наибольшей мере присущ стайный образ жизни – молодь обыкновенного лаврака *Dicentrarchus* (= *Morone*) *labrax*, черноморской смариды, обыкновенной верховки *Leucaspius delineatus*. Реакция на отражение в зеркале у не столь стайных рыб, таких, как черноморская барабуля, взрослые зеленушки *Crenilabrus ocellatus* и зеленушки-рулены *Crenilabrus tinca*, менее интенсивная и устойчивая. Каменный окунь *Serranus scriba* и перепелка *Crenilabrus quinque maculatus*, для которых стайный образ жизни не характерен, на свое изображение в зеркале какой-либо поведенческой реакции не проявляют вовсе (Spoonер, 1931; Аронов, 1967; Дарков, 1980). Для реакции составивания важно зрительное восприятие рыбами других особей не только в видимом спектральном диапазоне света, но и в его ультрафиолетовой области (Modarressie et al., 2006).

Стайные виды относятся к рыбам с дневным пиком активности. С понижением освещенности зрительная рецепция становится затруднительной или полностью невозможной и это прямым образом отражается на способности рыб проявлять стайное поведение. При освещенности ниже пороговых величин происходит распад стай, с повышением освещенности стаи рыб вновь восстанавливаются. Процесс вечернего рассредоточения стай и их образования в утренние часы наблюдается в природных водоемах всегда при выраженной суточной ритмике изменения освещенности (см. раздел 9). Важную роль зрения в координации стайных перемещений и в объединении рыб в стаи демонстрируют, например, опыты, выполненные на южноевропейской атерине. Стайки этих рыб при высокой освещенности в 100–1000 лк восстанавливают свою структуру после нападения черноморской смариды уже через 1 с. При освещенности в 15–20 лк для восстановления стаи требуется 8 с, а при 1–3 лк – 15 с (Павлов, 1962б). У стаи рыб области монокулярного и бинокулярного зрения шире, а слепая зона ограничена более узким сектором, чем у каждой особи в отдельности, что дает важные преимущества в обнаружении опасности (Rountree, Sedberry, 2009; Pita et al., 2015).

Таким образом, поведение зрительно депривированных особей, реакция стайных рыб на зрительные образы конспецификов и другие зрительные стимулы, суточная динамика стайного поведения четко указывают на ведущую, ключевую роль зрительной рецепции в осуществлении стайных контактов и стайного поведения. Зрение служит важнейшей, по существу, единственной сенсорной системой, благодаря которой обеспечивается реализация рыбами стайного образа жизни (Breder, 1929; Parr, 1931; Morrow, 1948; Atz, 1953; Schafer, 1955; Shaw, 1958, 1960, 1962; Pitcher, Parrish, 1993). Мономодальность сенсорной базы отличает стайное поведение от других сложных форм поведения рыб, прежде всего пищевого, защитного и репродуктивного, в обеспечении которых важная роль принадлежит многим органам чувств (Keenleyside, 1979; Мантейфель, 1987; Павлов, Касумян, 1990, 1998). Зрение рыб имеет небольшую дистантность действия, однако, в отличие от многих других сенсорных систем оно позволяет своевременно реагировать на события, отличающиеся высокой динамикой и требующие быстрого и точного ответа. Именно подобного рода способность важна и необходима для поддержания стайного поведения, в котором упорядоченная внутренняя структура сочетается с быстротой и высокой синхронностью и маневренностью рыб во время стайного плавания.

Однако наличие зрения обязательное, но недостаточное условие для проявления стайности. Имеется большое число видов рыб, обладающих

хорошо развитой зрительной рецепцией, но не проявляющих каких-либо стайных тенденций на протяжении всего онтогенеза. Примером таких рыб может быть щука *Esox lucius* и другие представители семейства щуковых (Esocidae) или меч-рыба *Xiphias gladius*, обладающая великолепным зрением, но взрослые особи которой в основном держатся по одиночке.

7.2. Другие сенсорные системы

Полагают, что другие сенсорные системы также принимают участие в обеспечении стайного поведения (Shaw, 1969; Köhler, 1979). Это предположение касается прежде всего **боковой линии** и следует из результатов многих экспериментов, в которых сравнивалась способность к стайному плаванию интактных рыб и рыб после повреждения боковой линии. У атлантической трески частичная блокировка сейсмочувствительной системы путем перерезки соответствующих нервов приводит к тому, что в темноте у оперированных рыб резко снижается способность к подражанию и полностью теряется возможность образования условных имитационных рефлексов, важных для проявления стайности (см. раздел 11.2). Но на свету между интактными и опытными рыбами, обладающими зрением, какие-либо различия в поведении или в формировании и проявлении условных рефлексов, вырабатываемых по методике “актер–зритель”, не выявлены (Герасимов, 1983). Информация о том, что поведение, напоминающее стайное, способны демонстрировать слепые от природы и обладающие хорошо развитой боковой линией пещерные астианаксы *Astyanax fasciatus* и ослепленные особи, относящиеся к наземной (зрячей) форме этого вида (Breder, Rasquin, 1947), в последствии не была подтверждена (Wilkens, 1988; Kowalko et al., 2013).

Специальное исследование, целью которого было получить более строгие доказательства участия боковой линии в стайном поведении и соотношении это участие с ролью зрения, было выполнено на сайде – рыбе с высоким уровнем стайности. Экранирование глаз светонепроницаемой пленкой вызывало у сайды лишь временную потерю стайного поведения. Сохранявшие первое время неподвижность, рыбы через несколько часов начинали реагировать на проплывавших мимо стай интактных особей, а затем и следовать за ними. Потерявшие зрение рыбы могли объединяться в стаю, однако расстояние между особями в них было меньше, чем в стае интактных рыб. Повышенная пигментация тела подопытных особей сайды рассматривалась авторами в качестве признака, подтверждающего потерю способности воспринимать зрительные стимулы. Дополнительный контроль полноты зрительной депривации выполнен не был. Двусторонняя перерезка нерва, подходящего к невромастам туловищного кана-

ла боковой линии, вызывало более заметные изменения в поведении рыб: расстояние до ближайшего партнера по стае становилось меньше, а сами рыбы располагались на одном уровне с ближайшим партнером, а не со смещением, как это свойственно интактным рыбам. Рыбы, с деиннервированными невромастами и одновременно лишенные зрения, каких-либо признаков стайного плавания не демонстрировали. Полученные результаты отчетливо свидетельствуют о важности боковой линии для стайного плавания, однако эту сенсорную систему нельзя признать ведущей или имеющей большое значение для стайного поведения. По мнению авторов, ее роль заключается в контроле и координации скорости и направления движения рыб, тогда как зрение обеспечивает нужное расположение рыб в стае относительно друг друга и параллельную ориентацию (Pitcher et al., 1976; Partridge, Pitcher, 1980; Partridge et al., 1980a).

Это исследование, проведенное на сайде, показало, что блокирование работы боковой линии вызывает изменения в стайном поведении, но их нельзя признать столь же драматичными, как и те, что возникают вследствие потери сайдой зрения. Следует подчеркнуть, что у подопытных рыб боковая линия была блокирована не полностью, а лишь частично. Денервированы были невромасты, располагающиеся в туловищном канале, тогда как разветвленная сеть каналов боковой линии на голове рыб, а также многочисленные поверхностные невромасты оставались интактными.

Методически более строгие эксперименты выполнены на тетре *Hemigrammus bleheri* (Faucher et al., 2010). Рыб перед опытами тотально и многократно обрабатывали двумя аминоглюкозидными антибиотиками одновременно – сульфатом гентамицина и сульфатом стрептомицина. Это приводило к блокированию работы, соответственно, всех канальных и всех поверхностных невромастов. Действие антибиотиков было подтверждено электронно-микроскопическим контролем состояния невромастов у рыб после обработки. Эксперименты на интактных, сенсорно-депривированных и ложно обработанных особях обнаружили изменения в поведении только у тех, кто испытал воздействие антибиотиками – стая из таких рыб была более рыхлой (особи располагались на большем расстоянии друг от друга), рыбам требовалось больше пространства для совершения маневров (увеличивался радиус поворота стаи), снижался контроль за расположением и направлением плавания партнеров по стае (отмечались случайные столкновения и соприкосновения с соседними особями). По мере регенерации невромастов поведение сенсорно-депривированных рыб постепенно восстанавливалось (через 3–4 недели) (Faucher et al., 2010). Блокирование функции поверхностных невромастов у желтоглазой кефали *Aldrichetta forsteri* приводило к уплотнению стаи и по-

вышению ее поляризованности, что трактуется авторами как следствие уменьшения сенсорной информации, важной для стайного плавания⁵ (Middlemiss et al., 2017). Несмотря на противоречивость полученных результатов, они подтверждают основной вывод о важности боковой линии для стайного плавания рыб и что потеря этой сенсорной системы снижает эту способность. Более того, высказываются представления о том, что в эволюции рыб появление боковой линии как сенсорной системы предшествовало возникновению стайности (Larsson, 2009).

Дистантность действия боковой линии относительно мала и не превышает 1–2 двух длин тела рыб (Kasumyan, 2003), однако она дает рыбам возможность достаточно точно оценивать расположение предметов, особенно подвижных (Bleckmann, 1993; Montgomery et al., 1995). В ходовых стаях или в стаях кругового обзора, когда расстояние между партнерами сокращается, плывущие рядом рыбы становятся доступными для рецепторов боковой линии. Это делает вполне возможным участие боковой линии в координации движений соседних рыб во время быстрых стайных маневров (Gray, Denton, 1991).

Однако существуют и противоположные точки зрения. Так, некоторые исследователи (Popper, Platt, 1993) полагают, что даже в компактных стаях роль боковой линии в обеспечении координации плавания рыб не всегда очевидна и даже сомнительна, поскольку, к примеру, у сельдевых рыб, у которых стайное поведение развито крайне высоко, каналы боковой линии на туловище отсутствуют и имеются только на голове. К выводу о незначительной роли боковой линии в обеспечении стайного поведения приходят также исследователи, использовавшие для экспериментов различные формы астианакса *Astyanax fasciatus*. Корреляция между суммарным числом невромастов на голове у разных форм этих рыб и временем, затрачиваемом ими на стайное плавание, была статистически значимой, но низкой (Kowalko et al., 2013).

Несомненно, что вопрос о роли боковой линии в стайном поведении еще далек от окончательного решения. Совершенно очевидно, что потеря боковой линии не является фатальным и лишившись этой сенсорной системы рыбы попрежнему способны демонстрировать полноценное стайное плавание. Однако небольшие сдвиги в их поведении все же происходят. Например, увеличивается среднее расстояние до ближайшего партнера, растет стремление занимать позицию параллельно соседу и распола-

⁵ Желтоглазая кефаль имеет большое количество поверхностных невромастов на туловище, они располагаются на каждой чешуе у этих рыб, каждый из невромастов включает несколько сотен рецепторных (волосковых) клеток (Middlemiss et al., 2017).

гаться на одном с ним уровне по горизонтали и вертикали, как это показано недавно для малабарского данио *Devario aequipinnatus*. Интересно, что эти изменения минимальны сразу после лишения рыб рецепторов боковой линии, но резко усиливаются примерно через 1 неделю, т.е. после того, как волосковые клетки в невромах полностью регенерируют. Восстановление же стайного поведения происходит лишь спустя еще несколько недель (Mekdara et al., 2018). Таким образом и эти данные не дают ясного ответа о роли и значении боковой линии в обеспечении стайности.

Высказываются предположения, что объединение рыб в стаи может обеспечивать **слуховая система** (Breder, 1976) и **электрорецепция** (Протасов, 1972; Басов, 1974). Однако способность генерировать акустические или электрические сигналы и использовать их для целей коммуникации выражена преимущественно у рыб, ведущих одиночный или территориально-групповой образ жизни и крайне редко встречается среди стайных видов, что не позволяет считать эти каналы получения информации достаточно значимыми в поддержании рыбами стайных отношений (Брун, Ильинский, 1984; Муравейко, 1988; Popper, Fay, 1993; Moller, 1995). Слабоэлектрическая мормировая рыба маркузеня *Marcusenius cyprinoides*, молодь которой в природе по некоторым данным держится группами и стайками во время покатной миграции, после деиннервации электрического органа теряет способность плавать параллельно друг за другом (в одну линию). Это поведение, рассматриваемое автором в качестве стайного плавания, довольно редко проявляют даже интактные особи маркузеня (Moller, 1976).

Предполагается также, что в поддержании стайных контактов может участвовать и **обонятельная рецепция** (Малюкина и др., 1969; Ward et al., 2002a). Эксперименты на угрехвостом соме *Plotosus lineatus*, облигатно-стайной рыбе, формирующей необычайно плотные стаи, показали, что, руководствуясь обонянием, сомы способны отличать по запаху свою стаю от чужой (Hayashi et al., 1994). Происходит это благодаря выделяемому в воду специфического для каждой стаи набора специальных веществ – фосфатидилхолинов. При искусственной модификации состава смеси фосфатидилхолинов, присущего «своей» стае, распознавание и предпочтение такого запаха теряется (Matsumura et al., 2004, 2007).

Необходимо подчеркнуть, что роль иных, чем зрение органов чувств в сенсорном обслуживании стайного поведения рыб трудно выявляется в эксперименте, а характер получаемых данных часто не позволяет рассматривать их в качестве неоспоримых свидетельств реального участия сейсмосенсорных, химических, акустических или электрических сигналов в стайном поведении. Результаты исследований, посвященных этому вопро-

су, в ряде случаев противоречивы и не дают возможности уверенно считать, что стимулы, воспринимаемые боковой линией, обонянием, слухом или электрорецепцией могут играть реальную роль в стайном поведении. Основным методом выяснения функциональной роли сенсорных систем в поведении рыб, в том числе и стайном, служит сравнение реакций интактных и депривированных особей. Вместе с тем известно, что при потере одного из сенсорных каналов у рыб происходит компенсаторное усиление функции других органов чувств, что приводит к частичному восстановлению утерянной формы поведения (Девицина, Марусов, 2007; Касумян, Марусов, 2007). К сожалению, сведения о продолжительности сенсорной депривации подопытных рыб в большинстве случаев не приводятся, а характер функциональных изменений в интактных сенсорных системах и особенности процессов викаривания остаются в значительной мере не раскрытыми. Поэтому, например, сохранение у ослепленных рыб элементов стайного поведения (Keenleyside, 1953) не может неоспоримо свидетельствовать об участии сенсорных систем, не относящихся к зрению, в стайном поведении у интактных особей. Кроме того, авторами многих работ не проводился строгий контроль полноты сенсорной депривации и потери чувствительности у подопытных особей на протяжении всего эксперимента. Отсутствуют опыты с ложнооперированными рыбами. Такие методические огрехи значительно снижают ценность полученных сведений и не позволяют на их основе формулировать строгие выводы. Более того, имеются многочисленные данные, прямо опровергающие способность рыб, лишенных зрения, вести стайный образ жизни. Некоторые из этих данных были приведены в предыдущем разделе (см. раздел 7.1).

Совершенно очевидно, что основные элементы стайного поведения, такие как синхронная реакция на внешние стимулы, сложное и быстрое маневрирование с сохранением единства стаи, не могут быть осуществлены на основе обоняния, слуха или электрорецепции, которые не обеспечивают столь эффективную и быструю локализацию рыбами источника сигнала и, следовательно, точную взаимную ориентацию в пространстве. Участие контактных сенсорных систем – вкусовой рецепции и тактильной рецепции в обеспечении стайного поведения не представляется реальным. Тем не менее, нельзя исключать, что не относящиеся к зрению сенсорные системы имеют второстепенное значение в обеспечении стайного поведения, например, для сохранения контактов между рыбами в условиях, когда зрительная функция затруднена или невозможна. Сохранение таких контактов может, по-видимому, облегчать или ускорять образование стай при восстановлении условий, необходимых для функционирования зрительного канала. Возможно также, что значение незритель-

Таблица 4. Участие сенсорных систем в регуляции различных форм поведения рыб (по Павлов, Касумян, 1990, с уточнениями и дополнениями)

Сенсорная система	Поведение					
	стайное	нерестовое	родительское	пищевое	защитное	миграционное
Зрение	+	+	+	+	+	+
Обоняние	?	+	+	+	+	+
Вкус	-	-	-	+	-	-
Общее химическое чувство	-	-	-	+	?	-
Боковая линия	+	+	+	+	+	-
Слух	?	+	+	+	?	?
Тактильная	-	+	-	+	?	-
Электрорецепция	-	+	?	+	?	-
Магниторецепция	-	-	-	-	-	?

ной коммуникации заключается в придании внутривидовым контактам дополнительной надежности и устойчивости. Например, в темноте или при изолированном содержании у стайных рыб значительно повышается потребление кислорода, вызываемое стрессовым состоянием. При восстановлении зрительного контакта с конспецификами или при имитации подобного контакта подачей подопытным рыбам запаха стаи дыхание рыб нормализуется. Восприятие химических сигналов стаи, приводящих к развитию так называемого «группового эффекта», происходит за счет обоняния (Малюкина и др., 1962).

Кроме зрения наиболее вероятно участие в сенсорном обеспечении стайного поведения боковой линии несмотря на то, что возможности этого органа чувств рыб ограничены относительно небольшой дистантностью действия. Однако строгие доказательства реального участия боковой линии и других сенсорных систем в обеспечении стайных контактов рыб до настоящего времени отсутствуют.

Таким образом, характерной особенностью стайного поведения является его мономодальность, проявляющаяся у всех рыб, ведущих стайный образ жизни. Это отличает стайность от других типов поведения рыб (табл. 4). Например, в сенсорную базу пищевого поведения входят все без исключения органы чувств рыб, но сенсорные системы, контролирующие пищевое поведение и роль этих систем в его регуляции не совпадает у рыб разной экологии, возраста или находящихся в разных условиях (Павлов, Касумян, 1990). Стайное поведение практически полностью основано на функции зрительной системы. Строгие доказательства реального участия других кроме зрения сенсорных систем в обеспечении стайных контактов и стайного плавания рыб до настоящего времени не получены.

8. ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ЭНДОКРИННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Сведения об отделах мозга, ответственных за проявление рыбами стайного поведения, остаются крайне малочисленными и противоречивыми. Частичная или полная экстирпация среднего мозга, где расположены многие центры зрительной рецепции (Wullimann, 1988), приводит к серьезным нарушениям зрительной функции и плавания, и, как результат – к невозможности осуществлять стайное поведение (Dijkgraaf, 1949; Пучков, 1954). У стайных рыб отмечают хорошее развитие крыши среднего мозга (курковый спинорог *Stephanolepis cirrifer*), у других стайных рыб – мозжечка (прионур *Prionurus scalprus*) (Ito et al., 2007). Способность поддерживать стайное поведение теряется или серьезно нарушается также и при удалении переднего мозга (Hosch, 1936; Wielback, 1937; Карамян и др., 1967), который выполняет важные интегративные функции, в том числе в анализе зрительной информации (Никонов, 1982).

Вот как описывает Конрад Лоренц (1994) поведение обыкновенного гольяна с удаленным передним мозгом в эксперименте, проведенном известным физиологом Эрихом фон Хольстом: «Гольян без переднего мозга выглядит, ест и плавает, как нормальный; единственный отличающий его поведенческий признак состоит в том, что ему безразлично, если никто из товарищей не следует за ним, когда он выплывает из стаи. Таким образом, у него отсутствует нерешительная “оглядка” нормальной рыбы, которая, даже если очень интенсивно плывет в каком-либо направлении, уже с самых первых движений обращает внимание на товарищей по стае: плывут ли за ней и сколько их, плывущих следом. Гольяну без переднего мозга это было совершенно безразлично.»

У рыб с удаленным передним мозгом изменяется, в частности, выработка и реализация имитационных рефлексов, имеющих важное значение для согласованного поведения рыб в стае (Герасимов, 1983). По данным других авторов, экстирпация переднего мозга все же позволяет рыбам осуществлять стайное поведение (Berwein, 1941), каких-либо заметных отличий в поведении интактных и оперированных рыб не выявлено также и другими исследователями (Nolte, 1932; Баяндуров, 1949). В последние годы было обнаружено, что нормальные темпы формирования стайного поведения в онтогенезе зависит от поступления с кормом некоторых веществ, накапливающихся в мозге рыб. Оказалось, что ранняя молодь желтохвоста *Seriola quinqueradiata* после получения в течение 12

дней корма, обогащенного докозагексаеновой кислотой (docosahexaenoic acid), стремилась составлять уже при длине тела 11 мм, тогда как такие по размеру личинки, не получавшие с кормом эту кислоту, такое поведение не демонстрировали (Mourete et al., 1991; Masuda et al., 1998). Молодь, получавшая обогащенный докозагексаеновой кислотой корм, образовывала поляризованные стайки с параллельной ориентацией и более тесным расположением особей в них. Эффект более раннего развития стайного поведения связан, по-видимому, с ускоренным развитием мозговых структур, имеющих прямое отношение к проявлению этого поведения – зрительных покровов и мозжечка (Ishizaki et al., 2001).

Предполагается, что в регуляции стайного поведения у рыб может участвовать опиатная система, поскольку внутрижелудочковое введение опиоидного пептида β -эндорфина (5 пг/г массы тела, золотая рыбка *Carassius auratus*) усиливает проявления стайного поведения – длительность совместного плавания и близость особей друг другу (Kavaliers, 1981). Исследованиями последних лет, проведенных на астианаксе *Astyanax fasciatus* – удобном модельном виде для различных работ в области экспериментальной биологии, получены сведения об участии моноаминов мозга в проявлении рыбами стайности. Выяснено, что содержание серотонина, дофамина и других моноаминов в мозге слепой пещерной формы астианакса значительно выше, чем у зрячих рыб из наземных водоемов (Strickle, Soares, 2011; Bilandžija et al., 2013; Elipot et al., 2013, 2014). Искусственно вызванное у астианаксов зрячей формы (облигатно стайных рыб) ингибирование процессов деструкции моноаминов и усиление их накопления в мозге приводит к снижению времени, затрачиваемого на стайное плавание (Kowalko et al., 2013). Эндокринная регуляция стайного поведения ранее продемонстрирована экспериментами на коралловой рыбе – хромисе *Chromis viridis*. Внутримышечная инъекция метоклопрамида, стимулирующего секрецию гормона пролактина, повышает длительность стайного плавания хромиса, а инъекция мелатонина – основного гормона эпифиза, приводит к обратному эффекту: у рыб уменьшается двигательная активность и снижается время, затрачиваемое на плавание стаями (Sparwasser, 1987).

Выяснено, что поведение конкретной особи в стае зависит от латерализации функций головного мозга, имеющих отношение, в частности, к зрению. Известно, что у рыб, подобно высшим позвоночным и человеку, одна из сторон мозга, левая или правая, может доминировать при анализе поступающей внешней информации, причем тип латерализации отличается не только у разных видов, но и у представителей разных популяций или у индивидуумов (Bisazza, Brown, 2011; Brown et al., 2004;

Irving, Brown, 2013). У индивидуумов, предпочитающих рассматривать объекты левым глазом, левая половина зрительных долей мозга крупнее, чем правая (Middlemiss et al., 2018a). На примере радужных рыб *Melanotaenia duboulayi* и *M. nigrans* продемонстрировано, что в эксперименте особи с «левосторонним» зрением, располагаются в правой половине стаи, тогда как особи с «правосторонним» зрением – в левой половине (Bibost, Brown, 2013). Предполагается, что эта особенность может быть полезной для поддержания единства стаи при совершении быстрых маневров (Brown, 2015).

В целом, процессы центральной регуляции стайного поведения рыб, также, как и его физиологические основы, остаются крайне слабо изученными.

9. СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Исключительно высокая роль зрения в стайном поведении рыб предопределяет тесную связь между этой формой поведения и условиями среды, влияющими на возможность получения рыбами зрительной информации. Это касается прежде всего **освещенности** – важного экологического фактора, регулирующего многие виды внешней активности рыб. Суточные колебания освещенности прямо отражаются на реализации рыбами стайного поведения и формируют его четкую суточную ритмику. Стайное поведение строго приурочено к светлому времени суток. Падение освещенности в вечерние часы ниже определенного, критического уровня приводит к распаду стай и рассредоточению рыб. На рассвете с увеличением освещенности происходит обратный процесс.

Рассредоточение с наступлением темного времени суток свойственно для подавляющего числа стайных видов и прослежено на многочисленных примерах. Так, масштабные подводные наблюдения за поведением рыб Великих Озер Северной Америки обнаружили, что стаи рыб наблюдаются только в дневные и сумеречные часы. Ночью стаи распадаются и рыбы, как правило, уходят ко дну, становятся малоактивными, могут опускаться на грунт и изменяют свое поведение только при включении искусственного источника света или при испуге (Emery, 1973). Использование специальных ультразвуковых меток, позволявших дистанционно определять положение рыбы с точностью до 1 м, показало, что в стаях рыб (сайда, длина тела 35–43 см) среднее расстояние между особями в ночные часы в два раза больше, чем в дневные (рис. 21) (Smith et al., 1993). Благодаря распаду стай в темное время суток и ненаправленным двигательным перемещениям молодь многих мелких эстуарных и других прибрежных видов рыб рассеивается и переносится приливно-отливными течениями на расстояния, которые эти рыбы не способны преодолевать за счет активного плавания (Лuo, 1993). Подводные наблюдения позволили обнаружить также, что в ночные часы стайные рыбы держатся разрозненно и скоплений не образуют. Атлантическую треску, например, часто видели лежащей на грунте и не реагирующей на свет от прожектора (Киселев, Соловьев, 1961). Оседание на дно и резкое снижение двигательной активности после распада стай в период вечерних сумерек характерно и для многих других видов стайных рыб (Helfman, 1979).

Но у некоторых стайных рыб, таких как молодь желтохвоста, падение освещенности хоть и приводит к снижению подвижности, но не вызывает уход в нижние слои воды или ко дну. В бассейнах молодь желтохвоста

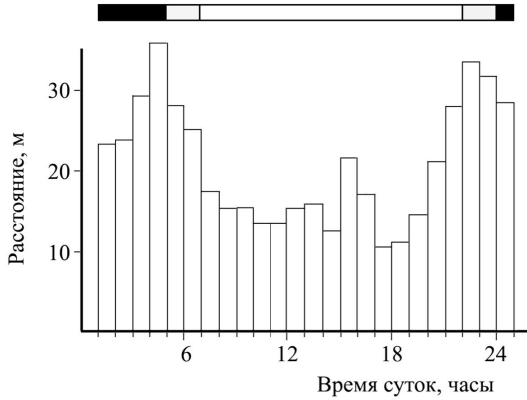


Рис. 21. Среднее расстояние между соседними особями в стаях сайды *Pollachius virens* в разное время суток. На горизонтальной полосе отражены темный, сумеречный и светлый периоды суток (по Smith et al., 1993).

остается у поверхности воды (Ikehara, 1984). Предполагается, что такая особенность поведения связана с образом жизни молоди желтохвоста в естественных условиях. В течение первых месяцев после вылупления и метаморфоза личинки и мальки желтохвоста держится под плавающими у поверхности моря небольшими скоплениями саргассовых водорослей или различными предметами. Такие места служат убежищами для молоди желтохвоста. Рассредоточение с наступлением ночных часов неизбежно бы приводило к потере укрытий и быстрой гибели молоди в открытой океанической пелагиали (Sakakura, Tsukamoto, 1997). Возможно, молодь желтохвоста обладает повышенной зрительной чувствительностью, что и позволяет ей не терять из поля зрения крупные ориентиры, которые представляют собой островки плавающих водорослей.

Критический, или пороговый уровень освещенности, при котором рыбы теряют способность поддерживать стайные отношения не совпадает у разных видов рыб (табл. 5). Рассредоточение стай молоди атериноморусов *Atherinomorus sp.* и атлантической менидии (*Atherinidae*) происходит при освещенности 0.05 лк (Steven, 1959; Shaw, 1961a), стай южно-европейской атерины, черноморской ставриды, европейского анчоуса, молоди густеры *Blicca bjoerkna* и других рыб – при освещенности около десятых и сотых долей люкса (Мантейфель и др., 1965б). У молоди желтого окуня *Perca flavescens* прекращение питания, распадение стаи и оседание на дно происходит при освещенности 10^{-2} лк, причем в стаях крупных особей эти процессы протекают при более низкой освещенности. В

Таблица 5. Пороговые значения освещенности и интенсивности света, при которых происходит распадение и образование стай у рыб разных видов

Вид	Длина рыб, см	Освещенность, лк		Источник
		Распада- ние стай	Образо- вание стай	
Американский пескарь <i>Rhinichthys</i> sp.	-	1.3	-	Kuehne, 1958 (цит. по Shaw, 1961)
Семотилус <i>Semotilus</i> sp.	-	1.8	-	----- “ -----
Вытянутый атериноморус <i>Atherinomor</i> (= <i>Hepsitia</i>) <i>stipes</i>	-	0.5	-	Steven, 1959
Менидия <i>Menidia</i> sp.	13	0.3–0.5	-	Shaw, 1961b
дальневосточная сардина <i>Sardinops sagax</i>	-	<0.1	-	Loukashkin, Grant, 1959
<i>Oncorhynchus</i> spp.	3.5	0.001	-	Ali, 1959
Обыкновенный голец <i>Phoxinus phoxinus</i>	-	0.02	-	Jones, 1956
Густера <i>Blicca bjorkna</i>	3.5–4.5	0.1–0.01	10–35	Мантейфель и др., 19656
Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i>	4.5	0.1–0.01	1–2	----- “ -----
Обыкновенная верховка <i>Leucaspis delineatus</i>	6–7	0.01	0.1	----- “ -----
Красноперка <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	14–19	1–0.001	-	----- “ -----
Обыкновенная уклейка <i>Alburnus alburnus</i>	1.1–2.3	0.1–0.01	10–100	----- “ -----
Южноевропейская атерина <i>Atherina boyeri</i>	5–7	0.1–0.01	12–40	----- “ -----
Черноморская смарида <i>Spicara smar</i>	11–13	0.1–0.01	12–40	----- “ -----
Европейский анчоус <i>Engraulis encrasicolus</i>	9–11	0.1–0.01	12–40	----- “ -----
Черноморская ставрида <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	8–15	0.1–0.01	12–40	----- “ -----
Перуанская ставрида <i>Trachurus symmetricus</i>	12	$1.1 \times 10^{-8} *$	-	Hunter, 1968
Северный анчоус <i>Engraulis mordax</i>	10	$5 \times 10^{-6} *$	-	Hunter, Nicholl, 1985
Атериноморус <i>Atherinomor</i> <i>insularum</i>	4	$3.7 \times 10^{-2} *$	-	Major, 1977
Мексиканский менхэден <i>Brevoortia patronus</i>	2	$5 \times 10^{-3} *$	-	Higgs, Fuiman, 1996
Желтый окунь <i>Perca flavescens</i>	-	0.01	0.01–0.001	Helfman, 1979
Атлантическая скумбрия <i>Scomber scombrus</i>	36	$1.8 \times 10^{-7} *$	-	Glass et al., 1986
Астианакс <i>Astyanax mexicanus</i>		$1.8 \times 10^{-7} *$	-	John, 1964

популяциях желтого окуня, испытывающих разный по силе пресс хищников, сумеречный распад стай может происходить при разных уровнях освещенности (Helfman, 1979). Порог освещенности, при котором наблюдается стаеобразование у половозрелых особей северного анчоуса, составляет величину 6×10^{-11} Вт/см². Такая чувствительность позволяет этим рыбам держаться стаями в лунную ночь на глубинах до 30 м, а в

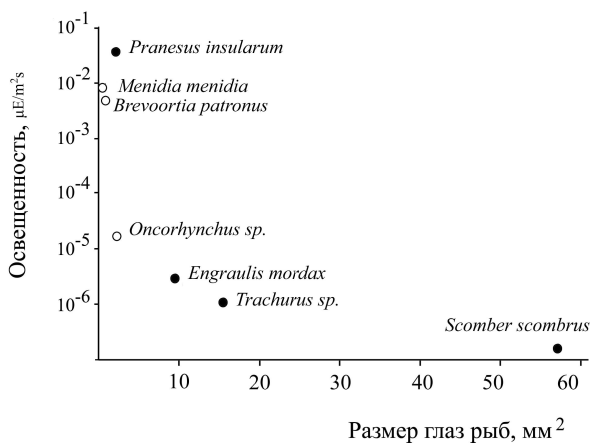


Рис. 22. Зависимость между пороговой величиной силы света, требуемой для проявления рыбами стайного поведения и размером глаз рыб (квадрат радиуса глазного яблока, R^2). Светлые кружки – молодь, темные – взрослые особи (по Higgs, Fuiman, 1996).

безлунную, но звездную ночь – в пределах верхних 10 м (Hunter, Nicholl, 1985). Способность сохранять стайные контакты в ночное время суток при минимальной освещенности присуща атлантической сельди и атлантической скумбрии, эти рыбы проявляют реакцию избирания близкого по длине партнера днем и ночью в равной мере успешно (Pitcher et al., 1985). Сопоставление пороговой величины освещенности, необходимой для проявления стайного поведения, и размера глаз рыб показало наличие между этими параметрами хорошо выраженной связи (рис. 22) (Higgs, Fuiman, 1996).

Интересен сам процесс распадаения стай. Анализ видеозаписей поведения стайной молодежи мексиканского менхэдена *Brevoortia patronus* в экспериментальных условиях позволил увидеть, что с падением освещенности рыбы резко снижают скорость плавания, дистанция между ближайшими партнерами в несколько раз увеличивается, полностью теряется единая ориентация рыб (поляризованность стаи) и плавание становится разнонаправленным (угол между направлениями плавания ближайших особей приближается к 80–90°) (рис. 23) (Higgs, Fuiman, 1996). Наиболее детально этот процесс прослежен на примере молодежи густеры, обладающей весьма сильным стайным инстинктом. При вечернем уменьшении освещенности, уже с 27 лк (в воде), стаи молодежи густеры в естественных условиях обитания (Рыбинское водохранилище) начинают “пуль-

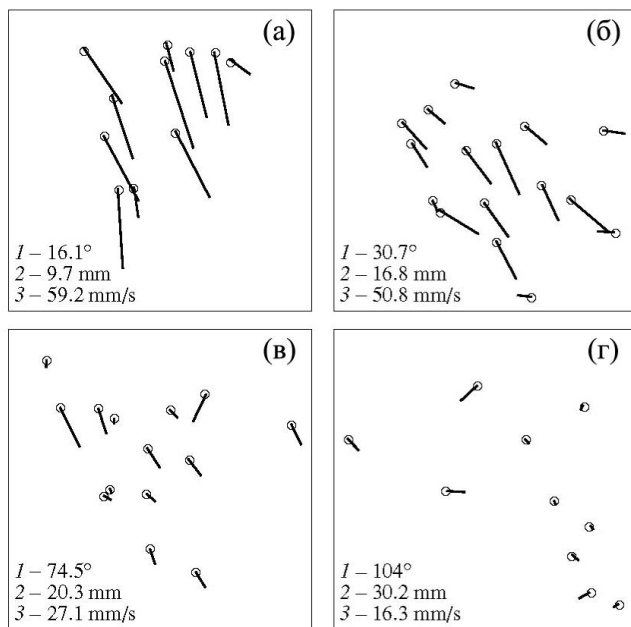


Рис. 23. Угол между направлениями движения соседних особей в стае (1), линейная дистанция между ними (2) и скорость плавания (3) у молоди мексиканского менхэдена *Brevortia patronus* (длина тела 19–22 мм) при разной освещенности. Сила света, мЕ/м²с: а – 36.3; б – 0.10; в – 0.008; г – 0.005 (по Higgs, Fuiman, 1996).

сировать” – площадь, занимаемая стаей, то значительно увеличивается, то вновь уменьшается до нормальных размеров. Молодь при этом то рассредоточивается и довольно далеко отходит друг от друга, то вновь соединяется в обычную стаю. При уровне освещенности 13 лк она еще держится вместе, но расстояние между особями в среднем в 5 раз больше, чем днем. Стая становится все более рыхлой, теряет свои четкие контуры, однако при испуге молодь быстро собирается вместе, и стая вновь принимает свои прежние очертания. При дальнейшем снижении освещенности движения рыб в стае становятся все менее согласованными, а расстояние между ними еще больше увеличивается. Часто можно наблюдать, как отдельные мальки выходят за пределы стаи и не возвращаются обратно. По мере рассредоточения стаи рыбы опускаются в нижние слои, на глубину. При освещенности около 1 лк большая часть стаи уже рассредоточена, окончательное распадение ее происходит при 0.1–0.01 лк. С утренним повышением освещенности до 1 лк молодь увели-

чивает двигательную активность, поднимается вверх, но держится еще разрозненно. Рыхлая стая формируется при 5 лк, а типичная дневная стая с параллельной ориентацией особей – при 30–35 лк (Мантейфель и др., 1965б). Данные, полученные на молоди желтого окуня, полностью подтверждают тот факт, что объединение рыб в стаю на рассвете происходит при несколько более низких значениях освещенности, чем распадение стаи в период вечерних сумерек – у окуня это наблюдается при 10^{-2} – 10^{-3} и 10^{-2} лк соответственно (Helfman, 1979).

Уровень освещенности, критический для проявления стайного поведения, значительно выше порогового уровня зрения. Этот феномен впервые был установлен на примере нескольких видов пресноводных рыб в результате комплексного исследования закономерностей суточной динамики их стайного, защитного и пищевого поведения в естественных условиях (Мантейфель и др., 1965а, 1965б). Было обнаружено, что распад стай начинается при освещенности, которая еще позволяет рыбам видеть друг друга. Несмотря на то, что с падением освещенности дальность распознавания особей своего вида уменьшается, это расстояние все же намного превосходит дистанцию расположения рыб в стаях (Протасов, 1961). Потенциальную возможность рыб поддерживать стаю в условиях низкой освещенности демонстрируют интересные наблюдения за стаями молоди густеры и некоторых других видов рыб – рыхлые, потерявшие четкие очертания стаи мгновенно уплотняются при испуге, вызванном стимулами различной модальности (Steven, 1959; John, 1964; Мантейфель и др., 1965б).

Вывод о несоответствии пороговых величин освещенности, требуемых для поддержания стаи и тех, что необходимы для получения зрительной информации, подтверждают и другие наблюдения. Установлено, что с наступлением вечерних сумерек и распадением стаи планктоноядные рыбы продолжают питаться, а утром начало их интенсивного откорма предшествует по времени моменту объединения рыб в стаю. Сохранение у рыб возможности отыскивать относительно мелкие кормовые организмы в вечерние и предутренние часы указывает на достаточный уровень освещенности в это время не только для различения таких крупных объектов как сами рыбы, но и для обнаружения существенно более мелких объектов питания. Освещенность, которая необходима для объединения рыб в стаи в утренние часы, по своему уровню выше той, при которой происходит рассредоточение рыб и потеря стайности вечером. Результаты этих важных наблюдений, их сопоставление с поведением и сенсорными возможностями других представителей рыбного сообщества позволили сформулировать принципиально важное заключение о том, что

причиной распада стай с наступлением темного времени суток является не просто затруднение или потеря рыбами зрительного контакта, а более сложные биотические связи, имеющие отношение к трофическим взаимоотношениям между хищниками и их жертвами (Мантейфель и др., 1965а) (см. раздел 15.2.3).

Таким образом, суточная ритмика стайного поведения жестко коррелирует с изменениями освещенности и возможностью рыб получать по зрительному каналу информацию, необходимую для координации стайной активности. Имеется пороговый уровень освещенности, ниже которого вначале уменьшается степень стайной объединенности рыб, а затем происходит дезинтеграция стаи и рассредоточение особей. Величина порогового уровня освещенности отличается у рыб разных видов или у особей разного возраста, а также может сдвигаться в зависимости от внешних условий. Распадение стаи происходит при освещенности, когда еще возможно зрительное восприятие стайных партнеров, но такая освещенность, по-видимому, все же недостаточна для быстрых и хорошо согласованных стайных реакций. Сохранение в этих условиях стаи повысило бы уязвимость рыб для хищников, охотничья активность которых в сумеречное время суток резко возрастает. Возможно, именно по этой причине для восстановления стайного поведения в утренние часы требуется еще больший уровень освещенности, чем тот, при котором происходит распад стаи.

10. НЕПОСТОЯНСТВО СОСТАВА СТАЙ

Стая представляет собой временное объединение рыб в единое социальное образование. Состав стай остается постоянным в течение весьма непродолжительного периода, который обычно не превышает светлое время суток. Как было установлено с помощью генетических методов, стаи молоди трехиглой колюшки, даже еще находящиеся под охраной самца, объединяют особей, которые исходно входили в разные семейные группы и не являются потомками одной пары производителей (Reuhkuri, Serp , 1998). В этом отношении рыбы отличаются от многих других позвоночных животных, у которых семейные группы (выводки, прайды) и крупные социальные группировки (стаи, стада, табуны) сохраняются более длительное время, а их состав, как правило, характеризуется высокой стабильностью (Менинг, 1982).

Стайам рыб присуща способность легко распадаться на более мелкие стайки или объединяться в более крупные. Объединение стай может происходить при случайной встрече двух или более стай, например, при пищевом поиске или на местах откорма и отдыха рыб, при совершении миграций. Также легко происходит распад относительно крупных стай рыб на более мелкие – при испуге, при совершении стайей сложных и быстрых маневров. Картины объединения и распада стай особенно хорошо заметны при наблюдениях за поведением и перемещением стай молоди рыб в естественных условиях. Быстрый процесс объединения отдельных стай или вычленения из одной общей стаи более мелких самостоятельных стай характерен также для мигрирующих взрослых рыб и часто регистрируется, например, при наблюдениях с самолета за перемещениями промысловых рыб (Токарев, 1953).

Время, в течение которого состав стаи относительно стабилен и существенно не изменяется, может ограничиваться всего несколькими минутами или часами. Так, по наблюдениям Радакова (1972), европейский анчоус в большом бассейне держится небольшими, активно перемещающимися стайками, имеющими четкие границы. Однако продолжительность существования отдельных стаяк составляет всего несколько десятков секунд или даже меньше: высокая подвижность рыб приводит к тому, что, сталкиваясь друг с другом, стайки сливаются в одну, которая может вновь разделиться на две или несколько. Такое поведение рыб затрудняло подсчет общего числа стаяк в бассейне.

Столкновения стай, их объединение и последующее расхождение на две или несколько новых приводит к быстрому перераспределению особей. В эксперименте все снабженные цветными метками особи черно-

морской смариды вначале держались одной стайкой вместе с немечеными рыбами, но уже на следующей день их можно было обнаружить в составе разных стаяк (Радаков, 1972). В течение первых суток распределялись по разным стайкам выпущенные в природу меченые особи поперечно-полосатого фундулюса (Hoare et al., 2000a). Наблюдения за мечеными особями обыкновенного скипджека *Katuwonus pelamis* в открытом океане показали, рыбы легко переходят из стай в стаю и не проявляют заметного стремления задерживаться в какой-либо из них надолго (Hilborne, 1991). Массовый выпуск меченых особей скипджека и их повторный вылов, проводившийся на протяжении длительного времени полностью подтвердил этот вывод: уже через 1 месяц многие меченые особи встречались в разных стаях, а через 3–5 месяцев это наблюдалось практически во всех случаях (Bayliff, 1988). Однако, по данным, полученным для желтоперого тунца, меченые рыбы могли сохранять верность одной и той же стае и месту на протяжении более полугода (Klimley, Holloway, 1999).

Данные, характеризующие частоту случайных столкновений разных стай, крайне малочисленны несмотря на длительную историю изучения стайного поведения рыб и большое число выполненных исследований и наблюдений. Считается, что у пресноводных рыб случайные встречи перемещающихся стай происходят чаще, чем у морских пелагических рыб (Croft et al., 2003b). По имеющимся данным у пресноводных рыб – золотого нотемигонуса и гуппи такие встречи регистрируются в среднем каждые 1.1 минут и 14 секунд соответственно (Krause et al., 2000b; Croft et al., 2003a), тогда как у атлантической сельди – каждые 13.7 минуты (Pitcher et al. 1996), причем чаще в ночные часы, чем при дневной освещенности (Mackinson et al., 1999). В среднем встречи стай кратковременны, у мелких озерных рыб, таких как трехиглая колюшка, золотой нотемигонус, поперечно-полосатый фундулюс и другие, они продолжаются 3.7 с (Krause et al., 2000b). Закономерности поведения рыб при столкновениях разных стай и конкретные причины, побуждающие рыб к объединению, еще далеки от понимания. Эти важные вопросы затрагивают многие базовые механизмы, такие как формирование и динамику состава стай, обмена информацией между ними, распространение инфекций и др. (Croft et al., 2003b).

Имеются, однако, данные в пользу того, что состав стай формируется не случайным образом и, следовательно, может быть более стабильным во времени. Так, экспериментальным путем показано, что некоторые рыбы, например, трехиглая колюшка, предпочитают объединяться в стаю со знакомыми конспецификами и в меньшей степени с особями, с кото-

рыми они ранее не встречались (van Harve, FitzGerald, 1988) (см. раздел 11.1). Однако эти интересные факты требуют проверки и пока не могут рассматриваться в качестве серьезных аргументов в пользу гипотезы о стабильности состава стай.

Лишь при обитании в изолированных друг от друга местах или у рыб со слабой способностью к перемещениям возможна относительно высокая стабильность состава стай. Это характерно, например, для молоди желтохвоста, которая в раннем возрасте держится среди небольших, плавающих на поверхности воды, пучков морских водорослей *Sargassum sp.* Поселяясь сразу после метаморфоза в изолированном скоплении водорослей, молодь желтохвоста не покидает его до тех пор, пока это временное убежище не разрушится (около месяца). К новому наиболее близко расположенному плавающему скоплению водорослей молодь уходит одновременно всей стайкой, сохраняя таким образом свой состав неизменным (Safran, 1990; Safran, Omori, 1990; Sakakura, Tsukamoto, 1997). Признаки относительной стабильности состава стай выявлены у трехиглой колюшки. Небольшие стайки этих рыб облавливались у берега в проточном канале, все особи стаи получали индивидуальные метки и вновь выпускались в месте поимки. Повторные обловы обнаружили, что особи, входившие первоначально в одну и ту же стаю, могли находиться в составе одной стаи даже спустя 5 дней после мечения. Однако число таких особей, как и общее число повторно отлавливаемых меченых рыб, быстро снижается в течение 5 последовательных дней (Ward et al., 2002b).

Основной причиной нестабильности состава стай является их суточная цикличность распада и образования. С наступлением вечерних сумерек стаи рыб постепенно теряют свои четкие очертания, расстояние между особями увеличивается и в результате в ночные часы либо образуются рыхлые, аморфные группировки, объединяющие представителей нескольких разных стай, либо рыбы рассредоточиваются на большей акватории, например, за счет течения (Мантейфель и др., 1965б; Гирса, 1973). Утром, с увеличением освещенности стаи рыб вновь формируются (см. раздел 9). Какие-либо сведения, указывающие на то, что эти стаи объединяют в себе бывших партнеров, отсутствуют. Более того, имеются прямые указания, что в реальных условиях этого не происходит и особи, ранее входившие в одну стаю, уже через короткое время могут быть встречены в составе других стай.

Таким образом, стаи взрослых рыб характеризуются высоким уровнем размерной и видовой однородности, которая обеспечивается различными механизмами, начиная от отсева физически менее выносливых особей, более выраженным стремлением к объединению с конспецификами

близкой длины и заканчивая повышенной элиминацией особей, отличающихся от общей массы рыб своими размерами, окраской или поведением. Гомогенность наиболее ярко выражена в ходовых стаях. Доля «посторонних» особей в них относительно невысока, однако, чем она выше, тем короче продолжительность существования подобных стай. Даже однородные по составу стаи рыб крайне неустойчивы и в течение короткого времени могут многократно распадаться и вновь формироваться, но уже в ином составе. Эта особенность является характерной чертой стай рыб и отличает их от социальных группировок различного типа других позвоночных животных.

11. МЕХАНИЗМЫ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

11.1. Взаимное привлечение рыб друг к другу

Стайное поведение основывается на стремлении рыб объединяться с особями своего вида или с рыбами, которые близки им по форме, окраске и особенностям двигательной активности. Взаимное стремление стайных рыб друг к другу многими исследователями рассматривается в качестве основного свойства стайного поведения. Весьма простыми, но очень иллюстративными примерами этой особенности поведения стайных рыб служат опыты с предъявлением рыбам собственного отражения в зеркале. Стайное чувство настолько сильно, что рыбы редко покидают ту зону аквариума, вблизи которой помещено зеркало. Чем в большей мере свойственно стайное поведение для рыб какого-либо вида, тем сильнее у них выражена позитивная реакция на собственное отражение в зеркале (Spooner, 1931; Аронов, 1967; Дарков, 1980) или на внешний вид рыб своего вида (Протасов, 1961).

Стремление к объединению, или **реакция составления**, представляет собой врожденный рефлекс, проявляющийся в естественной и искусственной обстановке независимо от индивидуального опыта особи. Так, рыбы, выращенные в полной изоляции от других особей своего или других видов, легко образуют стаю и проявляют все признаки стайного поведения (Breder, Halpern, 1946; Shaw, 1960, 1961a; Kerr, 1963; Williams, 1976; Köhler, 1988). Личинки европейского горчка *Rhodeus sericeus amarus* начинают плавать стайкой практически сразу же после того как они покидают мантийную полость двустворчатых моллюсков (Касумян, Пашенко, 1989). Сила стайного инстинкта рыб очень велика и часто доминирует над другими врожденными реакциями, в частности, оборонительными. Например, стайные рыбы прорываются сквозь пугающую их газопузырьковую завесу, если они могут таким путем присоединиться к остальной части стаи (Радаков, 1972). Это было показано, в частности, экспериментально на сельди, которая проходила через газопузырьковую завесу, имитирующую стену из воздушных пузырьков, создаваемую при охоте китом-горбачом *Megaptera novaeangliae*, только в том случае, если по другую сторону находилась другая стая сельди. Чем она была крупнее, тем легче рыбы преодолевали страх для объединения (Sharpe, Dill, 1997). Многократно отмечались случаи активного захода в трал одиночных особей, если в нем в этот момент находилась основная часть облавливаемой стаи (Коротков, 1969).

Реакция составления и численность стаи. Чем крупнее стая, тем она привлекательнее для составления. На примере обыкновенной вер-

ховки показано, что одиночные особи проводят значительно больше времени у прозрачной стенки аквариума, за которой они видят других особей своего вида. Реакция привлечения возникает даже в том случае, если в соседнем отсеке находится всего одна особь. Если число демонстрируемых рыб увеличивать, то привлекающий эффект быстро возрастает и достигает максимума, когда число таких рыб достигает 3-х (рис. 24) (Дарков, 1975, 1980). У стайных рыб – ельца *Leuciscus leuciscus*, леща, черноморской барабули и некоторых других при увеличении числа особей в подопытных группах от 3 до 6 наблюдается значительное усиление оптомоторной реакции – следования за зрительным ориентиром (Павлов, 1970). Сходные данные получены и для обыкновенной верховки (Протасов, Алтухов, 1960). Проявление стайного поведения у обыкновенного голяна наблюдается, если число рыб в стае больше 3-х (Partridge, 1980). У глазчатого горчка *Rhodeus ocellatus ocellatus* минимальная численность группы, при которой поддерживаются стабильные характеристики стайного поведения, также равна 3 особям (Kanehiro et al., 1985). На основании этих и некоторых других данных считается, что объединение трех особей является минимально достаточным для образования группировки, обладающей всеми признаками стаи. В природе численность стай рыб, как правило, всегда намного выше минимальной, определенной экспериментальным путем (см. раздел 4.3).

Для того чтобы рыбы проявили предпочтение к более многочисленной стае из двух одновременно находящихся в поле зрения, для обыкновенной верховки необходимо, чтобы размеры зрительно доступных стай различались не менее чем в 3 раза (табл. 6) (Дарков, 1980). Одиночная обыкновенная скалярия *Pterophyllum scalare* отдает предпочтение той из двух стай, которая крупнее не менее чем в 2 раза, причем индекс предпочтения при таком соотношении размеров стай (2:1) снижается с повышением их численности (Gymez-Laplaza,

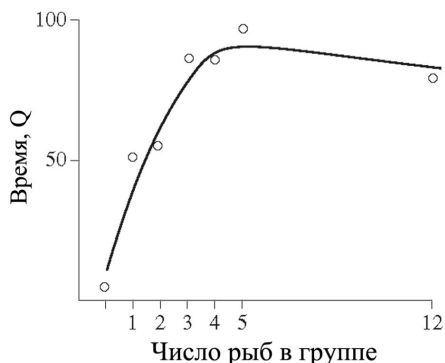


Рис. 24. Интенсивность реакции привлечения, проявляемой одиночной обыкновенной верховкой *Leucaspilus delineatus* по отношению к группам с разным числом особей. Q – процент времени, которое одиночные верховки проводили у стенки аквариума, за которой располагается группа особей-конспецификов (по Даркову, 1975).

Таблица 6. Средняя продолжительность реакции привлечения, проявляемой одиночной обыкновенной верховкой *Leucaspis delineatus* по отношению к двум одновременно предъявляемым группами конспецифичных особей ($M \pm m$) (по Даркову, 1980, с изменениями)

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

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

Gerlai, 2016). Однако, при испуге способность различать размеры стай и выбирать более крупную из двух, одновременно находящихся в поле зрения одиночной рыбы, усиливается. Такой выбор возможен, даже если небольшие сравниваемые стаи, состоящие максимум до 10 особей, различаются между собой на 4 и более рыб (Krause et al., 1998b).

Стремление к объединению со стаями большего размера снижается по мере возрастания численности особей в сравниваемых стаях. При угрозе нападения хищника выбор рыбами большей стаи происходит быстрее, при этом точность сравнительной оценки размеров стай повышается (Hager, Helfman, 1991). У молоди стремление к объединению с более крупными стаями выражено сильнее, что, как предполагается, снижает риск истребления хищником (Pitcher et al., 1986b; Ranta et al., 1992a). Полагают, что стремление к объединению с более крупной стаей лучше выражено у тех рыб, которые в большей мере испытывают реальную угрозу нападения хищников, при этом рыбы затрачивают меньше времени для осуществления подобного выбора (Krause et al., 1998b). По-видимо-

му, при избрании более многочисленной стаи значимым сигналом для подопытных рыб служит не число особей в сравниваемых стаях, а линейные или объемные размеры стай (ее силуэт или занимаемый объем). Безусловно важным фактором, влияющим на выбор, может быть не только объемный размер стаи, но и ее подвижность в целом и подвижность входящих в нее особей (Gymez-Laplaza, 2006).

Важным фактором, влияющим на вхождение рыб в стаю, являются собственные линейные размеры особи и размеры рыб в избираемых стаях. В лабораторных экспериментах показано, что при наличии выбора рыбы стремятся объединяться с особями, близкими им по длине тела (Ranta, Lindström, 1990; Ranta et al., 1992a, 1992b; Krause, Godin, 1994b), при этом в самой стае ближайшие соседи часто ближе по размерам друг к другу, чем более удаленные партнеры (Pitcher et al., 1985, 1986a; Theodorakis, 1989; Krause, 1994). При ссаживании вместе двух групп трехиглых колюшек, в которых средняя длина рыб была 4.4 и 5.7 см, уже через 3–6 мин происходило разделение единой стаи на две, каждая из которых объединяла в основном крупных, либо мелких рыб (Ranta, Lindström, 1990). Размерная ассортативность в образовании стай происходит и в природных условиях – это было обнаружено при анализе размерного состава стай молоди трехиглой колюшки, отловленной в прибрежье таким образом, чтобы в улов попадали все особи стаи. Оказалось, что вариабельность размеров тела особей в пределах стаи намного меньше, чем между стаями, отловленные в том же месте и в тот же день (Peuhkuri et al., 1997).

Большое значение при выборе партнеров по стае имеет не только видовая принадлежность или размеры тела, но и особенности окраски рыб. Экспериментами на широкоплавниковой пецилии *Poecilia latipinna* установлено, что особи белого или черного цвета предпочитают объединяться с рыбами сходной окраски (McRobert, Bradner, 1998). Значимым для рыб служит не только такой весьма сильный зрительный раздражитель, как окраска тела, но и другие внешние признаки, более слабые и не столь хорошо заметные. Например, для поперечно-полосатого фундулюса таким признаком служат небольшие темные пятна на боковой поверхности тела. Пятна возникают из-за появления в мышечной ткани рыб цист метатеркарий паразитической трематоды *Crassiphiala bulboglossa*, для которой рыбы служат промежуточными хозяевами. В эксперименте с парным выбором фундулюсы, как пораженные, так и непораженные трематодой, проявляли хорошо заметное достоверное предпочтение не имевших пятен незараженных особей. Это предпочтение проявлялось тем отчетливее, чем сильнее были заражены рыбы, которых предъявляли подопытным особям вместе с незараженными рыбами (рис. 25) (Krause, Godin,

1996). Но и сами пораженные паразитами особи стайных рыб в меньшей мере, по сравнению со здоровыми особями, привлекательны для объединения с ними в совместную стаю. При парном выборе трехиглая колюшка предпочитает составлять стаю со здоровыми особями своего вида и избегает тех, кто заражен эктопаразитом рачком аргулюсом *Argulus canadensis* (Dugatkin et al., 1994).

Предпочтения для вхождения в состав стаи могут быть специфичными у самок и самцов рыб. Так, самцы данио рерио в большей степени предпочитают объединяться со стаями, состоящими из самок, но не из самцов или со стаями со смешанным половым составом. У самок подобные отличия в предпочтениях не выявлены (Ruhl, McRobert, 2005).

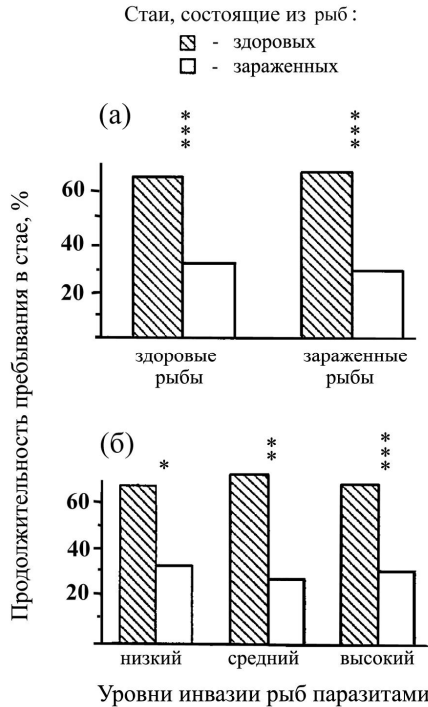


Рис. 25. Продолжительность пребывания здоровых и зараженных трематодой *Crassiphiala bulboglossa* поперечно-полосатых фундулосов *Fundulus diaphanus* в стаях, состоящих из здоровых или зараженных рыб (а) или в стаях, состоящих из рыб с разной выраженностью инвазии (б). Уровень инвазии (число метацеркарий на теле рыб): низкий – 1 экз., средний – 2–4 экз., высокий – 5 и более экз. Достоверность различий продолжительности пребывания рыб в стаях здоровых и пораженных фундулосов, р: * - <0.05; ** - <0.01; *** - <0.001 (по Krause, Godin, 1996).

Рыбы зрительно могут отличать незнакомых особей своего вида от знакомых и проявлять к последним более выраженное предпочтение. Такая способность выявлена, в частности, у различных пресноводных рыб. Предпочтение к группированию со знакомыми индивидуумами обнаружена у трехиглой колюшки (Van Harve, FitzGerald, 1988), синезаберного солнечника *Lepomis macrochirus* (Brown, Colgan, 1986) черноголового пимефалеса *Pimephales promelas* (Brown, Smith, 1994), гуппи (Magurran et al., 1994; Lachlan et al., 1998), техасского нотрописа *Notropis amabilis* и чернохвостой ципринеллы *Cyprinella venusta* (Farmer et al., 2004). Аналогичные результаты получены и в экспериментах на обыкновенном гольяне – при ссаживании подопытных рыб, выловленных в удаленных друг от друга местах реки, формировались совместные стайки, в которых доля «знакомых» особей, т.е. выловленных в одном месте реки, достигала 75%. Демонстрация рыбам зрительной модели хищника – щуки *Esox lucius*, существенным образом не влияла на выбор рыбами партнеров по стае (Griffiths, 1997).

Обнаружение этой способности вызвало необходимость более детального исследования «эффекта знакомства». Для этого из большой группы трехиглых колюшек, выловленных в природе, были взяты особи, равные по размерам и без присутствия паразитов и других индивидуальных внешних особенностей. Отобранных таким образом рыб разделили на 8 групп по 12 особей, снабдили их групповыми метками и содержали в разных аквариумах в течение 6 недель. Затем рыб двух групп ссаживали вместе и сразу же переносили в большой аквариум, в котором уже через примерно 10 минут образовывались две обычно неравные группы. Анализ состава этих групп показал, что разделение особей статистически отличается от случайного и чаще всего знакомые рыбы в них доминируют (Barber, Ruxton, 2000). В других экспериментах сравнивали выбор одиночными обыкновенными гольянами одной из двух одновременно предъявлявшихся им стай, равных по численности и составленных из знакомых (14 дней совместного содержания) или незнакомых особей. Выбор стаи из «знакомых» особей наблюдался во всех 6 опытах ($p < 0.05$). При последовательном увеличении разницы в численности между предъявлявшимися для выбора стаями, предпочтение стаи незнакомых особей происходило только если ее численность была выше в 4 раза. Но если обе стаи были составлены из незнакомых особей, то предпочтение оказывалось стае, численность которой превышала лишь в 1.9 раза (рис. 26) (Barber, Wright, 2001). Не менее интересны результаты, которые показывают, что данио рерио проявляют предпочтение к особям, имеющим окраску такую же, как и у тех, с кем тестируемые рыбы выращивались. При этом их собственный тип окраски на выбор не влиял (Engeszer et al.,

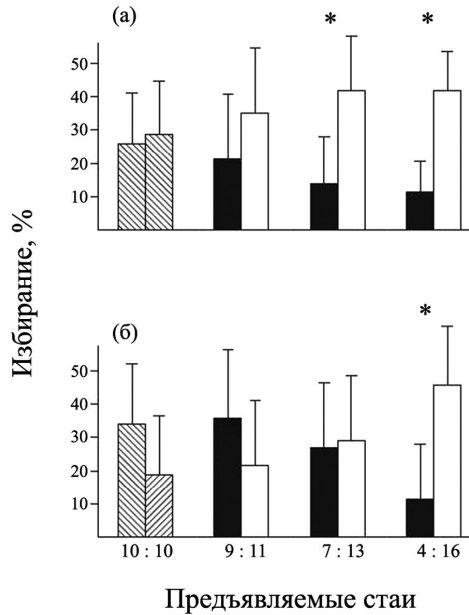


Рис. 26. Избирание одиночным обыкновенным голяком *Phoxinus phoxinus* одной из двух одновременно предъявляемых стай, разных по численности (а) или разных по численности и составленных из знакомых или незнакомых особей (б). По горизонтали – число особей в предъявляемых стаях, по вертикали – избирание в % ($M \pm m$). Темные и светлые столбцы: (а) – меньшая и большая по численности стаи; (б) – меньшая и большая по численности стаи, составленные из знакомых и незнакомых особей соответственно; заштрихованные столбцы – равные по численности стаи. * – достоверность различий выбора сравниваемых стай $p < 0.05$ (Barber, Wright, 2001).

2004; Spence, Smith, 2007). Высказано предположение, что в основе такого выбора может лежать зрительный импринтинг, хотя и не исключается наличие генетической компоненты (Spence, Smith, 2007). Выращенные в изоляции данио рерио проявляли равное предпочтение не только к особям своего, но и к рыбам близкого вида – розового данио *Danio albolineatus* и даже к далеким от них гуппи (McCann, Matthews, 1974).

Несмотря на то, что большинство данных подтверждает предпочтение рыб составлять со знакомыми особями, имеются и примеры, когда такое предпочтение не проявляется или имеет противоположный знак, например, из-за разного социального ранга реагирующих особей и особей в избираемых стаях (Frommen et al., 2007; Gymez-Laplaza, Fuente, 2007). Несовпадения могут быть вызваны также различиями в использованных методах, разной длительностью «знакомства» подопытных особей, их

состоянием или степенью стайности и другими особенностями биологии исследованных видов или состояния использованных особей. Так, молодь поперечно-полосатого фундулюса после 18 дней совместного содержания в аквариумах проявляла при альтернативном выборе хорошо выраженное предпочтение знакомых особей, тогда как у стайной молоди синезаберного солнечника *Lepomis macrochirus* такого же размера и при той же процедуре эксперимента такого предпочтения не обнаружено. Предполагается, что эти различия обусловлены тем, что стайность у фундулюса сохраняется в течение всего последующего онтогенеза, но теряется у окуня, переходящего во взрослом возрасте к территориальности (Lee-Jenkins, Godin, 2010). Появляются данные, свидетельствующие о влиянии на выбор рыб потреблявшегося ими корма и запахового фона (Ward et al., 2004, 2005; Webster et al., 2007).

Обращает внимание, что способность рыб при объединении отдавать предпочтение знакомым особям подтверждена пока лишь в лабораторных условиях на примере небольших по численности групп. Проявляется ли этот эффект при формировании стай рыб в природе остается невыясненным.

Имеются данные, что рыбы при составлении могут оказывать предпочтение близкородственным особям (трехиглая колюшка) (Frommer, Bakker, 2004). Однако эти результаты не были подтверждены при генетическом анализе особей, принадлежащих к одной и той же отловленной в природе стае (Bernhard et al., 2012). Важно, что степень предпочтения, оказываемая стайными рыбами конспецификам, может быть выражена в разной мере у особей разных популяций. Например, у морской формы трехиглой колюшки эта способность проявляется намного сильнее, как и стремление ориентироваться в стае параллельно друг другу, чем у колюшек пресноводной бентосоядной формы. Популяционные различия в поведении морских и пресноводных колюшек являются наследуемыми (Wark et al., 2011).

Итак, взаимное привлечение рыб друг к другу является основным механизмом, приводящим к объединению рыб в стаи. Реакция составления представляет собой врожденный рефлекс, доминирующий над многими другими генетически детерминированными реакциями рыб, но реализующийся под влиянием индивидуального опыта и состояния особи и окружающих условий. Стремление к объединению выражено тем сильнее, чем в большей мере рыбам свойственно стайное поведение, при этом существенное значение имеют такие признаки как размеры и число рыб, форма их тела, физиологическое состояние, особенности окраски, наличие угрозы со стороны хищников и др.

11.2. Имитационное поведение

Подражание, или **имитация** представляет собой безусловный рефлекс, заключающийся в повторении поведенческих действий одними особями (“зрителями”) вслед за другими (“актерами”). Эта способность является важнейшим элементом поведения стайных рыб. Именно у стайных рыб подражательные реакции выражены в наибольшей мере, тогда как у рыб, ведущих одиночный образ жизни, таких как, например, у европейского керчака *Myoxocephalus scorpius*, бельдюги *Zoarces viviparus*, маслюка *Pholis gunnelus* (Герасимов, 1983) или у осетровых рыб (Acipenseridae) (Сбикин, 1996) эти реакции не проявляются. Возникновение способности к подражанию совпадает в онтогенезе рыб с переходом молоди к стайному плаванию (Лещева, 1968; Волкова, 1976; Лещева, Жуйков, 1989).

Подражание имеет в жизни стайных рыб большое значение. Благодаря хорошо развитому имитационному поведению сохраняется единство стаи при перемещениях и при совершении сложных и быстрых маневров при испуге или в ответ на нападение хищника. Роль подражания в поведении стайных рыб хорошо демонстрируют эксперименты, выполненные на молоди пикши в аквариумах, частично разделенных непрозрачной перегородкой (рис. 27). Корм, который вносили в один из отсеков аквариума, могли заметить только особи, находящиеся в этом же отсеке. Плавающие в соседнем отсеке рыбы корм не видели, но они могли видеть стремительный бросок других рыб к корму, что вызывало у них быстрый переход в противоположный отсек. Вскоре в отсеке с кормом собирались почти все подопытные рыбы. Такая же ситуация наблюдается, когда только часть рыб обнаруживает и первой непосредственно реагирует на нападающего хищника или на другой пугающий стимул – вслед за ними все остальные рыбы проявляют оборонительную реакцию и стая в целом уходит от опасности (Verhajiën, 1956; Милановский, Рекубратский, 1960; Радаков, 1972). Перехода остальных членов стаи в зону питания не наблюдается, когда корм распределен диффузно, а не агрегировано. В этом случае все члены стаи находятся в равных условиях с точки зрения обеспеченности кормом и не реагируют друг на друга (Ryer, Olla, 1995), что хорошо согласуется с наблюдениями за питающейся стаей, когда рыбы временно теряют единую ориентацию и распределяются случайным образом в пределах кормового пятна (см. рис. 7).

Подражающие рыбы не только имитируют поведение других рыб, но и быстро обучаются тем же навыкам, которыми владеют рыбы-актеры (демонстраторы), т.е. приобретают условные рефлексy от других особей, бу-

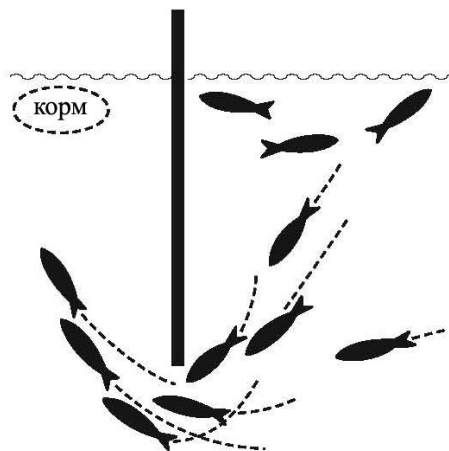


Рис. 27. Обнаружение стай рыб корма, отделенного непрозрачной перегородкой (по Радакову, 1972).

дучи лишь свидетелями действий последних. Несомненно, что приобретение условных рефлексов от других рыб биологически более выгодно, чем выработка этих рефлексов на основании собственного опыта. Ненаследственная передачи информации от особи к особи или от поколения к поколению получило название **сигнальной преемственности** (Лобашев, 1967; Мантейфель, 1987). Так, обыкновенным верховкам для выработки условного рефлекса на европейского сома *Silurus glanis* достаточно однократного и непродолжительного по времени наблюдения за успешной охотой этого хищника (Гирса, 1981). В других экспериментах в качестве хищника выступала верховка, питавшаяся в аквариуме мальками обыкновенной плотвы. У мальков плотвы, которые сами не подвергались атакам хищника, а только видели его успешную охоту за другими мальками, также вырабатывался прочный оборонительный рефлекс на хищника (Попов, 1953). Для стайных рыб показана возможность выработки имитационных рефлексов не только первого порядка, но и второго и третьего порядков, когда навыки, приобретаемые рыбами-«зрителями», последовательно перенимаются другими рыбами (Лещева, Жуйков, 1989). Чем больше рыб-актеров, обладающих определенным навыком, тем успешнее он передается рыбам, им не владеющим, но пребывающим с рыбами-актерами в одной стае (Laland, Williams, 1997; Lachland et al., 1998).

Условные имитационные рефлексы у рыб вырабатываются на стимулы самой разной природы (Богомолова и др., 1958; Лещева, Жуйков,

1989) и характеризуются быстрым формированием и большой устойчивостью. Так, у атлантической трески и у сайды условный рефлекс в виде направленной двигательной реакции на раздражение электрическим током проявляется у особи-«зрителя» уже при первом сочетании этого стимула и двигательной-оборонительной реакции, демонстрируемой особью-«актером». Для пикши таких сочетаний в среднем требовалось несколько больше. Подражающие особи не только повторяют уход рыб-«актеров» в другой отсек, но и способны имитировать более тонкие особенности их двигательного ответа, например, короткие резкие движения в сторону в первый момент воздействия электрического тока. Выработанные условные имитационные рефлексы на световые и акустические стимулы не показывают заметного угасания даже после 200 и более проб. Одна особь может стимулировать проявление подражательной реакции у группы, состоящей до 9 рыб-«зрителей» (Герасимов, 1983).

Проявление безусловного имитационного рефлекса и образование условных имитационных рефлексов возможно только в том случае, если имитируемые и имитирующие рыбы принадлежат к одному виду и близки по размерам. У атлантической трески и у сайды не наблюдалось подражания особям своего вида, если размеры участвовавших в эксперименте рыб отличались всего на 20%. Подражание отсутствует, если в качестве рыб-«актеров» и рыб-«зрителей» используют близких по размеру рыб разных видов (атлантическая треска и пикша). Эта особенность может рассматриваться в качестве одного из основных механизмов формирования одновидовых стай, состоящих из особей близкого размера. Имитационное поведение не проявляется также и по отношению к особям своего вида, у которых нарушена координация движений (Герасимов, 1983). Подражание выражено значительно хуже у одиночных рыб, чем у стайных (Рекубратский, 1967).

11.3. Оптомоторная реакция

Оптомоторная реакция является основным механизмом ориентации рыб в потоке. Важное значение ей принадлежит и в осуществлении рыбами стайного поведения (Breder, 1959; Протасов, Алтухов, 1960; Dambach, 1963; Shaw, Tucker, 1965; Павлов, 1970, 1979). У стайных рыб зрительными ориентирами для проявления компенсаторной двигательной реакции служат соседние особи. Рефлекс следования обеспечивает сохранение рыбами единой стаи в водоемах с течением и со стоячей водой.

Важную роль оптомоторной реакции в стайном поведении подчеркивает тот факт, что в наибольшей мере эта реакция выражена у стайных

рыб, таких как, например, южноевропейская атерина, европейский анчус, молодь большинства рыб. Эта реакция заметно усиливается в присутствии особей своего вида, что достигается, по-видимому, за счет развитого у рыб подражательного поведения. Компенсаторная двигательная реакция на перемещение в поле зрения зрительных ориентиров характерна и для нестайных рыб, ведущих одиночный образ жизни, однако у них она выражена слабее. В качестве стайных ориентиров для рыб могут служить движущиеся фигуры различной формы, сетное полотно, модели рыб. Некоторыми исследователями (Козаровицкий, 1961) движение за внешне максимально сходными животными выделяется, как специальная реакция, называемая «рефлексом следования». Однако специально проведенные эксперименты показали, что этот рефлекс представляет собой лишь частный случай оптомоторной реакции – рефлекса следования за движущимися зрительными ориентирами. Было выяснено, что опознание или зрительная идентификация предъявляемых изображений или предметов, их точное сходство с внешним видом самих рыб необязательны. Рыбы следуют столь же охотно и за предметами (квадраты, прямоугольники, круги), даже отдаленно напоминающими силуэты реагирующих рыб (Павлов, 1970). Несмотря на то, что оптомоторная реакция имеет, по-видимому, определенное значение в поддержании контактов между особями внутри стаи, рефлекс следования не может играть ведущую роль в обеспечении стайного поведения (Павлов, 1970, 1979). На это указывает и существенно более раннее формирование в онтогенезе рыб оптомоторной реакции, чем стайного поведения (Masuda, Tsukamoto, 1996).

11.4. Внутрестайные взаимодействия

Закономерности внутрестайного взаимодействия рыб, обеспечивающего единую ориентацию особей, быстрое распространение информации и согласованные движения всей стаи по-прежнему привлекают большое внимание исследователей. Основным методическим подходом, позволяющим получать важные данные, касающиеся этой проблемы, остается наблюдение и видеорегистрация стайного плавания рыб с последующим детальным и всесторонним прослеживанием положения и траектории перемещений отдельных особей. Использование именно такого метода позволило выявить ряд новых особенностей стайного плавания. Оказалось, что, двигаясь стаями, рыбы (гамбузия *Gambusia holbrooki*) плывут не монотонно, а постоянно меняют скорость движения. Они то ускоряют

плавание, если расстояние до идущей сзади рыбы сокращается до менее двух длин тела, то замедляют движение, если плывущая рыба приближается вплотную к впереди идущей особи. Анализ видеоматериалов выявил также, что параллельное расположение рыб в стае достигается скорее всего не из-за ориентации на плывущего рядом партнера, а за счет четкого следования за идущей впереди особью (рис. 28). Стайная согласованность действий рыб происходит благодаря ориентации на действия не многих, а, по-видимому, лишь на одного из ближайших партнеров по стае (Herbert-Read et al., 2011).

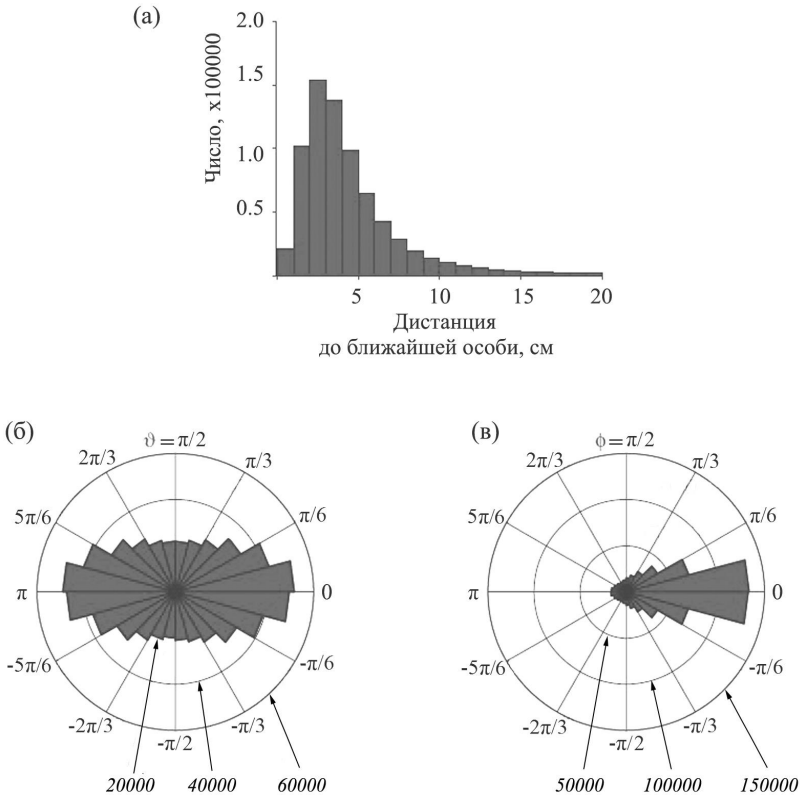


Рис. 28. Расположение гамбузии *Gambusia holbrooki* в стае (по данным, полученным при покадровом анализе видеозаписей положения особей в стае из около 50 рыб в течение 5 мин; скорость съемки – 15 кадров в секунду): а – частотное распределение дистанции от фокальной особи до ближайшего партнера; б – частотное распределение расположения ближайшего партнера относительно фокальной особи. Цифры и стрелки показывают значения на шкале частот (по Herbert-Read et al., 2011).

Сходные результаты получены и в другом исследовании, целью которого был поиск закономерностей, которым подчиняются взаимодействия стайных рыб между собой. Работа выполнена независимо и практически одновременно с предыдущей, но на другом виде рыб – золотом нотемигонусе. Была применена высокоскоростная и высокоразрешающая видеосъемка для анализа скорости и траектории перемещений индивидуумов в стае и оценки зависимости этих параметров от действий соседних рыб. Было обнаружено, что золотые нотемигонусы в стае поддерживают определенную дистанцию до ближайшего партнера – примерно $1.5-2 L$, но не менее $1 L$ и не более $4 L$, в секторе от -60° до 60° . Монотонное плавание, как и для гамбузии, для них совершенно не характерно, перемещения нотемигонусов представляют собой постоянное чередование ускорений и замедлений скорости плавания. Как и гамбузия, золотой нотемигонус ускоряет плавание при приближении к нему идущей сзади особи и замедляет его, если идущая впереди рыба оказывается в непосредственной к нему близости. Иными словами, скорость движения рыбы определяется нахождением (дистанцией) рыб, плывущих непосредственно впереди и сзади, тогда как расстояние до рыб, располагающихся сбоку, на скорость плавания влияние не оказывает. Авторы приходят к выводу, что скорость плавания является основным компонентом регуляции внутрискотных взаимодействий и расположения рыб в стае (Katz et al., 2011).

Как и у гамбузии, соосность (параллельность) расположения золотых нотемигонусов в стае достигается за счет ориентации на идущего впереди партнера, но не на располагающегося сзади. При этом, чем выше скорость плавания рыб, тем строже соосность рыб. Согласованность ответа рыб обеспечивается имитацией действий партнеров по стае, причем наибольший вклад имеет имитация действий одного из них (взаимодействие между парами), хотя действия и других партнеров могут определять усредненную реакцию индивидуума (Katz et al., 2011). Важно, что с увеличением численности стаи скорость плавания рыб снижается, а расстояние до ближайшего соседа увеличивается (Middlemiss et al., 2018b).

Другим, кроме скорости, важным регулятором внутрискотных взаимодействий являются повороты, т.е. отклонения от прямолинейной траектории. Если рыб, располагающихся друг за другом уступом, разделяет небольшое расстояние, в пределах $1 L$, то стремление (вероятность) к поворотам у отстающей рыбы небольшое. Но при увеличении этого расстояния, т.е. чем дальше вперед и в сторону ушла рыба, тем выше вероятность совершения поворота в эту же сторону у рыбы, идущей сзади. Иными словами, изменение направления плавания рыбы, уход ее влево

или вправо, в отличие от скорости плавания, зависят от позиции бокового соседа по стае, а не от располагающегося спереди или сзади. Позиция бокового соседа или скорость его плавания на вероятность совершения поворотов влияния не оказывают (Katz et al., 2011). Интересно, что в неоднородных по видовому составу стаях ближайшими партнерами чаще оказываются конспецифики, однако расстояние до ближайшего партнера поддерживается одинаковым независимо от того к какому виду он принадлежит и имели ли эти рыбы предыдущий индивидуальный опыт совместного обитания (Ali et al., 2018).

Таким образом, механизмы стайного поведения, обеспечивающие объединение рыб, их взаимную ориентацию и согласованность движений хорошо изучены. Достаточно убедительно показана врожденность стайного поведения, которое, однако, может проявляться в разной степени и зависеть от многих внешних факторов и от состояния рыб. Важнейшим качеством стайных рыб является способность к имитации, что не только сохраняет стаю при резком и быстром маневрировании, но и обеспечивает передачу и быстрое освоение новых навыков. Роль оптомоторной реакции во внутривидовых контактах еще не получила должного экспериментального рассмотрения. В последние несколько лет в изучении внутривидовых взаимодействий рыб наблюдается определенный прогресс, связанный с использованием точной видеорегистрирующей аппаратуры и детальным анализом данных. Это дало возможность получить важные сведения о механизмах, определяющих согласованность и взаимообусловленность перемещений особей в стае и поддержания ими единой ориентации. Несомненно, что этот методический подход позволит выяснить новые базовые закономерности стайного плавания.

12. ОКРАСКА СТАЙНЫХ РЫБ И ЕЕ СИГНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

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

Яркие, хорошо заметные пятна или полосы имеются на теле или плавниках у многих стайных рыб. Например, у пикши на передней части туловища рядом с грудным плавником располагается темное контрастное пятно. У речного окуня *Perca fluviatilis*, факультативно стайной рыбы, ярко-черное пятно находится на передней части спинного плавника. Темные пятна – одно или несколько, имеются на теле или плавниках и у многих других стайных рыб, например, у дальневосточной сардины *Sardinops sagax*, европейской сардины, каспийского пузанка *Alosa caspia*, у обыкновенного гольяна, щетинкозуба *Chaetodon unimaculatus*, четырехглазой рыбы-бабочки *Chaetodon capistratus*. Характерными внешними атрибутами многих стайных рыб служат контрастные полосы, которые могут располагаться на туловище как в продольном, так и в поперечном направлении. Такие полосы, различные по длине, ширине, форме или рисунку имеются у скумбрий, пеламид, некоторых тунцов, у многих представителей апогоновых *Apogonidae* (полосатый апогон *Cheilodipterus lineatus*, темнополосый апогон *Apogon semionotus*, пятилинейный апогон *Apogon quinquilineatus* и др.), ставридовых *Carangidae* (лоцман *Naukrates ductor*, хоринемы лисана *Chorinemus lysan* и др.), у атериновых *Atherinidae*, у стайных харациновых рыб (обликувы *Thyaeria*, нанностомусы *Nannostomus*, эритрозонусы *Hemigrammus*, неоны из родов *Hyphessobrycon* и *Cheirodon*, хилодусы *Chilodus*) и у многих других видов (рис. 29). Особенности рисунка, которые создают на теле рыб темные полосы, часто используются исследователями не только для видового, но и индивидуального распознавания подопытных особей (Pitcher et al., 1982a). Многие стайные рыбы несут на теле одновременно полосы и темные пятна – у молодежи

обыкновенного гольяна, например, имеется не только черное пятно в основании хвостового плавника, но и темная полоса вдоль всей боковой поверхности тела (Соин и др., 1981). У некоторых стайных рыб, например, у атлантической скумбрии и у тунцов, многочисленные и разнооб-

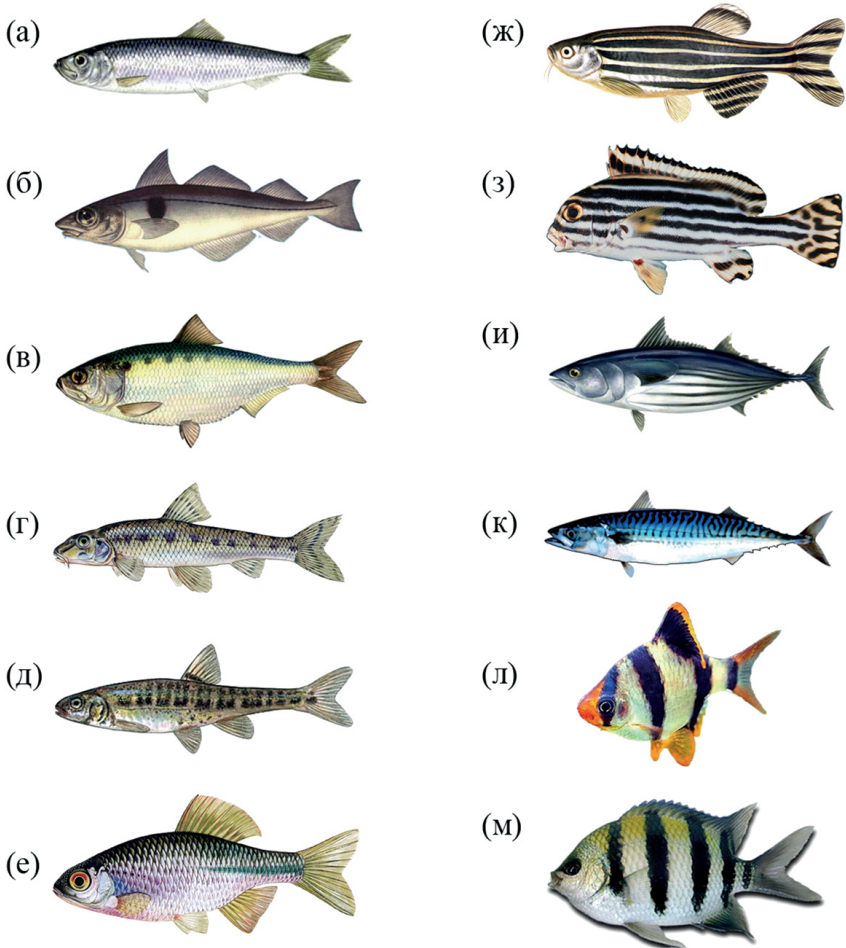


Рис. 29. Примеры окраски стайных рыб: а – атлантическая сельдь *Clupea harengus*; б – пикша *Melanogrammus aeglefinus*; в – каспийский пузанок *Alosa caspia*; г – обыкновенный пескарь *Gobio gobio*; д – обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus*; е – европейский горчак *Rhodeus sericeus amarus*; ж – данио рерио *Danio rerio*; з – сладкогуб *Plectorhynchus vittatus*; и – атлантическая пелагида *Sarda sarda*; к – атлантическая скумбрия *Scomber scombrus*; л – суматранский барбус *Barbus (=Puntius) tetrazona*; м – абудефдуф *Abudedefduf vaigiensis*.

разные по форме и размерам темные полосы и пятна на теле образуют сложный узор, который является характерным сигнальным признаком, используемым для распознавания и взаимной ориентации этими быстро плавающими стайными рыбами (рис. 30).

Некоторые рыбы проявляют мимикрию, принимая окраску других стайных рыб, что позволяет объединяться с ними в совместные стаи. Обитающая в прибрежной зоне Красного моря молодь ядовитой лирохвостой собачки *Meiacanthus nigrolineatus* при длине тела менее 20 мм внешне практически неотличима от многих видов апогонов (Aponogonidae) и обитает в их стаях. Но при длине более 30 мм молодь начинает приобретать окраску взрослых рыб, отличную от окраски апогонов и покидает их стаи (Dafni, Diamant, 1984). Молодь пескаря-губача *Sarcocheilichthys czerskii* имеет темную продолговатую полосу вдоль всего тела и до определенного возраста держится в стайках молоди других видов рыб – амурского голяна *Phoxinus lagowskii* или чебачка *Pseudorasbora parva* (Ни-

Желтоперый тунец,
Thunnus albacares

Большеглазый тунец,
Thunnus obesus

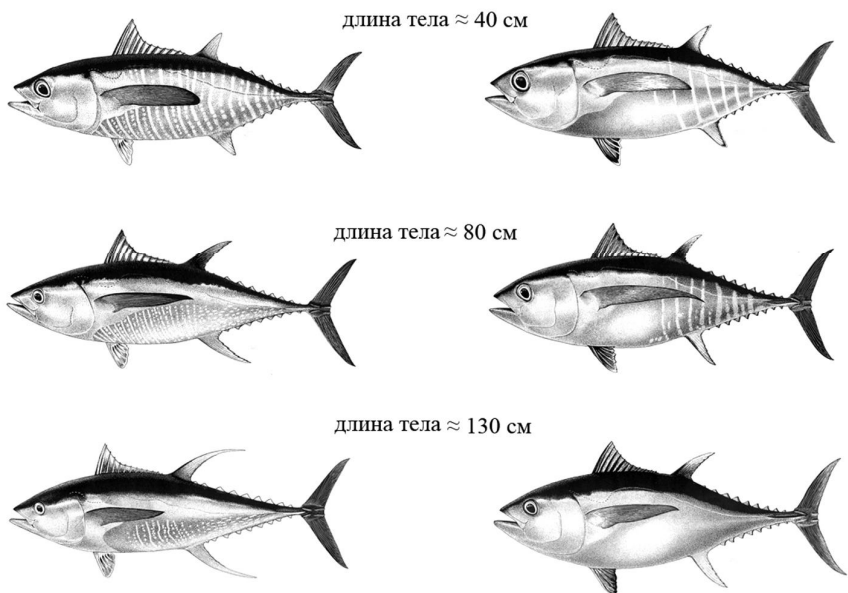


Рис. 30. Изменение окраски по мере роста рыб у двух видов тунцов рода *Thunnus* (по Schaefer, 1999).

кольский, 1974). Имеются и другие интересные примеры мимикрии стайной окраски (Dafni, Diamant, 1984; Pereira et al., 2011).

Значение стайной окраски в жизни рыб подчеркивает тот факт, что она усиливается в тех условиях, когда способность поддерживать стайное поведение становится особенно важным, например, при потенциальной угрозе нападения хищника. Запах щуки *Esox lucius*, который является естественным химическим сигналом опасности для мелких карповых рыб, вызывает у обыкновенного гольяна не только оборонительную реакцию (уход, затаивание), но и приводит к появлению на боковой поверхности рыб контрастной черной полосы (Лебедева, Черняков, 1978; Малюкина и др., 1980). Некоторые рыбы способны быстро, в течение нескольких минут и даже секунд, менять окраску в зависимости от ситуации или поведения. Так, молодь рыбы-попугая *Chlorurus sordidus* имеет несколько разных типов окраски, которые она принимает при плавании стаями.

Два из них характерны для более мелкой молодежи, причем эти типы окраски (монотонно темная окраска и полосатая) не являются специфическими и присущи молодежи и других коралловых рыб. Третий тип окраски (глазчатый) характерен для более крупных особей, которых чаще можно встретить поодиночке, чем в составе стаи (рис. 31). Смена окраски с одного типа на другой происходит быстро – в течение нескольких секунд (Crook, 1997).

Стайная окраска не остается постоянной в ходе онтогенеза и у многих видов она изменяется по мере роста и развития рыб. Например, у поздних личинок и ранних мальков обыкновенного гольяна на теле имеется хорошо заметная непрерывная темная пигментная полоса на боках и черное пятно в основании или в центре хвостового плавника. У взрослого гольяна темная полоса на боках преобразуется в ряд широких темных пятен с размытыми очертаниями, а пигментное пятно на хвостовом плавнике исчезает (рис. 32) (Соин и др., 1981). У личинок золотого карася *Carassius carassius* на хвостовом стебле у основания хвостового плавника имеется небольшое скопление пигментных клеток, которое у ранних мальков преобразуется в чер-

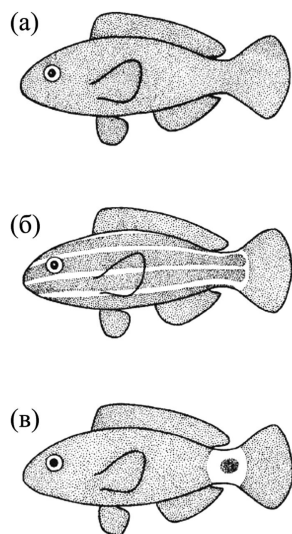


Рис. 31. Разные типы окраски у молоди рыбы-попугая *Chlorurus sordidus*: а – монотонно темная (неспецифическая), б – полосатая (неспецифическая), в – глазчатая (специфическая для данного вида) (по Crook, 1997).

ное вертикально вытянутое пятно. Пятно сохраняется в течение всего первого года жизни, но затем по мере роста молоди становится менее заметным и постепенно полностью исчезает. У близкородственного серебряного карася *C. auratus* такое пятно отсутствует на протяжении всего онтогенеза (Дмитриева, 1957; Коблицкая, 1981). У колючего горчака *Acanthorhodeus asmussi* личинки и мальки проявляют типично стайное поведение, для них характерно наличие яркого черного пятна на спинном плавнике. С возрастом эти рыбы начинают вести одиночный образ жизни, а пятно на спинном плавнике у них теряется (рис. 32) (Никольский, 1974). Довольно значительные изменения стайной окраски с ростом рыб происходят у тунцов. У большеглазого тунца *Thunnus obesus*, длиной тела око-

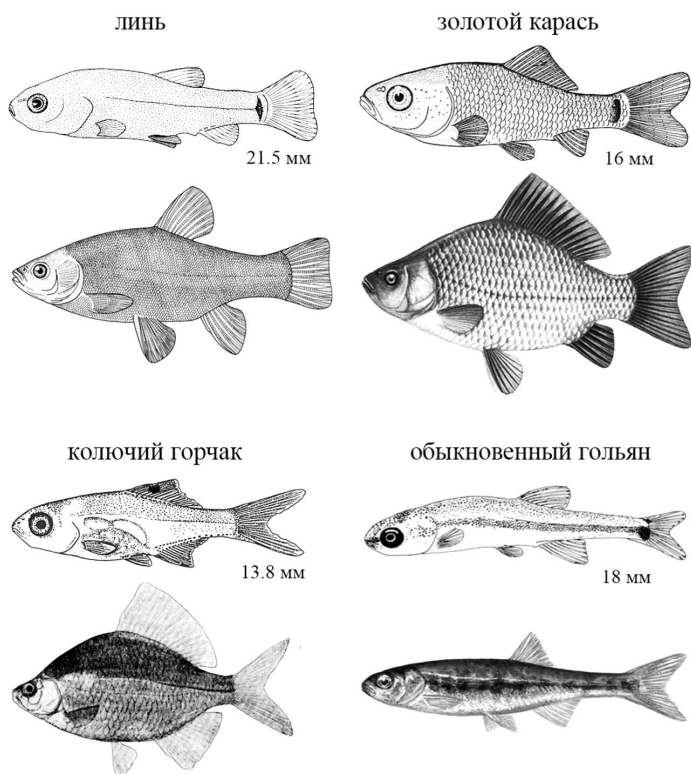


Рис. 32. Возрастные изменения окраски у карповых рыб: линя *Tinca tinca* (из Коблицкой, 1981), золотого карася *Carassius auratus* (из Дмитриевой, 1957), колючего горчака *Acanthorhodeus asmussi* (из Соина, 1978), обыкновенного голяна *Phoxinus phoxinus* (из Pinder, 2001). Изображены молодь и половозрелые особи, для молоди указана стандартная длина (SL).

ло 40 см (*FL*), на боках начиная от середины тела имеются крупные и редкие вертикальные светлые полосы, которые у более крупных рыб начинают дробиться на пятна, появляются мелкие светлые округлые пятна и между полосами. Но у крупных особей большеглазого тунца (около 130 см) полосы и пятна полностью исчезают. У желтоперого тунца окраска иная, но она, как у большеглазого тунца, также намного сложнее у более мелких особей, чем у крупных рыб (рис. 30) (Schaefer, 1999).

Однако далеко не все стайные виды рыб имеют хорошо выраженную стайную окраску в виде пятен, полос или рисунка на теле или плавниках. Например, многие виды сельдевых рыб (*Clupeidae*), которые после прохождения метаморфоза ведут исключительно стайный образ жизни, не обладают какими-либо характерными особенностями в окраске – представители родов *Clupea*, *Sprattus*, *Clupeonella*. Специфические особенности в окраске отсутствуют также у многих стайных карповых рыб, таких как обыкновенная верховка, обыкновенная уклейка *Alburnus alburnus*, елец *Leuciscus leuciscus* и другие. Для этих рыб важным зрительным стимулом, обеспечивающим привлечение рыб друг к другу и их взаимную ориентацию в стае, может служить серебристая окраска тела или контрастно-черные глаза. В эксперименте густера *Blicca bjoerkna* в 75% случаев проявляет положительную реакцию на модели, окрашенные в серебристый цвет и лишь в 25% – в белый или черный (Herter, 1953). Привлекающий эффект модели серебристого цвета оказывают и на верховок (Дарков, 1980). Серебристую окраску тела в процессе смолтификации приобретает молодь лососевых (*Salmonidae*), переходящая от территориального образа жизни к стайному поведению при подготовке к скату из рек в море (Groot, Margolis, 1991). Нельзя исключать и того, что пятна и полосы, незаметные у стайных рыб при обычном свете, будут проявляться у них в ультрафиолетовом спектре, как это обнаружено у некоторых рыб коралловых рифов (Losey et al., 1999). Быстрое затухание в воде УФ-компоненты света (320–400 нм) не ограничивает использование таких зрительных сигналов для близкой коммуникации (Lythgoe, 1968; Siebeck, Marshall, 2001; Siebeck et al., 2010), соответствующей дистанции внутривидовых контактов рыб.

О важном значении зрительных стимулов, исходящих от других партнеров по стае, свидетельствуют наблюдения, выполненные на атлантической треске (Чинарина, 1959). Эти рыбы изменяют окраску тела не под влиянием цвета окружающего фона, а, в первую очередь, в соответствии с окраской других рыб стаи или окраской модели: на белом фоне подопытные рыбы имеют темную окраску, если находящиеся рядом с ними другие рыбы также темного цвета или если предъявляется окрашенная в

темный цвет модель. Благодаря такой особенности достигается унификация всех рыб в стае, что имеет большое значение не только для осуществления собственно стайного поведения, но и снижает уязвимость рыб при встрече с хищником (Чинарина, 1971).

Функцию зрительных ориентиров выполняют и другие внешние признаки рыб, например, размеры и форма тела, и даже характер плавания. Данию рерио более продолжительное время проводят вблизи моделей, имеющих полосатую окраску, при этом важно совпадение размеров модели и размеров подопытных рыб (Breder, Halpern, 1946; McCann et al., 1971). Атлантическая менидия не принимает в стаю особей своего вида, если их размер превышает более чем на 50% средний размер рыб в стае (Shaw, 1962). Важная роль особенностей поведения (двигательной активности), окраски, размеров и формы тела рыб как факторов, влияющих на процесс образования стаи, установлена и в опытах на других видах рыб (Keenleyside, 1955; Дарков, 1980).

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

Большое значение пятен, полос, узоров и других характерных особенностей в окраске для стайных рыб не вызывает каких-либо сомнений. Для этого типа поведения, практически полностью определяемого зрением, такие стимулы безусловно важны для распознавания, выбора и объединения с представителями своего вида, облегчает взаимную ориентацию и согласованное стайное плавание. Важность стайной окраски подчеркивается мимикрией, позволяющей некоторым видам входить в стаи других рыб, усилением стайной окраской при возникновении опасности или при достижении определенного возраста. Необходимо подчеркнуть, что наличие пятен и полос на теле и любых других заметных особенностей в окраске не являются внешним признаком принадлежности рыб к стайным видам. Имеется большое число рыб, обладающих такими признаками, но не проявляющих стайного поведения, а ведущих групповой и/или территориальный образ жизни. У этих рыб окраска также выполняет важные сигнальные функции, но связанные с поддержанием доминантно-соподчиненных отношений в группе, защитой собственного участка и другими особенностями поведения.

13. ЭКВИПОТЕНЦИАЛЬНОСТЬ И ЛИДЕРСТВО В СТАЯХ

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

Изучение роли и поведения отдельных особей в стаях проводилось на различных видах рыб, преимущественно с хорошо выраженным стайным рефлексом. Для этих целей в основном использован метод покадрового прослеживания за стайными партнерами по кино- или видеозаписям. Детальный анализ перемещений и расположения в стае отдельных особей в различных ситуациях показал, что у рыб в большинстве случаев нет лидеров в общепринятом понимании этого термина, т.е. тех, кто бы на протяжении какого-либо значительного периода времени (по крайней мере на протяжении нескольких часов или дней) вел за собой остальных особей и определял бы поведение всей стаи в целом. Например, в ходовой стае годовиков сайды, состоящей из 15–20 особей, происходит постоянная смена рыб, занимающих лидирующую позицию впереди стаи. Такое квазилидерство очень короткое по времени, обычно продолжается от 0.25–0.5 до нескольких секунд, после чего возглавляющие стаю особи уходят в середину или в заднюю часть стаи, а их место занимают другие рыбы. Ротация рыб в пределах стаи продолжается постоянно и через некоторое время какая-либо из особей на короткое время может вновь занять место во главе всей стаи (Радаков, 1972).

Кратковременное лидерство, т.е. отсутствие в стае длительного лидера и быстрая ротация рыб, возглавляющих стаю, подтверждена на примере многих стайных рыб (Bowen, 1931; Steven, 1959; Kuhlmann, Karst, 1967). Постоянное перераспределение рыб происходит также в пределах элементарных стай или внутривидовых субгруппировок независимо от того, находятся они впереди, в середине или в задней части стаи (Зуев, Беляев, 1970). У обыкновенного голяка в группах, численностью более трех особей, лидеры отсутствуют. Если же число подопытных рыб в груп-

пе ограничено всего двумя, что меньше минимального числа особей, при котором возможно проявление элементов стайного поведения (Протасов, Алтухов, 1960; Павлов, 1970; Дарков, 1980; Partridge, 1980; Kanehiro et al., 1985), то в этом случае между ними часто формируются устойчивые во времени взаимоотношения типа лидер-ведомый (Partridge, 1980). В стаях каранкса *Caranx speciosus*, желтохвоста, численность которых (4 особи) лишь слегка превышает этот минимальный порог, лидерство обнаруживается уже редко (Yamagishi, 1978; Yamagishi et al., 1978). Эквипотенциальность особей в стае может быть объяснена тем, что многие индивидуальные особенности поведения, стабильно проявляемые в изоляции и формирующие персональный «почерк плавания», частично или полностью теряются при вхождении в стаю. Чем более многочисленна стая, тем менее выраженными становятся индивидуальные черты плавания (Herbert-Read et al., 2013).

Отсутствие в относительно гомогенных стаях длительно лидирующих групп особей, безусловно, связано с тем, что рыбы, располагающиеся во главе стаи, затрачивают значительно больше энергии, чем идущие вслед за ними другие особи (Herskin, Steffensen, 1998).

Известно, что лидеры в социальных группировках животных выполняют важную **сигнальную функцию** (Шовен, 1972; Хайнд, 1975). Несмотря на то, что в стаях рыб долговременное лидерство отсутствует, отдельные группы особей в стаях также выполняют сигнальную роль и своим поведением влияют на поведение всей стаи. Эта роль зависит от многих причин, например, от расположения особи в стае. Данные, полученные на харенгуле *Harengula sp.*, показали, что наибольшее воздействие на поведение всей стаи оказывают особи, располагающиеся в ее центре (Shaw, 1978). Однако по данным других авторов рыбы, занимающие позиции по краю стаи своим поведением легче стимулируют у остальных рыб подражательные реакции (Hunter, 1969), что может быть вызвано тем, что рыбы, выходящие на периферию стаи, обычно становятся более подвижными (рис. 33) и первыми реагируют на различные внешние раздражители. Так, при предъявлении стае молоди леща визуального пугающего стимула (двигающийся крупный предмет) таким образом, чтобы он воспринимался только крайними рыбами, двигательные ответы у этих особей регистрируются в 70% случаев. Если же этот раздражитель воздействует только на рыб, располагающихся в центре стаи, то ответы наблюдаются лишь в 12% опытов (Дарков и др., 1976).

Сведения, указывающие на разную способность отдельных особей влиять на поведение всей стаи из-за их индивидуальных различий в реактивности к действию внешних стимулов или пространственных предпоч-



Рис. 33. Траектории движения особей леща *Abramis brama* в стае. Отметки на траекториях отмечают положение рыб через каждые 0.5 с (по Даркову и др., 1976).

тений, крайне немногочисленны. В составе стай кижуча *Oncorhynchus kisutch* выявлены особи, которые стараются держаться по краю или в центре стаи (Healey, Prieston, 1973). Особи, которые различаются по своей способности инициировать изменения поведения всей стаи, обнаружены у леща (Pitcher, 1979). Такие индивидуальные различия могут определяться состоянием рыб, типом нервной системы или уровнем пищевой мотивации (Robinson, 1991, цит. по Pitcher, Parrish, 1993). На примере стай молоди обыкновенной плотвы и ряда других видов показано, что возглавляющие стаю особи обладают заметно более высокой пищевой активностью, чем рыбы в центре или в хвосте стаи (O'Connel, 1972; Major, 1978; Krause et al., 1992; Krause, 1993a). Присутствие в стае активных и пассивных особей выявлено также в экспериментах на карликовой дженкинсии *Jenkinsia lamprotaenia*, когда в двух стайках этих рыб, отстоящих друг от друга, обнаруживались особи, стремившиеся к объединению с особями из другой стаи энергичнее, чем остальные. В то же время в стаях имелись также и особи, не проявлявшие подобного стремления и остававшиеся спокойными в течение всего опыта. Как было установлено, подобная неоднородность рыб в стае может существенно изменяться в зависимости от конкретных условий (Радаков, Сильва, 1974). При использовании более крупных и активных особей успешнее проходит обучение рыб по методике «актеры»–«зрители» (Лещева, Жуйков, 1989).

Индивидуальные особенности особей могут быть значимыми или главными характеристиками, определяющими место расположения рыб в стае, склонность к лидерству, близость к партнерам. Такое предположение

следует из результатов исследования, в котором было прослежено индивидуальное поведение в стае трехиглой колюшки. У всех подопытных рыб предварительно с помощью специальных тестов был оценен индивидуальный уровень социальности (стремление к объединению с особями своего вида) и смелости (быстрота выхода из убежища и начала освоения окружающего пространства). Выяснилось, что чем ниже социальность особи, тем большую дистанцию она выдерживает по отношению к соседним рыбам, тем выше ее скорость плавания и поляризованность, тем чаще она располагается во главе стаи или по ее периферии. Смелость особи заметным образом не влияла на эти параметры (Jolles et al., 2017).

Чтобы увлечь за собой всю стаю, лидирующие рыбы должны составлять определенную долю от общего числа особей в стае. На примере нескольких видов рыб с использованием различных методических подходов установлено, что роль своеобразного **коллективного лидера** или коллективного вожака может выполнять группа, составляющая по численности довольно значительную часть стаи – не менее 30–40%. В том случае, когда такая доля особей в ходовой стае изменяла направление своего движения, остальные рыбы также начинали следовать за ними (Радаков, 1958, 1961, 1972). Аналогичные результаты получены в опытах на стайках обыкновенного гольяна, составленных из молодежи двух возрастных групп, различающихся по своей чувствительности к феромону тревоги. Если доля мальков, обладающих хорошо развитой оборонительной реакцией на этот врожденный химический сигнал опасности, составляла в стае более трети от общей ее численности, то в этом случае малькам удавалось определять поведение всей стаи (рис. 34) (Малюкина и др., 1977). Доля особей, которые могут повести за собой всю стаю, ниже у рыб, для которых стайный рефлекс выражен сильнее. Так, в стаях атлантической трески и сайды сильная и направленная оборонительная реакция одной особи может вызывать подражательную реакцию у 2, 3, 4, 5 и даже 9 особей (Герасимов, 1983).

Несомненно, что для управления всей стаей и стимулирования реакции следования важно не только количество (доля) тех особей, которые могут стать временными лидерами, но и их качественные характеристики, такие как, например, размеры (длина тела или величина его боковой проекции) или уровень и характер двигательной активности, в том числе скорость движения. Показательно в этом отношении приводимое К.Лоренцом описание поведения обыкновенного гольяна с удаленным передним мозгом, подсаженного в стаю интактных гольянов: «...Если он видел корм или по какой-то другой причине хотел куда-то, он *решиительно* плыл туда – и, представьте себе, вся стая плыла следом. Искалеченное

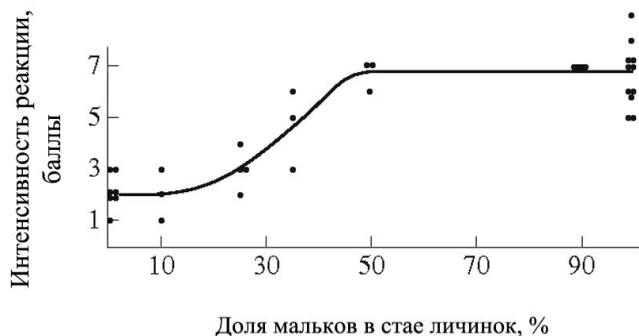


Рис. 34. Влияние размерно-возрастного состава стай обыкновенного голяна *Phoxinus phoxinus*, состоящих из личинок (12 мм *TL*) и мальков (27 мм *TL*), на интенсивность оборонительной реакции, вызываемой феромоном тревоги (экстракт кожи половозрелых голянов, 0.1 г/л) (по Малукиной и др., 1977).

животное как раз из-за своего дефекта стало несомненным лидером» (Лоренц, 1994). К сожалению, этот аспект стайного поведения по-прежнему изучен слабо.

Стаи рыб, в которых имеется явный, постоянный лидер, как это наблюдается, например, в стаях многих птиц или в стадах млекопитающих, представляет собой весьма редкий случай и встречается, по-видимому, в условиях дефицита пространства или других жизненно важных ресурсов. Считается, что такие **иерархические стаи** относительно малочисленны по своим размерам, и как правило, занимают определенную территорию, которую особи, входящие в стаю, могут охранять от посягательств пришельцев (Радаков, 1972). Часто подобный тип стайности наблюдается в оседлых гетеросексуальных группировках рыб и приурочен к периоду размножения (Мочек, 1987). О наличии иерархии в небольших стайных группах сообщается для содержащейся в аквариуме хищной обыкновенной пираньи *Serrasalmus nattereri* (Zbinden, 1973). Отмечается также, что чем ниже уровень стайности, присущий рыбам данного вида, тем более типичной для их социальных отношений в группе становится агрессия (Breder, 1951).

Примером стай с лидером могут служить семейные группировки, образуемые, например, самцом трехиглой колюшки вместе с собственным выводком. Находящаяся на попечении самца молодь держится стайкой рядом и строго следует за ним. Аналогичные группировки молоди и родителей характерны для ряда цихлидовых рыб, проявляющих заботу о потомстве (Мочек, 1987). В разнородных по видовому и размерному

составу стаях лидирующее положение во главе стаи занимают более крупные особи (Allan, 1986), их поведение определяет и поведение остальных членов стаи. В иерархических стаях формируется система соподчинения, выделяются индивидуумы с максимальной и минимальной социальной потенцией, как это происходит, например, у желтохвоста, цихласомы *Cichlasoma citrinellum* и у обыкновенной скалярии *Pteropyllum scalare* (Francis, 1990; Sakakura, Tsukamoto, 1998; Gymez-Laplaza, 2006).

Поведенческие взаимоотношения, оцениваемые как элементы иерархической организации отмечаются в стаях рыб-хирургов из рода *Acanthurus* (Мочек, 1987). В стаях рыбы-хирурга *A. nigrofuscus*, перемещающихся к местам нереста, лидирующие позиции чаще занимают самки (Kiflawi, Mazeroll, 2006). В группах молоди желтохвоста (средняя длина около 23 мм) соотношение численности рыб-доминантов, рыб с промежуточным иерархическим статусом и рыб-субдоминантов поддерживается постоянным и составляет соответственно 10–20, 10–20 и 60–80%. Такое соотношение в стаях желтохвоста формируется быстро: при помещении в один и тот же аквариум рыб-доминантов и рыб с промежуточным иерархическим статусом среди них быстро появляются субдоминанты и относительная численность рыб с разным иерархическим статусом уже через 1 час стабилизируется на указанном выше уровне (Sakakura, Tsukamoto, 1998). Имеется любопытный пример стайных группировок, объединяющих крупную барракуду *Sphyaena sp.* и сопровождающую ее стаю мелких каранксов *Caranx sp.*, которых можно встретить в прибрежных водах Кубы. Эти группировки весьма подвижны, направление и скорость движения каранксов и их маневры полностью зависят от поведения барракуды, выступающей в качестве безусловного лидера. Однако этого не наблюдается, если движение барракуды направлено в сторону стаи каранксов. Если это происходит, то последние реагируют на нее как на опасность и демонстрируют характерное для стайных рыб оборонительное поведение. Предполагается, что формирование подобных межвидовых группировок защищает каранксов от нападения других хищников, опасаящихся приблизиться к барракуде (Мочек, 1987).

Таким образом, несмотря на некоторую противоречивость фактических данных, можно полагать, что в эквипотенциальных стаях рыб особи, играющими важную сигнальную роль и выполняющими кратковременную лидирующую функцию, будут те индивидуумы, которые первыми или с большей интенсивностью проявят поведенческую реакцию на какой-либо значимый для них стимул. Такие особи могут отличаться от других рыб в стае повышенной возбужденностью или реактивностью, вызванной, например, временным выходом на периферию стаи. Лидиру-

ющая роль особей, располагающихся по внешним границам стаи, может быть связана с высокой вероятностью получения ими первыми значимых сигналов, тогда как рыбы, располагающиеся в центре стаи, в ряде случаев имеют меньшую возможность заметить и отреагировать на внешние раздражители.

14. НАДРОГАНИЗМЕННЫЕ (ЭМЕРДЖЕНТНЫЕ) СВОЙСТВА СТАИ

Объединение рыб в стаю и тесное взаимодействие между собой входящих в нее индивидуумов приводит к приобретению и проявлению эмерджентных качеств – новых свойств или характеристик, присущих всей стае, как целостной структуре, но отсутствующих у составляющих ее индивидуумов. К таким свойствам относится скоординированность стайного плавания, распространение в пределах стаи согласованных перемещений локальных групп особей, приобретение стайей определенной внешней формы и т.п.

Не все особи стаи одновременно воспринимают действующий стимул. В большинстве случаев быстрый поведенческий ответ возникает лишь у части особей стаи. Но для сохранения ее целостности требуется согласованный ответ всех рыб. Синхронность реагирования стаи достигается благодаря быстрому распространению в ней так называемой **волны возбуждения** (Радаков, 1972), передаваемой от особи к особи благодаря безусловному имитационному рефлексу, присущему стайным рыбам. Распространение волны возбуждения, получившее также название **трафальгарский эффект**⁶ (Pitcher, Parrish, 1993), представляет собой стремительно иррадиирующую по стае волну, в которой рыбы реагируют на действие соседей изменением своей позы (характерный изгиб в сторону от раздражителя). Рыбы в этот момент поступательного движения не совершают или перемещаются лишь на очень незначительное расстояние. По некоторым данным, в пределах волны возбуждения формируются небольшие группы, состоящие из особей, которые реагируют на возбуждающий стимул несколько раньше других рыб (Shaw, 1967). Время, требуемое на изменение рыбой положения тела и включения ее таким образом в волну возбуждения, составляет в стаях вытянутого кабезота *Atherinomorus stipes* не более 1/24 с (≈ 42 мс), а скорость распространения волны по стае достигает 12–15 м/с, что значительно превышает максимальную (бросковую) скорость рыб этого вида – около 1 м/с (Радаков, 1972). Как было установлено в результате наблюдений за поведением стай поперечно-полосатого фундулюса скорость распространения волны возбуждения превышает в два раза скорость движения хищника и не зависит от размера стаи (Godin, Morgan, 1985). В стаях ромбовидной тетры *Hyphessobrycon anisitsi* (= *Hemigrammus*

⁶ Название эффекта дано по аналогии с быстрым распространением сигналов от корабля к кораблю во флотилии адмирала Нельсона в битве в 1805 году у мыса Трафальгар (Атлантическое побережье Испании).

caudovittatus) при приближении модели трала скорость прохождения волны возбуждения составляла около 50 см/с, что в 2.5 раза превышало скорость поступательного движения рыб (20.2 см/с). Волна возбуждения возникает не только при ответах стаи на пугающие стимулы, но и при любых изменениях направления движения стаи. Несмотря на высокую скорость распространения волны возбуждения реакция рыб, находящихся в задней части стаи, несколько запаздывает от реакции идущих впереди, однако это не сказывается на высокой согласованности поведения всей стаи в целом (Радаков, Дарков, 1977).

В стаях атлантической сельди скорость распространения волны возбуждения в ответ на пугающий стимул варьирует от 4.1 до 10.3 м/с (средняя – 6.7 м/с) и прямо зависит от числа особей, которые первыми (с латентностью не более 50 мс) реагируют на испуг. Быстрота реагирования рыб в стае на пугающий стимул прямо зависит от расстояния до его источника (рис. 35). Важным является положение источника пугающего стимула относительно ориентации тела рыб. Если источник располагается сбоку от рыб в секторе от 30° до 120°, то они, реагируя, совершат разворот в противоположную от стимула сторону и завершив маневр, сохраняют строго одинаковую ориентацию – обычно располагаясь под углом 140°–160° от источника пугающего стимула. Те рыбы в стае, для которых источник находится в секторе до 30°, т.е. располагается перед ними, разворачиваются назад на 140°–160° от источника случайным образом. Примерно половина из них совершает бросок вправо, другие влево. Ориен-

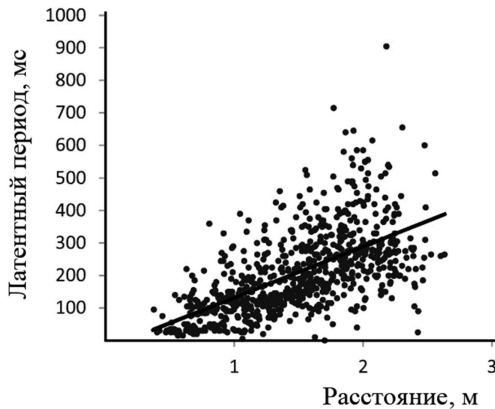


Рис. 35. Зависимость латентного периода двигательной реакции (поворот не менее, чем на 20°) особей в стае атлантической сельди *Clupea harengus* (18–23 см) от расстояния до пугающего подводного источника звука (100 Гц) (из Marras et al., 2012).

тация этих рыб в первый момент хаотична (примерно в течение 1 с), но затем они, продолжая движение, могут привести к разделению единой стаи на две. Этого не будет происходить, если пугающий источник для всех особей в стае будет расположен сбоку (рис. 36) (Marras et al., 2012). Повторные эксперименты на одних и тех же стаях рыб (атлантическая сельдь, сингиль) показали, что первыми на пугающий стимул обычно реагируют индивидуумы, располагающиеся впереди или в центре стаи, последними – те, кто замыкают стаю или находятся на ее периферии. Пространственные предпочтения у особей относительно стабильные и сохраняются из опыта в опыт, что указывает на внутреннюю разнокачественность рыб в стае по этому параметру, опосредованно влияющему на латентность реакции (Marras, Domenici, 2013).

Расстояние, на которое распространяется по стае волна возбуждения зависит от силы действующего стимула и состояния рыб. У атериномору-

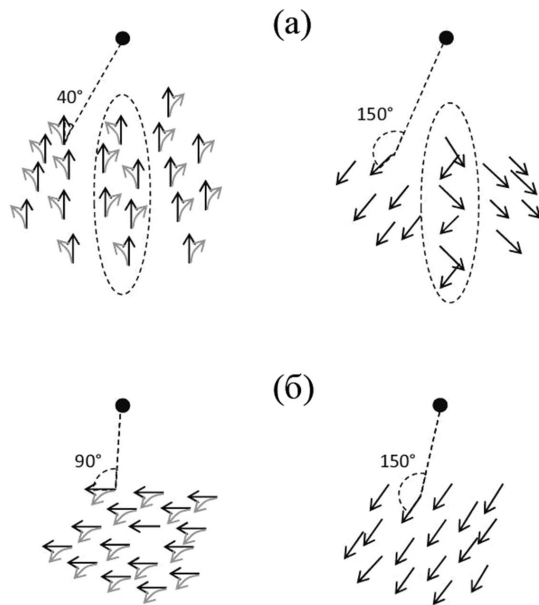


Рис. 36. Схема перемещений особей в стае при расположении пугающего стимула перед (а) или сбоку (б) от стаи; рисунки слева и справа – положение рыб до и после совершения маневра (темные стрелки – ориентация особей перед и после завершения маневра; серые стрелки – направление броска рыб вначале маневра; черная точка – место расположения пугающего стимула; цифры обозначают угол между ориентацией особи и расположением стимула; пунктирная линия очерчивает зону стаи со случайной ориентацией особей (из Marras et al., 2012).

са *Atherinomorus sp.* в стаях, длиной от 2 до 5 м, волна возбуждения в ответ на искусственный пугающий стимул, воспринимаемый лишь небольшой частью рыб, распространялась на расстояние от 0.3–0.4 до 3 м. Однако, когда стая подвергалась атаке хищных рыб, волна распространялась значительно дальше. При этом скорость прохождения волны возбуждения сохранялась прежней, т.е. не зависела от силы действующего стимула. Волну возбуждения удастся заметить не у всех видов рыб: она легко обнаруживается, например, в стаях дженкинсии *Jenkinsia sp.* (Breder, 1959) и вытянутого атериноморуса, но ее не удастся выявить в стаях обыкновенной верховки и белого амура *Stenopharyngodon idella* (Радаков, 1972). Возможно, эти различия связаны с размерами стай, которые образуют разные виды рыб. В относительно небольших по численности стаях карповых и многих других пресноводных рыб действующий стимул воспринимается одновременно большинством особей и поэтому не происходит формирования волны возбуждения. В крупных стаях морских пелагических рыб зрительная информация воспринимается лишь частью особей.

Роль волны возбуждения заключается в быстрой передаче сигнала по стае и в обеспечении согласованной реакции рыб. Быстрые и незначительные изменения положения тела рыб в момент, когда они включаются в волну возбуждения, представляют собой лишь начало двигательного ответа особи на внешний стимул. Скорость перемещения рыб и пройденный ими путь обратно пропорциональны расстоянию от раздражителя до рыбы и продолжительности его действия. Другая особенность двигательного ответа рыб в стае на пугающий стимул заключается в том, что чем дальше располагается рыба, тем пройденный ею путь не только короче, но и имеет более простую траекторию. В частном случае, когда используются раздражители, вызывающие оборонительную реакцию, рыбы, располагающиеся ближе всех к источнику стимула, в ответ на его кратковременное действие в первые 1–2 секунды бросаются в противоположную сторону, а затем разворачиваются и примерно в течение такого же времени следуют в обратном направлении. Такую картину можно легко наблюдать, если бросить камешек в стаю мелких рыб: бросившись сначала в стороны, рыбы почти моментально собираются в еще более плотную стайку. Чем дальше от места падения камня, тем более короткий путь совершает рыба, а кривизна траектории уменьшается. Рыбы, удаленные на достаточное расстояние от места события, реакцию не проявляют (Радаков, 1972).

Согласованное перемещение локальной совокупности особей в стае получило название **потока движения** (Радаков, 1972). Различают два возможных типа развития такого движения рыб в стае. Описанный выше случай служит примером **затухающего потока движения**: возникнув

в той части стай, к которой ближе всего располагается источник пугающего раздражителя, он быстро распространяется в противоположном направлении, а затем по все более крутой кривой отклоняется от радиального пути и часто возвращается к исходной точке. Весь этот процесс в стаях вытянутого атериноморуса продолжается около 3–5 с. Если же сила действующего стимула значительна и рыбы к нему не были предварительно адаптированы, то в этом случае развивается **лавинообразный поток движения**, который возникнув, не затухает, а быстро наращивает свою мощность. Факторами, определяющими путь развития потока движения – лавинообразного и затухающего, является число реагирующих рыб, скорость их перемещения и расстояние между рыбами, включившимися в состав потока и остальными особями стай. Затухающие и лавинообразные потоки могут возникать как на пугающие, так и на привлекающие рыб стимулы. Характерные особенности потоков движения совпадают у рыб разных видов или находящихся в различном состоянии (Радаков, 1972). Потоки движения не только способствуют распространению опосредованным путем информации, полученной лишь частью особей стай, но и выполняют важную роль “селекции информации”, поскольку затухание потока движения приводит к блокированию ответа всей стай на слабые или случайные, биологически незначимые сигналы.

Благодаря формированию потоков движения происходят небольшие локальные перемещения стай рыб при питании или проявлении исследовательского поведения. Так, часть стай, обнаружившая корм, устремляется к нему и если доля таких рыб значительна или интенсивность их двигательной реакции велика, то поток таких рыб увлекает за собой все большее число особей, и вскоре вся стая собирается у источника пищи. При исследовательском поведении часто от стай рыб периодически отходят небольшие по численности группы наиболее активных особей, которые вначале быстро возвращаются в стаю. Однако вскоре такие рейды повторяются, обычно с участием большего числа рыб и на несколько большее расстояние, и это в какой-то момент приводит к образованию своеобразных лопастей или “щупальцев”. Такие щупальца могут исчезать, образовываться вновь и в тех случаях, когда они достигают значительных размеров, на их дальнем конце формируется расширение, которое быстро увеличивается. По образовавшемуся перешейку (“neck”) рыбы стремительно переходят в новую часть стай, которая быстро становится основной. Такой переход обычно заканчивается образованием компактной и округлой по форме стай.

Вот как описывает такое поведение у стай карликовой дженкинсии *Jenkinsia lamprotaenia* Д.В. Радаков, наблюдавший вечерний отход этих

рыб от берега у побережья Кубы: “В это время из большого скопления карликовой дженкинсии, которая днем держится в непосредственной близости от берега, выделяются небольшие ее стайки. Поведение дженкинсии в это время совершенно иное, чем днем: рыбки становятся очень активными, пугливыми, и судя по их характерным броскам, весьма интенсивно питаются, когда стая в целом останавливается. Детали миграции дженкинсии от берега вечером выглядят следующим образом. Единовременный прием пищи дженкинсии в стае происходит быстро, в течение нескольких минут или даже быстрее. Затем от стаи вытягивается лентообразное “щупальце” на расстояние до нескольких метров; передние рыбы прекращают поступательное движение, начинают снова питаться, к ним присоединяются новые, и это приводит к образованию утолщения в конце “щупальца”, причем последняя приобретает роль “перешейка”. Все рыбы в нем плывут строго в одну сторону; в это движение вовлекается все больше и больше рыб из той части стаи, откуда образовалось “щупальце”, и скоро вся стая снова собирается в новом месте, интенсивно питаясь. Во время движения между такими остановками дженкинсия не питается. Все это повторяется многократно” (Радаков 1972, стр. 100).

Благодаря таким согласованным и самоорганизующим действиям индивидуумов стая совершает различные маневры и переходит из одного динамично-стабильного состояния в другое:

- скопление, или рой (swarm), где рыбы малоподвижны, рассредоточены и хаотично ориентированы;
- движение по кругу, или «мельница» (milling);
- поляризованная стая (polarized group).

Скорость движения рыб по кругу или поляризованной группой значительно выше, чем в скоплении. Стабильность этих дискретных состояний зависит от численности стаи, а переходы от одного к другому определяются внешними факторами, например, препятствием на пути движения, или внутрискрайными факторами, такими как изменение скорости и направления плавания локальной группы рыб (рис. 37) (Tunstrøm et al., 2013).

Таким образом, согласованная реакция стаи на внешний стимул, являющаяся одной из характерных черт стайного поведения рыб, имеет определенную структуру. Реакция лишь части особей в виде волны возбуждения быстро распространяется по стае со скоростью, намного превышающей бросковую скорость рыб. Благодаря этому достигается не только быстрое распространение полученной информации по стае, но и происходит подготовка особей к двигательному ответу. Однако ответ будет реализован лишь в том случае, если число первыми прореагировавших особей будет достаточным, а их активность не затухнет, а усилится и

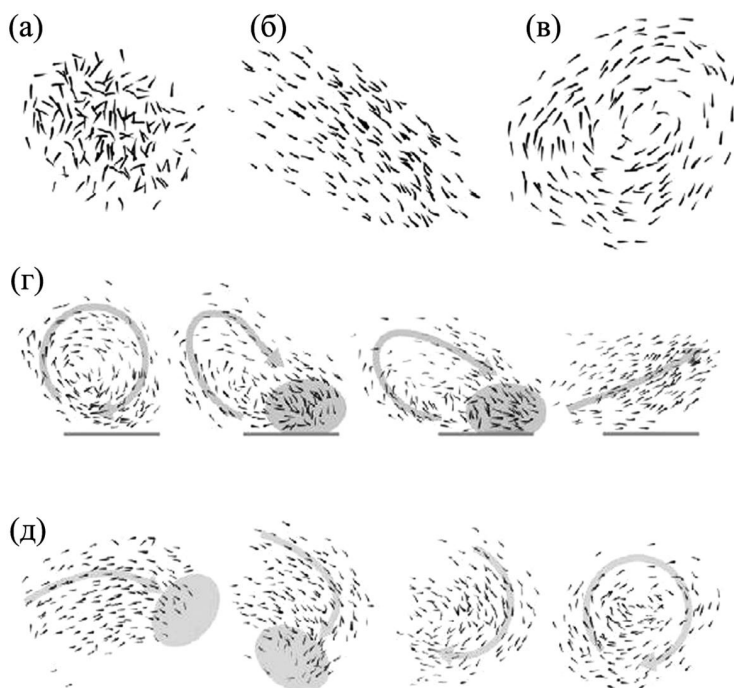


Рис. 37. Различные динамично-стабильные состояния стай и их смена у рыб: а – скопление, или «рой» (swarm); б – поляризованная стая (polarized group); в – движение по кругу, или «мельница» (milling); г – последовательные переходы стай от движения по кругу к поляризованной стае, вызванные приближением к стене бассейна (темная линия), затененная область – зона повышенной плотности рыб в стае; д – последовательные переходы от поляризованной стай к движению по кругу, затененная область – зона в стае, где располагаются рыбы, начинающие движение в обратном направлении и инициирующие резкий поворот в сторону всей стай (по Tunström et al., 2013).

вызовет в стае лавинообразный поток движения. Именно благодаря этому механизму реализации поведенческого ответа стай достигается эффект, когда реакция лишь части особей приводит к ответу всей стай на биологически значимые стимулы и затуханию ответа на биологически незначимые или малозначимые события.

15. ЗНАЧЕНИЕ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Стайное поведение является важным адаптивным свойством вида (Никольский, 1955). Преимущества, приобретаемые рыбами в результате стайного образа жизни, многообразны и касаются многих важнейших жизненных проявлений, таких как плавание, питание, защита от врагов, репродукция, миграции и др. (Радаков, 1972; Shaw, 1978; Keenleyside, 1979; Partridge, 1982; Landa, 1998). Ниже будут детально рассмотрены механизмы, позволяющие рыбам затрачивать меньше энергетических ресурсов при стайном плавании, эффективно защищаться, в том числе при нападении на них стайных рыб-хищников, быстрее обнаруживать пищу, успешнее ориентироваться, точнее определять направление миграций и получать преимущества при осуществлении других важных биологических функций.

15.1. Гидродинамические и энергетические преимущества плавания в стае

Предполагается, что одним из свойств ходовой стаи является снижение энергетических затрат рыб на движение по сравнению с плаванием одиночных особей. Этот эффект достигается благодаря особым гидродинамическим взаимодействиям между рыбами, плывущими в стае. К сожалению, механизмы такого взаимодействия остаются еще недостаточно изученными несмотря на то, что они привлекают внимание исследователей уже на протяжении длительного времени. Считается, что снижение энергетических затрат рыб при плавании в стае достигается за счет расположения рыб таким образом, что попутные силы притяжения и отталкивания между образующими стаю особями уравнивают друг друга (Шулейкин, 1968). Другими исследователями также высказывалась мысль о том, что повышению эффективности локомоции при стайном плавании способствуют гидродинамические вихри, возникающие за движущимися рыбами и воздействующие на рядом плывущих особей (Breder, 1965).

Гидродинамическая гипотеза стайного плавания рыб, предложенная В.В. Беляевым и Г.В. Зуевым, заключается в предположении, что благоприятная интерференция вихревых систем, генерируемых движущимися рыбами, приводит к снижению сопротивления и, как следствие, к повышению устойчивости гидродинамического следа, оставляемого в воде рыбой (Беляев, Зуев, 1969). Этот вихревой след или дорожка Кармана, в исследование которой большой вклад внес российский исследователь В.В. Голубев (Кокшайский, 1974), представляет собой систему

вихрей, с регулярной периодичностью возникающих позади движущейся или стоящей на потоке рыбы по обеим от нее сторонам. Вихри имеют спиральную форму, они располагаются в шахматном порядке, их продольная ось перпендикулярна направлению потока. Движение в вихрях, находящихся по разную сторону от рыбы, имеет противоположное направление – при наблюдении сверху в вихрях, располагающихся слева от движущейся рыбы движение направлено по часовой стрелке, а в вихрях, располагающихся справа от рыбы – против нее (рис. 11). По мере удаления от рыбы расстояние между рядами вихрей постепенно увеличивается и дорожка становится шире. Гидродинамический след, оставляемый рыбой в воде, обнаруживает значительное сходство со следом, возникающим при обтекании вязким потоком таких тел как цилиндры и профили, для которых эти гидродинамические явления достаточно детально исследованы. Вихревая дорожка, которая в обтекающей жидкости тянется за телом, наиболее устойчива, если вихри в двух параллельных рядах сдвинуты относительно друг друга на 0.5 шага.

Степень устойчивости системы таких следов, как предполагается, оказывается выше в стае, чем при движении рыбы вне ее, т.е. предполагается, что рыба, плывущая в стае, генерирует в среде меньше возмущений, чем одиночная особь, и, следовательно, испытывает меньшее сопротивление. Устойчивость следа непосредственно характеризует величину сопротивления: чем стабильнее параметры следа, тем неизменнее ширина дорожки и тем меньше сопротивление, испытываемое при движении. В соответствии с гипотезой Беляева и Зуева (1969) для возникновения в движущейся стае гидродинамического эффекта необходимо, чтобы отношение ширины гидродинамического следа (h), оставляемого рыбой к ее поперечному гидродинамическому сечению (d) составляло 1.21. При этом вихри соседних дорожек должны располагаться в шахматном порядке (рис. 38). (Ширина гидродинамического следа – расстояние между линиями, проходящими через центры вихрей, возникающих с обеих сторон от рыбы. За гидродинамическое сечение рыбы принимают максимальную ширину ее тела, если рыба движется по инерции или пассивно обтекается встречным потоком жидкости. Если рыба движется активно, совершая локомоторные колебания телом и хвостовым плавником, то за ее поперечное гидродинамическое сечение принимают удвоенную максимальную амплитуду отклонения хвостового плавника от осевой линии тела.) Гидродинамический эффект проявляется в наибольшей мере, если рыбы одинаковы по размерам, обладают сходными динамическими возможностями и проявляют согласованность при изменении режима или направления плавания. Шахматный порядок вихрей в соседних дорож-

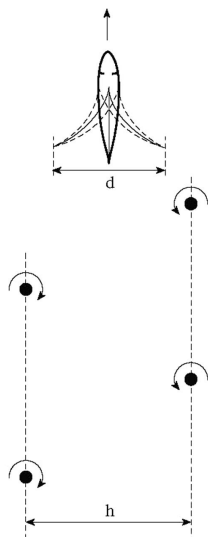


Рис. 38. Гидродинамическое сечение плывущей рыбы (d) и ширина создаваемой ею вихревой дорожки (h) (по Сереброву, 1976).

ках может соблюдаться только при условии, если расстояние между соседними дорожками равно их ширине, и соответственно расстояние между соседними рыбами в стае (фронтальное смещение рыб) равно удвоенной ширине дорожки: $S_f = 2h = 2.42d$. Поскольку максимальная амплитуда отклонения хвостового плавника близка к 50% длины тела рыб (L), гидродинамическое сечение движущихся рыб будет близко к длине их тела. Таким образом, для проявления гидродинамического эффекта расстояние между траекториями плавания впереди идущей рыбы и рыбы, располагающейся за ней должно составлять $S_f = 2h = 2.42L$.

Детальное изучение расположения рыб в стаях при наблюдении за ними в природе (на примере стай мойвы)

показало, что среднее линейное расстояние между соседними рыбами (линейная дистанция R_l) составляет 3.04 от их средней длины тела (около 46 см) (Серебров, 1984). Если соотнести эту величину с гипотезой В.В. Шулейкина о том, что курсовой угол на ближайшего партнера по стае при оптимальном режиме плавания должен быть близок к $54^\circ 40'$ (Шулейкин, 1968) то, как следует из схемы (рис. 39), расстояние между курсами рыб должно составить $2.44L$. Полученная величина практически совпадает с величиной фронтального смещения, теоретически рассчитанной для случая энергетически выгодного (оптимального) стайного плавания рыб – $S_f = 2h = 2.42L$. Выполненные расчеты показали, что при величине линейной дистанции между соседними партнерами по стае менее $3L$ средний курсовой угол, реально наблюдаемый в стаях мойвы практически точно совпадает с величиной, предсказанной В.В. Шулейкиным – $54^\circ 24'$.

Расстояние, при котором достигается эффективное взаимодействие между вихревыми дорожками соседних рыб может соблюдаться и когда линейная дистанция между партнерами R_l превышает среднее значение $3.04L$, однако в этом случае курсовые углы будут меньше $54^\circ 40'$, как это следует из предложенной схемы (рис. 39). Действительно, курсовые углы

между соседними рыбами, располагающимися друг от друга на расстоянии больше, чем $3L$ в стаях мойвы равен около 49° (Серебров, 1984). Наблюдения и расчеты позволяют также прийти к важному выводу о том, что возможный гидродинамический эффект стаи может реализовываться только при взаимодействии партнеров по внутростайным субгруппировкам (Серебров, 1984).

Прямые экспериментальные данные, подтверждающие важнейшее следствие гидродинамической гипотезы – снижение сопротивления у плывущих в составе стаи рыб, долгое время отсутствовали. Однако ряд косвенных сведений указывал на существование **“феномена стаи”**. Было установлено, что при одних и тех же условиях степень выносливости рыб при плавании в стае выше по сравнению с одиночными особями (Breder, 1965, 1967). Было обнаружено также, что стаи молоди рыб (обыкновенная верховка и кефаль

Mugil sp.) способны в оптомоторной установке поддерживать крейсерскую скорость движения в 3–5 раз дольше по сравнению с одиночными особями. Для проявления феномена стаи было достаточно лишь зрительного восприятия партнеров (Сабуренков и др., 1967; Павлов, 1970, 1979). Детальный анализ этого эффекта, выполненный на примере верховки показал, что критическая скорость потока, при которой рыбы начинают сноситься течением воды, достоверно выше в том случае, если рыбы находятся в составе стаи. Для одиночек критическая скорость потока ниже. Если они имеют возможность видеть других рыб, расположенных за прозрачной перегородкой экспериментальной установки, то их способность сопротивляться потоку воды возрастает, но все же не достигает того уровня, который характерен для рыб, находящихся в стае. По сравнению с находящимися в изоляции одиночными особями прирост $V_{крит}$ у одиночек, имеющих лишь зрительный контакт с другими особями своего вида, составляет 83–86% от максимального прироста, который возникает при нахождении в стае (Сильва, Сабуренков, 1978). Эти данные позволяют

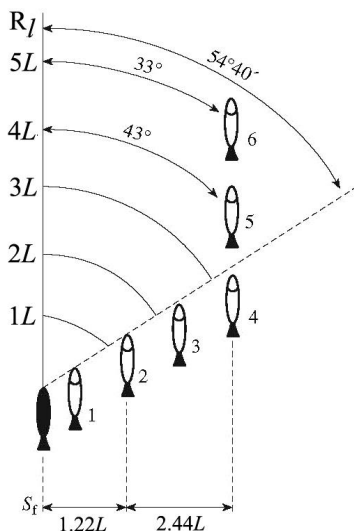


Рис. 39. Схема возможного расположения ближайших партнеров по стае при разных величинах линейной дистанции (R_l) и фронтального смещения (S_f). Реперная особь – темная; L – средняя длина рыб. 1–6 – отмечено возможное положение рыб (из Сереброва, 1984).

Таблица 7. Частота биений хвостовым плавником и потребление кислорода лидирующими и ведомыми особями при разной скорости стайного плавания у обыкновенного лаврака *Dicentrarchus labrax* (длина 28.8 ± 0.4 см, *TL*) (по Herskin, Steffensen, 1998, с изменениями)

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

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

считать, что основным механизмом увеличения способности рыб сопротивляться потоку воды является подражание, тогда как на долю механизмов гидродинамической природы в обеспечение феномена стаи приходится всего лишь около 15%. Значительно позже это было подтверждено экспериментами на данио рерио, показавшими, что рыбы, находясь в стае, выдерживают более высокие критические скорости потока и способны дольше сопротивляться субкритической скорости, чем одиночные особи (Wiwchar et al., 2018).

Особый интерес с точки зрения поиска доказательств энергетической выгоды стайного плавания представляют сведения, касающиеся частоты колебательных движений хвостового плавника у плывущих в стае рыб. Установлено, что несмотря на одинаковые размеры подопытных особей, частота колебаний хвостовым плавником зависит от положения особи внутри стаи: плывущая впереди рыба имеет наибольшую частоту таких колебаний, чем остальные особи в составе стаи. Например, у обыкновенного лаврака при любых режимах плавания частота биений хвостовым плавником у возглавляющих стаю рыб на 9–14% выше, чем у особей, плывущих за лидерами. Основываясь на зависимости между интенсивностью дыхания и частотой биения хвостовым плавником, установленной для данного вида рыб, рассчитано, что плавание во главе стаи сопровождается повышенными затратами энергии на 9–23% (табл. 7) (Herskin, Steffensen, 1998). Похожие отличия в энергетике плавания в стае найдены и у голубой эмбиотокки *Embiotoca lateralis* – губановой рыбы, плавающей в основном за счет движений грудными плавниками. Частота колебаний грудными плавниками у особей, находящихся в хвосте стаи, ниже примерно на 15%, а интенсивность потребления кислорода – на 25% (Johansen et al., 2010). Наблюдения за плаванием клином черномор-

ской ставриды длиной 18–19 см, формирующей микрогруппировки из трех особей, частота колебаний хвостового плавника у рыбы, плывущей впереди, составляет 9.00 Гц, а у следующих позади нее – 7.74 и 7.68 Гц. В случае двух плывущих уступом черноморских ставрид длиной 16–17 см частота колебаний хвоста передней рыбы составляет 9.88 Гц, плывущей сзади – всего лишь 7.20 Гц (Зуев, Беляев, 1970).

Таким образом, различия в частоте колебаний хвостового плавника у рыб, занимающих различное положение могут достигать 1.4–1.5 раза. Это свидетельствует о том, что условия плавания для рыб, входящих в состав внутрискотных субгруппировок неравнозначны и что плывущая впереди рыба из-за более напряженной кинематики плавания затрачивает на движение гораздо больше энергии, чем остальные особи. Рыбы, располагающиеся за лидирующей особью, получают дополнительный выигрыш, который позволяет им плыть с той же скоростью, что и головная рыба, но затрачивать при этом меньше сил. Энергетически выгодный режим плавания достигается благодаря проявлению своеобразного группового гидродинамического эффекта – интерференции и взаимного использования потенциала вихревых следов, генерируемых рыбами. Размеры гидродинамического поля вокруг каждой из рыб оказываются незначительными, поэтому взаимодействие этих полей в пространстве ограничено плывущими рядом особями, т.е. гидродинамический эффект возможен на уровне внутрискотных субгруппировок и менее реален внутри крупной группировки рыб, например, всего косяка или стаи (Зуев, Беляев, 1970). Очевидно именно этим можно объяснить, что движущиеся стаи рыб внутри себя подразделяются на мелкие субгруппировки из плывущих рядом друг с другом особей. Относительно большие энергетические затраты, требующиеся от возглавляющей стаю особи, могут служить одним из объяснений быстрой смены лидеров в ходовых стаях рыб и эквипотенциальности формирующих их особей.

Отсутствие на протяжении длительного времени достаточного количества строгих экспериментальных данных, подтверждающих повышенную экономичность плавания рыб в стае, и то, что собственно гидродинамическим механизмам, обеспечивающим этот эффект стаи, принадлежит, по-видимому, относительно небольшая роль, послужили причиной существования и противоположных взглядов. Высказывалась точка зрения, что нахождение в стае не дает рыбам каких-либо преимуществ при плавании и что расположение рыб в стае определяется не гидродинамическими, а иными особенностями. Наблюдения за поведением рыб в стаях сайды, атлантической сельди и атлантической трески, выполненные в искусственных условиях, и использование видеозаписей расположения

особей дало основание для предположения, что факторами, определяющими место рыб в стае, являются возможности более широкого обзора и лучшего маневрирования (Partridge, Pitcher, 1979). Очевидно, что несовпадение или противоречивость данных и точек зрения разных исследователей может быть связано с многообразием форм проявления стайного поведения и неоднозначностью возникающих при этом гидродинамических эффектов.

Однако в последние годы гипотеза об энергетических преимуществах стайного плавания рыб все же получает новые строгие экспериментальные подтверждения. Так, регистрация частоты колебаний хвостовым плавником у особей обыкновенной плотвы, находящихся во главе стаи и в ее задней части, показала, что у рыб-аутсайдеров этот показатель всегда ниже примерно на 7–12% (рис. 40) (Svendsen et al., 2003). Видеорегистрация расположения меченых особей сингиля в стае, определение количественных характеристик их плавания, а также оценка интенсивности дыхания позволили выяснить, что в стае рыбы затрачивают энергии примерно на 10–20% меньше, чем при одиночном плавании. Интересно, что по сравнению с одиночным плаванием энерготраты ниже даже у особей, располагающихся по фронту стаи. Чем дальше по ходу движения стаи находится рыба, тем с меньшей частотой она совершает движения хвостовым плавником и меньше потребляет кислорода (рис. 41). Чем меньше скорость у стаи, тем меньше энергетические преимущества, получаемые плывущими рыбами (рис. 42) (Marras et al., 2014). Энергетическая вы-

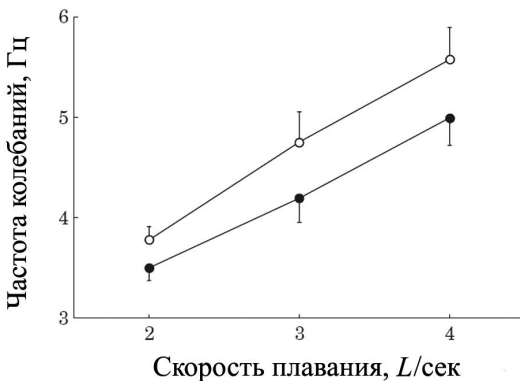


Рис. 40. Зависимость частоты колебаний хвостовым плавником ($M \pm m$) у рыб, располагающихся во главе стаи (светлые круги) и в хвосте стаи (темные круги) от скорости плавания (L/s – длина тела в сек) у обыкновенной плотвы *Rutilus rutilus* (по Svendsen et al., 2003).

годность движения в стае, особенно при «шахматном» расположении особей, по сравнению с индивидуальным плаванием рыб, подтверждается и моделированием (Hemelrijk et al., 2015).

Таким образом, гипотеза об энергетически более экономном плавании рыб в стаях по сравнению с плаванием поодиночке имеет хоть и немногочисленные, но достаточно убедительные экспериментальные под-

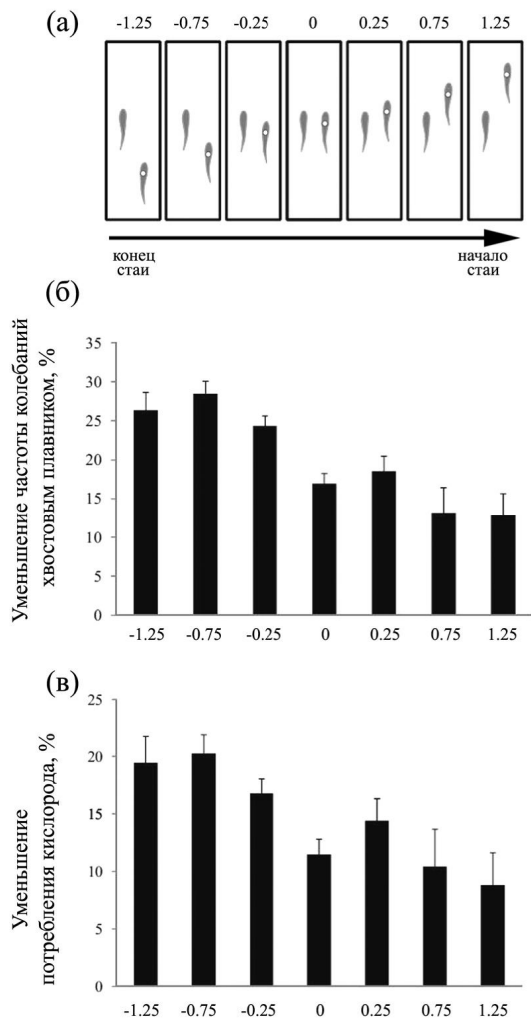


Рис. 41. Характеристики плавания ($M \pm m$) сингиля *Liza aurata* в зависимости от расположения в стае и расположения ближайшего партнера, а также от скорости плавания: а – положительная или отрицательная величина скорости означает, что фокальная особь (со светлым кружком в силуэте) располагается впереди или сзади ближайшего партнера по стае; б – уменьшение частоты колебаний хвостовым плавником у фокальной особи относительно величины данного параметра, зарегистрированной при одиночном плавании у этой же особи; в – уменьшение энергетических затрат на плавание (уровень потребления кислорода) у фокальной особи относительно величины данного параметра, зарегистрированной при одиночном плавании у этой же особи (по Marras et al., 2014).

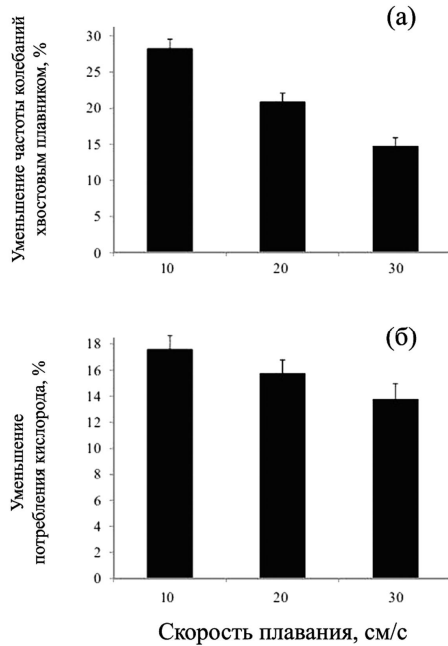


Рис. 42. Влияние скорости плавания на частоту колебаний хвостовым плавником ($M \pm m$) (а) и энергетические затраты на плавание (уровень потребления кислорода) ($M \pm m$) (б) при нахождении в стае относительно одиночного плавания у сингиля *Liza aurata* (по Marras et al., 2014).

тверждения. Нет сомнений, что это направление работ получит дальнейшее развитие в ближайшем будущем и механизмы, повышающие эффективность стайного плавания, причем не только гидродинамические, но и биологические, станут более понятными.

15.2. Защитная функция стаи

Роль стайного образа жизни рыб особенно ярко проявляется на примере защитного поведения. Многочисленные наблюдения в природе и эксперименты, выполненные в аквариумах или бассейнах, показывают, что, оказавшись в одиночестве, стайные рыбы становятся легко доступными для хищника, тогда как в стае они остаются практически неуловимыми для него. Чем крупнее стая или группа рыб, тем менее уязвимы входящие в ее состав особи (Никольский, 1955; Neill, Gullen, 1974; Poole, Dunstone, 1975; Major, 1978; Milinski, 1979; Tremblay, FitzGerald, 1979; Landeau, Terborgh, 1986; Krause, Godin, 1995), тем более уверенными,

Таблица 8. Динамика охотничьей активности черноморской ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* при подсаживании одиночной жертвы – южноевропейской атерины *Atherina boyerii* (по Радакову, 1972)

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

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

быстрыми и безошибочными становятся их действия (Ward et al., 2011). Реакция на пугающий стимул рыб, находящихся в стае, отличается большей латентностью и меньшей интенсивностью, чем реакция у одиночных особей, что может обеспечивать более верное направление броска и снижать вероятность случайных столкновений реагирующих рыб (Domenici, Batty, 1997).

Важная защитная функция стаи подтверждается разнообразными экспериментальными данными. В качестве примера можно привести опыты с крупной атлантической треской, в бассейн с которой подсаживали молодь сайды. При подсаживании молоди поодиночке, жертва схватывалась хищником в среднем через 26 с, тогда как при подсаживании небольшими стайками схватывание первой жертвы происходило только спустя 2 мин 15 с (в том случае если охота трески была результативной!). Таким образом, для схватывания жертвы, находящейся в стае, хищнику требовалось в 5 раз больше времени. После ряда безуспешных попыток треска быстро теряла стремление преследовать стайку молоди и через некоторое время полностью прекращала охотиться. Это происходило значительно быстрее, если хищнику не удавалось схватить жертву в первые минуты опыта (Радаков, 1958). Сходные результаты были получены в аналогичных экспериментах с молодью южноевропейской атерины и черноморской ставриды (табл. 8), темным горбылем *Sciaena umbra* и среди-

земноморским налимчиком *Gaidropsarus mediterraneus* (Радаков, 1972), с европейским сомом *Silurus glanis* и обыкновенной верховкой (Гирса, 1981), с некоторыми другими мирными и хищными рыбами (Павлов, 1959, 1962б, 1963; Landeau, Terborgh, 1986).

15.2.1. Защитные поведенческие адаптации стайных рыб

Стайные рыбы обладают комплексом поведенческих адаптаций, позволяющим им успешно сосуществовать с хищниками в одних и тех же биотопах. Прежде всего это достигается за счет того, что большинство рыб в стае или все особи одновременно контролируют зону пространства вокруг стаи. Благодаря таким своеобразным мерам коллективной безопасности хищнику гораздо труднее приблизиться незамеченным к стае, чем к одиночной особи, а стайным рыбам дает возможность заметить опасность на значительно большем расстоянии (Magurran et al., 1985; Godin et al., 1988). Выдерживание определенной дистанции между собой и хищником является характерной чертой защитного поведения стаи и позволяет рыбам своевременно проявить реакцию в ответ на внезапную атаку хищника. Обычно эта дистанция составляет не менее 15 длин тела рыб-жертв и позволяет развить им необходимое ускорение и проявить согласованность действий (Jakobsson, Jarvi, 1978; Pitcher, Wyche, 1983; Weihs, Webb, 1983; Magurran, Pitcher, 1987). Удаленность от хищника дает возможность рыбам сохранять постоянным зрительный контакт с ним, удерживать его в поле зрения и таким образом контролировать его поведение. Часто стайные рыбы сопровождают спокойно плывущего хищника на некотором от него расстоянии, стараясь не упускать его из вида. Такое поведение, которое может трактоваться также как одна из форм исследовательского и подражательного поведения, отмечено для стай темно-бурого луциана *Lutjanus monostigma* при появлении одиночных хищников – большой барракуды *Sphyrna barracuda* или мальгашской ночной акулы *Carcharinus melanopterus* (Potts, 1970). Аналогичным образом ведут себя мелкие каранксы *Caranx* sp., сопровождающие крупных барракуд *Sphyrna* sp., если движение опасного хищника не направлено в сторону стаи. Если это происходит, то каранксы демонстрируют характерное для стайных рыб защитное поведение – уход, образование плотной стаи кругового обзора и т.п. (Мочек, 1987). В некоторых случаях рыбы сопровождают хищника даже после его броска на стаю, но затем быстро уходят в противоположную от него сторону (Potts, 1970).

Для успешного контроля за перемещением и поведением хищника важно, чтобы условия для обзора были благоприятными для максимального большего числа членов стаи (Cushing, Harden-Jones, 1968). Именно

этим объясняется изменение структуры стаи рыб при угрозе нападения хищника, когда плоская ходовая стая становится более плотной и объемной или принимает шарообразную форму (Partridge, 1980; Abrahams, Colgan, 1985). Замечено также, что у стаи латентный период между незапным началом действия пугающего стимула и ответом на него короче, чем у одиночных рыб (Webb, 1980).

Данные о том, что в стаях рыб присутствуют особи, выполняющие роль своеобразных часовых, контролирующих ситуацию вблизи стаи во время ее отдыха или питания, как это имеет место у большинства позвоночных животных, отсутствуют. Однако удалось выяснить (эксперименты выполнены на обыкновенном гольяне), что при возникновении реальной угрозы нападения хищника увеличивается число рыб, совершающие резкие и короткие броски в пределах стаи или броски в сторону от нее, но на короткое расстояние ($\approx 5\text{--}10$ длин тела) и с быстрым возвращением в стаю (рис. 43). Эти стремительные броски имеют разную направленность, что, как предполагается, не позволяет хищнику сосредоточить внимание на какой-либо конкретной жертве и произвести целенаправленную атаку (Magurran, Pitcher, 1987). Возрастает также и число рыб-«инспекторов» или рыб-«разведчиков», которые покидают стаю и совершают относительно медленные, настороженные проплывы в сторону хищника на расстояние в 4–6 длин тела, а затем, часто после секундной остановки, вновь возвращаются в стаю (рис. 43). Иногда такие проплывы по направлению к стоящему на месте или медленно подкрадывающемуся хищнику может совершать не одна, а несколько рыб одновременно (до одной трети от всей численности стаи) (Pitcher et al., 1986b; Alan, Pitcher, 1986; Magurran, Pitcher, 1987). Роль и значение **инспекционного поведения**, как предполагается, заключается в получении более точной информации о расположении хищника и его «намерениях», передаче этой информации другим партнерам по стае и использовании ее для выбора верного направления ухода из-под атаки (Magurran, Higman, 1988; Pitcher, 1992; Pitcher, Parrish, 1993). В стаях дацио рерио наиболее активными и подвижными обычно бывают самцы, которые благодаря повышенной чувствительности к сигналам опасности (феромон тревоги, содержащийся в коже рыб-жертв), первыми проявляют оборонительную реакцию, информируя таким образом о возникшей угрозе и отвлекая на себя внимание хищника (Gandolfi et al., 1968). Негативные следствия этого поведения для инспектирующей особи заключаются в повышенном риске быть истребленной хищником и снижении возможностей для питания (Dugatkin, Godin, 1992).

Коллективная защитная атака на хищника, известная для многих высших позвоночных – млекопитающих и птиц, у стайных и других рыб не

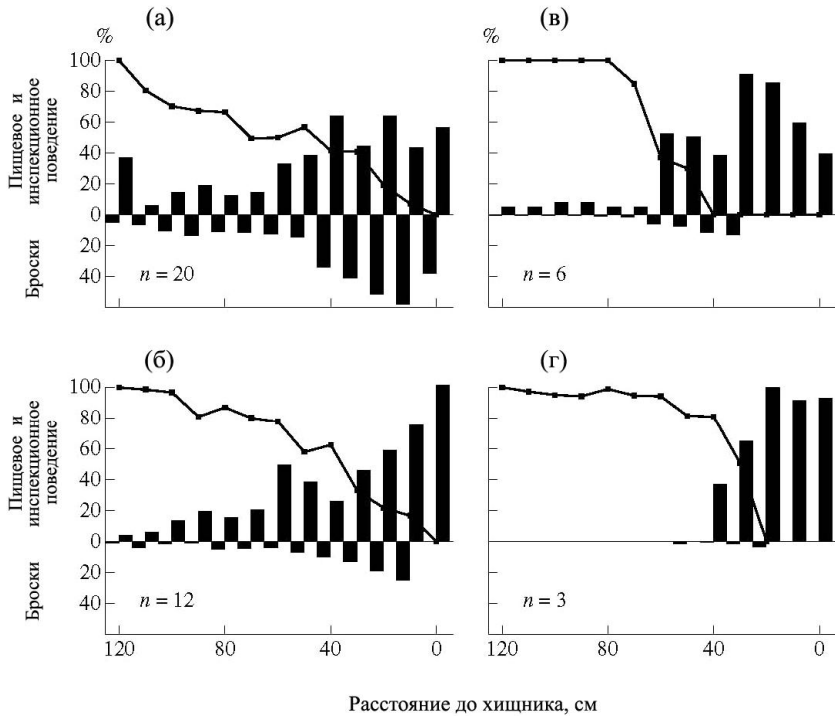


Рис. 43. Влияние численности стаи (n) и расстояния от нее до хищника (модель щуки *Esox lucius*) на число особей обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus*, проявляющих пищевое поведение (ломанная линия), инспекционное поведение или совершающих резкие короткие броски; число рыб в стае: (а) – 20, (б) – 12, (в) – 6, (г) – 3 (по Magurran et al., 1985).

выявлена (Мантейфель, 1987). Предполагается, однако, что плотная и компактная стая может восприниматься как некий крупный подвижный объект и благодаря такой “коллективной мимикрии” своим видом отпугивает хищника (Springer, 1957; Breder, 1959). Подобное предположение ставится под сомнение, поскольку прямые доказательства реального проявления подобного эффекта пока еще не получены. Более того, эксперименты, выполненные на таких хищных рыбах, как голубая акара *Aequidens pulcher* и щука *Esox lucius*, показывают, что при возможности выбора хищник предпочитает атаковать более многочисленную из двух групп жертв (Krause, Godin, 1995; Krause et al., 1998c). Следует подчеркнуть, что в этих экспериментах численность групп рыб-жертв (гуппи) была относительно небольшой (не превышала двух десятков особей). Для бо-

лее крупных групп, особенно тех видов рыб, которые, в отличие от гуппи, обладают хорошо выраженным стайным поведением и формируют компактные, плотные стаи, возможность отпугивания или настораживания хищников своим внешним видом не может быть отвергнута. Как справедливо считает Б.П. Мантейфель, ссылаясь на примеры из жизни других животных, подобное предположение не лишено оснований и в некоторых случаях вполне возможно (Мантейфель, 1987). К такому же предположению ранее приходит К. Лоренц на основании собственных подводных наблюдений за рыбами (Lorenz, 1966).

Снижение результативности охоты хищников на стайных рыб достигается также благодаря эффекту «смущения» (confusion effect), получившего свое название в связи с замеченным феноменом уменьшения интенсивности питания рыб, когда они попадают в плотные скопления кормовых беспозвоночных (Welty, 1934). Сталкиваясь с многочисленной группой жертв, хищники как бы дезориентируются большим количеством постоянно перемещающихся и внешне неотличимых друг от друга зрительных объектов. Повышение плотности потенциальных жертв в поле зрения хищника, а, следовательно, и усиление его дезориентации, достигается за счет уплотнения стай рыб при угрозе нападения хищника. Именно в такой ситуации пелагические стаи принимают компактную шарообразную форму. Их называют **глобулярными стаями** (Breder, 1959) (рис. 44, 45) (Радаков, 1972). Скорость круговых перемещения рыб в таких стаях и плотность стай возрастает многократно. Так, согласно подводным наблюдениям, стая песчанок (вид не известен), длиной тела около 14 см, состоящая из примерно 500 особей, при испуге, вызванном нападением рыбацкой птицы тупика-носорога *Cerorhinca monocerata*, принимает форму шара, диаметром всего 50 см (Grover, Olla, 1983). Необычайно плотные объемные стаи образуют морские угрехвостые сомы *Plotosus lineatus* (рис. 46). В таких условиях хищнику трудно вычленив из массы рыб какую-либо отдельную особь и произвести целенаправленную атаку, как это происходит при преследовании им одиночных рыб. Атаки на стаю практически всегда бывают безрезультатными и быстро приводят к потере хищником всякого интереса к находящимся поблизости, но недоступным жертвам (Радаков, 1972; Гирса, 1981). Согласно наблюдениям опытных подводников, неприцельная стрельба по плотной стае рыб никогда не заканчивается успехом (Олдридж, 1960; Hobson, 1968). Эффект смущения тем выше, чем крупнее стая рыб-жертв (Milinski, 1979).

Дезориентация хищника в момент совершения им броска на жертв происходит и за счет особого маневрирования стаи, хорошо заметного при наблюдении за поведением морских и пресноводных стайных рыб

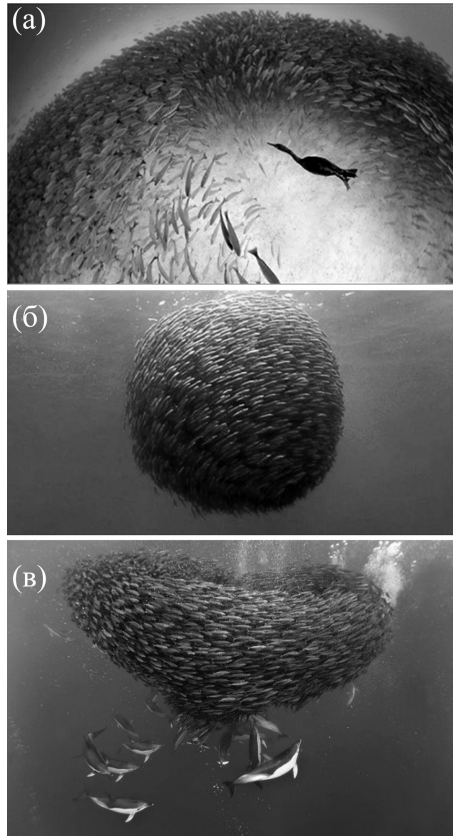


Рис. 44. Примеры стай кругового обзора (= шарообразной, = глобулярной), формируемой мелкими пелагическими рыбами при возникновении прямой угрозы нападения хищника (а – Worldwide, Cristybal Serrano, The Scientist, December 14, 2012; б – http://www.huffingtonpost.com/2013/09/18/fish-schools-genes_n_3947303.html; в – <http://megaribolov.ru/index.php/entsiklopediya-rybolova/opisanie-vodoemov/entsiklopediya-okeanov/2023-atlanticheskij-okyan>).

как в природе, так и в искусственных условиях. При броске хищника на стаю рыбы стремительно уходят от него – вначале по направлению броска хищника, а затем, разделившись на две части, обходят его по дуге назад. Обойдя хищника, рыбы вновь соединяются вместе, восстанавливая единую стаю. Характерная траектория перемещения уходящих от атаки хищника стайных рыб послужила причиной для названия подобной поведенческой реакции – «**фонтанный эффект**» (fontain effect) (Potts, 1970; Nursall, 1973; Pitcher, Wyche, 1983; Magurran, Pitcher, 1987) или

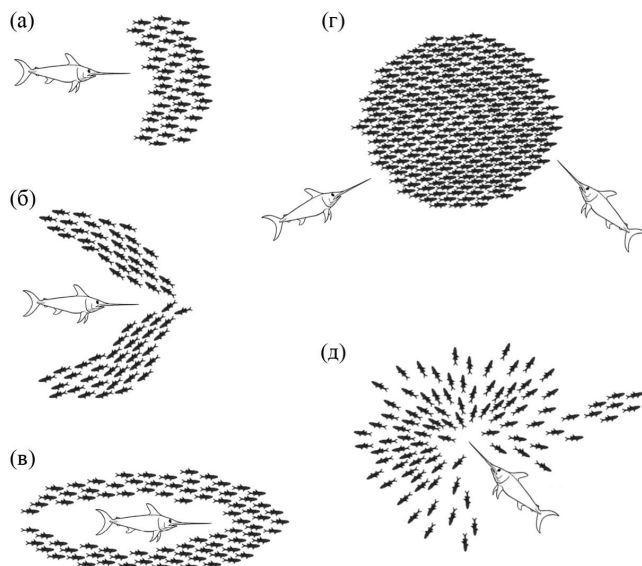


Рис. 45. Разнообразие форм стайного защитного маневрирования пелагических рыб: а – уход стаи от следующего за ней хищника («стадо»); б – обтекание хищника («ф-маневр»); в – окружение малоподвижного хищника («вакуоль»); г – образование шарообразной стаи при атаке группы хищников («мельница»); д – несогласованная реакция при резкой и неожиданной атаке хищника («взрыв»).

«ф-маневр» (рис. 47) (Радаков, 1972). Последнее название в отечественной литературе используется чаще. В самом начале совершения ф-маневра, в непосредственно обращенной к голове хищника части стаи об-

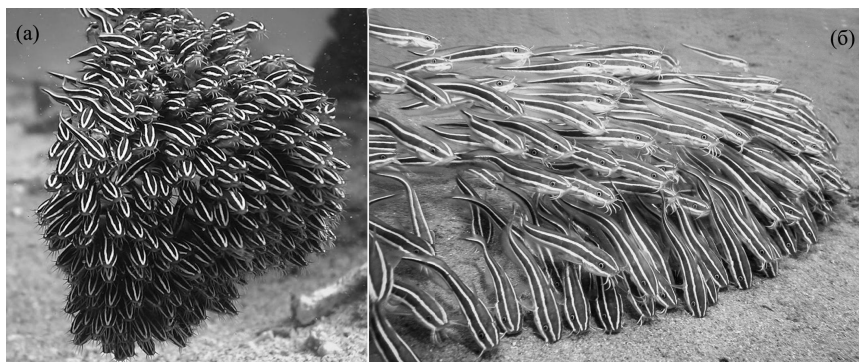


Рис. 46. Стая молоди угрехвостого сома *Plotosus lineatus*, плывущая в толще воды (а) и питающаяся на песчаном дне (б).

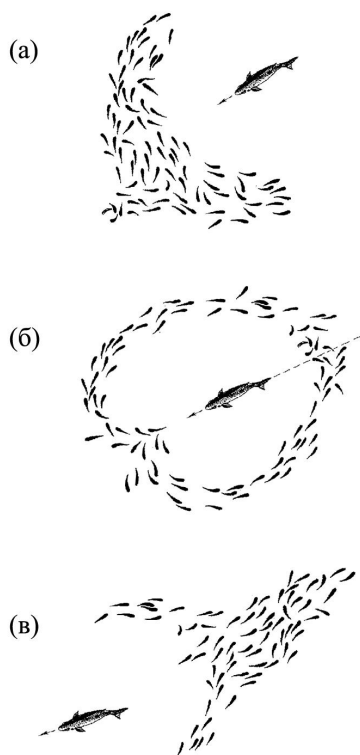


Рис. 47. Схема защитного « ϕ -маневра», совершаемого стаей при нападении хищника: (а), (б) и (в) – последовательные фазы « ϕ -маневра».

разуется как бы впячивание, свободное от рыб. Замечено, что чем однороднее стая, тем сложнее осуществляется этот довольно сложный маневр, требующий хорошо согласованных действий (Герасимов, 1983). Предполагается, что синхронность двигательных реакций стайных рыб достигается за счет того, что в более плотной испуганной стае перемещения партнеров контролируются не только зрением, но и рецепторами боковой линии (Gray, Denton, 1991). В темноте, когда стая распадается, а зрительный канал получения информации о присутствии, положении и перемещениях разрозненных рыб и охотящегося хищника не функционирует, проявление ϕ -маневра становится невозможным.

Нападение хищника не всегда вызывает проявление ϕ -маневра. Например, при внезапной и быстрой атаке хищника на стаи мелких рыб они часто рассыпаются всером – стремительно бросаются в разные стороны. Но затем рыбы быстро собираются вместе, и стая вновь готова отреагировать на очередное нападение (Bowen, 1931;

Радаков, 1961). Такое стремительное рассеивание стаи, как и быстрые внутривидовые перемещения, а также и ϕ -маневр приводят к временной дезориентации хищника. Φ -маневр рыбами не совершается, если хищник приближается к стае медленно или стоит на месте. В этом случае, при большой численности стаи, особенно в экспериментальных условиях, часто возникает ситуация, когда неподвижный хищник оказывается в центре крупной стаи. Окружающие со всех сторон хищника рыбы продолжают держаться от него на определенном удалении так, что вокруг хищника создается зона, свободная от рыб (Радаков, 1972). Такая форма стаи получила образное название “вакуоль” (vacuole). Расстояние, которое постоянно поддерживается между стаей и хищником всегда больше дистанции его броска и достаточно для совершения стаей ответной реак-

ции. Разнообразные формы защитного маневрирования стай рыб при атаках хищника показаны на рис. 45 и 47.

Проявляя защитное маневрирование рыбы, как правило, стремятся уйти вниз и переждать опасность в более глубоких и менее освещенных слоях воды, где они менее заметны, или пытаются скрыться. Так происходит при атаках большеротого окуня *Micropterus salmoides* на стаи разнотубого нотрописа *Notropis heterodon* (Abrahams, Colgan, 1985), при бросках щуки на стаи обыкновенной верховки (Andorfer, 1980) или на стаи обыкновенного голяна (Pitcher et al., 1983). Быстрый уход в укрытия и рассредоточение выражены сильнее у рыб, которые, проявляя стайное поведение, не уходят далеко от тех мест, где они обычно держатся. Для пелагических стайных рыб, у которых склонность к территориальности не выражена, более характерным является стремление уйти на глубину или сформировать защитную стаю кругового обзора. Например, при демонстрации модели хищной рыбы – пятнистого флейторыла *Aulostomus maculatus*, высокостайная коралловая рыба-попугай *Scarus iserti* в подавляющем числе случаев сохраняла компактную стаю, тогда как склонные к территориальности особи другого вида рыб-попугаев – спарисомы *Sparisoma viride* пытались как можно скорее покинуть смешанную многовидовую стаю, располагающуюся на небольшом расстоянии от кораллового рифа, и быстро скрыться в укрытии (рис. 48). Уход в укрытие происходил тем быстрее, чем меньшее число особей этого вида входило в смешанную стаю. Эта особенность позволила высказать предположение, что уход из стаи относительно малочисленных в ней *S. viride* связан с их большей уязвимостью для хищника из-за различий в окраске с рыбами, доминирующими в стае (Wolf, 1985).

При нападении хищника на стаю чаще всего его атаке подвергаются особи, фенотипически отличающиеся от основной массы рыб. Поэтому размерную, видовую и любую иную гомогенность стай также следует рассматривать в качестве важнейшей стайной защитной адаптации. Рыбы, нарушающие однородность стаи, стимулируют хищника атаковать себя, а значит, и стаю. Атака хищника повышает риск истребления также и любой особи стаи за счет того, что нападение вызывает панически протекающую поведенческую реакцию и, как следствие, повышает вероятность появления рыб, отставших или далеко вышедших за пределы группы. Именно они, как и фенотипически выделяющиеся рыбы, в первую очередь становятся объектами атаки хищников. Опыты, проведенные со стаями, сформированными из двух разных размерных групп рыб (тупоносый пимефалес *Pimephales notatus*, черноголовый пимефалес *P. promelas*, необычная кампостома *Camptostoma anomalum*) показали, что жертвами хищников

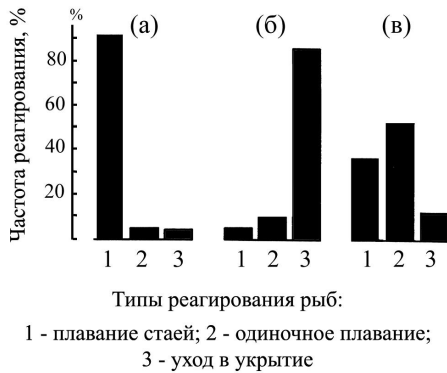


Рис. 48. Частота проявления поведенческих реакций различного типа коралловыми рыбами на модель хищника (флейторыл *Aulostomus maculatus*): а – рыба-попугай *Scarus iserti*, б – спарисома *Sparisoma viride*, в – рыба-хирург *Acanthurus bahianus* (по Wolf, 1985).

удается успешнее уходить из-под атаки. Согласно математическим расчетам вероятность случайного столкновения с хищником намного ниже, если жертвы распределены не дисперсно, а агрегированы в стаи или иные группировки (Орфеев, 1963).

Интересны результаты экспериментов, в которых наблюдали за исходом жестких агрессивных взаимодействий между молодью радужной форели *Oncorhynchus* (= *Parasalmo*) *mykiss* при ссаживании вместе нескольких ранее незнакомых друг с другом особей. Смертность рыб достигала в ряде случаев до 80%. Однако, если в аквариум одновременно сажали небольшую стайку близких по размерам североамериканских карповых рыб – краснобоких ричардсониусов *Richardsonius balteatus*, то в этом случае гибель форели не происходила. У форели также было меньше внешних повреждений и следов атак на теле и плавниках благодаря тому, что субдоминантные особи находили убежище в стае ричардсониусов (Tinus, Reeves, 2001).

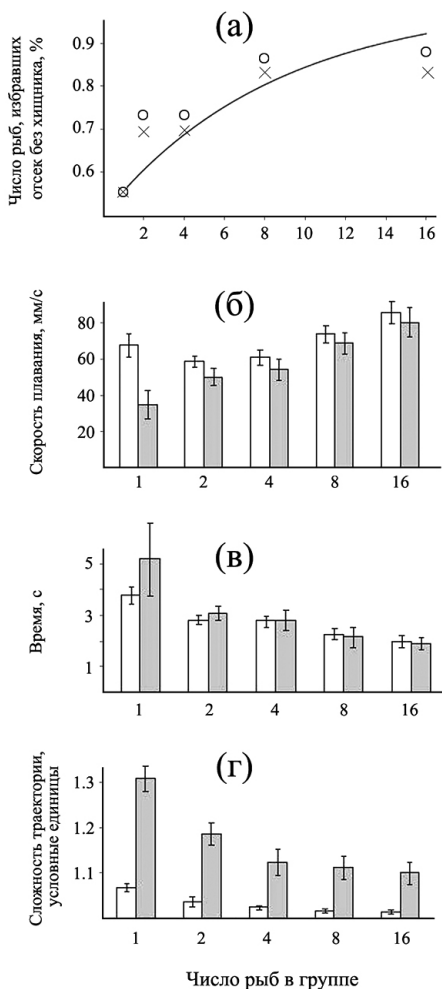
Относительно недавние исследования, выполненные с применением оригинальной, но эффективной методики, позволило выяснить, что, находясь в группе, рыбы при возникновении опасности быстрее и безошибочнее совершают защитные действия, чем одиночные особи или рыбы в минимальных по численности группах. Гамбузия *Gambusia holbrooki*, выпущенная из стартовой камеры, располагающейся в дальней и мелководной части Y-образного лабиринта, старалась быстрее уйти в противо-

(большеротый окунь *Micropterus salmoides*) становятся рыбы, отличающиеся по размерам от других особей, причем как в большую, так и в меньшую сторону (Theodorakis, 1989). Чем более унифицированы по своим внешним характеристикам (размер, окраска, форма тела, поведение) образующие стаю особи, т.е. чем однороднее состав стаи, тем выше выживаемость рыб при встрече с хищником (Чинарина, 1971).

Защитная роль стаи заключается не только в том, что пребывание в стае сдерживает нападения хищника и что рыбам

Рис. 49. Поведение гамбузии *Gambusia holbrooki* при выборе отсека с хищником или без него в Y-образном лабиринте при разной численности группы: а – зависимость выбора отсека без хищника фокальной особью (х) или всеми рыбами (белый круг) от числа особей в группе (в %); б – скорость плавания ($M \pm m$) фокальной особи в зонах лабиринта в группах разной численности; в – время, затраченное фокальной особью на пребывание в зонах лабиринта ($M \pm m$); г – сложность траектории (отношение пройденного рыбой пути к длине прямой линии, соединяющей начало и конец движения) при прохождении фокальной особью зон лабиринта ($M \pm m$). Белые и темные столбцы – предварительная зона лабиринта и зона принятия решения (по Ward et al., 2011).

положные и более глубокие отсеки лабиринта, в одном из которых находилась искусственная модель хищной рыбы. Прослеживание по результатам видеосъемки прохождения рыбами последовательно предварительной зоны и зоны принятия решения, располагающейся непосредственно перед расхождением лабиринта на два более глубоких отсека, обнаружило, что чем больше численность рыб, тем быстрее и с большей скоростью они проходят обе зоны, тем менее извилистая траектория их движения и тем больше рыб принимает верное решение – заходят в отсек без хищника⁷. Интересно, что сложность траектории движения рыб значительно выше в зоне принятия решения, что указывает на сложность решаемой рыбами задачи (рис. 49). Важно также и



⁷ Поведение рыб – длительность пребывания рыб в разных зонах лабиринта, скорость и траектория их движения оценивались по так называемой фокальной особи, выбираемой в группе случайным путем.

то, что адекватность решения рыб зависит от присутствующих рядом других особей – верный выбор совершается чаще, если среди рыб, находящихся в зоне принятия решения, больше тех, кто выберет отсек без хищника (рис. 50) (Ward et al., 2011).

Даже те рыбы, у которых стайность выражена относительно слабо, например, у таких как кардинал *Tanichthys albonubes*, который легко переходит от стайности к территориально-агрессивным взаимоотношениям, при возникновении опасности начинают проявлять согласованное стайное поведение. Восстановление стайного плавания или его усиление происходит у факультативно стайных рыб при попадании в новую обстановку, где вероятность опасных ситуаций резко возрастает. По мере освоения новой территории стайность становится все менее и менее выраженной и постепенно стая распадается из-за вновь возникающих частых конфликтов между бывшими партнерами (рис. 51) (Magurran, Bendelow, 1990).

Довольно большое число стайных видов рыб, обитающих в прибрежье или вблизи различных укрытий при прямой угрозе нападения хищника не используют выше перечисленный стайные защитные маневры, а стремятся быстрее скрыться в убежищах. Таких видов довольно много среди рыб коралловых рифов. Одни при малейшей опасности почти мгновенно прячутся среди ветвей кораллов, как, например, это делают дасциллиусы (Pomacentridae), старающиеся находиться недалеко от коралловой колонии. Другие уходят в расщелины или небольшие рифовые гроты и пещеры. Некоторые находят защиту среди длинных игл морских ежей. Прибрежные стайные черноморские рыбы могут скрываться в плотных зарослях донной растительности (Мочек, 1987). Всех этих рыб объединяет обитание в сложных по структуре биотопах с неоднородным и расчлененным пространством, где рыбы могут легко найти потенциальные убежища, стать недоступными для большинства хищников и переждать возникшую угрозу. В полной мере весь арсенал стайных защитных адаптаций используют пелагические рыбы открытых вод, живущие в условиях, где отсутствуют какие-либо убежища, способные предоставить временную защиту. Пребывание в стае и стайное защитное маневрирование являются для таких рыб единственным эффективным способом спастись от хищников, обладающих в большинстве случаев большими, чем у жертв локомоторными способностями.

Таким образом, стайные рыбы обладают широким арсеналом поведенческих реакций, позволяющим им во многих случаях уходить от атак хищников. Находясь в стае рыбы быстрее и с большего расстояния замечают опасность, а выдерживание определенной дистанции между собой

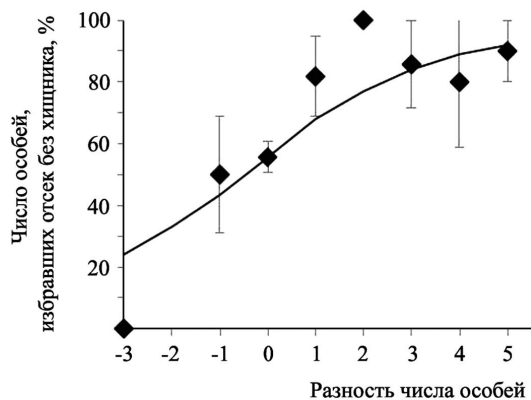


Рис. 50. Зависимость числа особей гамбузии *Gambusia holbrooki*, избравших отсек без хищника в Y-образном лабиринте, от числа присутствующих в зоне принятия решения особей, проявивших такой же выбор. По горизонтальной оси – разность между числом особей в зоне выбора, которые выберут отсек без хищника и числом особей, которые выберут отсек с хищником; по вертикальной оси – процент опытов ($M \pm m$), в которых фокальная особь выбрала отсек без хищника (по Ward et al., 2011).

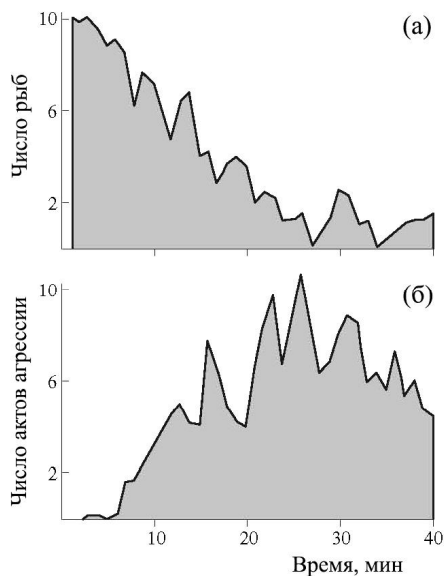


Рис. 51. Проявление стайного (а) и агрессивного (б) поведения в течение первых 40 мин после помещения 10 кардиналов *Tanichthys albonules* в новые условия (из Magurran, Bendelow, 1990).

и хищником позволяет своевременно проявлять защитные реакции. Наличие в стае рыб-«разведчиков» дает возможность контролировать положение хищника, не проявляющего явных намерений к нападению. Уплотнение стаи в случае опасности и защитное маневрирование дезориентирует хищника, снижает успешность его охоты или делает ее почти всегда безрезультативной. Наличие в стае фенотипически отличающиеся рыб отвлекает хищника от особей, составляющих гомогенное большинство стаи. Преимущества, возникающие при нахождении в составе стаи, вынуждают многих факультативно стайных рыб объединяться при возникновении реальной угрозы.

15.2.2. Уязвимость стайных рыб для хищников

Несмотря на защищенность рыб, находящихся в стае, они все же остаются доступными для хищника. Их уязвимость зависит от поведения самих рыб и их состояния, а также от действий нападающих на стаю хищников. Особи, покидающие стаю даже на короткое время, подвергаются атакам хищников в первую очередь и, как правило, становятся их жертвами (Major, 1978; Morgan, Godin, 1985; Magurran, Pitcher, 1987; Godin, Smith, 1988). Вероятность нападения на отбившихся от стаи рыб в несколько десятков раз выше, чем на рыб, пребывающих в стае, как это показано на примере атлантической менидии, подвергающейся атакам черных каменных окуней *Centropristis striata* (Parrish, 1989b). Отбившиеся от стаи рыбы проявляют большую нервозность и успокаиваются лишь после того, как вновь присоединятся к ней (Радаков, 1958, 1961; Eibl-Eibesfeldt, 1962; Iverson, 1967; и др.). Рыбы с повышенной двигательной активностью гораздо сильнее привлекают хищников, чем более спокойные жертвы. Это установлено в экспериментах с голубой акарой *Aequidens pulcher* и гуппи, использовавшихся в качестве хищника и жертв. В опытах атакам хищника значительно чаще подвергались гуппи, находившиеся в отсеке с теплой, но не с холодной водой (рис. 52), где их двигательная активность была существенно ниже. Такое предпочтение хищник проявлял даже в случаях, когда численность группы жертв в теплой воде была в два раза выше, чем в холодной (Krause, Godin, 1995). На выбор хищника и его решение атаковать влияет не только подвижность жертв. Так, хищная малабарская траира *Hoplias malabaricus* предпочитает нападать на гуппи, находящихся в стае, чем на одиночных, причем чем крупнее стая, тем чаще жертвы подвергаются атаке (Botham, Krause, 2005). Такое неожиданное поведение может быть связана с тем, что стаи более заметны для хищника, чем одиночные особи, легче обнаруживаются и это и определяет выбор хищника. Кроме того, нападение на стаю неиз-

бежно приводит к временному вычленению из нее некоторой части особей, вероятность поимки которых значительно выше.

Охотничья тактика различных хищников – рыб-ихтиофагов, рыбадных птиц и млекопитающих в большинстве случаев совпадает: и те, и другие при нападении на стаю вначале стремятся вызвать в ней замешательство, отсечь часть стаи или вызвать выход отдельных особей за ее

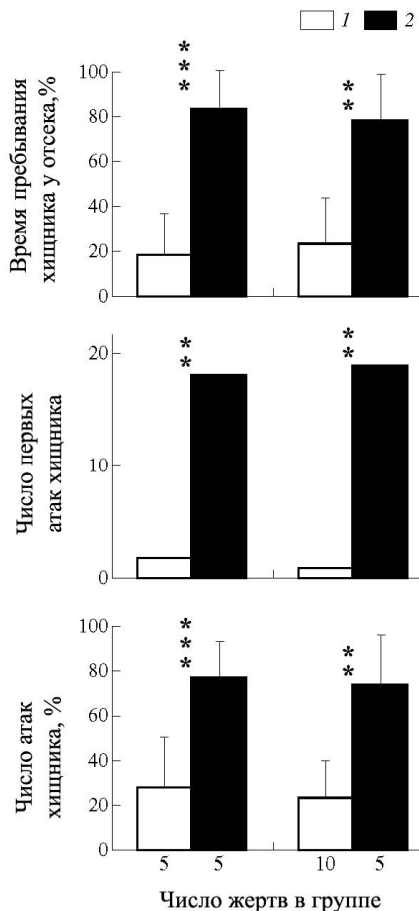


Рис. 52. Реакция хищника – голубой акары *Aequidens pulcher*, на две одновременно предъявляемые группы рыб-жертв (группы *Poecilia reticulata*) с различным уровнем двигательной активности, обусловленной содержанием их при разной температуре. 1 и 2 – рыбы-жертвы с низкой (15°C) и высокой (24–26°C) двигательной активностью. Достоверность различий реагирования хищника на рыб, содержащихся в теплой и холодной воде: ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$ (по Krause, Godin, 1995).

пределы и лишь затем прицельными бросками истребить ставших более доступными жертв. Но в дневное время атаки хищных рыб, нападающих не из засады, а из толщи воды, в подавляющем числе случаев заканчиваются безрезультатно, поэтому хищники очень редко совершают такие попытки в светлое время суток, когда условия для согласованных реакций стайных рыб благоприятны. По наблюдениям, выполненным в природе, голодные хищные рыбы из семейств Serranidae (групперы) и Carangidae могут часами кружить невдалеке от стай мирных рыб и не делать даже попыток схватить добычу (Hobson, 1968). При нападении на крупную, длиной около 60–70 м и состоящую из нескольких десятков тысяч особей, эллипсоидную по форме стаю калифорнийской харенгулы *Harengula thrissna* одновременно 7 разных видов хищных рыб успеха достигали только групперы *Mycteroperca rosacea*, восточные тунцы *Euthynnus lineatus* и клыкастые сарганы *Tylosurus sp.* Из 143 атак успешными были лишь 23, причем в 50% этих случаев атаки были направлены на особей, отбившихся от стаи, и лишь в 13.5% случаев успешными были атаки, когда нападению подвергалась собственно стая (Parrish et al., 1989). Обычной является картина, которую Д.В. Радаков наблюдал в прибрежной зоне Кубы, когда рядом с большими стаями вытянутого атериноморуса или карликовой дженкинсии *Jenkinsia lamprotaenia* присутствуют такие хищники как барракуда *Sphyrna sp.*, каранксы *Caranx sp.* и др. Днем во время многочисленных и длительных подводных наблюдений за рыбами не удается отметить даже попытку хищников напасть на стаю и схватить, казалось бы легко доступную для них, добычу (Радаков, 1972). Подводные наблюдения за поведением некоторых из тропических прибрежных рыб показывают, что эти рыбы преодолевают опасные или новые для них участки рифа только стаями (Eibl-Eibesfeldt, 1962).

Чем крупнее стая, тем менее уязвимы и доступны рыбы для хищников, и тем выше защитная функция стаи (Neill, Cullen, 1974), что коррелирует с более широким сектором обзора у стаи по сравнению с отдельной особью (коллективное зрение) (Rountree, Sedberry, 2009; Pita et al., 2015). Регистрация в эксперименте числа атак и их результативности у белого американского лаврака *Morone americana* на стаю поперечно-полосатого фундулюса показывает, что с увеличением размеров стаи число атак хищника быстро снижается (Morgan, Godin, 1985). С учетом роста числа рыб в стае, вероятность для любого члена стаи подвергнуться нападению хищника резко падает (рис. 53, 54; табл. 9). Этот эффект получил название «**эффекта растворения**» (dilution effect) в отличие от «**эффекта дезориентации**», проявляющегося в неспособности хищника вычленив отдельную особь в стае для совершения прицельного охотничьего броска или в

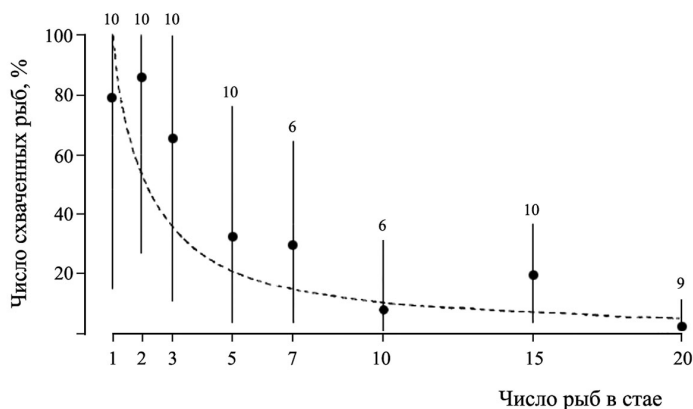


Рис. 53. Изменение доли результативных атак ($M \pm m$) белого американского лаврака *Morone americana* на стаи поперечно-полосатого фундулюса *Fundulus diaphanus* в зависимости от их численности. Пунктирной линией отображена ожидаемая зависимость доли схваченных жертв относительно численности стаи; цифры указывают на число атак хищника, завершившихся схватыванием жертвы (по Morgan, Godin, 1985).

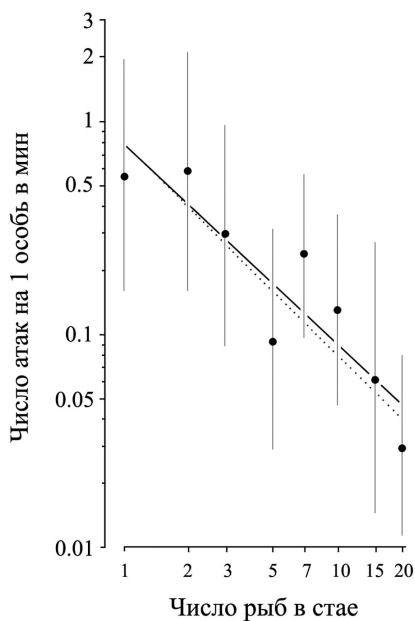


Рис. 54. Зависимость частоты атак ($M \pm m$) белого американского лаврака *Morone americana*, приходящихся на одну особь в стаях поперечно-полосатого фундулюса *Fundulus diaphanus* разной численности. Пунктирной линией отображена ожидаемая зависимость числа атак на одну особь от численности стаи жертв (по Morgan, Godin, 1985).

Таблица 9. Результативность охоты большеротого окуня *Micropterus salmoides* на стаи серебряного гипогнатуса *Hybognathus nuchalis* разной численности (Landeau, Terborgh, 1986)

Число рыб в стае	Длительность опыта, с	Число атак	Число атак в мин	Опыты, завершившиеся схватыванием жертвы, %	Число атак на 1 схваченную жертву
1	128	18	8.6	100	1.5
2	339	33	5.8	100	3.3
4	643	54	5.0	88	7.7
8	3297	66	1.2	17	33
15	2593	58	1.3	11	58

Примечание. Опыт заканчивался после первого схватывания хищником жертвы или через 5 мин после первой атаки, если все попытки схватить жертву были безуспешными.

настороженности, вызванной крупной стаей (confusion effect) (Pitcher, Parrish, 1993).

Атаки хищников на стаи в дневное время наблюдаются обычно в том случае, если рыбы напуганы, т.е. когда они быстро, часто несогласованно, двигаются в пределах стаи, а вся стая совершает быстрые и резко меняющиеся по направлению перемещения. Однако, после того, как стая успокаивается и поведение рыб нормализуется, хищники вновь прекращают свою охоту. Часто атаку хищника провоцирует присутствие в стае особей, не похожие на других по поведению, особенностям окраски или морфологии. Как отмечалось выше, именно такие особи, фенотипически отличные от большинства рыб в стае, в первую очередь истребляются: они хорошо заметны и привлекают внимание хищника, что позволяет ему совершить прицельный бросок. Обнаружено, что если в стае калифорнийской харенгулы *Harengula thrissina* держатся анчоветы *Cetengraulis mysticetus*, то они выедаются хищником пампанито *Trachinothus rhodopus* (Carangidae) в относительно большем количестве, чем та доля, которую составляют анчоветы в атакуемой хищниками стае (Hobson, 1963, 1968).

Лишь некоторые из хищных рыб достигают успеха в результате прямых атак на стаю – это, как правило, крупные морские пелагические хищники: тунцы *Thunnus* spp., барракуды *Sphyræna* spp., марлины *Makaira* spp., индо-тихоокеанский парусник *Istiophorus platypterus*, меч-рыба *Xiphias gladius*, некоторые акулы и водные млекопитающие. Доля успешных нападений на стаю у таких хищников может достигать 50% и более (Pitcher, Parrish, 1993). Высокая результативность достигается благодаря тому, что им удается преодолевать многие защитные свойства стаи. Во время стремительной и неожиданной атаки хищники не выбирают ка-

кую-либо отдельную жертву, а стремятся вызвать как можно больший хаос в стае и разрушить ее единство и внутреннюю структуру и лишь затем начинают прицельное преследование отделившихся от стаи рыб (Major, 1978). Такие хищники как пила-рыба *Pristis pectinatus*, меч-рыба, парусники и марлины во время атаки на стаю пугают или ранят своих жертв резкими движениями из стороны в сторону вооруженным рострумом (Breder, 1967).

В частности, атлантический парусник *Istiophorus albicans* при нападении на стаю круглой сардинеллы *Sardinella aurita* применяет, как это было обнаружено с помощью подводной видеосъемки, две основные тактики. Одна из них заключается в том, что парусник, используя свои качества быстрого пловца, легко пристраивается вплотную за небольшой уходящей от него стаей и спокойно вводит внутрь нее свой длинный рострум. Интересно, что эти действия хищника не вызывают какого-либо беспокойства у стаи, по-видимому из-за того, что даже у стаи сохраняется так называемая слепая зона, которая тем шире, чем плотнее рыбы в стае расположены друг к другу (Rountree, Sedberry, 2009; Pita et al., 2015). Через мгновение парусник быстрыми боковыми движениями головы наносит повреждения многим рыбам, вызывает быстро проходящий хаос, достаточный, однако, для того, чтобы схватить какую-либо из жертв, получивших удар. Интересно, что когда индо-тихоокеанский парусник не преследует жертв, то при спокойном плавании спинной плавник и брюшные плавники прижаты к телу. Но при приближении к стае и при введении рострума во внутростаиное пространство парусник максимально раскрывает спинной плавник, а брюшные плавники отводит в сторону от туловища (Domenici et al., 2014). Такие действия необходимы для стабилизации положения тела парусника и, соответственно, уменьшения рысканья рострума, который при обычном плавании хищника отклоняется в стороны в такт с колебаниями хвостового плавника (Marras et al., 2015).

Другая тактика нападения используется парусником при нападении на более крупные стаи. Эта тактика представляет собой атаку с использованием длинного рострума и быстрых боковых движений головой для временной дестабилизации плавания какой-либо из жертв (Domenici et al., 2014). При почти всех таких атаках (95%), совершаемых любым из окруживших крупную стаю парусников, многие жертвы получают повреждения. Но лишь в результате 23% атак происходит схватывание одной или нескольких жертв. Но с каждым следующим схватыванием число рыб с повреждениями в стае накапливается, а вероятность схватывания их атакующими хищниками повышается. Таким образом, даже безуспешные нескоординированные атаки парусников выгодны для каждого из хищ-

ников. Это позволяет рассматривать нападение группы парусников на стаю в качестве **прото-коперации**, предшествующей развитию более сложных форм групповой охоты (Herbert-Read et al., 2016).

Детальный анализ индивидуального поведения парусников при групповой атаке в природных условиях на стаи мелких рыб позволил выявить важную особенность, повышающую результативность нападения этих хищников-ихтиофагов. Эта особенность заключается в латерализации быстрых боковых движений рострумом, т.е. в склонности парусников к преимущественному движению рострумом в правую или в левую сторону при атаках и нанесении повреждений жертвам. Выяснилось, что каждый из парусников имеет свой собственный индивидуальный «почерк», причем чем сильнее выражена латерализация, тем выше результативность охоты хищника. Исследование рельефа рострума парусников позволило обнаружить еще одну важную особенность – острые шипики на роструме, называемые «микрозубами» и которыми наносятся повреждения жертвам, в разной мере изношены на левом и правом краях дистального конца рострума. Кроме того, количество крупных шипиков на одной из сторон рострума почти у всех парусников значительно больше, чем на другой, что также хорошо согласуется с обнаруженной латерализацией движений рострумом. Видеофильмирование и анализ видеозаписей охоты групп парусников и проведенные расчеты выявили, что чем больше хищников объединяется для атаки, тем большее число жертв ими истребляется. Как полагают, это достигается не только за счет преодоления защитных стайных адаптаций жертв, но и меньшей предсказуемости стиля действий конкретного хищника (Kurvers et al., 2017).

Лисьи акулы (Alopiidae) оглушают жертв ударами хвостовым плавником с длинной верхней лопастью (Picher, Parrish, 1993). Часто результативные атаки хищников на стаи рыб следуют из глубины, из менее освещенных слоев воды, где хищники не так хорошо заметны и могут скрытно приблизиться к своим жертвам (Pitcher, Turner, 1986). Некоторые из хищников, например, водные млекопитающие, охотящиеся на стайных рыб, имеют скрадывающую окраску, позволяющую им приблизиться вплотную к стае: среди 14 видов дельфинов и зубатых китов, имеющих продольные полосы на теле, стайными рыбами питаются 13 видов, а из 15 видов, имеющих однотонную или защитную окраску – только 3 вида (Wilson et al., 1987). Крупные киты, такие как кит-горбач *Megaptera novaeangliae*, нападая на стаи мойвы, окружают жертв пугающей и трудно преодолимой завесой из мелких пузырей выдыхаемого воздуха (Norris, Dohl, 1980). Киты могут оглушать рыб мощными ультразвуковыми сигналами (Pitcher, Parrish, 1993). Касатки *Orcinus orca*, нападающие

группой на относительно мелких пелагических рыб (атлантическая сельдь), согласованными атаками вынуждают стаю подниматься вверх и прижимают ее к поверхности воды. Они окружают плотную шарообразную стаю снизу и стараются оглушить жертв резкими ударами хвостовым плавником, совершаемыми при характерных атаках. Относительная скорость движения хвостового плавника касатки в момент таких ударов достигает $2.2 L/\text{сек}$, где L – длина тела хищника, а ускорение составляет 48 м/сек^2 . Жертвы, оглушенные ударами, последовательно схватываются нападающими касатками (Similă, Ugarte, 1993; Domenici et al., 2000a, 2000c). При нападении на крупных рыб, таких как тунцы, касатки используют иную тактику. Вблизи Гибралтарского пролива касатки, заметив стаю мигрирующих через пролив тунцов, начинают их преследование. Погоня продолжается около 30 минут со средней скоростью 3.7 км/ч на протяжении нескольких километров и завершается нападением и истреблением нескольких рыб. Расчеты показывают, что несмотря на близкие скоростные возможности, выносливость у некрупных тунцов, которых настигают касатки, ниже. У крупных тунцов выносливость выше и это объясняет их неуязвимость и способность уходить от преследующих касаток (Guinet et al., 2007).

Во время массовых протяженных миграций повышенному истреблению хищниками, неотступно следующими за потенциальной добычей, становятся те особи, которые в силу тех или иных причин отстают от стаи, например, из-за меньшей скорости плавания или пониженной выносливости, обусловленной меньшими размерами тела, недостаточной упитанностью, болезнями. Это наблюдается, например, у мойвы, стаи которой атлантическая треска сопровождает в Баренцевом море или у салаки *Clupea harengus members*, за стаями которой треска следует в Балтийском море.

В прибрежной зоне многие хищные рыб используют иную тактику – они не сопровождают стаи рыб-жертв, а подстерегают их на путях регулярных миграций, например, суточных, и пытаются схватить отбившихся от стаи особей из засады. Такая тактика прицельных и неожиданных для жертв бросков из укрытия отличается высокой результативностью атак. Эксперименты, выполненные на стайках северного семотилуса *Semotilus atromaculatus* (длина 4 см) показали, что нападения скрытого одиночного хищника – красноглазого каменного окуня *Ambloplites rupestris* (длина 13 см) были результативными в 56% случаев. Успешность атак не зависела ни от размера стаи, ни от дистанции броска, т.е. от расстояния между хищником и жертвой в момент атаки. Не выявлена также какая-либо связь между дистанцией броска хищника, которая не превышала 6

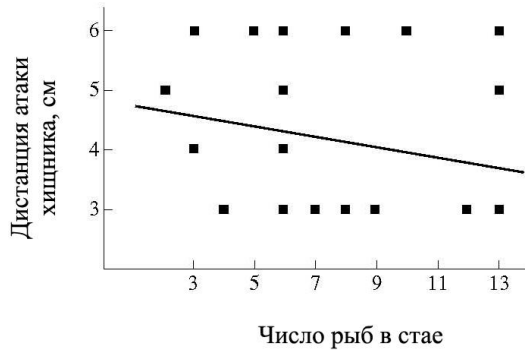


Рис. 55. Связь между дистанцией броска хищника (красноглазый каменный окунь *Ambloplites rupestris*) и размером стаи рыб-жертв (северный семотилус *Semotilus atromaculatus*) (по Krause et al., 1998с).

см, и размером стаи рыб-жертв ($r^2=0.049$, $p=0.24$ (рис. 55). Перед тем как совершить неожиданный бросок хищник никогда не покидал своего укрытия с тем, чтобы приблизиться к жертвам. Как оказалось, чаще всего атакам скрытого хищника подвергаются особи, возглавляющие стаю, т.е. располагающиеся впереди других рыб хотя бы на половину длины тела (табл. 10) – из 30 успешных бросков только в 3 случаях схваченными были особи, располагавшиеся в центре стаи и следовавшие за лиде-

Таблица 10. Нападение красноглазого каменного окуня *Ambloplites rupestris* – скрытого хищника, на стаи северного семотилуса *Semotilus atromaculatus* разной численности (по Krause et al., 1998)

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

Примечание. * - особь, опережающая других рыб стаи не менее, чем на 0.5 длины тела.

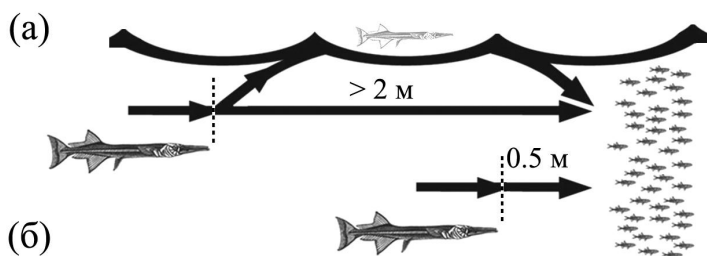


Рис. 56. Схема надводной (а) и подводной (б) атаки клыкастого саргана *Tylosurus gavialoides* на стаю атериноморуса *Atherinomorus vaigiensis*. Пунктиром показана зона совершения броска; цифры обозначают расстояние до стаи; темный силуэт — место расположения хищника перед броском, светлый силуэт — зона, в которой хищник для стаи не виден (по Day et al., 2015, с изменениями).

рами (Krause et al., 1998c). Это происходит из-за того, что, находясь во главе стаи, лидеры более заметны для хищника, чем другие члены стаи, следующие за лидерами и как бы маскируемые ими. Возможно также, что следующие во главе стаи рыбы первыми оказываются на расстоянии прицельного броска хищника. Большая уязвимость рыб-лидеров хорошо согласуется с ранее высказанными представлениями, основанными на теоретических оценках уровня риска для индивидуумов, различающихся по своему местоположению в неподвижной стае. В соответствие с этими представлениями наибольшей угрозе со стороны хищника подвержены особи, располагающиеся по периферии стаи (Hamilton, 1971). Аналогичные количественные оценки, выполненные для движущейся стаи, позволили уточнить, что уровень риска закономерно повышается от аутсайдеров, располагающихся в конце стаи, к особям, возглавляющим ее (Bumann et al., 1997). Существуют, однако, наблюдения, согласно которым достоверно чаще подвергаются атаке рыбы, располагающиеся в центре стаи, чем по ее краям (Parrish, 1989b).

Необычный способ нападения на стайных рыб, напоминающий тактику хищников-засадчиков, атакующих жертв будучи незаметными для них, используют, как недавно выяснено, саргановые рыбы. Обнаружив стаю мелких пелагических рыб, обычно держащихся у поверхности воды, клыкастый сарган *Tylosurus gavialoides* почти в половине случаев атакует ее сверху. Выпрыгнув из воды под острым углом к поверхности, он за счет быстрых колебаний хвостового плавника стремительно глиссирует по воде и вновь входит в воду, когда достигает стаи. Благодаря тому, что хищник находится низко над водой он остается вне поля зрения жертв,

ограниченного, согласно закона Снелля, круговым окном с углом обзора не более 97.6° . Такая «надводная» тактика позволяет саргану атаковать стаю со значительно большего расстояния (более чем в 4 раза), чем при обычном (подводном) способе (рис. 56) (Day et al., 2015).

Успешно преодолевать защитное поведение стайных рыб многим хищникам позволяет **тактика коллективной (стайной) охоты**, когда хищники сами объединяются в небольшие стаи и совместно атакуют значительно более крупные стаи мелких рыб. Данные, касающиеся использования хищными рыбами тактики коллективных согласованных действий, немногочисленны, но они все же дают представление об основных приемах, используемых стайными хищниками. Как правило, в результате подобных атак они вначале стремятся окружить стаю и не дать возможность рыбам уйти в укрытия или на глубину, где меньшая освещенность делает жертв мало заметными и менее уязвимыми. По наблюдениям И. Айбл-Айбесфельдта, хищничающие каранксы *Caranx adscensionis*, плавающая вокруг стаи цезии *Caesio cunning*, оттесняют жертв к поверхности воды. В результате цезии становятся отрезанными от кораллового рифа, где они обычно находят укрытие при опасности. Это вызывает большое беспокойство в стае цезии и отдельные особи, пытающиеся спастись бегством, тут же становятся добычей хищников (Eibl-Eibesfeldt, 1962). Отмечается, что, прижимая стаю мелких рыб к поверхности воды, пятнистые тунцы *Euthynnus alletteratus* располагаются вокруг стаи настолько плотно друг к другу, что лишь немногим из жертв удается спастись (Bullis, Juhl, 1967). При нападении полосатой лакедры *Seriola lalandei* на идущие вдоль береговой линии стаи перуанской ставриды *Trachurus symmetricus* хищники отсекают небольшие стайки, численностью до 300 особей, направляют их на мелководье, где окружают и истребляют. При нападении на стаи тихоокеанской фонды *Lythrulon flaviguttatum*, обитающей в прибрежных рифах, небольшие группы тех же хищников из 8–15 особей отсекают стайки жертв, отгоняют их в открытое море, прижимают снизу к поверхности воды и затем поедают (Schmitt, Strand, 1982). Стаи крупных речных окуней при нападении на молодь карповых рыб оттесняют ее от прибрежной зоны на более открытые и глубокие участки водоема, а затем окружают и истребляют. Иногда, окуни могут отогнать стайку молоди на открытое мелководье, где жертвы быстро расхватываются постоянно атакующими хищниками (Steinmann, 1951, цит. по Радакову, 1972; Neresheimer, 1951, цит. по Радакову, 1972; Deelder, 1951). Сходные наблюдения за хорошо скоординированными действиями небольших групп хищников при атаках на стаи рыб приводят и другие авторы (Hiatt, Brock, 1948; Хлудова, 1958; Фортунатова, 1959; Мантейфель, Радаков, 1960;

Волкова, Кожов, 1966; Schmitt, Strand, 1982). Важное значение коллективной охоты в тактике пищевого поведения некоторых хищных рыб подчеркивает тот факт, что преследование модели жертвы, буксируемой за судном начинается только в том случае, если стая хищников (большая корифена *Coryphaena hippurus*) достаточно велика (Сабуленков, 1961). Стайное хищничество более эффективно и при нападении рыб на плотные скопления кормовых беспозвоночных (мизиды) (Foster et al., 2001).

Обычно после окружения всей стаи или ее части частота атак хищников возрастает, что усиливает панику и кратковременную дезорганизацию рыб в стае, и, как следствие, приводит к появлению одиночных особей, временно потерявших контакт со стаей. Именно с таких рыб, удалившихся от стаи хотя бы на короткое время, и начинается истребление всей стаи. Наиболее эффектные и детальные описания коллективной охоты приводятся для морских пелагических хищников (Strasburg, Juen, 1958; Bullis, 1961; Eibl-Eibesfeldt, 1962; Bullis, Juhl, 1967). Вот как описывает Д.В. Радаков поведение охотящихся стаей морских хищных рыб: “Днем в районе Зеленого мыса (Западная Африка) у поверхности воды были замечены несколько стай европейского анчоуса, преследуемых снизу пятнистыми тунцами и акулами, а сверху серыми буревестниками (*Puffinus sp.*). Стаи были отчетливо видны на большом расстоянии по яркой белой пене на синей поверхности океана. Она образовывалась в результате энергичных движений хищников и их жертв, выпрыгивавших из воды. Над стаей некоторое время держался как бы слой из брызг и мелькающих мелких рыб, над ними с криком носились птицы, истреблявшие, по-видимому, немало этих рыб. Среди пены были видны спинные плавники тунцов и акул и иногда их бьющие по воде хвосты. Наше судно прошло несколько раз вокруг одной такой стаи; в начале наблюдения она имела около 5 м в поперечнике, но ее размеры быстро уменьшались и всего через несколько минут на месте разыгравшегося на наших глазах разгрома можно было видеть лишь медленно погружающуюся вглубь чешую” (Радаков, 1972, стр. 131). Описанную выше картину хорошо дополняет другое наблюдение Д.В. Радакова за атакой нескольких десятков черноморских ставрид на стаю песчанок *Ammodytes cicirellus* у крымского побережья Черного моря (Карадаг): “Песчанка, сбившаяся в исключительно плотную стаю размером около 0.5 м, была буквально прижата к поверхности воды беспрестанно вырывавшимися из глубины ставридами; как обычно, они схватывали отбившихся от стаи одиночных рыбок, но возможно, им удавалось вылавливать жертвы и непосредственно из стаи. Во всяком случае, как после удачного, так и неудачного “захода” каждая ставрида немедленно ретировалась вниз столь же быстро,

как и появлялась. Впечатление было таким, что ставрида, бросаясь за добычей, сама чего-то очень боялась и как бы “крала” рыбу... Стайка песчанки, преследуемая снизу ставридами, двигалась под самой поверхностью воды довольно быстро, но это нисколько не снижало активности хищников, и численность стайки песчанки быстро уменьшалась” (Радаков, 1972, стр. 132). Эффективность стайной охоты некоторых из хищников очень высокая. Например, восточный тунец *Euthynnus lineatus* во время коллективной атаки отсекает небольшую часть стаи и ошеломляет своих жертв быстрым кружением вокруг них. Нападение этих наиболее удачных охотников среди хищных рыб приносит успех в 70–75% случаев (Parrish, 1993), что даже превышает результативность охоты скрытых хищников (Krause et al., 1998c).

Чем более многочисленна группа атакующих хищников, тем менее энергичны и результативны защитные маневры стаи. Это заключение сделано в результате экспериментов, в которых в небольшую отгороженную лагуну одновременно помещали хищных желтоперых каранксов *Caranx ignobilis* и мирных стайных гавайских stoleфоров *Stolephorus purpureus*. Чем больше было хищников, тем легче и быстрее им удавалось разделить стаю или вызвать в ней переполох и хаос и привести таким образом к появлению отбившихся от стаи одиночек, которые немедленно истреблялись. Чем крупнее была стая рыб-жертв, тем меньше было относительное число схваченных жертв (табл. 11) (Major, 1978). Чем более многочисленна стая, тем больше времени требуется хищнику для того, чтобы его атаки на стаю закончились успешным схватыванием первой жертвы, тем больше попыток ему требуется для схватывания жертвы, тем менее результативными становятся его атаки (рис. 57) (Landeau, Terborgh, 1986). Эти экспериментальные данные подтверждаются наблюдениями, выполненными в природных условиях (Potts, 1981).

Итак, несмотря на все преимущества пребывания в стае, уязвимость рыб для хищника сохраняется. Она зависит от поведения самих стайных

Таблица 11. Среднее число гавайских stoleфоров *Stolephorus purpureus*, схваченных желтоперым каранксом *Caranx ignobilis*, в зависимости от размера стаи рыб-жертв и числа одновременно атакующих хищников (длительность эксперимента – 1 ч) (по Major, 1978)

Численность стаи рыб-жертв	Число атакующих хищников:		
	1	3	5
25	4.8	4.6	4.2
100	9.2	12.7	15.2
200	6.7	24.5	20.2

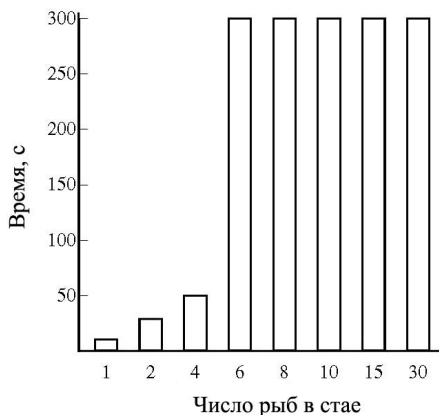


Рис. 57. Влияние численности стаи серебряного гипогнатуса *Hybognathus nuchalis* (TL 7 см) на время, требуемое одиночному хищнику – большеротому окуню *Micropterus salmoides* (TL 13 см) для успешного схватывания первой жертвы (по Landeau, Terborgh, 1986).

рыб и от действий атакующего хищника. В первую очередь жертвами становятся особи, покидающие стаю даже на короткое время, проявляющие повышенную нервность и двигательную активность, рыбы, кто в силу своего фенотипа могут быть легче вычленены хищником зрительно. Большинство хищников стремятся своими действиями вызвать в стае нескоординированность плавания и хотя бы кратковременную дезорганизацию и хаос, что резко повышает возможности для совершения прицельного броска. Высокую результативность охоты обеспечивает нападение на стаю скрытых хищников, подкарауливающих своих жертв находясь в укрытии или использующих другие приемы для выхода из поля зрения стаи. Преодолевать стайную защиту при прямых атаках на пелагических рыб в дневное время удается хищникам, способных объединяться для коллективной охоты. Стайная защита резко теряет свою эффективность при одновременном нападении хищников, использующих разные тактики охоты.

15.2.3. Защитное поведение стаи и освещенность

Доступность стайных рыб для хищников в значительной мере зависит от освещенности, влияющей на работу зрительного анализатора, составляющего сенсорную основу стайного поведения и обеспечивающего поддержание внутривидных контактов и согласованные перемещения рыб. Возникающие с падением освещенности затруднение, а в дальнейшем и невозможность взаимной ориентации рыб приводит к тому, что защит-

ная функция стаи полностью теряется. Более того, наличие локальных концентраций стайных рыб лишь способствовало бы их быстрому истреблению. Поэтому в вечерние часы происходит рассредоточение стаи. Такая особенность поведения служит важнейшей защитной адаптацией, повышающей выживаемость рыб.

Именно на это время суток, когда поддержание объединенности рыб затруднено и стаи распадаются (вечер) или вновь начинают образовываться (утро), приходится максимальная пищевая активность большинства хищников-ихтиофагов (рис. 58). Наиболее детально динамика стайного поведения рыб и их доступности для хищников в связи с суточными изменениями освещенности изучена при проведении комплексных исследований поведения рыб, выполненных под руководством Б.П. Мантейфеля на Рыбинском водохранилище (Мантейфель и др., 1965а). Наблюдения за мирными и хищными рыбами, выполненные в летнее время в природных условиях и в ходе различных лабораторных экспериментов, позволили выявить существование определенной закономерности в ритмике питания и поведения хищников и их жертв и выделить для стайных рыб четыре основных периода на протяжении суток:

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

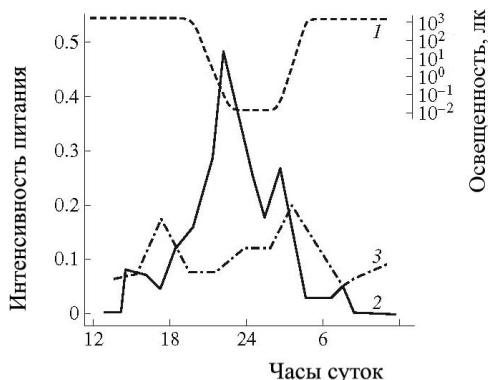


Рис. 58. Суточный ритм питания хищных рыб Рыбинского водохранилища. Интенсивность питания — число съеденных пищевых организмов хищником за 1 ч. 1 — освещенность; 2 — судак *Sander (=Stizostedion) lucioperca*; 3 — окунь-ихтиофаг *Perca fluviatilis* (по Мантейфелю и др., 1965а).

– период *вечернего* усиленного питания хищных рыб и рыб-планктофагов, продолжительность периода 4 часа;

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

У сумеречных и сумеречно-дневных хищных рыб кратковременные периоды усиленного питания сменяются длительными периодами его затухания. В общей сложности в периоды активного питания, которые по времени занимают около 30% от общего времени суток, этими рыбами потребляется примерно 60–70% всего суточного рациона. Подобная ситуация наблюдается в ясные дни, когда световые условия меняются особенно резко, а сумеречная освещенность в верхних слоях воды кратковременна. В пасмурную или дождливую погоду суточная ритмика питания выражена слабее. Уровень пищевой мотивации у хищников перманентно высокий, и прекращение питания связано не с их насыщением, а с уменьшением доступности жертв – преимущественно массовых и относительно мелких стайных рыб: молоди речного окуня, обыкновенной плотвы, леща, густеры, ерша *Gymnocephalus cernuus*. Питание судака начинается вечером, когда резко падает освещенность и “сумеречный” слой воды, благоприятный для питания этого хищника, становится шире и приближается к поверхности. В это время пищевая и двигательная активность судака резко возрастают. Активность же молоди окуня, основного объекта охоты судака, падает, уменьшается дальность зрительного восприятия. При освещенности 0.01–0.1 лк стаи окуня распадаются, тогда как судак продолжает интенсивную охоту вплоть до 0.001 лк и лишь в самое темное время суток питание его снижается на короткое время, но затем вновь усиливается в предрассветные часы. Рыбы-планктофаги максимум пищевой активности проявляют при освещенности от единиц до сотен люксов, а при более высокой интенсивности их питания снижается, но достигает максимума плавательная активность. В дневное время эти рыбы, хорошо заметные для хищников, образуют в верхних слоях воды плотные оборонительные стаи, способные легко уходить от опасности. Резкое снижение доступности рыб-жертв делает нерезультативной охоту хищников, они прекращают питаться и становятся малоактивными вплоть до наступления вечерних сумерек. Рассредоточение стайных планктофагов в ночные часы сопровождается резким снижением их двигательной активности, благодаря чему они становятся менее заметными для хищников (рис. 59). Распадение стай и снижение рыбами двигательной активности в сумеречное и ночное время представляет собой важнейшее адаптивное свойство мирных дневных рыб, позволяющее им снижать или уходить из-под

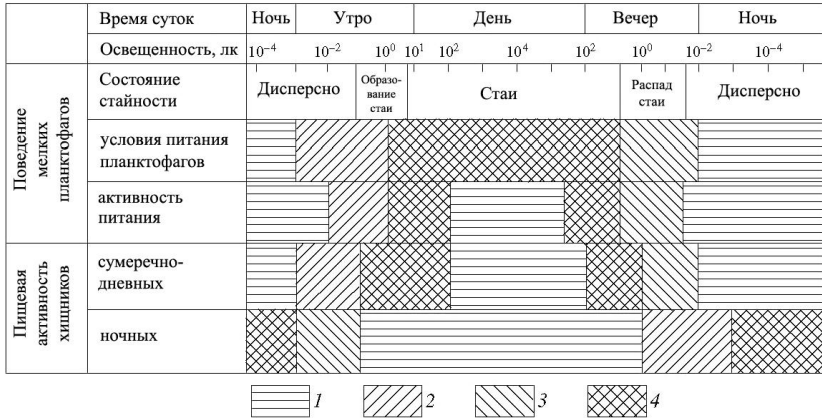


Рис. 59. Схема изменений в проявлении стайного поведения и пищевой активности у рыб-планктофагов и различных групп хищников в связи с суточной динамикой освещенности (Рыбинское водохранилище, лето). Пищевая активность: 1 – минимальная, 2 – увеличивающаяся, 3 – уменьшающаяся, 4 – максимальная (по Мантейфелю, 1987).

пресса ночных хищников, ведущими рецепторами в пищевом поведении которых являются обоняние и боковая линия (Мантейфель и др., 1965а; Atema, 1980; Мантейфель, 1987; Павлов, Касумян, 1990).

Четкая связь между освещенностью и доступностью стайных рыб для рыб-ихтиофагов прослеживается и в искусственных условиях. Например, максимум потребления черноморской смаридой (длина 8–9 см) мальков южноевропейской атерины (длина около 2 см) приходится на сумеречную освещенность от 0.001 до 10 лк. При повышении освещенности до 100 лк результативность охоты снижается в 2 раза. В полной темноте и при высокой освещенности в 1000 лк мальки атерины были недоступными для охотящейся в сумеречное время смариды (Павлов, 1962б). При недостаточной освещенности дистанция обнаружения хищника стайными жертвами в несколько раз меньше, чем при дневном свете – у обыкновенного голяна эта разница достигает 3 раз (Pitcher, Turner, 1986).

Освещенность, при которой стайные рыбы наиболее интенсивно выедаются хищниками определяется степенью развития сенсорных систем у рыб-ихтиофагов и особенностями стратегии их охотничьего поведения. Охота такого хищника как судак *Sander (=Stizostedion) lucioperca* наиболее активна и успешна при глубоко сумеречной освещенности 0.001–0.0001 лк (Мантейфель и др., 1965б), темный горбыль *Sciaena umbra*,

налим *Lota lota*, средиземноморский налимчик *Gaidropsarus mediterraneus*, европейский сом *Silurus glanis*, угорь *Anguilla anguilla* успешно охотятся даже в полной темноте (Павлов, 1959, 1963; Гирса, 1962а, 1962б) благодаря хорошо развитому у них обонянию (Павлов, 1962а) и боковой линии (Popper, Platt, 1993). Но у атлантической трески при освещенности 0.01–0.001 лк интенсивность питания рыбой резко снижается, а максимум питания приходится на дневные часы (Гирса, 1981). Еще большая привязанность питания к дневной освещенности наблюдается у обыкновенной ставриды *Trachurus trachurus trachurus*, которая способна схватывать стайных жертв при освещенности не ниже нескольких люкс (Гирса, 1961). В дневные часы прямые атаки и преследования хищниками стайных рыб безуспешны, в это время результативными могут быть только охотничьи броски хищников, охотящихся из засады – скорпены *Scorpaena porcus*, речного окуня, щуки (Радаков, 1972; Гирса, 1981).

Однако большинство стайных рыб становятся наиболее уязвимыми для хищников в сумеречные часы. Это вызывается снижением эффективности работы зрения, составляющего сенсорную основу стайного поведения и обеспечивающего поддержание внутривидовых контактов и согласованные перемещения рыб. Затрудненность, а с дальнейшим падением освещенности – невозможность взаимной ориентации рыб приводит к тому, что защитная функция стаи полностью теряется. Более того, наличие локальных концентраций стайных рыб лишь способствует их быстрому истреблению. В связи с этим, в вечерние часы происходит рассредоточение стайных рыб, что уменьшает их доступность для хищников и повышает выживаемость. Вечерние часы, когда происходит распад стай, и утренние, когда стаи формируются, являются наиболее опасными для стайных рыб (Dobler, 1977). Рассредоточение стай вечером и их образование утром служит важнейшим защитным приспособлением.

Таким образом, стайные рыбы обладают целым набором разнообразных поведенческих адаптаций, позволяющих избегать прямого контакта с хищником, эффективно контролировать его поведение, снижать вероятность внезапной атаки на стаю, успешно уходить от хищника с минимальными потерями. В дневное время большинство хищников-угонщиков прекращает всякие попытки активной охоты несмотря на присутствие хорошо заметных и многочисленных стайных рыб-жертв. Чтобы преодолеть недоступность стайных рыб хищники либо смещают свой суточный ритм питания на сумеречное или ночное время, когда условия освещенности не позволяют рыбам держаться стаями, либо хищники пытаются воздействовать на стаю таким образом, чтобы лишить рыб возможности проявлять в полной мере стайное защитное поведение. Это достигается охотящимися группой

хищниками благодаря разделению ими крупных стай на более мелкие или отчленению от стаи одиночных особей, а также из-за снижения возможностей стаи к маневрированию. Защищенность стайных рыб не столь эффективна при нападении крупных быстро плавающих и очень активных хищников или при неожиданных атаках скрытых и малоподвижных хищников. Поэтому стаи прибрежных рыб обычно избегают приближаться вплотную к тем участкам, где может быть скрыта такая опасность.

15.3. Стайное поведение и питание

Роль стаи в пищевом поведении рыб заключается прежде всего в существенном облегчении поиска добычи. Этот эффект достигается за счет того, что при перемещении стай первыми скопление кормовых организмов замечают не все, а лишь часть рыб, которые первыми же и приступают к питанию. Вид питающихся рыб, а также, возможно, и пищевые стимулы других модальностей, например, химические или акустические, привлекают сюда остальных особей стаи и вскоре все они собираются на обнаруженном кормовом участке и начинают интенсивно откармливаться до тех пор пока доступность кормовых организмов не станет ниже критической из-за уменьшения плотности объектов питания или пока рыбы не прекратят питаться по каким-либо иным причинам — из-за снижения пищевой мотивации, появления хищника и т.п. Концентрирование всех рыб стаи на кормовом участке достигается не только благодаря прямому действию аттрактивных стимулов различной природы, но и хорошо развитому у рыб подражательному поведению: рыбы, первыми обнаруживающие корм и проявляющие направленную поведенческую реакцию к его источнику, увлекают за собой ближайших к себе партнеров, а вслед за ними и всех остальных рыб стаи (рис. 27) (см. раздел 11.2). Именно благодаря подражательному поведению разновозрастные особи в смешанных стаях часто не отличаются между собой по вероятности и скорости обнаружения кормовых участков (Peuhkuri, 1998b).

Стимуляция питания в стае достигается не только за счет подражательного поведения, но и благодаря тому, что само по себе присутствие партнеров по стае или просто особей своего вида уже достаточно, чтобы интенсивность потребления корма была выше: одиночные особи звездчатой пристеллы *Pristella riddlei* и европейского горчака съедают значительно больше корма в том случае, если видят даже непитающихся особей своего вида (Радаков, Мочек, 1972). При постановке этого эксперимента влияние подражательного поведения на интенсивность потребления корма рыбами-одиночками полностью исключалось, поскольку рыбы-

актеры были предварительно накормлены до насыщения и вид корма не вызывал у них проявления каких-либо элементов пищевого поведения. «Эффект присутствия», т.е. нахождение рядом других особей своего вида или наличие визуального или иного сенсорного контакта с ними, несомненно связан с подавлением стресса, развивающимся у находящихся в изоляции стайных рыб (Лебедева и др., 2000). Нахождение в незнакомой обстановке вызывает меньший стресс, оцениваемый по повышению уровня кортизола в крови, если рыбы (данио рерио) находятся в группе, а не в изоляции (Pagnussat et al., 2013).

Быстрое обнаружение корма, более эффективное добывание пищи, повышенная интенсивность питания у рыб, находящихся в стае по сравнению с одиночками экспериментально продемонстрировано на достаточно большом числе примеров. Такие данные были получены для атлантической сельди, ушастого окуня *Centrarchus macropterus*, трехиглой колюшки, обыкновенного гольяна, омуля *Coregonus autumnalis*, желток-рылой широколобки *Cottocomephorus grawingkii*, лобана и многих других (Никольский, Кукушкин, 1943; Parrish et al., 1958; Blaxter, Holliday, 1958; Волкова, Кожов, 1966; Волкова, 1969; Радаков, Мочек, 1972; Olla, Samet, 1974; Mittelbach, 1984; Foster, 1985a; Ranta, Lindstrom, 1990; Ryer, Olla, 1992). На примере облигатно стайного обыкновенного гольяна и факультативно стайной золотой рыбки *Carassius auratus* было показано, что с ростом численности стаи возрастает быстрота обнаружения рыбами скрытой добычи (Pitcher et al., 1982b), прежде всего благодаря более широкому поиску кормовых объектов и большей «сенсорной вооруженности» крупной стаи. На примере трехиглой колюшки установлено, что чем больше число особей в группе, тем быстрее они начинают питаться при пересадке в новый аквариум, тем больше процент питающихся рыб и выше интенсивность питания – число схватываний в единицу времени и число схватываний, совершаемых за одну демонстрацию позы наклона вниз головой, являющейся специфической позой питания у колюшек. Наиболее динамично эти изменения в пищевом поведении рыб происходят при росте численности подопытных рыб с 1–2 до 5–10 особей (рис. 60) (Ranta, Kaitala, 1991). Объединение в небольшие стайки давало возможность молодежи обыкновенной солнечной рыбы *Lepomis gibbosus* успешно охотиться на ветвистоусых рачков и других водных беспозвоночных (Mittelbach, 1984).

По сравнению с одиночками пребывание в стае дает рыбам возможность осваивать для питания большее число кормовых точек, что продемонстрировано в экспериментах на минтае *Theragra chalcogramma* (рис. 61) (Baird et al., 1991). Интересны наблюдения, выполненные за поведе-

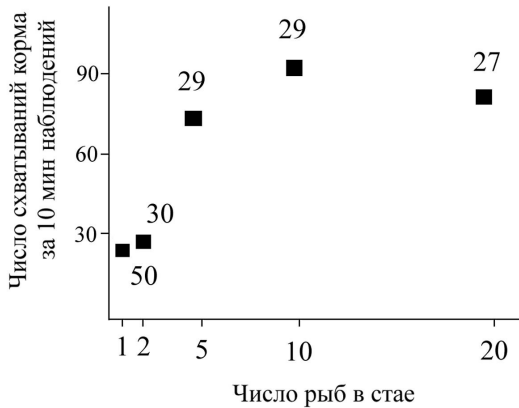


Рис. 60. Влияние численности стаи на пищевую активность трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*. Цифры – число наблюдений (по Ranta, Kaitala, 1991).

нием хромиса *Chromis nitida* – мелкой стайной планктоноядной рыбы, держащейся у коралловых рифов и скрывающейся в них в светлое время суток при опасности или в ночные часы для отдыха. Для питания эти рыбы покидают убежища и отходят на небольшое расстояние в открытый океан, где условия для откорма значительно лучше, но и выше угроза подвергнуться нападению хищников. Было обнаружено, что расстояние, на которое стая отходит от кромки кораллового рифа тем больше, чем выше численность стаи и чем крупнее рыбы, составляющие ее (рис. 62). В свою очередь, в более крупных стаях питание рыб происходит интенсивнее. Иными словами, освоение стайными рыбами опасных, но выгодных для питания участков водоема, достигается только при условии одновременного повышения уровня защищенности (безопасности) рыб, их способности противостоять хищникам. Либо это достигается благодаря специфическим защитным механизмам стайного поведения, эффективность которых пропорциональна численности стаи, либо за счет лучших локомоторных способностей у крупных рыб, которые быстрее скрываются в укрытиях (Sackley, Kaufman, 1996). При стайном питании полнее осваиваются пищевые ресурсы, расширяется спектр потребляемых объектов (Ranta, Lindström, 1990), что способствует снижению внутривидовой пищевой конкуренции. Нахождение в стае, особенно в крупных, продлевает время питания рыб при появлении угрозы (хищника) (Milinski, 1976).

Относительно недавно обнаружено, что особи, входящие в состав одной стаи, при питании могут выполнять разные функции, но благодаря

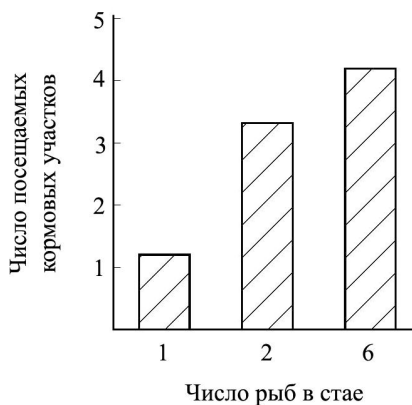


Рис. 61. Влияние численности стаи на число посещаемых мест питания у минтая *Theragra chalcogramma* (по Baird et al., 1991).

кооперации рыбы совместно достигают желаемой цели. Длительное индивидуальное прослеживание за поведением отдельных особей золотистой зубатой барабули *Parupeneus cyclostomus*, обитающей среди коралловых рифов, выявило, что одни особи в группе выполняют функцию загонщиков, преследующих и вынуждающих подвижных жертв скрываться в укрытиях среди кораллов. Другие рыбы из группы окружают такое

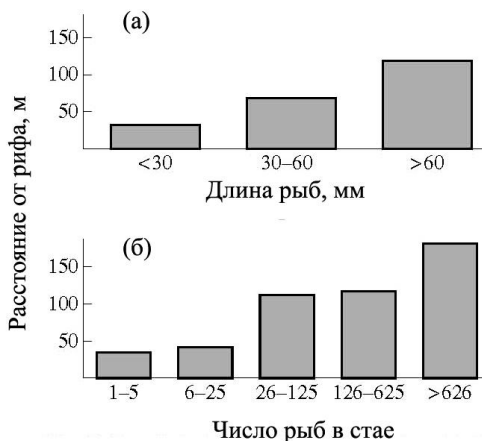


Рис. 62. Размерный состав (а) и численность (б) стай хромиса *Chromis nitida*, выходящего в открытый океан для питания, на разном удалении от кораллового рифа (по Sackley, Kaufman, 1996).

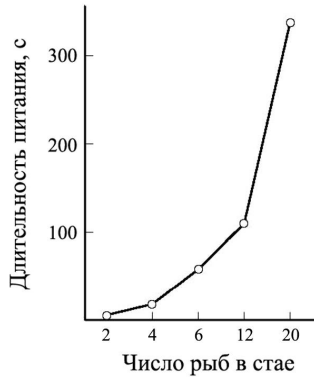


Рис. 63. Продолжительность питания обыкновенного голяна *Phoxinus phoxinus* в течение 8 мин наблюдения в зависимости от числа рыб в стае (по Magurran, Pitcher, 1983).

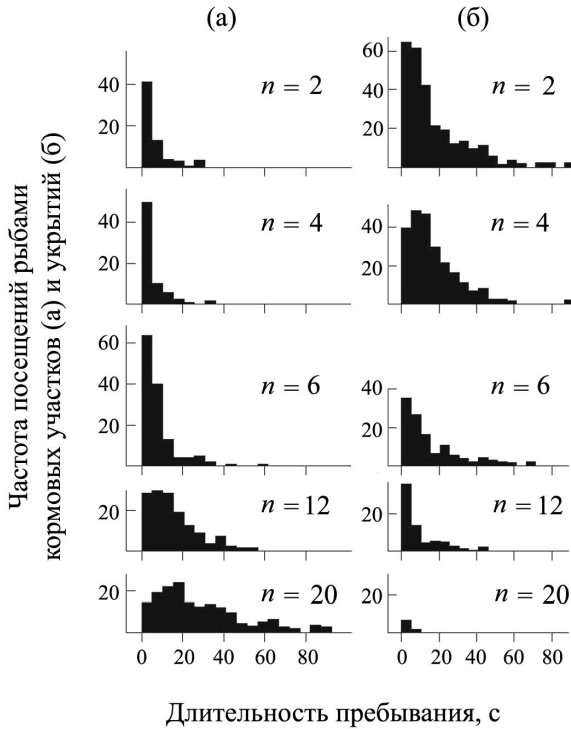


Рис. 64. Частота посещений и продолжительность пребывания обыкновенного голяна *Phoxinus phoxinus* на месте откорма (а) и в укрытии (б) в зависимости от числа рыб в стае (n) (по Magurran, Pitcher, 1983).

убежище и, исследуя его, обнаруживают и схватывают затаившуюся жертву. Через некоторое время они сами становятся загонщиками, предоставляя возможность питаться другим особям своей группы, т.е. происходит постоянная ротация функций, выполняемых рыбами. В популяции этих рыб есть и особи, которые предпочитают держаться поодиночке и питаться, разыскивая скрытых в грунте малоподвижных жертв (Sturbin et al., 2011).

С увеличением размеров стаи прогрессивно растет время, проводимое рыбами на кормовом пятне (рис. 63), увеличивается доля более длительных посещений мест откорма (рис. 64). Так в стаях, состоящих из 20 особей, доля посещений рыбами места кормления, длящихся 1 мин и более составляла 25% у золотой рыбки и 15% у обыкновенного гольяна, тогда как в минимальных по численности группах, состоящих только из 2 рыб, 74% посещений у золотой рыбки и 88% у гольяна имели продолжительность менее 10 с (Magurran, Pitcher, 1983). Возможно, такому эффекту способствует не только более быстрое обнаружение стай скоплений кормовых организмов, но и повышенная пугливость одиночек или рыб в небольших стаях и их медленная адаптация к новой обстановке, стремление дольше находиться в укрытиях и реже покидать их (рис. 64).

Для рыб в малочисленных стайках характерно частое проявление бросков и резких поворотов в стороны, что свидетельствует об их беспокойстве (рис. 65). Высокоустойчивые рыбы, например, атлантическая сельдь, при одиночном содержании прекращают питаться и могут погибать от стресса (Герасимов, 1962). В искусственных условиях не питаются одиночные особи желтокрылой широколобки *Cottocomephorus grewinkii*, тогда как в группе они активно потребляют предлагаемый им корм (Волкова, 1969). Еще одним объяснением более эффективного питания в стае может быть взаимная стимуляция рыбами друг друга: зрительное восприятие питающейся особи оказывает более сильное привлекающее действие на трехиглую колюшку, чем предъявление каждого из этих стимулов по отдельности (Keenleyside, 1955). Вид питающихся конспецификов приводит высокоустойчивую сельдь в такое сильное возбуждение, что особи, находящиеся в отдалении от корма, рефлекторно совершают хватательные движения (Герасимов, 1962, 1983).

Интересное поведение, получившее название **поведение скрадывания**, проявляют стайные рыбы в незнакомой обстановке или при напряженности, вызванной другими причинами (Милановский, Рекубратский, 1960). Заключается оно в том, что от стаи, находящейся на некотором удалении от корма, отделяется одна или несколько рыб, которые быстро схватывают корм и тотчас возвращаются в стаю. Может иметь мес-

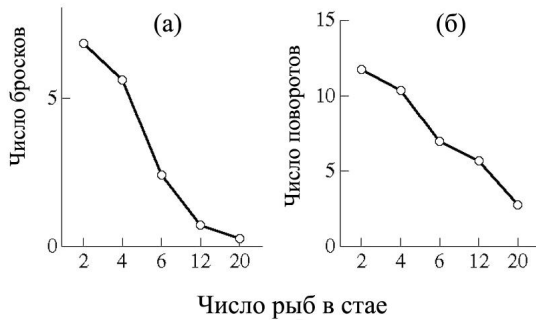


Рис. 65. Влияние размера стаи на число бросков (а) и резких поворотов (б), совершаемых обыкновенным гольяном *Phoxinus phoxinus* в течение 10 с во время пребывания на участках, не имеющих укрытий (из Magurran, Pitcher, 1983).

то и групповое скрадывание, т.е. вся стая быстро совершает бросок к корму и отходит в сторону. Такое поведение трактуется как проявление пищевого возбуждения (Рекубратский, 1967).

В некоторых случаях освоение пищевых ресурсов рыбами облегчается при образовании неоднородных в видовом отношении стай. Так, совместные стаи синего скара *Scarus coelestinus* и синего хирурга *Acanthurus coeruleus* успешнее питаются молодыми побегами водорослей на участках рифа, охраняемых территориальными помацентровыми рыбами леопольдитами *Eupomacentrus planifrons*, которые способны защищать свои участки от одиночных особей, но не способны успешно противостоять стаям рыб (Alevizon, 1976). Эту особенность стайного питания рыб хорошо раскрывает пример с растительноядными рыбами-попугаями *S. croisensis*, у которых часть особей ведет территориальный образ жизни и постоянно держится на своем индивидуальном кормовом участке, тогда как другие перемещаются по достаточно большой территории и часто объединяются. Соотношение “бродячих” стайных и территориальных особей рыбы-попугая связано с численностью эврифага леопольдиты *E. planifrons*, которая активно охраняет свои участки и препятствует питанию на них других рыб, в том числе и *S. croisensis*. Проведенные наблюдения показали, что атакам гораздо чаще подвергаются бродячие одиночки *S. croisensis*, чем стайные особи этого вида. Одиночные особи имели и более высокий уровень пищевой мотивации, что свидетельствует об их менее успешном питании. Таким образом, образование стай позволяет бродячим особям рыб-попугаев, не имеющим своего собственного кормового участка из-за высокой плотности леопольдит, успешно существовать в условиях высокой пищевой конкуренции. В составе стай *S. croisensis* часто встре-

чаются и другие растительноядные рыбы, что также повышает их пищевые возможности (Robertson et al., 1977).

Объединение в стаю дает возможность преодолевать сопротивление территориальных рыб, яростно защищающих свои участки, и другой скаровой рыбе – рыбе-попугаю *Scarus croicensis*, питающейся соскребыванием обрастаний. Эти рыбы могут демонстрировать стайное поведение, но могут встречаться на рифе парами или по одиночке и даже демонстрировать элементы территориальности (Buckman, Ogden, 1973). При перемещении по рифу стаи этих рыб остановка для питания даже нескольких особей лавинообразно вовлекает в пищедобывательную деятельность всех остальных рыб. Это является весьма эффективным приемом для успешного откорма на индивидуальных территориях, защищаемых хозяевами-одиночками, неспособными сдержать одновременное вторжение к ним большого числа рыб (Vine, 1974; Alevizon, 1976; Robertson et al., 1976; Мочек, 1987).

Предложена теоретическая модель, описывающая скорость потребления кормовых организмов стайными рыбами-планктофагами. Модель является переложением известного дискового уравнения Холлинга, описывающего скорость потребления пищевых организмов (C) одиночно питающимися особями: $C = N/(1 + lNTH)$, где l – объем визуального поля (цилиндр с радиусом, равным максимальной боковой дистанции видимости жертв), N – плотность жертв, TH – время от начала преследования до захвата жертвы. Изменение плотности кормовых организмов при питании стаи описывается в виде $dN_i/dt = -C_i/g$, где g – показатель вероятности встречи i -той особи с кормом, C_i – скорость потребления кормовых организмов рыбами в стае по отношению к i -тому индивидууму, N_i – плотность кормовых организмов в объеме визуального поля i -той особи стаи. Выражение средних величин питания стаи рыб и плотности кормовых организмов достигается с помощью аппроксимации модели в виде конечно-разностных уравнений: $C_i = gN_i/(1 + gN_{i-1}TH)$ и $N_i = N_{i-1} - (C_i - l)/g$. Исследование предложенной модели показало, что вероятность образования стаи уменьшается при высокой плотности пищи, большом расстоянии между индивидуумами и при малом размере стаи. Согласно модели, преимущества стайного поведения особо заметно проявляются при агрегированном распределении корма (Eggers, 1976).

Стайный образ жизни помогает легче отыскивать и добывать корм не только мирным, но и тем хищным рыбам, которые способны подобно хищным млекопитающим, использовать так называемую тактику коллективной охоты. Такая тактика позволяет им преодолеть сопротивление мелких стайных рыб – объектов охоты (см. раздел 15.2.2).

Необходимо отметить, что вместе с возникающими очевидными преимуществами, совместное пребывание в стае многих особей может приводить, как предполагается, к усилению внутривидовой пищевой конкуренции (Pitcher, 1986; Pitcher, Parrish, 1993). Проявлением такой конкуренции можно рассматривать сокращение времени, затрачиваемого рыбами на схватывание и заглатывание объектов питания (Street et al., 1984). Этот эффект становится заметным, при достижении численности рыб в стае 10–12 особей (Morgan, Colgan, 1987) и выражен он тем отчетливее, чем многочисленнее стая (Uematsu, Takamori, 1976). Стремление голодных рыб держаться более мелкими стаями также трактуется в качестве одной из адаптаций к снижению пищевой конкуренции между стайными партнерами (Van Havre, FitzGerald, 1988; Krause, 1993b). Установлено, что в неоднородных стаях более крупные особи, потребляя основную часть корма, составляют конкуренцию меньшим по размерам рыбам (Krause, 1994). Если доля крупных особей в стае невелика, их пищевая активность оказывается также пониженной (Peuhkuri, 1997, 1998a). У некоторых из рыб коралловых рифов, таких как взрослые ронки *Haemulon spp.*, интенсивность питания значительно повышается при одиночном плавании по сравнению со стайным – средняя частота пищевых схватываний с субстрата возрастает с 2.3 до 12.5 в минуту (Pereira, Ferreira, 2013). Сходные данные получены и для другой коралловой рыбы – двухцветной талассомы *Thalassoma bifasciatum* (White, Warner, 2007). Считается, что таким образом снижается пищевая конкуренция, тогда как объединение в стаю требуется этим рыбам в основном для защиты от хищников. В целом, число примеров, показывающих снижение эффективности питания у рыб, находящихся в стаях, невелико и они не всегда касаются облигатно стайных видов.

Итак, объединение рыб в стаи в большинстве случаев усиливает интенсивность питания территориальных рыб и улучшает обеспеченность их пищей. Стайность не только приводит к уменьшению временных затрат на поиск и обнаружение кормовых объектов, но и увеличивает продолжительность и эффективность питания, повышает время, которое рыбы затрачивают на добывание пищи. В результате рыбы в стаях чаще и больше потребляют пищи, значительно быстрее восстанавливают пищевое поведение после стрессовых нагрузок, вызванных, например, нападением хищника или сменой биотопа. Нахождение в стае делает рыб более конкурентно способным в добывании корма, расширяет спектр доступных для них пищевых объектов, позволяет осваивать новые пространственные и пищевые ресурсы. Преимущества стайного образа жизни в одинаковой мере затрагивают как мирных, так и хищных стайных рыб.

15.4. Стайный образ жизни и миграции рыб

Миграции рыб, прежде всего половозрелых особей, представляют собой значительные перемещения в пространстве, часто на расстояния, превышающие многие сотни и тысячи километров. Проявляющие миграционное поведение рыбы в большинстве случаев принадлежат к тем, которые либо ведут стайное существование в течение большей части жизни, либо объединяются в стаи именно в связи с миграциями. Например, молодь лососевых (*Salmonidae*), ведущая территориальный образ жизни и проявляющая по отношению друг к другу агрессивность, с наступлением смолтификации и началом катадромной миграции из рек в море объединяется в стаи. Это позволяет ей с меньшими потерями преодолевать речную часть миграционного пути, где численность хищников может быть высокой (Яржомбек, 1977). Рыб, у которых мигрируют одиночные особи, относительно мало, они, как правило, отличаются низким развитием зрительной рецепции – это морские глубоководные или донные рыбы, а также рыбы с ночной активностью.

Во время миграций часто происходит объединение мелких стай в одну более крупную, или вычленения из общей стаи небольших самостоятельных стай (Токарев, 1953), или формирование крупных стайных агрегаций, состоящих из большого числа самостоятельных и разных по размеру стай. Некоторые исследователи полагают, что громадные миграционные скопления морских рыб представляют собой единую стаю, численность которой зависит лишь от количества готовых к миграции особей (Милановский, Рекубратский, 1960). Агрегации, состоящие из многих стай, могут достигать значительных размеров – до нескольких десятков квадратных километров. Образование подобных скоплений характерно, в частности, для европейского анчоуса, мигрирующего на зимовку из Азовского моря в Черное море. При наблюдениях с самолетов хорошо видно, что отдельные стаи в таких скоплениях, в результате случайных по направленности перемещений, первыми входят в Керченский пролив и как бы увлекают за собой всех остальных (рис. 66) (Лебедев, 1967). Возможный механизм взаимодействия между отдельными стаями, входящими в состав крупных стайных агрегаций, так называемых **мега-стай**, остается неясным. Несомненно, что такие гигантские скопления, следует, по-видимому, рассматривать как пространственные объединения многих самостоятельных стай, связь между которыми либо отсутствует, либо выражена слабо. Преимущества перемещений рыб стаями подтверждают результаты прямых наблюдений за выбором пути атлантической сельдью, мигрирующей на нерест через Кильский канал. Полагают, что при поис-

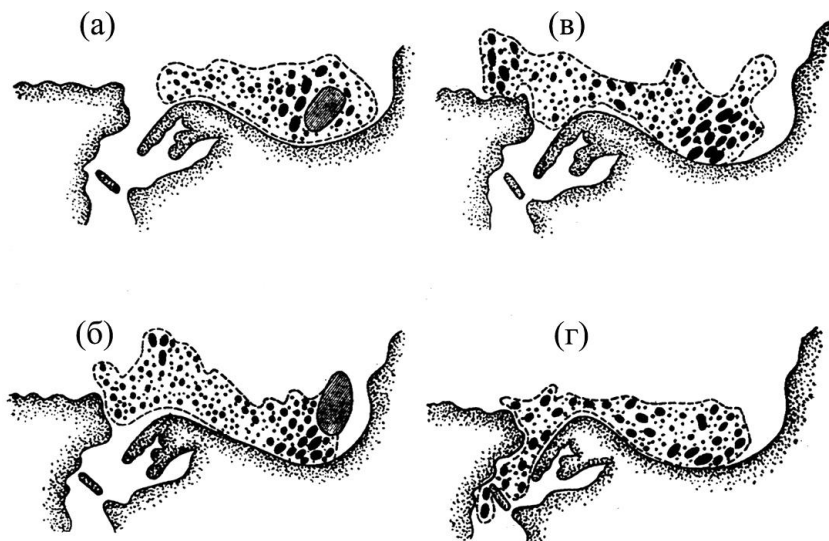


Рис. 66. Перемещение крупной группировки европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* при прохождении Керченского пролива во время зимовальной миграции из Азовского моря в Черное море (по результатам авиаразведки): а, б, в, г – расположение стай в последовательные дни наблюдений; темные пятна – отдельные стаи группировки (по Лебедеву, 1967).

ке верного направления движения мигрирующие рыбы ориентируются на такие внешние раздражители, как соленость и, возможно, температура воды (Kils, 1986, цит. по Pitcher, Parris, 1993). Установлено, что рыбы, первыми обнаружившие аттрактивный стимул, ведут за собой остальных особей стаи, следующих за ними благодаря имитационному рефлексу.

Перемещение стаями не только облегчает рыбам поиск оптимального пути миграции, но и повышает ее точность. На примере дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* показано, что уровень стрэнга (блуждание) обратно пропорционален численности мигрирующих рыб (плотности нерестового хода) (Quinn, Fresh, 1984), что может рассматриваться в качестве не прямых свидетельств в пользу гипотезы, что стайность способствует определению рыбами верного направления движения при миграциях (Larkin, Walton, 1969). Это предположение вновь продолжает рассматриваться и получать новые подтверждения (Berdahl et al., 2016).

Во время миграции рыбы многих видов поддерживают высокую скорость плавания, что позволяет им преодолевать значительные расстояния. Например, стаи дальневосточной сардины, длиной тела около 15 см,

в среднем двигаются со скоростью 0.6–1.6 м/с (Misund et al., 2003). Движение мигрирующих стай атлантической сельди в Северном море достигает скорости 1–2 м/с, но ее среднее значение ниже, около 3 длин тела рыбы в секунду. Средняя скорость перемещения стай в генеральном направлении миграции в несколько раз ниже – около 0.10–0.15 м/с, поскольку стаи двигаются не прямолинейно, а часто меняют направление и даже могут какое-то время идти в противоположную сторону (Hafsteinsson, Misund, 1995; Misund et al., 1997). Скорость перемещения стай сельди в море соответствует величинам, регистрируемым при наблюдении за плаванием этих рыб в искусственных условиях (He, Wardle, 1988; He, 1993). Установлено, что рыбы в стае, по сравнению с одиночками, способны сопротивляться большим скоростям потока, т.е. критическая скорость течения для них выше (Павлов, 1970, 1979; Сильва, Сабуренков, 1978).

Миграции не всегда совершаются стаями. В некоторых случаях, например, у молоди многих речных рыб скат вниз по течению реки происходит в сумеречные и ночные часы. В это время суток молодь, которая в дневное время держится типичными стаями, рассредоточивается, часть ее поодиночке выходит на участки реки с большими скоростями воды и сносится русловым потоком вниз по течению. Направленный выход на поток происходит благодаря способности молоди ориентироваться на течение. Скатывающаяся молодь в несущем ее потоке держится разрозненно, она крупнее молоди, оставшейся в прибрежье, у нее повышенный гормональный статус, сильнее выражена положительная фотореакция (Легкий, Павлов, 1987; Павлов и др., 1990, 1998, 1999). Но с рассветом молодь уходит из потока в прибрежье в привычные для нее биотопы и вновь объединяется в стаи.

Итак, миграции рыб чаще всего совершаются стаями. Объединение рыб в стаи делает их менее уязвимыми для хищников и способными успешнее преодолевать опасные участки. Стайное плавание сопровождается меньшими энергетическими тратами, что особенно важно для тех рыб, которые вынуждены преодолевать многие сотни и тысячи километров. Стайное плавание облегчает рыбам выбор верного направления миграции, особенно в ситуациях, когда миграционный путь непрямолинеен и отличается сложностью траектории. У стайных рыб точнее происходит выход на конечную точку миграционного пути. Эти преимущества служат основными причинами, приводящими к тому, что многие рыбы для совершения активных миграций объединяются в стаи, даже если в другие периоды жизненного цикла они ведут одиночный образ жизни. Однако есть и обратные примеры, когда стайные рыбы чтобы минимизировать вероятность встречи с хищниками преодолевают значительную часть

миграционного пути поодиночке в ночные часы (покатные миграции молодцы речных рыб).

15.5. Условнорефлекторный фонд стаи

Рыбы способны достаточно быстро образовывать условные рефлексы как на основе индивидуального опыта, так и за счет подражания, т.е. приобретения определенных навыков от других, более “опытных” особей (Лещева, Жуйков, 1989). Объединение в стаю особей, обладающих своим собственным набором приобретенных навыков, приводит к образованию пула условных рефлексов стаи – **условнорефлекторного фонда стаи** (Радаков, 1972). Этот фонд, в силу хорошо развитой у рыб имитационной способности, становится доступным для всех членов стаи. Если индивидуальные условные рефлексы возникают очень быстро и сравнительно быстро угасают без подкрепления, то в стае через взаимовлияние рыб друг на друга случайные ассоциативные связи выбраковываются и сохраняются наиболее важные навыки, вырабатываемые на часто возникающие ситуации. Однотипность ответа рыб на такие внешние раздражители способствует согласованности и скоординированности поведения рыб и повышению целостности стаи (Радаков, 1972). Чем больше в стае рыб, обладающих определенным навыком, тем успешнее он передается другим рыбам. Даже при постепенном уходе рыб с опытом стая в целом не теряет навыка, поскольку он быстро перенимается и распространяется другими особями (Laland, Williams, 1997; Lachland et al., 1998). Численность стаи не оказывает заметного влияния на процесс опосредованного обучения (Manassa et al., 2014).

Условнорефлекторный фонд стаи постоянно расширяется. Это достигается двумя путями. Первый из них происходит благодаря интенсивному обмену особей между стаями – в дневное время за счет перманентно происходящих процессов объединения и распада стай, а в ночные и утренние часы – при рассредоточении рыб и образовании новых по составу стай. Второй путь связан с передачей условных рефлексов от одних особей другим за счет способности рыб к имитации и выработке соответствующих рефлексов. Этот путь не только расширяет диапазон навыков, которыми владеют особи в стае, но лежит в основе так называемой сигнальной преемственности – ненаследственной передачи информации от особи к особи или от поколения к поколению (Мантейфель, 1987). Существует гипотеза, согласно которой впервые мигрирующие к местам нереста молодые особи атлантической сельди запоминают этот путь благодаря тому, что они проходят его вместе с более старшими рыбами, уже

участвовавшими в нересте, и перенимают их опыт, который они, в свою очередь, передадут новому поколению рыб (McQuinn, 1997). Высказывается предположение, что извлечение промыслом наиболее крупных, а значит более старших и опытных особей, может быть причиной сдвигов районов нереста у атлантической трески (Fernö et al., 2011).

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

15.6. Уязвимость стайных рыб для паразитов

Некоторые из эктопаразитов рыб ведут себя как своеобразные одиночные хищники-засадчики, подстерегающие и неожиданно нападающие на проплывающих мимо рыб. К их числу относятся широко распространенные эктопаразитические ракообразные *Argulus*, занимающие выжидающую позицию в толще воды или на субстрате. Группирование рыб в стаю снижает риск заражения такими паразитами, причем чем крупнее стая, тем меньше шансов у отдельной особи стать жертвой нападения. В лабораторных экспериментах было выяснено, что присутствие в аквариуме аргулюсов приводит к формированию рыбами более крупных стай, чем в отсутствии этого паразита (Poulin, Fitzgerald, 1989). Следствием заражения стайных рыб эктопаразитами является уплотнение стаи. При гетерогенном распределении паразитов в пространстве рыбы, пребывающие в группе (радужная форель), легче обнаруживают и избегают места скопления паразитов (церкарии *Diplostomum pseudospathaceum*). Это приводит к тому, что интенсивность и экстенсивность зараженности паразитами рыб в группе значительно ниже, чем у одиночных особей, находящихся в тех же условиях (Mikheev et al., 2013).

16. ФОРМИРОВАНИЕ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

16.1. Возраст перехода к стайному образу жизни

Молодь большинства видов рыб начинает вести стайный образ жизни уже в раннем возрасте – многие вскоре после перехода к экзогенному питанию (рис. 67). Среди пресноводных рыб несколько раньше начинает

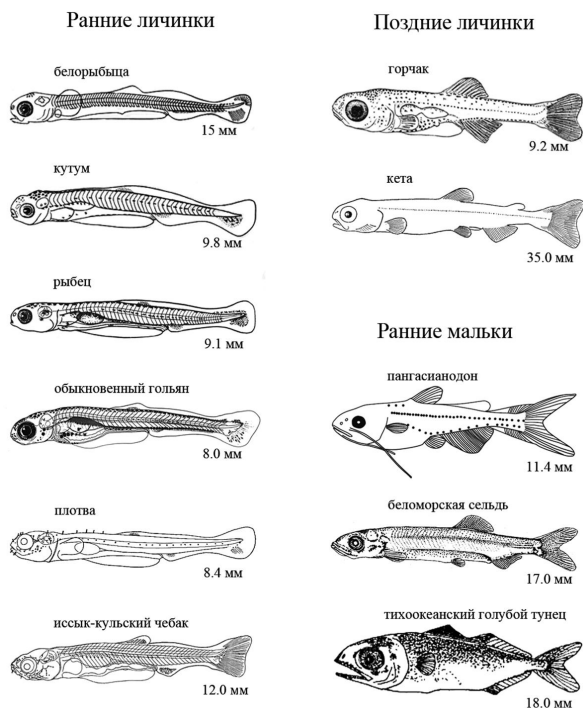


Рис. 67. Морфология молоди рыб в возрасте перехода к стайному образу жизни: белорыбица *Stenodus leucichthys leucichthys* (Смолянов, 1957), кутум *Rutilus frisii kutum* (Смирнова, 1961), рыбец *Vimba vimba* (Смирнова, 1957а), обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus* (Соин и др., 1981), обыкновенная плотва *Rutilus rutilus* (Дислер, 1960), иссык-кульский чебак *Leuciscus schmidtii* (Дислер, 1960), европейский горчак *Rhodeus sericeus amarus* (Коблицкая, 1981), кета *Oncorhynchus keta* (Дислер, 1960), пангасианодон *Pangasianodon hypophthalmus* (Mukai et al., 2010), беломорская сельдь *Clupea pallasii marisalbi* (Шадрин и др., 2015), тихоокеанский голубой тунец *Thunnus orientalis* (в возрасте, предшествующем переходу к стайности) (Kawamura et al., 2003). Для белорыбицы, кутума, рыбца, для плотвы, иссык-кульского чебака, горчака, пангасианодона приведена стандартная длина тела – *SL*, для остальных – полная длина тела, *TL*.

проявлять стайное поведение молодь, обитающая в реках и несколько позже молодь из стоячих водоемов. Так, в реке молодь обыкновенного голяна образует стайки в конце первой недели жизни при длине около 7.0 мм, когда у питающихся личинок еще сохраняются остатки желточного мешка (Соин и др., 1981). Молодь сигов – белорыбицы *Stenodus leucichthys leucichtys*, нельмы *S. leucichthys nelma*, сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka*, омуля *C. autumnalis*, чудского сига *C. lavaretus maraenoides* образует стайки почти сразу же после вылупления – на первом личиночном этапе развития (т.е. с частично сохранившимся желточным мешком) (Смольянов, 1957; Кубрак, 1960; Ковалев, 1962; Топорков, 1963). До полного рассасывания желточного мешка начинает вести стайный образ жизни молодь таких нерестующих в реках рыб как вырезуб *Rutilus frisii* и кутум *R. frisii kutum*, шемая *Chalcalburnus chalcooides*, рыбец *Vimba vimba* (Крыжановский и др., 1951; Смирнова, 1957а, 1957б, 1961). В реках и ручьях личинки этих рыб держатся в местах с небольшой скоростью потока – вблизи берегов, у водной растительности, за валунами, в заливчиках и омутках. По мере роста личинки осваивают участки реки с относительно большими скоростями потока (Соин и др., 1981). На третий день после выхода из бугра начинают держаться поляризованными стайками личинки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Godin, 1980).

Молодь рыб, населяющая преимущественно водоемы со стоячей или медленно текущей водой – обыкновенной верховки, леща, обыкновенной плотвы, воблы *Rutilus rutilus caspicus*, иссык-кульского чебачка *Leuciscus schmidtii*, образует стаи позже, на третьем личиночном этапе развития (C_2 по В.В.Васнецову), через некоторое время после полного рассасывания желточного мешка (Дислер, 1953, 1960; Дмитриева, 1960; Ланге, 1960а, 1960б). Молодь речного окуня начинает плавать стайками на 11-й день после вылупления по достижении IV–V этапа развития (по Константинову, 1957) (Дислер, 1950, 1960; Ильина, 1973). В водохранилищах, озерах или прудах ранняя молодь держится стайками на мелководье вблизи берега и в окнах среди зарослей водной растительности. По мере роста молодь постепенно начинает отходить от берега и осваивать более глубокие участки водоема (Uieda et al., 1989). Возраст, в котором молодь начинает вести стайный образ жизни, не является жестко закрепленным признаком и определяется условиями существования: молодь воблы в реке, т.е. при наличии течения образует стайки уже на первом личиночном этапе развития B , когда у нее еще имеются остатки желточного мешка. При отсутствии течения, например, в ильменях, молодь воблы переходит к стайному поведению позже – на этапах C_2 – D_1 (Павлов,

1970), как и молодь остальных карповых рыб в слабо проточных водоемах. Европейский горчак, который образует стаю сразу же после выхода из моллюска, к этому времени достигает более высокого морфологического развития (этап D₁, по В.В. Васнецову), чем молодь других карповых рыб (Касумян, Пащенко, 1989).

Переход молоди к стайному образу жизни в условиях стоячих вод начинается в более позднем возрасте и происходит медленнее, чем у молоди, населяющей текущие воды. Но и в том и в другом случае этот переход осуществляется не сразу, а через образование характерных скоплений, получивших название “облачко”. Такие скопления, более объемные по высоте, чем стаи, образуют, например, начинающие питаться внешней пищей ранние личинки многих карповых рыб. В пределах «облачка» личинки неполяризованы, они ориентированы по-разному и не проявляют согласованного поведения в ответ на внешние стимулы. Подобные скопления легко заметить в прибрежной зоне водохранилищ, озер и прудов в заливатках, среди высшей водной растительности, а в реках – в местах, где скорость течения слабая или почти отсутствует.

Ранний переход к стайности присущ далеко не всем речным рыбам. Так, молодь пангасианодона *Pangasianodon hypophthalmus* при выращивании в искусственных условиях начинает проявлять стайное плавание лишь к возрасту 20 дней при длине 11.4 мм. К этому времени молодь пангасианодона теряет провизорные личиночные структуры и внешне представляет собой хорошо сформировавшихся мальков, обладающих развитыми сенсорными органами (рис. 67) (Mukai et al., 2010). В возрасте поздней личинки с почти полностью резорбированным желточным мешком начинает плавать стайками молодь кеты *Oncorhynchus keta* (рис. 67) (Дислер, 1957).

Способность вести стайный образ жизни является врожденным свойством рыб. Стайность относится к жестко закрепленному видовому поведенческому признаку и проявляется рыбами независимо от конкретных условий выращивания или особенностей индивидуального опыта особи. Стайное поведение в равной мере проявляют рыбы как выросшие в группе, так и содержавшиеся в изоляции в течение всей жизни (начиная с момента вылупления из икринки) (Breder, Halpern, 1946; Shaw, 1960, 1961a). Молодь обыкновенной атерины *Atherina mochon*, выращенная при полной социальной депривации до возраста 35 дней, успешно образовывала стаю с другими особями, также выращенными в отсутствии контактов с конспецификами (Williams, 1976). Аналогичные результаты получены при исследовании поведения обыкновенной уклейки, выращенной в изоляции до двухгодовалого возраста (Köhler, 1988). Обыкновенный гольян, отловлен-

ный из естественных водоемов, в которых отсутствуют хищники, проявляет такую же стайную защитную тактику по отношению к щуке, что и гольян из “щучьих” водоемов, где он сосуществует с этим хищником симпатрично (Magurran, Pitcher, 1987). Личинки европейского горчака образуют стайку уже через несколько минут после выхода из мантийной полости моллюсков, причем в стайках все личинки ориентированы строго одинаково, их движения достаточно хорошо согласованы и по этим основным критериям поведения они не отличаются от стай молоди других карповых рыб. Наличие какого-либо заметного по продолжительности периода времени, необходимого вышедшим из моллюска личинкам горчака для перехода к стайному поведению, не выявлено (Касумян, Пашенко, 1989). Поздние личинки кеты образуют стайки сразу же после выхода из нерестового бугра и заглатывания пузырьков воздуха для заполнения плавательного пузыря (через 30–40 минут) (Дислер, 1957).

К возрасту, когда молодь (личинки) начинает проявлять стайное поведение, она достигает определенного уровня морфологического и функционального развития, позволяющего ей активно плавать и выполнять согласованные стайные перемещения. К этому времени у молоди уже заполнен воздухом плавательный пузырь, и она без особых усилий держится в воде во взвешенном состоянии. Увеличение размеров хвостового и грудных плавников, расширение непарной плавниковой складки в области зачатков спинного и анального плавников, появление в хвостовом плавнике скелетных элементов повышает способность молоди к активным двигательным реакциям, осуществлению более сложных движений. Личинки теперь не только могут выполнять короткие прямолинейные броски в горизонтальной плоскости, но и совершать повороты. Свободные передвижения в вертикальной плоскости еще затруднены (Дислер, 1960; Еремеева, 1960а, 1960б).

Ко времени образования стаи у личинок возрастают функциональные возможности сенсорных систем, прежде всего зрительной рецепции (Сбикин, 1980), осуществляющей координацию движений и взаимную ориентацию личинок друг на друга. У личинок литофильных рыб (рыбец, шемая) развитие зрительной рецепции происходит намного быстрее, чем у фитофильных рыб (Бабурина, 1972), что хорошо согласуется с различиями этих экологических групп рыб по срокам перехода к стайному образу жизни. У личинок к началу стайной жизни максимального проявления достигает оптомоторная реакция и реореакция (Павлов, 1970, 1979), происходит быстрое развитие функции хемосенсорных систем (обоняние, вкус) (Касумян, Пономарев, 1990; Пашенко, Касумян, 2015, 2017). Момент стаеобразования совпадает с возрастом, когда молодь рыб ста-

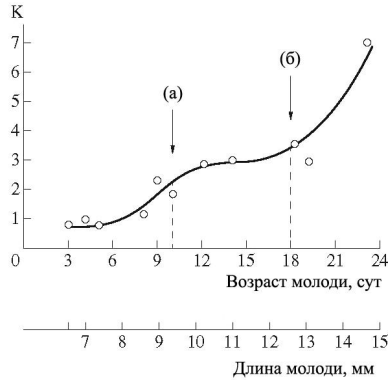


Рис. 68. Формирование оборонительных рефлексов у обыкновенной плотвы *Rutilus rutilus* в онтогенезе. К – отношение времени, требуемого одиночному хищнику – щуке *Esox lucius* для поимки 5 предварительно обученных личинок или мальков плотвы к времени, требуемого для поимки 5 необученных личинок или мальков (обучение на хищника проведено по методу «актеры-зрители»). Стрелки указывают первое проявление молодью удачных бросков от хищника (а) и переход молоди к стайному образу жизни (б) (по Лещевой, Жуйкову, 1989).

новится способной к выработке оборонительных условных рефлексов (рис. 68) (Лещева, 1968; Волкова, 1976; Лещева, Жуйков, 1989). На важную роль центральной нервной системы в процессах становления стайного поведения в онтогенезе рыб указывают результаты экспериментов по выращиванию молоди желтохвоста на кормах, различающихся по содержанию в них отдельных высоко ненасыщенных жирных кислот. Для обеспечения нормальных темпов формирования стайного поведения в онтогенезе желтохвоста необходимо присутствие в корме докозагексаеновой кислоты (Masuda et al., 1998), накапливающейся в больших количествах в мозге рыб (Mourete et al., 1991).

Ряд исследователей считает, что развитие стайного поведения в онтогенезе рыб тесно связано с формированием оптомоторной реакции (Shaw, Tucker, 1965; Shaw, Sachs, 1967; Inoue, Arimoto, 1976; Noakes, Godin, 1988). Однако справедливость этого правила соблюдается не у всех рыб. Так, результаты экспериментов, выполненных на зубатом каранксе *Pseudocaranx dentex* показали, что у молоди этого вида способность удерживать в поле зрения подвижные зрительные ориентиры, а также проявлять взаимное привлечение к конспецифичной молоди возникает при достижении длины соответственно 4–6 мм и 12 мм. Переход же к стайному образу жизни происходит значительно позже – при длине 16 мм. По мере развития молоди уменьшается угол между направлением движения бли-

бей по стае, быстро сокращается линейная дистанция между ними, увеличивается взаимное привлечение молоди друг к другу. Степень выраженности взаимного привлечения, по мнению исследователей, является наиболее существенным для развития стайного поведения (Masuda, Tsukamoto, 1998). Процесс метаморфоза у зубатого каранкса заканчивается по достижении молодью длины 10 мм (Masuda, Tsukamoto, 1996), т.е. до периода образования стаи. Отсутствие примеров, когда формирование оптомоторной реакции в онтогенезе рыб начиналось бы после перехода молоди к стайному образу жизни, и высокий уровень развития оптомоторной реакции у всех стайных видов подчеркивают ее важную роль в обеспечении стайного поведения (Павлов, 1970, 1979).

Возраст, в котором молодь начинает проявлять стайное поведение, довольно сильно отличается у разных видов (Leis, 2009). Совершенно очевидно, что этот возраст не связан с уровнем стайности взрослых особей. Молодь облигатно стайной рыбы – тихоокеанского голубого тунца *Thunnus orientalis* начинает держаться стаями лишь в возрасте 25–27 дней после вылупления при длине тела 26–34 мм, когда характер плавания меняется с прерывистого к непрерывному (Fukuda et al., 2010). У сельдевых рыб, которые относятся к рыбам с наиболее ярким проявлением стайного образа жизни, стайки образуются весьма поздно, только у мальков, до этого возраста прозрачные личинки держатся рассредоточено (Никитинская, 1966). Молодь атлантической сельди начинает объединяться в стаи с наступлением метаморфоза, когда усиливается пигментация тела, заполняется воздухом плавательный пузырь, формируются рецепторы зрительной, акустической и сейсмочувствительной систем, усиливается мускулатура, становится дефинитивным распределение красных и белых мышц, быстро возрастает скорость плавания, достигает максимума относительная площадь дыхательной поверхности в жабрах (рис. 69) (Blaxter, Jones, 1967; Dempsey, 1978; Batty, 1984; Gallega, Heath, 1994). Согласно данным разных исследователей, это происходит после достижения молодью длины 25–30 мм (Rosenthal, 1968), свыше 32 мм (Moksness, Oiestad, 1987) или 35–40 мм (Gallega, Heath, 1994). Различия связаны с методами исследования и несовпадением критериев, использованных для оценки сроков перехода к стайному поведению.

У личинок атлантической менидии стайное поведение становится хорошо выраженным раньше – при длине тела около 12 мм (Shaw, 1961a). При такой же длине тела – около 13 мм, заканчивается переход стайному образу жизни и у северного анчоуса (Hunter, Coyne, 1982). Наблюдения за поведением молоди этого вида в лабораторных условиях хорошо согласуются с данными о распределении ранней молоди анчоуса в море.

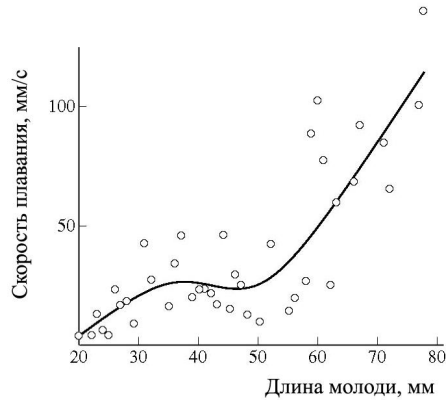


Рис. 69. Изменение скорости плавания молоди атлантической сельди *Clupea harengus* в онтогенезе (по Gallego, Heath, 1994).

Оказалось, что после перехода к стайному плаванию степень агрегированности, снизившаяся из-за рассеивания икры и вылупившейся молоди течениями, начинает вновь быстро возрастать (рис. 70). У северного анчоуса, как и у молоди атлантической сельди, переход к стайному образу жизни совпадает с морфологическими преобразованиями, которые характерны для процесса метаморфоза. У японского анчоуса *Engraulis japonicus* переход к стайному плаванию происходит при достижении молодью длины 17 мм (Masuda, 2011), у желтохвоста – при достижении длины 13 мм (Sakakura, Tsukamoto, 1996), у мелкопятнистой скумбрии *Scomberomorus niphonius* – к 17–19 суткам после вылупления и длине 16–20 мм (Masuda et al., 2003). В значительно более раннем возрасте образует стаю молодь желтоглазой кефали *Aldrichetta forsteri* – при достижении длины 4–6 мм (Kingsford, Tricklebank, 1991). Личинки многих коралловых рыб, принадлежащих к семействам Gobiidae, Mugilidae, Mullidae, Lutjanidae, Microdesmidae, Pomacentridae, Priacanthidae, держатся стаями в конце своей пелагической фазы непосредственно перед достижением кораллового рифа и переходом к оседлому образу жизни (Breitburg, 1991; Kingsford, Tricklebank, 1991; Leis, Carson-Ewart, 1998; McCormick, Milicich, 1993; Santana-Garcon et al., 2014).

Молодь японской скумбрии *Scomber japonicas*, которой скормливали ранних эмбрионов других рыб, переходит к стайному поведению в более раннем возрасте (18 дней, длина тела 19 мм), чем молодь, питающаяся кормом (науплии артемии *Artemia salina*) с дефицитом ненасыщенных жирных кислот, в частности докозагексаеновой кислоты (Nakayama et al., 2003). Важно, что способность к передаче информации за счет подра-

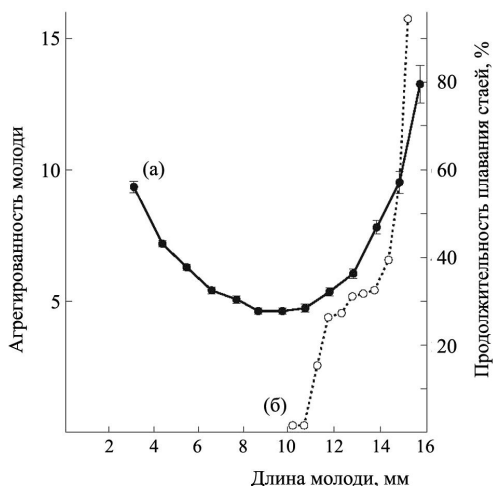


Рис. 70. Изменение агрегированности (а) и времени, затрачиваемого на стайное плавание (б) в онтогенезе северного анчоуса *Engraulis mordax* (по Hunter, Соуне, 1982).

жательного поведения формируется у японской скумбрии примерно на 2 недели позже, к 30-дневному возрасту, по достижении длины 25.1 мм (Nakayama et al., 2007).

В онтогенезе у мигрирующих в море лососевых рыб формирование стайного поведения связано со смолтификацией молоди и началом покатной катадромной миграции в море. Потеря территориальности и переход к стайному образу жизни у таких видов как атлантический лосось *Salmo salar*, кумжа *S. trutta*, проходные арктические гольцы рода *Salvelinus* зависит от условий обитания, прежде всего, от обеспеченности молоди пищей и от температуры воды, и может наступать в возрасте от 1+ до 3–4 и более лет (Мурза, Христофоров, 1984; Бакштанский и др., 1987; Berg, Berg, 1987; Черницкий, 1993; Jonsson, Jonsson, 1993; Eliott, 1994). На примере ряда видов лососевых показано, что переход от территориального к стайному поведению проходит под гормональным контролем (Hoar, 1988; Iwata, 1995; Ueda, Yamauchi, 1995).

Возникнув в онтогенезе рыб на ранних этапах развития стайный инстинкт в дальнейшем, по мере роста рыб, продолжает развиваться и усиливаться. Это хорошо демонстрируют результаты экспериментов и наблюдений, выполненные на обыкновенном гольяне в возрасте от момента перехода молоди к активному плаванию и заканчивая поздними сеголетками (возраст – несколько месяцев). В непроточных аквариумах ранние личинки этого вида держатся преимущественно рассредоточено или

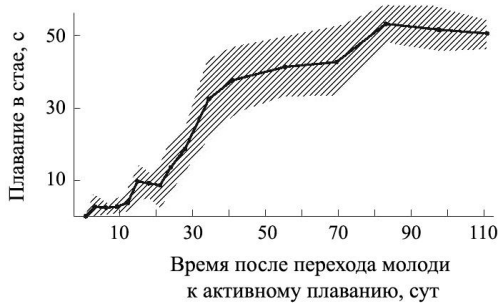


Рис. 71. Формирование стайного поведения в онтогенезе обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus*. По вертикальной оси – продолжительность стайного плавания в течение первой минуты после внезапного испуга и рассредоточения молоди. Затененная зона – область доверительных интервалов, 0.95% (по Magurran, 1990).

в виде облачка. При испуге, вызванном движениями в воде небольшим сачком, молодь на короткое время объединяется в поляризованную стайку, которая вновь быстро рассредоточивается. Более старшие по возрасту рыбы проводят в стае большее время. Регистрация времени, в течение которого молодь после испуга находится в составе поляризованной стаи, показало, что продолжительность стайного плавания быстро возрастает и уже через 5 недель от начала наблюдений молодь держится стайкой большую часть времени (Magurran, 1986, 1990). Динамика усиления стайного инстинкта отражена на рис. 71. В отличие от взрослых рыб, молодь, как правило, держится более разреженно или более мелкими стайками: число особей в объеме, ограниченном четырьмя длинами тела рыб (elective group size) у мальков обыкновенного гольяна и ельца *Leuciscus leuciscus* (39 и 97 мм) меньше, чем у более крупных особей этих рыб (56 и 175 мм) (Pitcher et al., 1983). Однако значимая корреляция между размерами тела молоди и размерами стай отсутствует (Peuhkuri et al., 1997). Несмотря на то, что стайный образ жизни у молоди рыб распространен более широко, чем у взрослых, имеются виды, такие как осетровые *Acipenseridae*, щуковые *Esocidae*, бычковые *Gobiidae* и другие, которые даже на ранних этапах развития никогда не проявляют каких-либо признаков стайности.

16.2. Размерная и видовая неоднородность стай молоди

Стаи ранней молоди обладают всеми основными признаками, характеризующими стайное поведение взрослых рыб – единством ориентации особей, согласованностью двигательных реакций на различные внешние

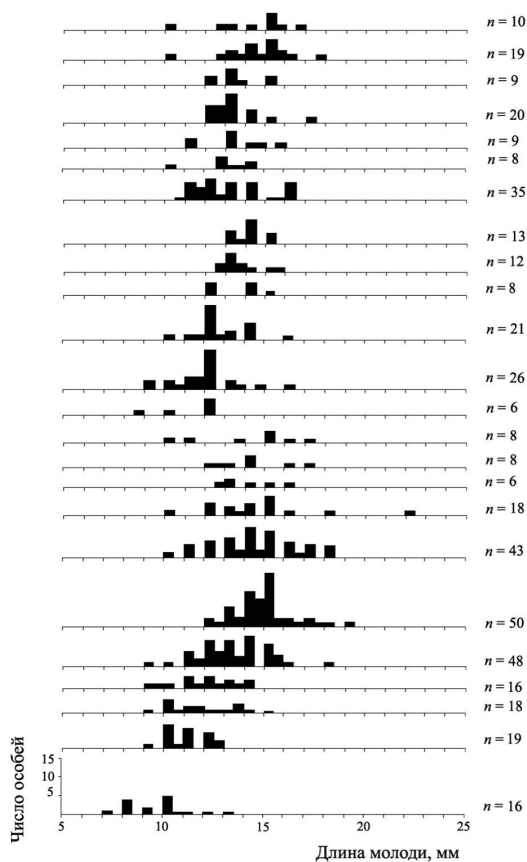


Рис. 72. Размерный состав стай молоди трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, отловленных в природе (n – число особей в стае) (Peuhkuri et al., 1997).

раздражители, отсутствием постоянных лидеров (эквипотенциальность). Вместе с тем молоди рыб присущи и некоторые свои специфические особенности, которые в стаях взрослых особей либо менее выражены, либо не проявляются. К таким особенностям относится значительно больший уровень размерной и видовой неоднородности стай, слабая способность молоди сохранять единство стаи при резких и быстрых сменах направления движения.

Стаи молоди обычно более разнородны по размеру входящих в них особей, чем стаи взрослых рыб. В отловленных в естественных водоемах стаях могут одновременно находиться личинки и мальки, различающиеся по длине тела в 2–3 раза (т.е. на 100–200%!) и относящиеся по

уровню морфологического развития к нескольким (3–5) смежным этапам развития (рис. 72). Так, в реках в стайках обыкновенного голяна одновременно находится молодь, размер тела которой лежит в диапазоне от 7–8 мм до 12–14 мм, в некоторых стайках размеры молоди могут различаться еще больше. Разновозрастные стаи отмечены у молоди байкальской желтокрылой широколобки *Cottocomephorus grewingkii* (Тугарина, 1968), кутума *Rutilus frisii kutum* (Смирнова, 1961), леща (Дмитриева, 1960). В стаях воблы одновременно могут встречаться личинки, начиная от этапа С₂ до этапа Е включительно, при этом размеры молоди в таких стайках колеблются от 8–9 до 15–16 мм (Паюсова, 1967). В стайках леща одновременно встречается молодь от 7–8 до 15–16 мм (Танасийчук, 1947), в стайках обыкновенной плотвы – от 9 до 14–15 мм (Гирса, 1973), в стайках обыкновенной верховки – от 9 до 30 мм, в стайках иссык-кульского чебака *Leuciscus schmidtii* – от 11 до 24 мм (Дислер, 1953, 1960). В таких разнокачественных по размеру особей стаях молоди обычно всегда хорошо выражена модальная группа, которая может объединять до 70–80% всех особей (рис. 73) (Гирса, 1973).

В отличие от взрослых рыб в стаях молоди часто встречаются представители не одного, а нескольких видов рыб. Сведения о разновидовых стаях молоди довольно многочисленны. Так, в стаях личинок и мальков обыкновенного голяна можно обнаружить молодь обыкновенной плотвы, ельца *Leuciscus leuciscus*, голавля *L. cephalus*, обыкновенной верховки (Соин и др., 1981), в стайках европейского горчача – молодь обыкно-

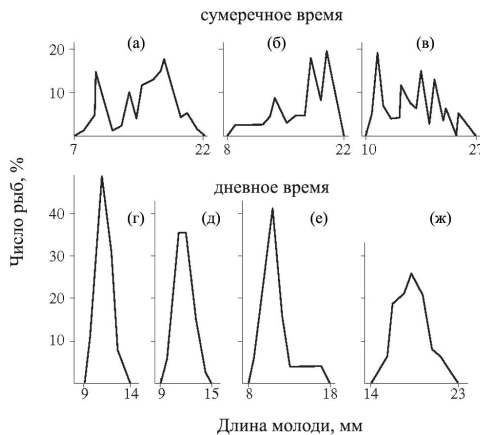


Рис. 73. Размерный состав групп (а, б, в) и стай (г, д, е, ж) молоди обыкновенной уклейки *Alburnus alburnus*, отловленных в сумеречное (ранее утро, поздний вечер) и дневное время (по Гирса, 1973).

венной уклеи, леща, обыкновенной верховки (Касумян, Пащенко, 1989). Совместные стайки часто образуют личинки леща и плотвы (Дмитриева, 1960), нельмы *Stenodus leucichthys leucichthys* и сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* (Смольянов, 1957), плотвы, леща, густеры *Blicca bjoerkna*, синца *A. ballerus*, язя *Leuciscus idus* и речного окуня (Ильина, 1968). Личинки речного окуня встречаются в стаиках плотвы (Крыжановский и др., 1953; Дислер, 1960; Дмитриева, 1967), личинки и мальки угая *Tribolodon brandtii* в стаиках молоди амурского чебака *Leuciscus waleckii* и плоскоголового жереха *Pseudaspius leptcephalus* (Никитинская, 1962). В совместных стаиках леща и воблы соотношение молоди этих двух доминирующих видов может быть близким, в небольших количествах в таких стаиках попадаются мальки язя и густеры (Танасийчук, 1947).

Молодь африканских цихловых, которую самки этих рыб вынашивают во рту, также держится неоднородными по видовому составу стаиками. В стаиках доля “чужой” молоди, относящейся к другим цихлидам двух и более видов, в среднем составляет менее 5%, но в отдельных случаях приближается к 50% (Ribbink et al., 1980). Молодь цихловых, в свою очередь, в небольшом количестве входит в состав стай косаток *Bagrus meridionalis* (McKaye, 1985; McKaye et al., 1992). Отмечается, что в составе поляризованных стай молоди тилапий *Tilapia rendalli* встречаются личинки и мальки еще 6 видов рыб, но их общее количество не превышает 10% от общей численности стаи (Uieda et al., 1989). В прибрежной зоне совместные стайки образуют близкие по размерам мальки тихоокеанской сельди и дальневосточной многопозвонковой песчанки *Ammodytes hexapterus* (Richards, 1976), горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и тихоокеанского волосозуба *Trichodon trichodon* (Bailey et al., 1983). Отмечается способность молоди коралловых видов рыб (рыбы-попугаи Scaridae) образовывать совместные стаи (Overholtzer, Motta, 2000). Ранняя молодь ронок *Haemulon sp.* объединяется в стаи с похожими на них по размеру, форме тела и поведению коралловыми мизидами (ракообразные). Такие группировки существуют не более 5 дней и распадаются из-за быстрого роста рыб, однако образуются вновь каждые 2 недели с появлением новой партии ранней молоди (McFarland, Kotchian, 1982).

Исследование состава стай молоди золотого нотемигонуса показало, что в большинстве случаев стаи включают в себя близкую по размерам молодь четырех других совместно обитающих видов рыб – поперечно-полосатого фундулюса, белого чукучана *Catostomus commersoni*, трехиглой колюшки и четырехиглой колюшки *Apeltes quadratus*. В более чем 90% случаев разнородные стаи включают в себя молодь 1–2 дополнительных

видов. Проведенные расчеты показали, что смешанные стаи образуются неслучайным образом: индекс видового разнообразия Шеннона у смешанных стай отличен от уровня этого показателя, который наблюдался бы при случайном вхождении молоди разных видов в одну и ту же стаю в соответствии с ее относительной численностью на том участке водоема, где производили лов стоек (Krause et al., 1996b). Было обнаружено существование высоко достоверной положительной связи между числом видов рыб в стае и численностью стаи, тогда как оба эти параметра не коррелировали со средними размерами тела молоди в стае (Krause et al., 1998a). Детальный анализ размерного состава стай, объединяющих в себе представителей двух разных видов – золотого нотемигонуса и поперечно-полосатого фундулуса обнаружил, что в 7 стаях из 12-ти обследованных, молодь этих двух видов статистически достоверно различается по средней длине, причем в одних стаях большими по размеру были особи доминирующего вида, а в других – представители менее многочисленного вида (Krause et al., 1996a). Это свидетельствует о том, что при формировании многовидовых стай молоди размерная ассортативность незначительна, т.е. механизмы, обеспечивающие объединение в одну стаю близких по размеру особей, функционируют, по-видимому, не столь эффективно.

Имеется ряд причин, приводящих к возникновению неоднородных по размерному и видовому составу стай молоди. Основная причина – одновременное присутствие в водоеме молоди разного возраста. Это происходит из-за того, что большинство рыб, молодь которых образует неоднородные стаи, обладает значительной продолжительностью нерестового периода. Одновременному присутствию в естественных водоемах большого количества разновозрастной молоди способствует также разнокачественность икры, выметываемой самками, отличающимися возрастом или физиологическим состоянием, неоднородностью яйцеклеток в пределах даже одной и той же порции (Перцева, 1939; Мейен, 1940; Морозов, 1951; Семенов, 1951; Лебедев, 1967; Слуцкий, 1971; Рубан, 1975; Соин и др., 1981 и многие другие). Различия в темпах индивидуального развития молоди усиливаются под воздействием многих абиотических факторов внешней среды, их резких колебаний в период эмбрионального и личиночного развития рыб (Ланге, Дмитриева, 1979). Например, при низких температурах воды вылупление эмбрионов происходит на протяжении значительно более длительного времени, чем при высоких. Быстрое расхождение в темпе роста ранней молоди и формирование разнокачественности рыб по уровню морфо-функционального развития подтверждено как наблюдениями за молодью из естественных водоемов, так и экспериментальным путем (Ильина, 1970).

Совместные стаи образует молодь только тех возрастных групп или видов, которые характеризуются значительным сходством биологии, предпочитают одни и те же биотопы и не совершают дальних перемещений. Пищевые спектры у объединяющейся в совместные стаи молоди близки или полностью совпадают (Ильина, 1968). По мере роста и развития рыб видовой состав стай становится все более однородным, прежде всего из-за расхождения молоди разных видов по питанию, предпочтению разных биотопов, локомоторным возможностям, особенностям поведения и т.п. Например, молодь желтополосой ронки *Haemulon flavolineatum* и обыкновенной ронки *H. plumeri* часто держится совместно в одних и тех же стаях, но после достижения определенной длины эти рыбы смешанных стай уже не образуют и встречаются в разных участках побережья и коралловых рифов (Ogden, Ehrlich, 1977). В прибрежной зоне тихих речных заводей совместные стаи образуют личинки шемаи *Chalcalburnus chalcoides*, рыбаца *Vimba vimba* и некоторых других рыб (афипский елец *Leuciscus aphipsi*, елец *L. leuciscus*, быстрянка *Alburnoides bipunctatus*), которые в это время питаются сходными кормами. По мере роста и развития становится все более выраженной пищевая специализация и молодь этих рыб распределяется по разным биотопам и совместных стаяк уже не формирует (Мусатова, Суханова, 1955). Ранняя молодь сига *Coregonus lavareus* и европейской ряпушки *C. albula* перестает образовывать совместные стаи после достижения длины 5 см и с этого времени встречается в водоеме на разных его участках (Лапин и др., 1978). Совпадение содержимого кишечника выявлено у молоди тихоокеанского волосозуба *Trichodon trichodon* и горбуши *Onconrhynchus gorbuscha*, часто образующих совместные стаи на каменистых участках в прибрежье у юго-восточных берегов Аляски. Молодь этих видов имеет не только сходные спектры питания, но и близкие динамические характеристики (Bailey et al., 1983). У рыб, обитающих в водоемах со стоячей или медленно текущей водой, образованию многовидовых стай способствует совпадение мест нереста (например, у карповых рыб, откладывающих икру на водную растительность). У речных рыб смешанные стаи формируются вследствие скапливания уже начавшей активно плавать, но обладающей слабыми локомоторными возможностями ранней молоди в затишных местах – в небольших омутах, плесах и заливчиках, за различными укрытиями (канями, корягами, водной растительностью).

Неоднородность стай, особенно размерно-возрастная, имеет важное адаптивное значение в жизни молоди. Чем шире размах вариационной кривой размерного состава, тем сильнее отдельные особи в стае различаются по своим морфо-функциональным характеристикам, в том числе

и по степени развития органов чувств (Дислер, 1960; Павлов, 1970, 1979; Бабурина, 1972; Сбикин, 1980; Пашенко, Касумян, 1983, 1986, 2017; Касумян, 1997, 2011; Døving, Kasumyan, 2008). Присутствующие в стае старшие по возрасту особи благодаря относительно хорошо развитым сенсорным системам раньше и с большего расстояния обнаруживают скопления кормовых организмов или замечают опасность и демонстрируют при этом хорошо выраженные поведенческие ответы. Младшая молодежь, еще не имеющая столь высокой чувствительности к биологически значимым сигналам, но уже обладающая хорошо развитыми имитационными рефлексам (Попов, 1953; Богомоллова и др., 1958; Лещева, 1968, 1974; Лещева, Жуйков, 1989), подражает поведению старшей молодежи и уходит вместе с ними от опасности или скапливается на кормовых участках. По наблюдениям, выполненным в природе, в стаях молодежи более крупные особи держатся, как правило, во главе стаи, определяя направление ее движения (Михеев, 1985). Присутствие старших по возрасту рыб резко расширяет сенсорные диапазоны стаи, позволяет молодежи успешнее находить кормовые участки или уходить от опасности.

Таким образом, стайное поведение является врожденной формой поведения. По крайней мере у большей части стайных рыб оно формируется на ранних этапах развития, почти сразу же после начала внешнего питания. Возраст перехода к стайному образу жизни не связан с уровнем стайности, характерным для взрослых особей, т.е. принадлежностью их к облигатно или факультативно стайным рыбам. У морских стайных рыб, проходящих фазу метаморфоза, стайность развивается, как правило, после завершения этого процесса. Ко времени образования стаи сенсорные системы, прежде всего, зрительная и сейсмочувствительная, а также центральная нервная система достигают уровня функционального развития, достаточного для осуществления молодежью внутривидовых контактов и обеспечения стайного плавания. Успешной реализации стайного поведения способствует быстрое развитие у молодежи мышечной системы, позволяющей поддерживать более высокую скорость плавания. Переход к стайному поведению дает возможность молодежи успешнее избегать опасность и легче находить корм, что повышает темп ее роста и уровень выживаемости. В отличие от взрослых рыб, стаи молодежи характеризуются значительно большей вариабельностью размерного и видового составов. Эта черта является важной особенностью, усиливающей сенсорные возможности всей стаи и способствующей выживанию молодежи в естественных биотопах.

17. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ

Подобно многим поведенческим реакциям, стайное поведение подвержено влиянию разнообразных внешних стимулов, меняющих внутреннее состояние рыб и их физиологический статус. Эти аспекты стайного поведения частично упоминались выше, здесь они будут рассмотрены детальнее.

17.1. Абиотические факторы

В реках наличие такого мощного внешнего стимула как **течение воды** приводит к тому, что здесь обычно можно наблюдать лишь ходовые стаи рыб с высокой поляризованностью особей. Это достигается благодаря врожденной **реореакции** рыб – ориентации на поток. Стаи кругового обзора, питающиеся и отдыхающие стаи встречаются в реках лишь в затишных местах – в заводях, омутах, у берегов среди водной растительности или за крупными камнями, корягами, т.е. там, где течение невелико или практически отсутствует. В отличие от пелагических морских рыб, образующих очень большие, многочисленные стаи, объединяющие порой сотни тысяч или миллионы особей, стаи рыб в реках и в других пресноводных водоемах, как правило, существенно меньше (Pitcher, Parrish, 1993). Исключение могут представлять рыбы, мигрирующие из моря в реки (лососевые, сельдевые и др.). От наличия течения и его скорости зависит форма стай, их численность и плотность (см. разделы 4.2 и 4.3). В прибрежье морей стайное поведение некоторых рыб меняется в связи с приливно-отливной цикликой (Гирса, Лапин, 1985; Мочек, 1987).

Влияние **освещенности** на стайные реакции рыб детально изложено в разделе 9. Выраженность стайного поведения меняется от насыщенности среды обитания рыб **зрительными ориентирами**. В оптически однородной среде молодь атлантического лосося *Salmo salar*, суматранский барбус *Barbus* (= *Puntius*) *tetrazona* и рыбы ряда других видов демонстрирует стайное поведение, тогда как в оптически неоднородной среде может происходить частичная или полная замена стайного поведения на иную стратегию поведения (рассредоточение, территориальность) (Williams, 1964; Мочек, Вальдес, 1982; Михеев, 1995, 2006).

Проявление стайности может зависеть от **температуры воды**. Отмечается, что при увеличении температуры воды стаи глазчатого горчача становятся менее плотными (Inoue et al., 1979b).

Важным внешним фактором, влияющим на зрительные возможности рыб и, как следствие, на осуществление рыбами стайного плавания, является **мутность воды** (Morinaga et al., 1988). Этот фактор, как предполагается, может иметь такое же действие, что и освещенность (Будаев, Дзержинский, 1992). В опытах на ромбовидной тетре *Hyphessobrycon anisitsi* (= *Hemigrammus caudovittatus*) выявлено, что в прозрачной воде и при высокой освещенности (200 лк) взаимодействия этих харациновых рыб носят исключительно агрессивный характер. Но при малейшем повышении мутности, создаваемой за счет растворения в воде каолина, рыбы сразу же переходят к типично стайному плаванию, увеличивают скорость плавания, полностью перестают проявлять агрессию. С дальнейшим повышением мутности возрастает синхронность стайного плавания, сокращается расстояние между соседними особями в стае. Однако излишне высокая мутность (70–100 мг/л) угнетает стайное поведение – падает двигательная активность, снижается частота и продолжительность следования за соседними особями, хотя расстояние между рыбами в стае сохраняется на прежнем уровне (Будаев, Дзержинский, 1992). С повышением мутности стайные контакты подавляются у молодого *Plecoglossus altivelis*, японского анчоуса, желтохвоста (Ohara et al., 2012). Мутность и вызванное ею ухудшение зрительных возможностей, как полагают, может служить беспокоящим или стрессовым фактором, приводящим к усилению защитной мотивации, что и обуславливает повышенную подвижность и компактность стай (Cyrus, Blader, 1987; Будаев, Дзержинский, 1992).

Гуппи в лабораторных условиях в мутной воде менее подвижны, формируют группы меньшей численности и чаще плавают поодиночке, чем в прозрачной воде (Borner et al., 2015). Однако в естественных местах обитания (реки острова Тринидад) гуппи в чистых и прозрачных водах верховий небольших рек не образуют стаи в отличие от мутных вод в среднем течении или в низовьях рек, где рыбы держатся небольшими стайками у поверхности воды (Luyten, Liley, 1985).

Предполагается, что неравноценность условий, в которых находятся рыбы в разных частях стаи, в частности, условия для дыхания – **содержание в воде кислорода**, может быть причиной высокой изменчивости внешней формы крупных ходовых стай морских рыб, а также постоянных разнонаправленных перемещений в них отдельных групп особей. Прямые измерения газового состава воды в мигрирующих стаях лобана показывают, что содержание кислорода здесь может быть почти на 30% ниже, чем вне стаи, причем чем крупнее стая, тем эта разница выражена сильнее (табл. 12) (McFarland, Moss, 1967). Авторы связывают усилив-

Таблица 12. Концентрация кислорода в воде внутри разных по размеру стай мигрирующего лобана *Mugil cephalus* и вне стай (McFarland, Moss, 1967)

Номер стай	Наибольшая длина стай, м	Концентрация кислорода, мг/л		Снижение кислорода, %
		вне стай	внутри стай	
	мелкие стай			
1	7	6.80	6.50	4.4
2	7	7.20	6.95	3.5
3	9	7.20	7.08	1.7
4	4	7.60	7.20	5.3
	средние стай			
5	18	7.12	6.36	10.7
6	15	7.70	6.90	10.4
7	30	7.40	6.85	7.4
8	30	7.00	6.50	7.2
	крупные стай			
9	150	7.30	5.20	28.8
10	75	7.70	7.00	9.1
11	240	8.00	6.70	16.3
12	300	7.60	6.00	21.0

ющуюся хаотичность движения рыб в хвостовой части стай, подъемы к поверхности и всплескивания с недостаточно благоприятными условиями для дыхания у особей, замыкающих стаю. Эксперименты, выполненные на северном анчоусе, подтвердили влияние на поведение рыб в стае не только снижения концентрации кислорода в воде, но и снижения уровня pH, происходящего из-за выдыхаемого рыбами углекислого газа. В ответ на такие изменения анчоус резко усиливает скорость плавания, но только в том случае, если эти параметры воды меняются резко. При плавных изменениях поведение рыб остается стабильным почти до летального уровня концентрации в воде кислорода и углекислого газа (Moss, McFarland, 1970). Повышение скорости плавания у рыб и частичная дезинтеграция стай **при гипоксии** подтверждены и экспериментами на атлантической сельди (Domenici et al., 2000b, 2002; Lefrancois et al., 2009). При переходе на частичное использование для дыхания атмосферного воздуха у стайных рыб наблюдается синхронность в захвате новых порций воздуха (Kramer, Graham, 1976; Lefrancois et al., 2009).

17.2. Биотические факторы

Важным фактором биологической природы, модифицирующим различные проявления стайного поведения, является **пищевая мотивация** рыб, обуславливаемая их накормленностью. Замечено, что в условиях

дефицита корма повышается двигательная активность рыб и формируются более плотные ходовые стаи (Павлов и др., 1988), что можно объяснить повышением у рыб пищевой поисковой активности (Павлов, Касумян, 1998). В неходовых стаях пищевая депривация приводит к усилению тенденции к рассредоточению рыб и уменьшению плотности стай, расстояние между особями в стаях голодающих рыб возрастает, уменьшается поляризованность особей в стае (Keenleyside, 1955; Радаков, 1972; Morgan, 1988; Barber et al., 1995), что, как предполагается, способствует более быстрому обнаружению корма и более полному использованию пищевых ресурсов (Robinson, Pitcher, 1989). Пропорционально длительности голодания у личинок северного анчоуса сокращается доля особей в стае, отвечающих на нападение хищника изменением скорости или направления движения (Folkvord, Hunter, 1991). Голодные рыбы, как это установлено для обыкновенной верховки, образуют стаю медленнее, чем сытые (Мантейфель и др., 1965а). Голодные рыбы по сравнению с сытыми чаще держатся более мелкими стаями, что, как предполагается, снижает уровень пищевой конкуренции между партнерами по стае (Van Havre, FitzGerald, 1988; Krause, 1993b). Позицию во главе стай чаще занимают более голодные особи (Krause et al., 1992; Hansen et al., 2016), что в целом приводит к их большей уязвимости, но в то же время позволяет им более интенсивно питаться (O'Connel, 1972; Eggers, 1976). Благодаря этому голодные особи довольно быстро выравниваются по уровню пищевого насыщения с другими партнерами по стае. Так, помеченная и возвращенная в родной ручей голодная (3 сут) молодь обыкновенной плотвы достоверно чаще располагалась по фронту стаи, чем молодь, не подвергшаяся пищевой депривации. Спустя два дня различия молоди по накормленности уже не были заметными (Krause, 1993а). Способность голодных особей быстрее откармливаться в стаях сытых рыб, чем в стаях голодных подтверждена экспериментами на данио рерио. Интересно, что голодные данио при выборе одной из двух предъявленных стай в большей мере стремятся объединиться с той, которая составлена из накормленных особей, чем со стаями из голодных рыб (Krause et al., 1999).

На проявление стайного поведения большое влияние оказывают условия выращивания или содержания рыб. Особи, выросшие при высокой **плотности посадки**, держатся в просторном аквариуме гораздо более компактной и поляризованной стайкой, чем особи того же возраста, помещенные в аналогичные условия, но содержавшиеся предварительно более разреженно. Эти различия двух групп подопытных рыб проявляются тем сильнее, чем длительнее выращивание их при разных условиях содержания (Coss, Burgess, 1981). Мощным стимулом, изменяющим

щим поведение рыб и делающим их отличными по ряду показателей от рыб, содержащихся в группе, является **социальная депривация**. Так, двухгодовалые обыкновенные верховки, выращенные без каких-либо контактов с другими рыбами, хотя и способны к стайному плаванию, но проявляют реакцию привлечения к особям своего вида независимо от размеров их тела, тогда как рыбы, выращенные в группе, в большей степени предпочитают объединяться с особями, размер которых близок к их собственному (Köhler, 1988). Выявлен ряд других отличий в стайном поведении, вызываемых полной социальной изоляцией молоди от конспецификов (Williams, 1976).

На важное значение навыков, приобретаемых рыбами в ходе онтогенеза, указывает также ряд других экспериментальных фактов. Показано, что молодь трехиглой колюшки проявляет стайные признаки, если она была выращена самцом, принадлежащим к так называемой лимнической группе этих рыб и не проявляет этих признаков, если заботу о молоди проявлял самец бентической группы (Kozak, Boughman, 2012). Это свидетельствует о **родительском вкладе** в формировании стайного поведения у рыб, проявляющих заботу о потомстве.

Стайное поведение рыб существенным образом меняется в **присутствии хищника**. Возникновение реальной угрозы нападения стимулирует рыб держаться ближе друг к другу и образовывать за счет этого более компактную стаю (Middlemiss et al., 2018b). Стаи рыб открытой пелагиали приобретают шаровидную форму, усиливается нервозность и скорость перемещений рыб в пределах стаи, обычно однонаправленного плавания по периметру стаи, что приводит к образованию так называемой “мельницы” (по Breder, 1959) (рис. 44, 45). У молоди рыб в присутствии хищника затруднено, задерживается или не происходит образования стаи в утренние часы (Гирса, 1973). Пелагическая молодь морских рыб, например, молодь многих ставридовых, часто использующая плавающие на поверхности океана скопления бурых водорослей или искусственного материала в качестве временного укрытия, при наличии вблизи крупного хищника держится лишь небольшими стайками. В отсутствие хищника стая молоди, находящаяся под укрытием, всегда намного крупнее (Dempster, 2005). В популяциях рыб, населяющих, свободные от хищников водоемы, стайное поведение может проявляться не столь четко, как это имеет место у рыб из водоемов с достаточно высокой численностью хищников. Например, молодь синежаберного солнечника *Lepomis macrochirus*, выращенная в прудах в присутствии большеротого окуня *Micropterus salmoides*, гораздо больше времени плавает стаями и реже формирует рыхлые группировки в затененных местах, чем молодь, не

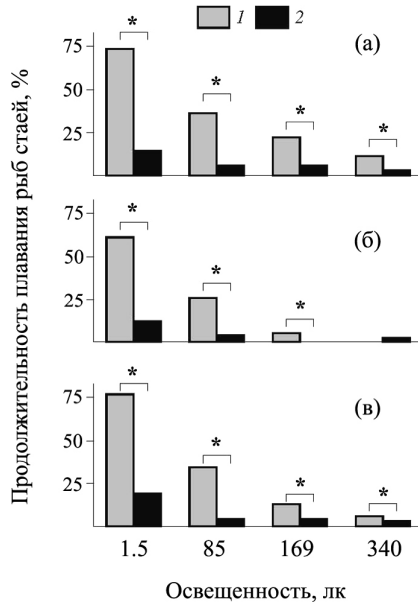


Рис. 74. Продолжительность стайного плавания молоди синезаберного солнечника *Lepomis macrochirus*, выращенной в присутствии (1) или в отсутствии (2) хищника – большеротого окуня *Micropterus salmoides*, при разных условиях эксперимента: в отсутствии хищника (а), при предъявлении модели хищника в освещенной (б) или затененной (в) зоне бассейна и при разном уровне освещенности. Достоверность различий продолжительности стайного плавания молоди сравниваемых групп: * $p \leq 0.05$ (по McCartt et al., 1997).

имевшая предварительных контактов с хищниками. Эти различия хорошо демонстрируют эксперименты, выполненные при предъявлении стае модели хищника, они проявляются при любых уровнях освещенности (рис. 74) (Seghers, 1974; Magurran, Pitcher, 1987; Magurran, 1990; Magurran, Seghers, 1990; McCartt et al., 1997). Плотность стай значительно возрастает при получении рыбами химического сигнала о присутствии хищника – феромона тревоги (Felipe et al., 2009). Но даже при испуге и уплотнении стаи каждая особь по-прежнему сохраняет вокруг себя сферическую по форме индивидуальную зону (Middlemiss et al., 2018b).

Стайный образ жизни является обязательной формой существования для многих рыб, поэтому искусственное разобщение стайных рыб друг от друга (социальная депривация) оказывает сильное воздействие не только на их поведение, но и приводит к значительным изменениям физиологического состояния. У таких рыб, как обыкновенный гольян, серебряный

карась и других, изоляция от стаи вызывает резкое усиление интенсивности метаболизма: потребление кислорода у одиночек может быть выше, чем у рыб, содержащихся в группе в более чем 1.5 раза. Объединение нескольких одиночных особей вместе в одну группу приводит к нормализации дыхания (Shlaifer, 1938; Малюкина, 1966; Parker, 1973; Lefrancois et al., 2009; Nadler et al., 2016). Это феномен, получивший название «**групповой эффект**» проявляется гораздо заметнее на свету, но не исчезает полностью и в темноте (например, у медаки *Oryzias latipes*) (Itazawa et al., 1978). В последнем случае получение информации о присутствии партнеров по стае обеспечивается, по-видимому, органами боковой линии. Усиление уровня метаболизма у стайных рыб при одиночном содержании связано с их повышенным беспокойством, переходом в стрессовое состояние (Parker, 1973; Ross, Backman, 1992; Nadler et al., 2016). Скорость плавания молоди лобана в свободном режиме, т.е. в отсутствии внешних сильных стимулов, значительно ниже в том случае, если молодь находится в стае. Плавание одиночных особей происходит не только с большей скоростью, но и сопровождается более частыми сменами направления движения (Fitzsimmons, Warburton, 1992), что, несомненно, свидетельствует о стрессовом состоянии изолированных от стаи особей. У рыб, ведущих одиночный образ жизни, групповой эффект имеет обратную направленность: демонстрация сидящим поодиночке в респирометрах морским собачкам-шан *Blennius pholis* их собственного отражения в зеркале вызывает у подопытных рыб проявление агрессивного поведения и имитацию нападения на противника, что, как следствие, приводит к увеличению потребления кислорода (Wirtz, Davenport, 1976).

Изоляция от группы и содержание поодиночке служит причиной изменений биохимических параметров кожной слизи рыб (годовики карпа *Cyprinus carpio*). Характер этих изменений свидетельствует о развитии у изолированных от группы рыб синдрома стресса (Лебедева и др., 2000). Повышенный уровень энергетического обмена и стрессовое состояние, испытываемое стайными рыбами при одиночном содержании, является основной причиной отставания их по скорости роста, тогда как контрольные «одиночки», которых выращивали при тех же режимах кормления, но с сохранением возможности поддерживать визуальный контакт с другими рыбами, растут значительно быстрее, чем рыбы, не имеющие такого контакта (Davis, Olla, 1992). У нестайных рыб при совместном выращивании многих индивидуумов наблюдается замедление роста (Brown, 1946; Wirtz, 1974; Jobling, 1985; Koebele, 1985; Jobling, Reinsnes, 1986).

Стрессовое состояние стайных рыб, вызванное изоляцией особей друг от друга, проявляется в подавлении подвижности, резком угнетении ис-

следовательской активности, в более медленной скорости адаптации к новым условиям. Например, у одиночных особей сайды привыкание к аквариумным условиям и начало потребления корма происходит в 3 раза медленнее, чем у рыб, содержащихся группой (Лещева, Жуйков, 1989). У высокостайной атлантической сельди адаптация после вылова и помещения в искусственные условия происходит тем медленнее, чем малочисленнее стайки подопытных рыб (Герасимов, 1962, 1983). Находящиеся в изоляции или в небольших группах стайные рыбы более насторожены и пугливы (Itazawa et al., 1978).

Возвращение в стаю или обеспечение зрительного контакта с ней приводит к нормализации состояния и поведения рыб. Оригинальными по методическому решению экспериментами, выполненными на звездчатой пристелле *Pristella riddlei* и европейском горчаке, продемонстрировано, что один только внешний вид конспецифичных особей, даже непитающихся, вызывает у одиночек многократное усиление потребления корма: у звездчатой пристеллы более чем в 10 раз, у горчака – почти в 2 раза. Эксперименты были выполнены таким образом, чтобы исключить влияние на питание одиночек имитационного рефлекса. Для этого зрительный контакт со стаей восстанавливали только после предварительного кормления рыб, находящихся в стае, когда они уже не проявляли каких-либо элементов пищевого поведения, что могло бы усилить пищевую активность одиночек. Как предполагается, разный эффект зрительного присутствия стаи на интенсивность питания этих двух видов рыб связана с выраженностью у них стайности (Радаков, Мочек, 1972). Чем крупнее стая, тем быстрее рыбы успокаиваются после различного рода стрессовых воздействий, например, после атаки хищника (рис. 75) (Magurran, Pitcher, 1987).

Проявление стайного поведения изменяется у рыб при **инвазии паразитами**. Особи поперечно-полосатого фундулюса, зараженные метацеркариями трематоды *Crassiphiala bulboglossa*, при плавании стаей совместно со здоровыми рыбами располагаются на большем удалении от партнеров, чаще занимают позиции по периферии стаи, где риск подвергнуться атаке хищников гораздо выше, чем в центре стаи. Зараженные рыбы больше времени проводят вне стаи, а при предъявлении модели хищника (зимородок *Megaceryle alcyon*) не проявляют того испуга, который характерен для стаи здоровых рыб и не образуют стаи такой же плотности, как здоровые особи (рис. 76) (Krause, Godin, 1994a). Все эти сдвиги в поведении повышают уязвимость пораженных паразитами особей. Сходные изменения в поведении наблюдаются и у обыкновенного гольяна, зараженного плероцеркоидными личинками цестоды *Ligula intestinalis* и

у трехиглой колюшки при поражении паразитической цестодой *Schistocephalus solidus* (Barber et al., 1995; Barber, Huntingford, 1996). При заражении паразитической микроспоридией *Glugea anomala* трехиглая колюшка чаще занимает лидирующие позиции в начале стаи, как и фундулос, инфицированный трематодой *Crassiphiala bulboglossa* (Ward et al. 2002c; Ward et al., 2005). Согласно прямым визуальным наблюдениям неполовозрелые особи луны-рыбы, пораженные эктопаразитическими копеподами *Pennella sp.*, плавают поляризованной стаей у самой поверхности воды. Несмотря на то, что рыбы способны к быстрому плаванию в вертикальном и горизонтальном направлениях (Watanabe, Sato, 2008), они не проявляют какого-либо испуга или оборонительной реакции на взрослых альбатросов *Phoebastria immutabilis* и *P. nigripes*, плавающих между ними на поверхности воды. Это может иметь отношение к проявлению своеобразных симбиотических связей между альбатросами и луной-рыбой: птицы охотно питаются копеподами, поселяющимися

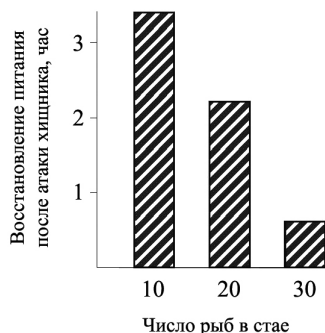


Рис. 75. Влияние численности стаи на скорость восстановления питания обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* после испуга, вызванного нападением хищника – щуки *Esox lucius* (по Magurran, Pitcher, 1987).

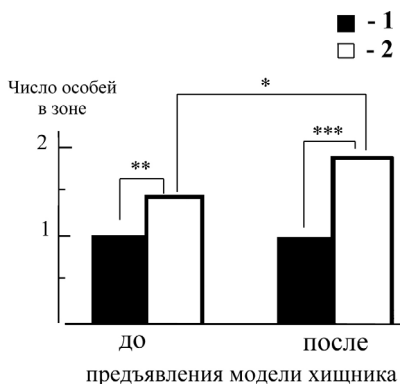


Рис. 76. Плотность стай поперечно-полосатого фундулоса *Fundulus diaphanus*, составленных из рыб, пораженных паразитической трематодой *Crassiphiala bulboglossa* (1) и из здоровых рыб (2) до и после предъявления модели хищника – зимородка *Megaceryle alcyon*. По вертикальной оси – число особей, располагающихся на расстоянии не более двух длин тела рыбы. Достоверность различий: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ (по Krause, Godin, 1994a).

у основания спинного плавника, который многие рыбы высовывают из воды, делая паразитов более доступными для альбатросов (Abe et al., 2012).

Негативным следствием стайного образа жизни может быть быстрое распространение среди рыб паразитических инвазий (Комарова, 1976), хотя этот эффект не всегда выражен (Barber et al., 2000). Интересно, что нестайные рыбы далеко не всегда имеют менее богатую паразитофауну, чем стайные (Poulin, 1991; Ranta, 1992).

17.3. Загрязняющие вещества и другие антропогенные воздействия

Степень стайной объединенности рыб снижается в присутствии токсических веществ, таких как детергенты (2.5 г/л) (Inoue et al., 1979a), органические красители (Павлов, Горин, 1985), инсектициды (Weis, Weis, 1974a, 1974b), тяжелые металлы (Webber, Haines, 2003). В то же время, находясь в стае, рыбы, по сравнению с одиночными особями, значительно сильнее проявляют реакцию избегания загрязняющих веществ и чувствительны к их более низким концентрациям (тяжелые металлы) (McNicol et al., 1996).

Присутствие в воде этилового спирта (0.25–1.0%) приводит к увеличению расстояния между особями в стае и делает ее более рыхлой, у рыб (данио рерио) снижается стремление к объединению с себе подобными особями (Gerlai et al., 2000; Dlugos, Rabin, 2003; Echevarria et al., 2011). Интересно, что не все породы данио рерио в равной мере подвержены действию этилового спирта и различия по этому показателю между ними могут быть довольно сильными (Dlugos, Rabin, 2003). Действие этого вещества имеет отсроченный по времени эффект – спустя 6–7 мес после кратковременной экспозиции эмбрионов данио рерио (24 ч после оплодотворения) в воде с алкоголем у молоди выявляются такие же по характеру изменения в стайном поведении, что и после острого воздействия (Fernandes, Gerlai, 2009). Отмечается, что под действием этилового спирта нарушается поляризованность стаи и снижается скорость плавания рыб (Miller et al., 2013). Сходным эффектом обладает никотин (Miller et al., 2013). Увеличение расстояния между особями в группе (поперечно-полосатый фундулос) происходит также под действием широко распространенного поверхностно-активного вещества 4-нонилфенола (Ward et al., 2008). Стайное поведение изменяется и под действием других загрязняющих веществ – бутилбензинфталата и полихлорированных бифенилов (Wibe et al., 2002; Nakayama et al., 2005). Пребывание в воде, загрязнен-

ной некоторыми токсикантами, например, солями меди или ртути, различными инсектицидами, может приводить к гиперактивности рыб, косвенно влияющей на стайную объединенность, или на внутрискотайные контакты (Weis, Weis, 1974a, 1974b; Kotles, 1985; Osokov, Weis, 1996; Webber, Haines, 2003).

Шумы, создаваемые приближающимися рыбопромысловыми и другими судами, стимулируют стаю опускаться на глубину, особенно если она расположена близко к поверхности воды (Gerlotto, Fréon, 1992). При приближении судов стаи не только уходят в более глубокие слои, но и стремятся уйти в сторону (Vabø et al., 2002; Handegard et al., 2003). У тунцов в ответ на шум судна отмечается увеличение внутрискотайных дистанций и появление особей, далеко выходящих за пределы стаи (Sara et al., 2007).

Материал этого и предыдущих разделов показывает, что, несмотря на врожденность, скотайное поведение, как и многие другие генетически закрепленные формы поведения, подвержено влиянию внешних факторов, прямо или косвенно изменяющих состояние рыб. Из факторов абиотической природы наиболее сильное воздействие оказывает те, которые определяют возможность зрительной оценки рыбами окружающей обстановки и функционирования зрения – сенсорной основы скотайного поведения. К таким факторам относится освещенность и сходная с ней по влиянию мутность воды. Важной является также насыщенность среды обитания рыб зрительными ориентирами. Гораздо менее выражено воздействие таких важнейших для рыб абиотических факторов как температура и газовый состав воды (содержание кислорода), о влиянии солености воды на скотайное поведение сведения отсутствуют. Среди биотических факторов значительное модифицирующее влияние на скотайное поведение оказывают пищевая и защитная мотивации рыб, скотайные взаимоотношения подвержены также влиянию индивидуального социального опыта особи и состояния, обуславливаемого паразитическими инвазиями. Способность рыб проявлять скотайное поведение снижается в присутствии практически всех изученных загрязняющих веществ.

18. КОНТИНУАЛЬНОСТЬ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Приведенные выше многочисленные примеры показывают насколько по-разному может проявляться стайное поведение у рыб. Это может быть: типичная ходовая стая со строго единой ориентацией особей, глобулярная стая, которую отличает высокая степень согласованности и скоординированности движения каждой рыбы, стая, временно разделяющаяся на две для совершения защитного ф-маневра, питающаяся стая, фактически представляющая собой внешне дезинтегрированную группу рыб. Эти и другие состояния или формы можно легко увидеть в течение короткого времени, наблюдая за одной и той же стаей. Можно заметить насколько быстро и легко конкретная стая из ходовой становится стаей кругового обзора или глобулярной, а из питающейся или отдыхающей принимает ходовую форму, или как рыбы, почти мгновенно, при возникновении угрозы или при сильном испуге после хаотичного и разнонаправленного броска вновь объединяются в компактную единую стаю. Беспрерывно сменяющие друг друга формы не случайны, они соответствуют возникающим новым ситуациям и обстановке, связанным не с возрастом рыб, сезонными изменениями и миграциями, а в первую очередь с переходом рыб в новые условия существования – со сменой биотопа, появлением опасности, пищи, другой стаи или других рыб и т.п. Эти переходы происходят быстро, обычно в течение нескольких секунд, совершаются постоянно и многократно в течение всего светлого времени суток, когда достаточная освещенность позволяет рыбам поддерживать стайные контакты и проявлять весь спектр стайных реакций.

Многообразные по структуре и предназначению и взаимно обратимые формы проявления стайности в своей основе генетически закреплены, хотя накапливаемый рыбами индивидуальный опыт безусловно сказывается на их проявлении. Спектр возможных форм стайного поведения является видовой характеристикой или свойством, присущим группе экологически близких видов. Трудно ожидать, что, например, придонные рыбы, такие, как султанки, перемещающиеся стаями, будут способны образовывать глобулярную стаю. Все стайные рыбы обладают способностью проявлять определенный набор присущих им форм стайного поведения, легко сменяющих друг друга в самой разной последовательности, но всегда соответствующих ситуации, возрасту и состоянию рыб. Беспрерывный ряд сменяющих друг друга форм представляет собой континуум стайного поведения. Понятие континуума как нельзя точно отражает суть явления, реально происходящего и в экспериментальных бассейнах, и в природе. Именно это понятие точно охватывает череду на-

блюдаемых изменений стайного плавания рыб, тогда как выделяемые формы стаи имеют чаще условный характер из-за большого разнообразия их вариантов и переходных состояний и не всегда ясных границ между ними.

Понятие континуума стайного поведения хотя бы частично решает извечную терминологическую дилемму разделения понятий стая (school) и скопление (shoal), поскольку позволяет уверенно трактовать временное рассредоточение стаи не как переход стайных рыб в нестайное состояние и образование скопления, а как пребывание их в одной из форм стайности, которая в любой момент может быстро смениться другой формой. Именно такие переходы постоянно демонстрируют стайные рыбы. В отличие от рассредоточенной стаи, истинные скопления рыб многообразием форм не обладают, рыбы в таких скоплениях дезинтегрированы постоянно и, как следствие, не проявляют континуальность поведения.

В континууме стайного поведения разные формы могут быть представлены по-разному у разных групп рыб. В проявлении стайности у облигатно стайных рыб доминируют формы, которые характеризуются высокой согласованностью и взаимной скоординированностью плавания рыб в стае и их единой реакцией на внешние воздействия. У факультативно стайных рыб соотношение форм в большей мере сдвинуто в сторону временного группового или независимого индивидуального пребывания, такой тип поведения занимает у этих рыб более заметную часть в суточном бюджете времени. Это положение хорошо иллюстрирует поведение многих рыб коралловых рифов и других рыб побережья, которые могут легко переходить от стайного плавания к парному, одиночному или даже к территориальному поведению, причем не только на короткое время, но и на более длительный срок, например, на время размножения или в связи с изменениями трофической ситуации или пресса хищников. Преобладающее по времени проявление иного социального поведения, чем стайное, не исключает, однако, способности этих рыб демонстрировать типично стайное поведение, что оправдывает рассмотрение в этой книге материалов, полученных в том числе именно на таких рыбах (гуппи, золотая рыбка, скалярии, колюшки и др.).

Основываясь на парадигме континуальности следует ли трактовать распад стаи с наступлением темного времени суток как переход рассредоточившихся стайных рыб в новую форму стайного поведения? Иными словами – охватывает ли континуум стайных форм поведение рыб в течение полных суток или только ту их часть, когда освещенность достаточна для поддержания рыбами стайных контактов? Поскольку прямые наблюдения за рассредоточением, поведением и реакциями стайных рыб

в ночные часы практически отсутствуют, однозначный ответ на этот вопрос пока невозможен. По-видимому, на настоящий момент допустимо двоякое трактование. Поскольку стайные рыбы ночью не перестают быть по своей внутренней природе стайными, их рассредоточение на ночь можно отнести к особой форме стайности (*sensu lato*). Однако, очевидно, что в темноте в отсутствии зрительных контактов стайные рыбы не способны к каким-либо стайным проявлениям, а их поведение в это время суток независимо от присутствия или отсутствия рядом других рыб. Поэтому в узком смысле (*sensu stricta*) поведение рыб в темноте не может быть отнесено к стайному поведению. Стайные рыбы в темноте не только рассредоточены и независимы друг от друга, но и не способны, судя по всему, даже к кратковременному объединению, например, в ответ на воздействие как-либо неожиданных или мощных внешних стимулов, т.е. ведут себя как типично нестайные рыбы.

Стайное поведение, в свою очередь, органически входит в спектр возможных социальных проявлений, характерных для того или иного вида рыб, которые также постоянно и обратимо сменяют друг друга и образуют непрерывный ряд переходов – континуум социального поведения (Мочек, 1987). Социальное поведение в целом, как и входящее в него стайное, весьма лабильно и имеет у рыб широкий диапазон различных модификаций. Одним из основных факторов, определяющих преобладающий тип социальной организации, являются условия местообитания – при их изменении наблюдается универсальная для большинства рыб направленность модификаций социальной организации. В частности, по мере отрыва от субстрата и уменьшения физической расчлененности (структурированности) пространства происходит закономерное усиление социализации рыб вплоть до образования эквипотенциальных стай в пелагиали. Напротив, у дна, в биотопах с расчлененным рельефом, развивается стереотип индивидуального поведения вплоть до строгой территориальности, например, у многих рыб коралловых рифов (Мочек, 1987).

19. ЭВОЛЮЦИЯ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Основной движущей силой, приведшей к возникновению стайного поведения и дальнейшему его эволюционному развитию, следует считать повышенную защищенность и выживаемость рыб. Косвенно, к таким же выводам приходят и по результатам экспериментальных исследований (Ioannou et al., 2012; Demšar et al., 2016). Переход к стайности способствовал не только снижению уязвимости рыб от хищников, но и приобретению стайными рыбами многих других жизненно важных преимуществ, имеющих отношение к питанию, размножению, миграциями. Стайный образ жизни позволил рыбам существовать и успешно конкурировать с другими видами. Именно те рыбы, для которых стайность является облигатной формой поведения, формируют мегапопуляции, имеющие огромную численность и биомассу, и служат основными объектами промысла. Среди таких рыб сельдевые, тресковые, скумбриевые, тунцовые, кефалевые и многие другие.

К настоящему времени четкие представления об эволюции стайного поведения рыб еще не сложились, что обусловлено сложностью поиска прямых документальных свидетельств истории развития поведенческих признаков (Lorenz, 1966). Анализ особенностей поведения представителей различных крупных таксономических групп нынеживущих хордовых животных (Chordata) показывает, что виды, для которых характерно стайное поведение, отсутствуют среди оболочников (Urochordata), головохордовых (Cephalochordata) и многих групп черепных животных (Craniata): у миксин (Mixini), миног (Petromyzontida), объединяемых в надкласс бесчелюстных (Agnata) и, по-видимому, у хрящевых рыб (Chondrichthyes), принадлежащих к челюстноротым (Gnatostomata) (рис. 77). Известно, что многие из акул и скатов (Elasmobranchii) близки к типично стайным рыбам по образу жизни (обитание в пелагиали) и обладают хорошо развитым зрением – сенсорной системой, являющейся ключевой в обеспечении стайного поведения. Некоторые из акул и скатов периодически могут формировать скопления, внешне похожие на поляризованные стаи рыб. Такие скопления со строгой ориентацией особей отмечены, в частности, для самок бронзовой молот-рыбы до или во время размножения (Klimley, 1985). Однако расстояние между молот-рыбами в скоплениях больше, чем в типичных стаях, выше размерная вариативность рыб, а между отдельными особями часто происходят совершенно несвойственные для стайных рыб агрессивные взаимодействия, что не позволяет считать эти объединения настоящими стаями. Большие прибрежные скопления, в пределах которых встречаются небольшие по-

ляризованные группы, образует во время миграций или при откорме чернопережая акула *Carcharinus limbatus*. Пребывание в скоплениях используется этими рыбами для отдыха, питания и временной защиты от более крупных акул, избегающих заходить в прибрежье (Heupel, Simpfendorfer, 2005; Kajiura, Tellman, 2016). Формирование скоплений характерно и для других видов акул, включая таких крупных, как гигантская акула *Cetorhinus maximus* и китовая акула *Rhyncodon typus* (Taylor, 1996; Sims et al., 2000; Heyman et al., 2001; Wilson, 2004; de la Parra Venegas et al., 2011; Jacoby et al., 2012; Crowe et al., 2018). Отмечается, что агрегации этих рыб удается наблюдать не часто, в большинстве случаев встречаются одиночные особи. В агрегациях акулы довольно медленно перемещаются и могут располагаться в «шахматном» порядке, напоминая типичную стаю, могут занимать случайное положение или следовать друг за другом по кругу. Чаше их обнаруживают в определенные сезоны года в местах с предпочитаемой температурой воды и повышенной концентрацией кормового планктона, поэтому такие агрегации рассматривают как пищевые скопления. Но не исключается также возможность социальных контактов между особями, в том числе проявление поведения, связанного с репродуктивными отношениями (Sims et al., 2000). Рот, широко раскрываемый этими акулами-планктофагами в момент процеживания воды, повышает гидродинамическое сопротивление и снижает скорость плавания почти на 25% (Sims, 2000). Высказывается предположение, основанное на физических закономерностях, что при совместном плавании такие крупные животные получают энергетические преимущества (Fish et al., 2013).

Перемещение крупными многотысячными скоплениями, часто называемыми стаями или агрегациями, характерно для скатов-орляков (Myliobatidae), особенно для представителей рода *Rhinoptera*. В Чесапикском заливе, в прибрежных водах Мексиканского залива и у берегов Флориды крупные агрегации восточно-американского бычерыла *Rhinoptera bonasus*, объединяющие сотни и тысячи этих довольно крупных рыб, обычны весной и осенью, когда они совершают сезонные миграции. Направление движения скатов в агрегации совпадает, однако особи не всегда строго поляризованы (Blaylock, 1989; Rogers, 1990). Прослеживание за перемещениями меченых скатов показывает, что их двигательная активность одинакова в дневное и ночное время суток (Collins, 2007). На фотографиях, сделанных с самолета, в движущихся агрегациях бычерыла заметно отсутствие характерного для стай костистых рыб «шахматного» расположения особей, плотность в агрегациях неравномерная, в них видны разреженные зоны и участки с увеличенным диапа-

зоном распределения рыб по глубине. Учитывая невысокую прозрачность воды, зрительный контроль и взаимная координация бычерылов в таких агрегациях может быть трудно осуществимой. Нельзя исключать, однако, что такие функции обеспечивает хорошо развитая у всех хрящевых рыб система ампулярных электрорецепторов. Наблюдения за поведением этих рыб немногочисленны, строгие научные факты отсутствуют – все это не позволяет считать агрегации бычерылов истинными стаями, для такого утверждения необходимы специальные исследования.

Отсутствуют стайные виды и среди слитночерепных, или цельноголовых, рыб (Holocephali). Нет их и среди древних групп костных рыб (Osteichthyes) – у относящихся к классу лопастеперых (Sarcopterygii) кистеперых (Crossopterygii) и двоякодышащих (Dipnoi), и у примитивных представителей класса лучеперых (Actinopterygii) – хрящевых ганоидов (Chondrostei), многоперых (Cladistia), амиеобразных (Amiiformes), панцирничкообразных (Lepisosteiformes). Однако среди костистых (Teleostei) – эволюционно наиболее молодой группы лучеперых рыб, типично стайные виды составляют уже значительную долю (по некоторым оценкам – до 25%, Shaw, 1978). Стайные виды присутствуют даже среди самых примитивных надотрядов костистых рыб, таких как Osteoglossomorpha, Elopomorpha, Clupeomorpha и Ostariophysii (подотделы по Нельсону, 2009). Это дает основание утверждать, что в ходе эволюции стайный образ жизни, как форма социального поведения, возникает и получает значительное распространение начиная с костистых рыб – Teleostei (рис. 77). Время возникновения Teleostei по существующим представлениям соответствует среднему и позднему триасу (ранний мезозой), т.е. примерно 200–220 млн. лет назад (Lauder, Liem, 1983; Patterson, 1993; Arratia, 2004).

Некоторые исследователи предполагают наличие связи между возникновением стайного поведения и освоением древними рыбами вначале литоральной зоны, а затем и открытой пелагиали (Eibl-Eibesfeldt, 1962). Отсутствие в открытой водной толще убежищ и каких-либо ориентиров, позволяющих рыбам координировать свои движения, скрываться от врагов и пережидать опасность, и привело, по-видимому, к возникновению стайности как одного из важнейших приспособлений, направленных прежде всего на защиту от хищников. Экспериментальным путем показано, что в искусственно созданной обстановке, когда отсутствуют какие-либо зрительные ориентиры (что может рассматриваться в качестве аналога пелагиали), рыбы с так называемой факультативной социальной стратегией, т.е. способные быстро изменять форму социальных отношений в ответ на изменения внешних условий, переходят к стайному поведению. Объединяясь в стаю, эти рыбы как бы преобразуют оптически однород-

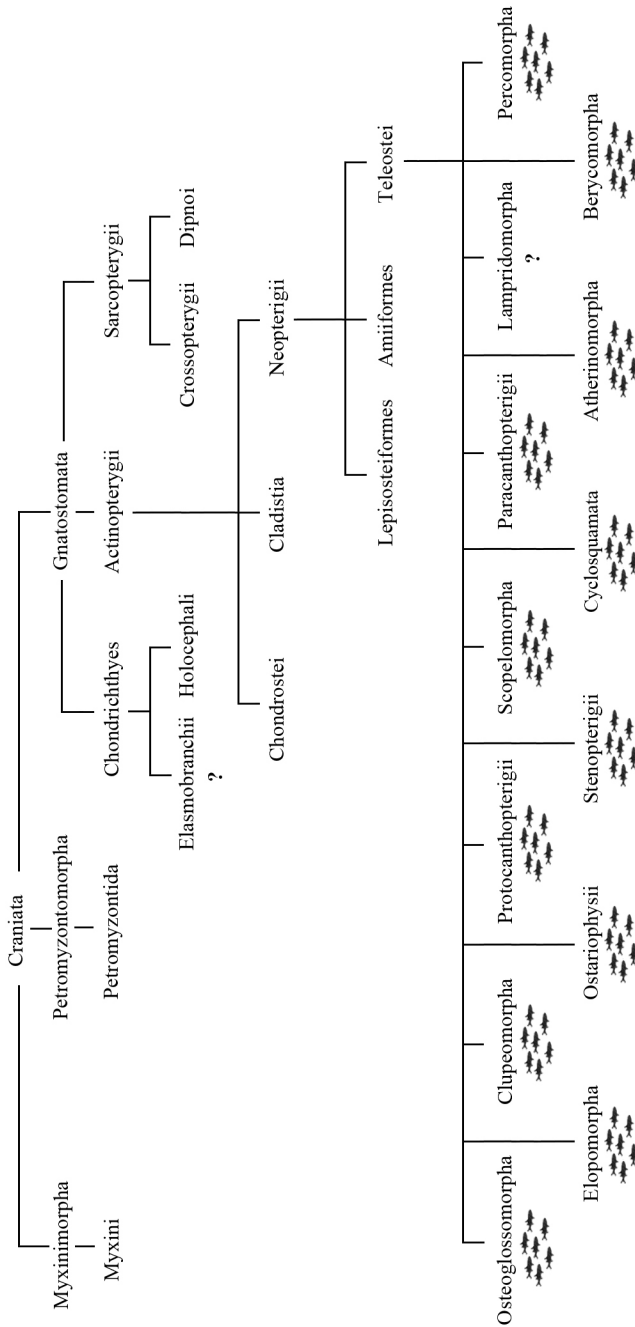


Рис. 77. Иерархическая классификация основных групп рыб (по Нельсону, 2009) и эволюционное возникновение стабильности (отмечены группы, в которых имеются стабильные виды).

ную среду в структурированную, оптически гетерогенную, в которой сами рыбы выполняют функцию зрительных элементов и пространственных ориентиров для партнеров по стае (Павлов, 1970; Михеев, 1995). Мысль о том, что, осваивая пелагиаль, рыбы стремились сохранить ориентиры и, покинув побережье, стали в качестве таковых использовать своих соседей по группе, высказывалась и ранее (Breder, 1959). Предполагается также, что стайность у рыб возникла благодаря появлению боковой линии, которая облегчает точный контроль расположения ближайших партнеров по стае и осуществление быстрых, хорошо согласованных маневров (Larsson, 2009, 2012) – сенсорной системы, облегчающей точный контроль расположения ближайших партнеров по стае и позволяющей совершать рыбам быстрые и хорошо согласованные маневры. Следует, однако, отметить, что боковая линия присутствует уже у таких древних групп позвоночных как бесчелюстные, в том числе у гетеростраков (Heterostraci), телодонтов (Telodonti) и остеостраков (Osteostraci), возникших в конце кембрийского периода (около 488 млн. лет назад) и вымерших в конце девонского периода (около 359 млн. лет назад) (Новицкая, 2015), т.е. задолго до появления первых стайных костистых рыб. Столь большой, даже по историческим меркам, разрыв между временем появления сенсорной системы, якобы послужившей причиной возникновения стайности и появлением первых костистых рыб, делает это предположение мало реальным. Это предположение не подтверждается результатами экспериментов и наблюдений, показывающих неспособность рыб с интактной боковой линией к стайному плаванию в темноте (Faucher et al., 2010) или примерами облигатно-стайных рыб, не обладающих туловищными каналами боковой линии (Clupeidae) (Popper, Platt, 1993).

Анализируя стайность у костистых рыб (Teleostei) можно видеть, что стайные виды представлены как в относительно давно возникших (древних) таксонах этой группы, таких как, например, сельдеобразные Clupeiformes, лососеобразные Salmoniformes, карпообразные Cypriniformes, так и среди эволюционно более молодых окунеобразных Perciformes или колюшкообразных Gasterosteiformes и др. У многочисленных и крайне разнообразных по своей биологии костистых рыб, стайное поведение в большей мере коррелирует с особенностями образа жизни рыб, их экологией, нежели с происхождением. Большинство стайных видов являются пелагическими рыбами, населяющими приповерхностные хорошо освещенные слои воды, слабо структурированные биотопы (Радаков, 1972; Pitcher, Parrish, 1993; Pavlov, Kasumyan, 2000).

Среди стайных видов отсутствуют рыбы, проявляющие территориальность, многие из них совершают протяженные миграции. В то же время,

даже близкородственные виды, принадлежащие к одному семейству, могут сильно различаться по своему поведению. Так, среди помацентровых рыб, населяющих коралловые рифы, можно легко найти примеры тех, кто ведет территориальный образ жизни и охраняет свой участок от любых вторженцев, особенно от представителей своего вида (темный неоглифидодон *Neoglyphidodon melas*, плектоглифидодон *Plectoglyphidodon lacrimatus*), тех, кто относится к типично стайным видам (абудефдуфы *Abudefduf vaigiensis* и *A. abdominalis*) и тех, кто занимает промежуточное положение между ними (абудефдф *Abudefduf sexfasciatus*) (Myers, 1991; Allen, Erdmann, 2012, цит. по Froese, Pauly, 2018). Это позволяет полагать, что стайность возникнув у ранних костистых рыб, могла затем исчезать и вновь возникать в разных группах независимо от их эволюционного возраста или филогенетических связей. Возникновение стайности определяется прежде всего образом жизни костистых рыб. Аналогичная ситуация – связь с образом жизни животных, наблюдается и при эволюционном возникновении и преобразовании различных физиологических функций (Hochachka, Somero, 1973). Это отличает поведенческие и физиологические адаптации от многих структурных (морфологических) приспособлений, возникающих в ходе эволюции.

Эволюционно приобретенная стайность может в дальнейшем преобразовываться в другие типы поведения. В этом отношении интересны результаты сопоставления филогении и особенностей поведения у разных рыб монофилетического надсемейства EcheNeoidea (подотряд Percoidae), в которое входят в том числе типично стайные корифены Coriphaenidae и более специализированные представители семейств Rachycentridae (кобии) и EcheNeidae (рыбы-прилипалы). Выяснилось, что, сопоставляя эти виды рыб, их можно последовательно расположить в ряд от типично стайных пелагических, таких как Carangidae (ставридовые), к стайным корифенам, но тяготеющим к плавающим на поверхности океана различным предметам или скоплениям водорослей, и далее к кобиям, часто сопровождающим стаи других крупных океанических рыб, и к рыбам-прилипалам, вначале к тем, кто приобрел способность прикрепляться к различным плавающим в воде предметам (длинная ремора *Phtheichthys lineatus*), а затем к прикрепляющимся к рыбам и другим животным, но не проявляющим какой-либо специализации в выборе хозяина (полосатая рыба-прилипало *Echeneis naucrates*, *npulunalo* *E. neucratoides*). В дальнейшем эволюция происходит в направлении все более и более выраженной специализации рыб-прилипал (короткоперая рыба-прилипало *Remora brachyptera*) вплоть до возникновения видов со строгой избирательностью хозяев (*Remora australis*, обыкновенная рыба-прилипало *Remora*

remora, *R. osteochir* и *R. albescens*) (O'Toole, 2002). В онтогенезе этих рыб повторяется их эволюционный путь (Nakajima et al., 1987).

Стайный образ жизни, как уже отмечалось, является одной из форм социального поведения. Согласно классификации социальных структур, предложенной Конрадом Лоренцом (Lorenz, 1966), **стаи рыб могут быть отнесены к анонимным сообществам открытого типа**, в которых вхождение новых членов происходит свободно и не встречает какой-либо агрессии со стороны резидентов. Анонимная стая, как полагает Лоренц, «безусловно, появилась в процессе эволюции гораздо раньше личных связей. Поэтому, чтобы избежать недоразумений, я хочу сразу предупредить о том, что анонимное стаеобразование и личная дружба исключают друг друга, потому что последняя — как это ни странно — всегда связана с агрессивным поведением. Мы не знаем ни одного живого существа, которое способно на личную дружбу и при этом лишено агрессивности. Особенно впечатляющей является эта связь у тех животных, которые становятся агрессивными лишь на период размножения, а в остальное время утрачивают агрессивность и образуют анонимные стаи.» (Лоренц, 1994, стр. 153). Несомненно, что эквипотенциальную стаю рыб, как частный случай анонимных сообществ, также следует рассматривать в качестве исходной, первичной формы социального поведения, в которой контакты между особями, входящими в одну и ту же группировку, крайне просты и направлены, по существу, лишь на синхронизацию и скоординированность двигательной активности и поддержание групповой объединенности в течение весьма ограниченного времени (минуты, часы). **Внутристая связи не только кратковременны, но и не персонифицированы**, что позволяет рыбам легко и быстро менять свое положение в стае, разделяться на самостоятельные стаи или объединяться с другими стаями, т.е. постоянно менять партнеров по стае, причем не только ближайших, но при этом продолжать неизменно находиться в стае, хотя и в иной и постоянно меняющейся по составу.

Обезличенность, неперсонифицированность отношений характерна не только для стайных видов, но и для асоциальных рыб, живущих вне всяких контактов с конспецификами, если исключить контакты, связанные с репродукцией или отношениями хищник-жертва. Примером таких рыб могут быть современные осетровые – представители древней группы хрящевых ганоидов (*Chondrostei*). Вполне возможно, что далекие предковые формы стайных рыб вели похожий образ жизни, но затем, чтобы снизить влияние хищников, они стали объединяться в **прото-стаи**, что делало рыб трудно обнаруживаемыми для хищников. Рыбы в прото-стаях уже проявляли аттрактивную реакцию по отношению к другим рыбам,

но еще не были способны демонстрировать хорошо согласованные двигательные ответы, состав прото-стай скорее всего оставался неоднородным. Появление хищников, обладающих более развитыми сенсорными возможностями, более быстроходных или крупных, способных находить агрегированных жертв, преследовать их и охотиться привело к дальнейшим эволюционным преобразованиям в поведении пелагических рыб-жертв. Прото-стаи стали приобретать новые типично стайные (эмерджентные) качества и постепенно преобразовываться в типичные стаи, характеризующиеся взаимной ориентацией и высокой скоординированностью движений рыб при перемещении и при реакциях на опасность, проявляющие согласованное стайное маневрирование, образующие глобулярные стаи, стаи кругового обзора и все другие формы стайного поведения.

Согласованность и эффективность действий неизбежно требовало объединения в стаи все более и более унифицированных по экстерьеру, физическим способностям и мотивационному состоянию особей, усиления подражательных рефлексов, подавления склонности к индивидуальности в поведении, вычлняющей рыб из общей массы или побуждающей их удаляться от стаи, что резко повышает вероятность их гибели. Совершенствование защитных стайных адаптаций привело, по-видимому, к развитию у хищников контр-адаптаций, таких, например, как способность к коллективной охоте на стаи рыб, к согласованным действиям, ограничивающих возможности стаи для маневрирования. Важно подчеркнуть, что стайная тактика охоты на стайных жертв известна для небольшого числа видов рыб, большинство которых принадлежит к эволюционно молодым группам – Scombridae, Istiophoridae, Carangidae, Percidae и др. (Pavlov, Kasumyan, 2000). Коллективная защитная атака рыб-жертв на хищника, известная для многих высших позвоночных – млекопитающих и птиц, у стайных и других рыб не выявлена (Мантейфель, 1987).

В целом, предложенный эволюционный сценарий возникновения и развития стайности выглядит вполне правдоподобным (рис. 78). Он мог привести к постепенному совершенствованию стайного поведения до его максимального уровня, характерного для пелагических рыб, таких как сельди, макрели, анчоусы, сардины и многие другие. В эволюции стайности можно выделить несколько этапов. Исходным был этап, когда ушедшие из прибрежья в открытую пелагиаль древние рыбы все еще продолжали проявлять безразличие или избегание по отношению к друг к другу. На следующем этапе эта реакция начинала постепенно замещаться реакцией предпочтения, позволявшей рыбам, скорее всего разного вида и размеров, объединяться в примитивные прото-стаи. Такое объединение повышало выживаемость агрегированных особей, что обеспечивало эво-

люционный отбор и закрепление данного поведенческого признака. Необходимость уходить от атак более быстрых и сенсорно вооруженных хищников привело к приобретению и закреплению у рыб-жертв навыков плавать поляризованной стаей, совершать совместные хорошо скоординированные и согласованные двигательные реакции. К этому этапу совершается переход от прото-стаи к первичной стае, особи в которой еще могут отличаться друг от друга фенотипически. Дальнейшее повышение эффективности основной функции стаи – защиты от хищников, усиливало механизмы, усиливающие ассортативность при объединении рыб в стаи, способствующие образованию моновидовых и однородных по размеру и иным параметрам рыб стай. Этот этап эволюции стайности привел к появлению истинных стай, характеризующихся эквипотенциальностью входящих в них рыб, способных успешно противостоять многим хищникам благодаря хорошо развитым защитным стайным реакциям и получающих за счет стайного плавания гидродинамические и многие другие преимущества (рис. 78).

Такой же путь от полной асоциальности к типичной стайности стайные рыбы проходят в своем раннем онтогенезе. Это хорошо иллюстрируют детальные описания морфологии, образа жизни и поведения ранней молоди рыб, которые можно найти во многих публикациях прошлых лет (Крыжановский и др., 1951, 1953; Васнецов и др., 1957; Смирнова, 1957а, 1957б, 1961; Дмитриева, 1960; Ланге, 1960а, 1960б; Дислер, 1960; Ильина, 1968; Соин и др., 1981). Эмбрионы многих видов карповых рыб сразу после вылупления держатся разрозненно, часто в укрытиях на грунте или прикрепившись к листьям водных растений. Переходя к свободному плаванию и к питанию внешним кормом, но имея еще не резорбированный желточный мешок, молодь этих рыб образует характерные скопления, получившие название «облачко». В таких скоплениях молодь ориентирована хаотично, в границах скопления располагается на разных глубинах и при испуге ведет себя разрозненно. Но уже вскоре личинки приобретают способность образовывать поляризованные плоские стаи и согласованно реагировать на пугающие стимулы. У молоди, живущей в реках, этот переход происходит раньше, чем у населяющей водоемы со стоячей или слабо текущей водой. Однако, как отмечается во многих публикациях, стаи молоди рыб обычно более разнокачественные по составу. В них могут присутствовать особи, различающиеся между собой по размерам в 2–3 раза и принадлежащие не к одному, а нескольким видам. Стаи молоди менее устойчивы и легко могут распадаться на несколько стай при быстром маневрировании в связи с опасностью. По мере роста молоди стаи становятся все более унифицированными по сво-

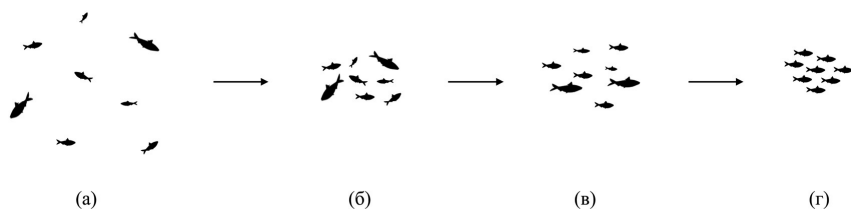


Рис. 78. Схема возможного эволюционного пути возникновения стайности у рыб: (а) – дисперсное распределение, индифферентное отношение рыб друг к другу, отсутствие социальности; (б) – прото-стая, взаимное привлечение рыб друг к другу; (в) – неоднородная по составу стая, проявление рыбами согласованных реакций; (г) – стая эквипотенциальных особей, высокая согласованность и скоординированность реакций.

ему составу и способными лучше сохранять единство при перемещениях (Pavlov, Kasumyan, 2000). Эти онтогенетические трансформации поведения близки к той последовательности преобразований, которые, как полагаем, привели к эволюционному появлению стайности у рыб. Сходство реально наблюдаемой последовательности этапов онтогенетического формирования стайности с предполагаемым эволюционным путем возникновения стайного поведения делает высказанную гипотезу более убедительной.

Следует подчеркнуть, что персонификация особей в высоко организованных стаях рыб полностью отсутствует. Можно предположить, что персонификация и способность распознавать друг друга возникает лишь тогда, когда в силу тех или иных причин стаи или группировки рыб становятся более стабильными по составу, когда рыбы начинают находиться вместе не минуты или часы, а более длительное время. Такие причины могут возникать при освоении стайными пелагическими рыбами прибрежных или иных сложно структурированных биотопов, при переходе к кратковременной, а затем более длительной или постоянной территориальности. Индивидуальное распознавание наблюдается у стайных рыб в небольших и постоянных группах, длительно содержащихся в искусственных условиях – аквариумах, бассейнах и т.п. Персонификация партнеров приводит к возникновению иерархии, дает возможность рыбам успешно сосуществовать, упреждать внутригрупповые конфликты, различать доминантов и подчиненных особей, и даже разделять между собой общегрупповые функции. В природе в стаях сложные связи между особями фактически отсутствуют, имеется лишь ограниченный набор ответных реакций на движения ближайших партнеров, проявляющихся на уровне безусловных рефлексов, как, собственно, и сама стайность – генетичес-

ки предопределенное качество. У длительно существующих социальных группировок арсенал взаимодействий рыб значительно разнообразнее.

Сложные социальные структуры, такие как иерархические стаи (крайне редко встречающиеся у рыб), иерархические и семейные группы, гаремы, колонии, территориальные ассоциации и т.п. могли возникать в результате долговременных контактов между изначально обезличенными индивидуумами прото-стай и эквипотенциальных стай, например, в связи с нерестом, пережиданием опасности или неблагоприятных условий, концентрирования в местах откорма или зимовок. Во всех этих групповых формах имеются элементы, отсутствующие в стаях – индивидуальное или групповое распознавание, агонистические и конкурентные проявления, агрессия и др. Переходным состоянием между асоциальностью и образованием сложных социальных структур могут быть прото-стаи и стаи с доминированием. Несомненно, что в процессе эволюции социальные нестайные типы поведения вполне могли возникать раньше, чем стайность. Поэтому вполне возможен прямой эволюционный путь от асоциальности и дисперсного образа жизни к сложно организованным групповым структурам с высоко развитыми и разнообразными социальными взаимоотношениями, т.е. без прохождения через промежуточные фазы прото-стаи или эквипотенциальной стаи. Подобный эволюционный сценарий, как и параллельное развитие двух форм социального поведения – стайного и нестайного группового, вполне возможен (рис. 79).

Как подчеркивается многими этологами, социальные проявления подразумевают контакты между представителями одного и того же вида, входящими в одну локальную внутривидовую группировку

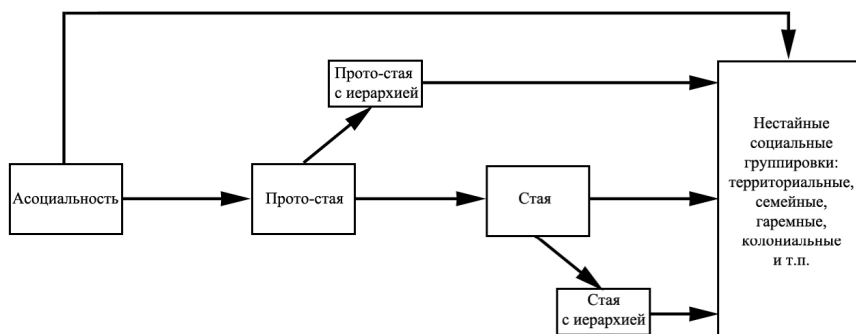


Рис. 79. Схема возможных эволюционных путей возникновения различных форм социального поведения у рыб.

(Tinbergen, 1953; Lorenz, 1966; Dimond, 1970; Manning, 1979; Панов, 1983; Мочек, 1987; Баскин, 2017). Рыбы могут образовывать стаи, неоднородные по видовому составу, но с условием значительного фенотипического сходства стайных партнеров, что принципиально отличает стайное поведение рыб от иных форм социальных взаимодействий не только рыб, но и животных других классов. В стаях рыб взаимоотношения между особями реализуются без каких-либо признаков явной видовой дискриминации. Сведения, ясно указывающие на иной, более тесный характер внутривидовых взаимоотношений между конспецификами по сравнению с контактами между стайными партнерами-гетероспецификами, отсутствуют. Это дает основание рассматривать стаи как первичную, эволюционно рано возникшую форму проявления социального поведения, но достигшую у рыб, прежде всего у морских пелагических, необычайно высокого уровня развития.

Стайность, как уже подчеркивалось выше, является врожденным свойством, часто доминирующим над другими формами поведения. Это подчеркивает сильную генетическую основу стайного поведения, его закрепленность в геноме костистых рыб. На это указывает, например, формирование при определенных условиях объединений, внешне напоминающих стаи, рыбами, для которых такая форма поведения в норме совершенно не характерна. Например, параллельное расположение и синхронные реакции проявляет молодь радужной форели *Parasalmo* (= *Oncorhynchus*) *mykiss*, кумжи *Salmo trutta* и атлантического лосося *S. salar* при высокой плотности, искусственно создаваемой в рыбоводных бассейнах. В природе молодь этих рыб ведет одиночно-территориальный образ жизни и стайное поведение не демонстрирует. Следует подчеркнуть, что оценки того, насколько поведение молоди этих рыб в неадекватных условиях сверхплотных скоплений и ограниченности доступного пространства можно считать истинно стайным поведением, отсутствуют.

Генетическая предопределенность стайного поведения обуславливает перспективность использования генетических подходов для выяснения эволюции стайности у рыб и поведения животных в целом. В последние годы получены первые значимые результаты при сопоставлении поведенческих характеристик с генетическими различиями сравниваемых видов или групп особей (Sheehan et al., 2018). Такие попытки предприняты и для изучения эволюции стайного поведения рыб (Wright et al., 2003, 2006; Wright, 2011). С этой целью, в частности проведен сравнительный молекулярно-генетический анализ морской и пресноводной форм трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, а также гибридов между ними (Greenwood et al., 2013, 2015). Ранее для этих форм было показано, что в разной мере

выраженная у них предрасположенность к составлению и способность поддерживать взаимную ориентацию в стае является наследственно закрепленной (Wark et al., 2011). Было выяснено, что эти два важных свойства, присущие стайным рыбам (предпочтение конспецификов или фенотипически сходных особей других видов и взаимная ориентация), имеют разную генетическую основу (кодируются разными участками генома) (Greenwood et al., 2013).

Еще более интересные результаты были получены при сравнительном исследовании стайного и группового поведения и степени развития зрения и боковой линии у зрячей и слепой (пещерной) форм астианакса *Astyanax fasciatus* и у их гибридов первого и второго поколений. Астианаксы зрячей формы, населяющие наземные водоемы, ведут стайный образ жизни, тогда как слепые пещерные астианаксы с полностью дегенерированным зрением держатся поодиночке и стай или групп не образуют (Parzefall, 1983; Gregson et al., 2001). Тщательные поведенческие тесты были сопряжены с молекулярно-генетическим анализом локусов, контролирующих количественные признаки у рыб этих групп и их гибридов. Особый интерес представляет обнаружение среди гибридов второго поколения отдельных индивидуумов, обладающих функционально развитым зрением. Однако, несмотря на сохранившееся зрение, эти особи не проявляли признаков стайности. Полученные результаты дали основание заключить, что отсутствие стайности у слепых пещерных астианаксов определяется не только полной дегенерацией глаз, но и генетическими изменениями в локусах количественных признаков, ответственных за передачу и обработку зрительной информации. Эти изменения, как полагают, явились результатом, скорее всего, ослабленного отбора (relaxed selection) (Kowalko et al., 2013).

Исследования, в которых молекулярно-генетический анализ сопряжен с детальным рассмотрением различных аспектов социального поведения животных, стремительно развиваются (Székely et al., 2010; Werren, 2011; LeBoeuf et al., 2013; Kronauer, Levine, 2017). Такой подход представляется весьма перспективным в получении новых сведений не только об эволюции, но и о механизмах стайного поведения.

Таким образом, **стайность как экологическое явление, впервые возникает у ранних Teleostei, строгие данные о наличии этой формы социального поведения у представителей более древних Craniata к настоящему времени отсутствуют. Эволюционный путь возникновения стайности мог проходить через несколько последовательных этапов от асоциальности к прото-стаям и затем к истинным эквипотенциальным стаям. Возникнув, стайное поведение**

ние, по-видимому исчезает и вновь возникает повторно и независимо в разных группах костистых рыб. Очевидно, что стайность не связана жестко с эволюционным возрастом или филогенетическими отношениями таксономических групп или отдельных видов Teleostei. Его возникновение обусловлено образом жизни рыб, прежде всего освоением ими пелагиали. Эволюционно приобретенная стайность могла в дальнейшем преобразовываться в другие типы социального поведения.

В целом, наши представления об эволюционных закономерностях возникновения и формирования стайного поведения и о его дальнейших преобразованиях остаются явно недостаточными и часто имеют предположительный характер. Это обусловлено крайне ограниченным фактическим материалом, который может быть использован для анализа возникновения и эволюционных преобразований стайности у рыб. Авторы отдают себе в этом отчет, как и в том, что недостаточность данных не может препятствовать попыткам рассмотрения этой проблемы и формулированию первых гипотез и предположений. Получение более точных знаний и заключений несомненно потребует многих усилий и дальнейших исследований.

20. ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ СТАЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

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

Тралы, закидные, кошельковые и ставные невода, жаберные сети и другие орудия лова представляют собой сложные, комплексные раздражители, способные влиять на поведение стайных рыб. Способность человека верно предугадать их реакцию в значительной мере определяет успех лова (Fernö, 1993). Для правильного прогноза поведения облавливаемых рыб необходимо принимать во внимание как общие положения, закономерности и механизмы стайного поведения, так и биологические особенности конкретного вида рыб, физиологический статус особей, условия внешней среды и многое другое. Так, из-за различий в зрительных способностях и общей реактивности (возбудимости) разные виды рыб проявляют стайное защитное поведение на приближающееся орудие лова на разном от него расстоянии. По-разному реагируют на одно и то же орудие лова голодные, накормленные и питающиеся рыбы или рыбы, находящиеся в преднерестовом состоянии, во время зимовки или миграций, на отдыхе и т.п. На результативность лова влияет прозрачность воды, наличие и скорость течений. Улов зависит от того, насколько прицельно было осуществлено траление или кошелькование стаи, какая ее часть была захвачена орудием лова. Результативность лова зависит от конструкции применяемого орудия лова и наличия в сетном полотне повреждений и разрывов, позволяющих стайным рыбам избежать поимки. Стремление рыб, попавших в зону облова, сохранить целостность стаи во многих случаях является важнейшим мотивом направления их перемещений и реакции на орудие лова. В частности, при применении тралов величина улова определяется соотношением числа рыб в пространстве непосред-

ственно перед тралом и вне его и от скорости их движения, от совпадения направления перемещения трала и реагирующих на него рыб (Радаков, Дарков, 1977). Дезориентация стайных рыб существенно повышает уловистость. Важными являются зрительные условия для рыб в момент лова. При освещенности, достаточной для проявления стайности, рыбы будут в полной мере использовать все защитные стайные механизмы для избегания орудия. Но низкая освещенность приводит к уменьшению дальности реагирования рыб, к дезинтеграции стаи и рассредоточению рыб и, как следствие, к снижению концентрации рыбы и соответственно к падению уловистости. На эффективность лова влияет и накопленный рыбами индивидуальный опыт, полученный в результате многократных столкновений с орудием лова. Успешность избегания рыбами орудия лова при повторных его применениях зависит от численности облавливаемой группы. Лабораторными экспериментами и при реальном промысле в водоемах показано, что чем многочисленнее стая, тем быстрее формируется и быстрее распространяется навык избегания (Руанов, 1993; Brown, Warburton, 1999). Накопленных фактов, касающихся возникающих у рыб стереотипных реакций на орудия лова, явно недостаточно. Остается не ясным формируются ли такие навыки на все используемые орудия лова или только на некоторые их типы. Отсутствуют строгие данные о способности рыб обучаться избегать современные пелагические тралы, размеры которых настолько велики, что они не могут восприниматься рыбами целиком как единый объект. По-видимому, обучение идет на какие-то отдельные элементы трала, возможно на генерируемые им акустические (слух) и сейсмо-сенсорные и гидродинамические (боковая линия, вестибулярная система) стимулы.

Известно, что гораздо легче облавливаются неподвижные стаи рыб, чем плотные ходовые стаи по сравнению с разреженными, крупные стаи по сравнению с малочисленными. Лов стайных рыб намного эффективнее, если он осуществляется не в дневное, а в сумеречное время, когда защитные реакции стайных рыб ослаблены, но сами стаи еще сохраняют свою целостность. Успешнее облавливаются стаи, располагающиеся в придонных слоях, чем находящиеся в толще воды или у поверхности. Стремление облавливаемых рыб уходить от опасности в нижние горизонты воды также должно учитываться при выработке тактики лова. Способность рыб к обучению и быстрое распространение навыков из-за постоянного перемешивания стай резко снижает эффективность лова, проводимого в течение длительного времени на одном и том же промысловом скоплении с помощью однотипных орудий лова (Кухоренко, 1977). Смена орудий лова или его технологии приводит к росту добычи рыбы.

Знание закономерностей поведения стайных рыб важно и для эффективного лова рыбы ночью на свет, поскольку в зоне искусственного света рассредоточенные рыбы быстро объединяются вначале в мелкие, а затем в более крупные стаи, демонстрируя все типы стайных реакций (Зилянов, 1977; Гирса, 1981).

Эти правила, перечисленные выше, не универсальны и имеют большое число исключений, обусловленных видовыми особенностями рыб, функциональными возможностями их сенсорных систем, возрастом, состоянием, действующими внешними факторами, конструктивными особенностями орудий промысла и используемой тактикой лова. Многие из этих вопросов, особенно касающиеся новых объектов рыболовства, разработаны недостаточно. Далеко не всегда удается также составить точный прогноз сроков и мест образования промысловых скоплений стай рыб, определить направления их перемещений (промысловая разведка). Для этого требуются не только точные знания механизмов и закономерностей стайного поведения, но и многих особенностей биологии конкретных объектов промысла, их образа жизни, развития органов чувств, способности к обучению и т.п. Важно, что закономерности и особенности стайного поведения, выявляемые в результате лабораторных экспериментов и в ходе наблюдений за рыбами в природных условиях в большинстве случаев хорошо совпадают, что важно с точки зрения их практической применимости (Krause et al., 2000a).

Для решения задач по повышению эффективности способов промысла стайных рыб создаются математические модели, для построения которых используется накопленный большой фактический материал и знание основных закономерностей и механизмов стайного поведения. Такие модели пытаются использовать не только для прогнозирования реакций стайных рыб на разнообразные орудия лова в различных условиях, но и для качественного описания типичных проявлений движений всей стаи в целом и перемещений отдельных индивидуумов, для проверки и уточнения уже известных закономерностей и для поиска новых механизмов внутривидовых и межвидовых взаимодействий (Буякас и др., 1978; Niwa, 1994; Nonacs et al., 1998; Gunji et al., 1999; Couzin et al., 2002; Huse et al., 2002; Kunz, Hemelrijk, 2003; Viscido et al., 2004; Hensor et al., 2005; Zheng et al., 2005; Gautrais et al., 2008; Hemelrijk, Hildenbrandt, 2008; Abaid, Porfiri, 2010; Beyer et al., 2010; Mayer, 2010; Lopez et al., 2012; Hemelrijk et al., 2015; Herbert-Read et al., 2015).

Важное прикладное значение имеет разработка способов обнаружения стай, оценки их размерного и видового состава, а также численности с помощью современной гидроакустической техники и создание эффек-

тивных методов анализа получаемых данных (Brehmer et al., 2007; Charef et al., 2010; Martignac et al., 2014).

Знание закономерностей стайного поведения требуется для эффективного решения прикладных задач, имеющих отношение не только к рыболовству, но и к аквакультуре, т.е. к выращиванию рыб искусственным путем, а также к охране и разработке способов защиты рыб от попадания в водозаборные устройства, предотвращения гибели в гидротехнических сооружениях и т.п. Этот большой комплекс вопросов представляет собой важный и самостоятельный аспект исследований стайного поведения рыб. В аквакультуре и при искусственном воспроизводстве должна учитываться принадлежность рыб к группе облигатно стайных, факультативно стайных или нестайных рыб. Например, выпуск заводской молоди стайных рыб в естественные водоемы следует производить группами, а не разреженно, когда формирование стаи затруднено или невозможно. Эта рекомендация касается и экспериментальных исследований, в которых для прослеживания за перемещениями и распределением стайных рыб в водоемах используют мечение. При выпуске предварительно обученной заводской молоди необходимо, чтобы ее доля была не ниже 30–40% от общего числа одномоментно выпускаемой молоди. На выпуск молоди нестайных рыб, таких как осетровые, эти рекомендации не распространяются.

21. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Стайность представляет собой важнейшую адаптацию, проявляющуюся на надорганизменном уровне и расширяющую арсенал средств, обеспечивающих существование рыб, реализацию ими большинства жизненных функций. Несмотря на то, что это эволюционное приобретение возникло, по-видимому, независимо во многих группах костистых рыб, оно обладает сходными чертами проявления у разных видов. К таким общим, универсальным свойствам, несомненно, относится высокий уровень фенотипической однородности рыб в стаях. Стаи рыб характеризуются также и поведенческой однородностью особей, их эквипотенциальностью. Отсутствие постоянных лидеров в стаях, особенно в крупных, обеспечивает принятие стай быстрого и одинакового адекватного ответа на внешний стимул, который в трехмерном пространстве может поступить с самых разных, часто неожиданных, направлений. Отличительной особенностью стай рыб является **большая лабильность**, проявляющаяся не только в быстрой смене внешней формы стай, но и в изменениях состава, в распадении и образовании новых стай, в переходе рыб из одной стаи в другую. Это приводит к быстрому распространению приобретаемого рыбами индивидуального опыта, его накоплению в виде так называемого условнорефлекторного фонда. Стайный рефлекс является видовым свойством, жестко закрепленным генетически и формирующимся в онтогенезе рыб независимо от действующих средовых факторов. Возраст, в котором молодь начинает проявлять стайное поведение, не коррелирует с уровнем стайности взрослых особей. У многих видов рыб стайное поведение проявляет лишь молодь, тогда как более старшие особи ведут одиночный образ жизни. Врожденным свойством является также взаимное стремление стайных рыб друг к другу, хорошо выраженная у них способность к имитационному поведению, к проявлению оптомоторной реакции.

Стайное поведение присуще многим видам рыб. Всех их объединяет проявляющаяся в большей или меньшей мере одна общая особенность экологии – тяготение к биотопам, в которых зрительные ориентиры либо отсутствуют, либо их количество невелико. У рыб, прежде всего с факкультативной стайностью, отчетливо прослеживается тенденция к стайному поведению в условиях однородного пространства, тогда как в среде с более сложной зрительной структурой такие рыбы предпочитают держаться независимо друг от друга. У всех стайных рыб наблюдается четко выраженная мономодальность в сенсорном обеспечении этой формы поведе-

ния. Значение зрительной рецепции в стайном поведении исключительно велико, реальное участие других дистантных органов чувств (боковая линия, обоняние, слух, электрорецепция) не подтверждено строгими экспериментальными данными.

Стайность рыб как биологический феномен известна уже давно, однако объектом специальных исследований стайность стала относительно недавно, в начале XX столетия после выхода в свет известной публикации А. Парра “К теоретическому анализу стайного поведения рыб” (Parrr, 1927). Длительное сдерживание исследований в этой области связано с тем, что в природных водоемах стаи рыб представляют собой весьма труднодоступный объект для исследования. Развитие гидроакустической техники и техники подводных наблюдений, широкое использование аэрофотосъемок и прямых наблюдений за стаями промысловых рыб с самолетов и дронов, развитие экспериментальных исследований в искусственных условиях, применение высокоскоростной и высокоразрешающей видео регистрации и способов анализа видеоизображений, внедрение количественных методов оценки поведения позволило в течение относительно короткого времени значительно расширить наши представления о закономерностях, механизмах и особенностях стайного поведения рыб (Miller, Gerlai, 2007; Gautrais et al., 2008; Makris et al., 2009; Faucher et al., 2010; Herbert-Read et al., 2011, 2013; Katz et al., 2011; Ward et al., 2011; Marras et al., 2012, 2014; Martignac et al., 2014; Sadoul et al., 2014 и др.). Весьма перспективным являются пока еще первые, но быстро прогрессирующие попытки внедрения в экспериментальную практику биороботов, имитирующих поведение рыб и способных увлечь их за собой и вызывать стайные реакции. Такие рыбы-биороботы, в том числе с возможностью обратной связи, созданы уже, например, для гуппи, данио рерио, трехиглой колюшки, гамбузии и некоторых других (Faria et al., 2010; Marras, Porfiri, 2012; Swain et al., 2012; Abaid et al., 2013; Butail et al., 2013b, 2014; Polverino, Porfiri, 2013a, 2013b; Phamduy et al., 2014; Landgraf et al., 2016). Не менее перспективным может оказаться метод оптической симуляции присутствия в воде объекта или группы объектов с регулируемыми характеристиками их перемещений (Ioannou et al., 2012; Romey, 2012).

Интенсивность исследования стайности рыб – многогранного и многопланового экологического явления, не снижается. Это связано с тем, что разработка столь сложной проблемы имеет важное значение не только для выяснения общих и частных вопросов биологии и экологии рыб, особенностей их поведения, взаимоотношений с другими представителями водных экосистем, но и для формулирования фундаментальных, общебиологических положений о возникновении, путях и закономернос-

тях развития биосоциальности. Перспективно в этом отношении рассмотрение стай рыб как одного из проявлений плоских (эквипотенциальных) сетевых структур живых организмов (Krause, Ruxton, 2002; Croft et al., 2005; Олескин, 2013; Wilson et al., 2014).

Однако некоторые аспекты стайного поведения по-прежнему остаются недостаточно выясненными, а некоторые из них – противоречивыми. К ним можно отнести гидродинамику и энергетику стайного плавания рыб, взаимодействие особей и распространение информации в пределах стаи, базовые принципы и механизмы согласованного стайного ответа на внешний стимул или отказа рыб от реагирования, взаимодействие между разными стаями при их столкновении или при нахождении в составе крупных агрегаций стай. Отсутствуют четкие представления о закономерностях формирования в онтогенезе рыб механизмов, лежащих в основе стайного поведения, способности проявлять единство стаи и согласованные реакции. Детальные исследования требуются для понимания особенностей перехода ранней молодежи от нестайного к групповому, а затем к стайному образу жизни, не выяснены ключевые и лимитирующие факторы этого процесса. Большое сдерживающее влияние на развитие исследований оказывает преимущественно качественное описание стай рыб и отсутствие количественных критериев стайного поведения, позволяющих адекватно его оценивать, сравнивать и анализировать (Delcourt, Poncin, 2012). Несомненно, требует дальнейшего изучения проблема участия и значения других кроме зрения сенсорных систем в обеспечении стайных реакций, в первую очередь боковой линии. На уровне предположений и гипотез остаются вопросы, имеющие отношение к происхождению и эволюции стайного поведения в общем контексте развития биосоциальности у животных. Накопленный большой объем знаний недостаточен для понимания того, каким образом индивидуальные действия рыб приводят к формированию эмерджентных свойств, присущих стае и виду в целом, но отсутствующих у формирующих стаю индивидуумов, каков эволюционный путь возникновения этих надиндивидуальных качеств (Parrish, Edelman-Keshet, 1999; Parrish et al., 2002).

Явно недостаточными являются существующие знания о межвидовых особенностях стайного поведения рыб. Существует ли и на сколько выражена видовая специфика стайных проявлений и механизмов, имеется ли возможность различать стаи разных видов рыб или разных популяций одного вида, полагаясь на их внешние характеристики – эти вопросы еще далеки от разрешения (Dagorn, Holland, 2003; Brehmer et al., 2007; Soria et al., 2007; Wark et al., 2011). Требуется проверить насколько особенности стайного поведения, выявленные в лабораторных эксперимен-

тах, подтверждаются для стай в природных водоемах и особенно для крупных стай и мега-стай морских пелагических рыб (Krause et al., 2000; Rieucau et al., 2015).

Следует с определенной осторожностью относиться к результатам, полученным на аквариумных рыбах и рыбах, выращиваемых в течение многих поколений в искусственных условиях. Длительное культивирование и селекция рыб и, как следствие, одомашнивание, может изменить или даже исказить проявления генетически закрепленного стайного рефлекса. В какой мере это поведение может быть нарушено не ясно (Ruzzante, Doyle, 1993; Ruzzante, 1994).

Возникают новые интересные направления, развитие которых может привести к получению сведений о ранее неизвестных особенностях проявления рыбами стайных реакций и внутривидовых взаимодействий. Такие сведения, например, получены при исследовании латерализации плавания – склонности рыб поворачивать, обходя препятствие, преимущественно в левую или в правую стороны. Оказалось, что стайная коралловая рыба цезия *Caesio teres*, в норме чаще обходящая препятствия справа, усиливает склонность к «правосторонности» при возникновении опасности (Chivers et al., 2016). В популяции этого вида и многих других животных доля особей, использующих противоположную тактику, обычно достигает 10–35% (Vallortigara, Rogers, 2005). Важно, что среди исследованных 16 видов рыб, латерализация была присуща всем без исключения стайным видам и лишь 40% видов, не относящихся к этой группе (Bisazza et al., 2000). Адаптивный смысл присутствия таких особей в стаях, одной из характерных черт которых является высокая фенотипическая однородность образующих их особей, остается пока не раскрытым.

Особую настороженность вызывает также и то, что проведение исследований по выяснению закономерностей и механизмов внутривидовых взаимодействий и других базовых проблем стайного поведения осуществляется на видах рыб, которых трудно отнести к типичным или высоко стайным видам, например, на гуппи, пецилии, гамбузии, трехиглая колюшка, золотой рыбка и некоторых других. Эти рыбы удобны как модельные объекты для различных экспериментальных работ, что объясняет значительный объем полученных на их примере данных, особенно в последние годы. Однако степень их стайной объединенности не высока и большую часть своего суточного баланса времени они затрачивают не на стайное плавание, а на другие формы поведения, связанные, например, с фуражированием или репродукцией. Для широкого распространения выводов и заключений, полученных на таких видах, которых можно отнести, да и то с определенными условностями, к факультативно стайным

рыбам, на всех стайных рыб, включая облигатно стайных, требуются дополнительные обоснования. Отсутствие таких обоснований создает трудности и неопределенности в оценках и интерпретации данных, полученных на рыбах, которых можно признать истинно стайными с большими ограничениями. Одним из допущений, которое все же позволяет использовать такие данные, может быть представление о континууме стайного поведения.

Серьезное сдерживающее влияние на дальнейшее развитие исследований оказывает сохраняющаяся терминологическая путаница, которую, к сожалению, к настоящему времени так и не удалось преодолеть (см. раздел 2). В результате многие из выполненных работ либо вовсе не могут быть привлечены для сравнительного анализа и формулирования обобщений, либо использование таких материалов должно быть крайне осторожным. При подготовке настоящей книги авторы в полной мере столкнулись с этой проблемой, которая в ряде случаев осталась ими неразрешенной. Обращение Международной конференции по поведению рыб, прозвучавшее около полувека назад в Бергене (1967 г.) о необходимости исследователям указывать какой конкретный смысл они вкладывают в понятие «стая», сохраняет несомненную актуальность и сейчас. По-прежнему отнесение наблюдаемого поведения к стайному (*schooling*) или групповому (*schoaling*) в ряде случаев происходит эвристически, т.е. на основе собственных представлений и накопленного опыта исследователя (Delcourt, Poncin, 2012). Такой признак как параллельная ориентация рыб в стаях не может быть отнесен к обязательному признаку стайного поведения, присущему стаям постоянно. В настоящей книге на многочисленных примерах показано, что поляризованность рыб в стае проявляется далеко не во всех ситуациях, она отсутствует при отдыхе, или при питании, во время обороны (стая кругового обзора) и т.д. В то же время строго унифицированное расположение рыб может не иметь отношения к стайности, как это происходит у акул. По нашему мнению, относить наблюдаемое в эксперименте или в природе поведение рыб к стайному (*schooling*), можно лишь в том случае, если оно соответствует основным признакам, присущим этой форме поведения – **взаимной скоординированности и согласованности действий объединения эквипотенциальных рыб** при реагировании на внешний стимул, высоком единообразии поведенческого ответа всех индивидуумов в группе. Совершенно очевидно, что соответствие этим критериям – взаимной скоординированности поведения и эквипотенциальности особей, является обязательным. Поддерживание параллельной ориентации рыбами при плавании является в большинстве случаев достаточным, но необязательным условием для

отнесения проявляемой рыбами двигательной активности к стайному типу поведения.

Таким образом, основываясь на основных признаках стайного поведения и механизмах его проявления, **стаю рыб можно определить, как временную группировку особей преимущественно одного вида, размера и физиологического статуса, в которой отсутствуют постоянные лидеры и внутригрупповое доминирование, которая характеризуется тесной взаимосвязью образующих ее эквипотенциальных индивидуумов и их стремлением к объединению, проявляющих согласованность, скоординированность и единообразие действий при плавании и реагировании на внешние стимулы. Стайность представляет собой генетически predetermined видовое свойство, присущее всем особям. Высокая лабильность стаи, наличие многообразных и быстро переходящих друг в друга форм, объединяемых в сложный континуум стайного поведения, является важнейшим и неотъемлемым свойством стайности.**

22. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аронов М.П. 1967. Стайный контакт и реакция рыб на зеркало // Поведение и рецепции рыб. М.: Наука. С. 18–23.
- Аронов М.П. 1977. Некоторые вопросы изучения поведения рыб в связи с техникой и организацией промысла // В сб.: Изучение поведения рыб в связи с совершенствованием орудий лова. М.: Наука. С. 9–10.
- Бабурина Е.А. 1972. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М.: Наука. 146 с.
- Бакитанский Э.Л., Нестеров В.Д., Неклюдов М.Н. 1987. Формирование стайного поведения молоди атлантического лосося *Salmo salar* в период покатной миграции // Вопр. ихтиологии. Т. 27. № 6. С. 1000–1009.
- Баскин Л.М. 2017. Толпа и стадо. Санкт-Петербург: Нестор-История. 232 с.
- Басов Б.М. 1974. Электрические поля рыб в их экологии // Основные особенности поведения и ориентации рыб. М.: Наука. С. 107–121.
- Баяндуров Б.И. 1949. Трофическая функция головного мозга. М.: Медгиз. 307 с.
- Беляев В.В., Зувев Г.В. 1969. Гидродинамическая гипотеза формирования стаи у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 4. С. 716–725.
- Беренбейм Д.Я. 1955. Объемы косяков азовской хамсы // Вопр. ихтиологии. Вып. 5. С. 78–80.
- Богомолова Е.М., Саакян С.А., Козаровицкий Л.М. 1958. Подражательные условные рефлексы у рыб // Тр. совещ. по физиологии рыб. М.: Изд-во АН СССР. С. 51–54.
- Броун Г.Р., Ильинский О.Б. 1984. Физиология электрорецепторов. Л.: Наука, 247 с.
- Будаев С.В., Дзержинский К.Ф. 1992. Влияние мутности воды на элементы группового поведения тетры-плотвички *Hemigrammus caudovittatus* // Поведение и распределение рыб. Д.С. Павлов, А.Г. Гусар (ред). ИЭМЭЖ РАН, Москва. С. 132–144.
- Буякас В.И., Дарков А.А., Радаков Д.В., Чекулаев Ю.В. 1978. Математическая модель движения стаи рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 18. № 5. С. 924–934.
- Васнецов В.В., Еремеева Е.Ф., Ланге Н.О., Дмитриева Е.Н., Брагинская Р.Я. 1957. Этапы развития промысловых полупроходных рыб Волги и Дона – леща, сазана, воблы, тарани и судака // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 1. 7. С. 7–79.
- Волкова Л.А. 1969. Интенсивность питания некоторых байкальских рыб в составе стаи и одиночных. // Биол. продуктивность водоемов Сибири. М.: Наука. С. 53–57.
- Волкова Л.А. 1976. Роль стаи в образовании оборонительных рефлексов у молоди байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) // Вопр. ихтиологии. Т. 16. № 3. С. 540–545.
- Волкова Л.А., Кожов М.М. 1966. О поведении некоторых рыб оз. Байкал // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 1. С. 120–126.
- Галактионов Г.З. 1984. Особенности стайного поведения берикса-альфонсина *Beryx splendens* Lowe (Berycidae) талассобатии Атлантического океана // Вопр. ихтиологии. Т. 24. № 5. С. 863–865.
- Галактионова А.И., Галактионов Г.З. 1990. Строение головного мозга и особенности стайного поведения тупорылого макрураса *Corypaenoides rupestris* срединно-атлантического хребта // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 2. С. 342–347.
- Ганьков А.А., Токарев А.К., Юдович Ю.Б. 1953. Разведка и лов сахалинской преднерестовой сельди при помощи гидроакустических приборов // Рыб. хоз-во. № 8. С. 14–18.

- Герасимов В.В. 1962. Пищевое поведение мурманской сельди в стае и вне стаи в аквариальных условиях // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та. Вып. 4. С. 254–259.
- Герасимов В.В. 1964. Специфичность подражания у рыб // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР. Вып. 5. С. 177–180.
- Герасимов В.В. 1971. Иммитационные рефлексy как важнейший механизм стайного поведения рыб // В сб.: Сигнализация морских животных Л.: Наука. С. 100–114.
- Герасимов В.В. 1983. Эколого-физиологические закономерности стайного поведения рыб. М.: Наука, 124 с.
- Герасимов В.В., Дарков А.А., Радаков Д.В. 1980. Основные механизмы и принципы управления стайным поведением рыб // В сб.: Экологические основы управления поведением животных. М.: Наука. С. 51–57.
- Гирса И.И. 1961. Доступность пищевых организмов некоторым рыбам при разной освещенности // Тр. Всес. Конф. по динамике численности рыб. М.: Ихтиологическая комиссия. Вып. 13. С. 355–359.
- Гирса И.И. 1962а. Влияние изменяющейся освещенности на доступность кормовых организмов для хищных рыб разных экологических групп // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 1. С. 183–191.
- Гирса И.И. 1962б. Об уменьшении доступности хищнику мелких рыб в связи с образованием у них оборонительных условных рефлексов // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 4. С. 747–749.
- Гирса И.И. 1973. Изменение поведения и вертикального распределения молоди некоторых карповых рыб (Cyprinidae) в зависимости от освещенности и наличия хищника // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 3. С. 535–542.
- Гирса И.И. 1981. Освещенность и поведение рыб. М.: Наука, 163 с.
- Гирса И.И., Латин Ю.Е. 1985. Ритмика поведения некоторых рыб Кандалакшского залива Белого моря // Биология моря. Вып. 5. С. 55–57.
- Голенченко А.П. 1956. Изучение азовской хамсы путем аэрофотосъемки // Природа. № 2. С. 100–102.
- Дарков А.А. 1975. Поведенческие реакции стайных рыб на особей своего вида и вопрос стаеобразования // Вопр. ихтиологии. Т. 15. № 4. С. 763–766.
- Дарков А.А. 1980. Экологические особенности зрительной сигнализации рыб. М.: Наука, 115 с.
- Дарков А.А., Мочек А.Д. 1979. Поведение черноморской смариды (*Spicara smarus* (L.)) во время размножения // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 7. С. 1011–1015.
- Дарков А.А., Радаков Д.В., Сабуренков А.И. 1976. О неоднородности поведения рыб в стаях // Вопр. ихтиологии. Т. 16. № 3. С. 567–571.
- Девичина Г.В., Марусов Е.А. 2007. Взаимодействие хемосенсорных систем и пищевое поведение рыб // Успехи современной биологии. Т. 127. № 4. С. 387–395.
- Дислер Н.Н. 1950. Развитие органов чувств латеральной системы окуня и ерша // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 2. С. 85–138.
- Дислер Н.Н. 1953. Эколого-морфологические особенности развития органов чувств системы боковой линии ислык-кульского чебака и верховки // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 10. С. 139–177.
- Дислер Н.Н. 1957. Развитие осенней кеты р. Амура *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 20. С. 3–70.
- Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР. 310 с.

- Дмитриева Е.Н. 1957. Морфо-экологический анализ двух видов карася // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 1 6. С. 102–170.
- Дмитриева Е.Н. 1960. Этапы развития туводного леща // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 28. С. 41–78.
- Дмитриева Е.Н. 1967. О развитии центральной нервной системы окуня в связи с экологией и поведением этой рыбы в течение личиночного и отчасти малькового периодов развития // Морфоэкологический анализ развития рыб. М.: Наука. С. 113–147.
- Еремеева Е.Ф. 1960а. Переходы от одного этапа развития к другому на примере кубанской тарани *Rutilus rutilus* Heckeli (Nordmann) // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 25. С. 10–24.
- Еремеева Е.Ф. 1960б. Этапы развития леща Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 28. С. 79–106.
- Захаров А. А. 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 277 с.
- Заферман М.Л. 1975. К теории гидрофотограмметрии // Тр. Поляр. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 35. С. 30–135.
- Заферман М.Л., Серебров Л.И. 1988. Геометрическая модель расположения рыб в стае // Вопр. ихтиологии. Т. 28. № 1. С. 166–168.
- Зиланов В.К. 1977. Особенности поведения некоторых видов рыб Северной Атлантики в зоне искусственного света // Изучение поведения рыб в связи с совершенствованием техники их лова. М.: Наука. С. 40–46.
- Зув Г.В., Беляев В.В. 1970. Экспериментальное изучение группового плавания рыб на примере ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 4. С. 733–739.
- Ильина Л.К. 1968. Местные перемещения и структура стай молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та Биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 16 (19). С. 182–201.
- Ильина Л.К. 1970. О разнокачественности молоди и неравномерности роста чешуи у сеголетков окуня *Perca fluviatilis* L. // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 1 (60). С. 170–175.
- Ильина Л.К. 1973. Поведение сеголетков окуня *Perca fluviatilis* L. разных экологических групп в потомстве одной пары производителей // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 2 (79). С. 350–361.
- Кагановский А.Г. 1942. Состав стай и поведение дальневосточной сардины в связи с океанографическими условиями. Дис. ...д-ра биол. наук.
- Карамян А.И., Малюкова И.В., Сергеев Б.Ф. 1967. Участие конечного мозга костистых рыб в осуществлении сложных условнорефлекторных и общеповеденческих реакции // Поведение и рецепции рыб. М.: Наука. С. 109–113.
- Касумян А.О. 1997. Вкусовая рецепция и пищевое поведение рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 78–93.
- Касумян А.О. 2011. Функциональное развитие хемосенсорных систем в онтогенезе рыб // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 205–213.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2007. Хеморецепция у хронически аносмированных рыб: феномен компенсаторного развития вкусовой системы // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 5. С. 684–693.
- Касумян А.О., Пащенко Н.И. 1989. Структура стаи молоди горчак // Тезисы I Всес. совещ. по поведению рыб. М. Наука. С. 77.

- Касумян А.О., Пономарев В.Ю. 1986. Исследование поведения данио-рерио *Brachydanio rerio* Hamilton-Buchanan (Cypriniformes, Cyprinidae) при действии естественных химических пищевых сигналов // Вопр. ихтиологии. Т. 26. № 4. С. 665–673.
- Касумян А.О., Пономарев В.Ю. 1990. Формирование пищевой поисковой реакции на естественные химические сигналы в онтогенезе карповых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 3. С. 447–456.
- Киселев О.Н., Соловьев Б.С. 1961. Результаты наблюдений за поведением рыб из глубоководного гидростата // Вопр. ихтиологии. Т. 1. Вып. 4 (21). С. 745–751.
- Коблицкая А.Ф. 1981. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть. 208 с.
- Ковалев П.М. 1962. Постэмбриональное развитие чудского сига *Coregonus lavaretus tarasienoides* Poljakov в природных условиях // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 4. С. 664–676.
- Козаровицкий Л.Б. 1961. Рефлексы следования у рыб // 3-е научное совещание по эволюционной физиологии. Тезисы докладов. Ленинград. С. 96–97.
- Комарова Т.И. 1976. Формирование паразитофауны личинок и мальков некоторых рыб Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. Т. 12. № 1. С. 85–90.
- Константинов К.Г. 1957. Сравнительный анализ морфологии и биологии окуня, судака и берша на разных этапах развития // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 16. С. 181–236.
- Константинов К.Г. 1966. Длительность существования косяков трески, их размерный состав и распределение по промысловой акватории Баренцева моря // Тр. Всес. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 60. С. 151–160.
- Константинов К.Г. 1977. О стойкости некоторых донных рыб северного бассейна // Изуч. поведения рыб в связи с соверш. орудий лова. М.: Наука. С. 110–115.
- Кропоткин П.А. 2011. Взаимопомощь как фактор эволюции. М.: Ред. ж. «Самообразование». 256 с.
- Коротков В.К. 1969. Поведение некоторых рыб в зоне действия трала // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 6 (59). С. 1110–1117.
- Кротов А.В. 1938. Некоторые результаты наблюдений над распределением пелагических рыб с самолета // Рыбное хоз-во. № 1. С. 29–31.
- Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н., Смирнова Е.Н. 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidae) // Тр. Ин-та морфол. животных. Вып. 10. С. 3–138.
- Крыжановский С.Г., Смирнов А.И., Соин С.Г. 1951. Материалы по развитию рыб р. Амура // Тр. Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. Т. II. С. 5–222.
- Кубрак И.Ф. 1960. Материалы к изучению раннего постэмбрионального развития чудского сига в Молдавии // Тр. Ин-та биологии Молдавского филиала АН СССР. Т. II. Вып. 2. С. 25–32.
- Кухоренко К.Г. 1977. Образование оборонительных рефлексов на орудия лова у скумбрии в Атлантике // Изучение поведения рыб в связи с совершенствованием техники их лова. М.: Наука. С. 91–97.
- Ланге Н.О. 1960а. Этапы развития плотвы в различных экологических условиях // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 28. С. 5–40.
- Ланге Н.О. 1960б. Этапы развития кубанской и донской тарани *Rutilus rutilus* Heckeli (Nordmann) и воблы *Rutilus rutilus caspicus* (Jakowlew) // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 25. С. 47–98.

- Ланге Н.О., Дмитриева Е.Н. 1979. Разнокачественность молоди костистых рыб в естественных условиях в зависимости от температуры и кормовой базы водоема. // Экологическая физиология и биохимия рыб. Т. II. С. 122–129.
- Лапин Ю.Е., Гирса И.И., Журавель В.Н., Кондратьева Н.М. 1978. Экология молоди двух видов сигов губы Канда Белого моря // Экология рыб Белого моря. М.: Наука. С. 164–180.
- Лебедев Н.В. 1967. Элементарные популяции рыб. М.: Пищ. пром-сть. 212 с.
- Лебедева Н.Е., Касумян А.О., Головкина Т.В. 2000. Коррекция физиологического статуса карпа естественными химическими сигналами // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 247–255.
- Лебедева Н.Е., Черняков Ю.Л. 1978. О химическом сигнале опасности в системе хищник-жертва у рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 14. № 4. С. 392–397.
- Легкий Б.П., Павлов Д.С. 1987. Индивидуальная изменчивость фотореакции личинок плотвы в связи с их покатной миграции // Экология. № 5. С. 53–58.
- Лещева Т.С. 1968. Образование оборонительных рефлексов при подражании у личинок плотвы [*Rutilus rutilus* (L.)] // Вопр. ихтиологии. Т. 8. Вып. 6. С. 1052–1056.
- Лещева Т.С. 1974. Особенности образования оборонительных реакций на хищника у молоди стайных рыб // Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука. С. 80–95.
- Лещева Т.С., Жуikov А.Ю. 1989. Обучение рыб. М.: Наука. 109 с.
- Лобашев М.Е. 1967. Генетика. Л.: Изд-во ЛГУ. 752 с.
- Лоренц К. 1994. Агрессия. М.: Издательская группа «Прогресс». 130 с.
- Макачук Н.И., Белоусов Б.И. 1953. Аэрофотографирование рыбы и морского зверя // Рыб. хоз-во. № 5. С. 17–23.
- Малюкина Г.А. 1966. Некоторые вопросы физиологии стайного поведения рыб // Тр. Всес. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 60. С. 201–213.
- Малюкина Г.А., Александрюк С.П., Штефанеску М. 1962. О роли зрения в стайном поведении голянов (*Phoxinus phoxinus*) и карасей (*Carassius carassius*) // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 3. С. 511–516.
- Малюкина Г.А., Дмитриева Н.Г., Марусов Е.А., Юркевич Г.В. 1969. Обоняние и его роль в поведении рыб // Итоги науки. 1968. Зоология. М.: Изд-во ВИНТИ АН СССР. С. 32–78.
- Малюкина Г.А., Касумян А.О., Марусов Е.А. 1980. Значение обоняния в поведении рыб // Сенсорные системы: Обоняние и вкус. Л.: Наука. С. 30–44.
- Малюкина Г.А., Касумян А.О., Марусов Е.А., Пащенко Н.И. 1977. Феромон тревоги и его значение в поведении рыб // Журн. общей биологии. Т. 38. Вып. 1. С. 123–131.
- Мантейфель Б.П. 1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука. 270 с.
- Мантейфель Б.П., Гирса И.И., Лещева Т.С., Павлов Д.С. 1965а. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука. С. 3–81.
- Мантейфель Б.П., Гирса И.И., Лещева Т.С., Павлов Д.С. 1965б. Влияние изменяющейся освещенности на образование и распадение стай у рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука. С. 83–90.
- Мантейфель Б.П., Радаков Д.В. 1960. Об изучении адаптивного значения стайного поведения рыб // Успехи совр. биол. Т. 50. Вып. 3. С. 362–370.

- Марти Ю.Ю. 1948. Промысловая разведка рыбы. М.: Пищепромиздат. 140 с.
- Мейен В.А. 1940. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб // Доклады АН. Т. 28. № 7. С. 654–656.
- Менинг О. 1982. Поведение животных. Вводный курс. М.: Мир. 360 с.
- Месяцев И.И. 1937. Строение косяков стадных рыб // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 3. С. 745–769.
- Месяцев И.И. 1939. О структуре косяков трески // Тр. Всес. НИИ мор. рыб. х-ва. и океанографии. Т. 4. С. 369–395.
- Милановский Ю.Е., Рекурбатский В.А. 1960. О методах изучения стайного поведения рыб // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 4. С. 77–81.
- Михеев В.Н. 1985. Связь питания с распределением и покатной миграцией у сеголеток рыб в водохранилище // Покатная миграция рыб. М. ИЭМЭЖ АН СССР. С. 87–108.
- Михеев В.Н. 1995. Выбор между индивидуальным и стайным поведением у рыб с факультативной социальной стратегией // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 4. С. 515–518.
- Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука. 191 с.
- Морозов В.А. 1951. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождения // Зоол. ж. Т. 30. № 5. С. 457–465.
- Мочек А.Д. 1987. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука. 267 с.
- Мочек А.Д., Вальдес Э. 1982. Влияние рельефа на групповое поведение рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 22. № 6. С. 1042–1044.
- Муравейко В.М. 1988. Электросенсорные системы животных. Апатиты. 106 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1984. Динамика полового созревания и некоторые закономерности формирования сложной структуры популяций кумжи *Salmo trutta* L. Из водоемов побережья Кандалакшского залива Белого моря // Тр. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 220. С. 41–86.
- Мусатова Г.Н., Суханова Е.Р. 1955. Разведение ценных промысловых рыб. Краснодар. 55 с.
- Нельсон Д.С. 2009. Рыбы мировой фауны. М.: Книж. дом Либроком, 880 с.
- Никитинская И.В. 1962. Некоторые данные об образе жизни угая *Leuciscus brandti* (Dybowski) // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 4. С. 609–614.
- Никитинская И.В. 1966. Морфо-экологические особенности постэмбрионального развития сахалинской сельди (*Clupea harengus pallasi* Val.) // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 2. С. 277–289.
- Никольский Г.В. 1955. О биологическом значении стаи у рыб // Тр. совещ. по вопросам поведения и разведки рыб (1953). М.: Изд-во АН СССР. С. 104–107.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк. 174 с.
- Никольский Г.В., Кукушкин А.А. 1943. К вопросу о влиянии плотности посадки на интенсивность потребления корма рыбами // Зоол. журн. Т. 22. Вып. 2. С. 73–76.
- Никоноров С.И. 1982. Передний мозг и поведение рыб. М., Наука. 208 с.
- Новицкая Л.И. 2015. Предшественники рыб, бесчелюстные – начало пути к человеку. М.: ГЕОС. 336 с.
- Олдридж Дж. 1960. Подводная охота. М.: Физкультура и спорт. 146 с.
- Олескин А.В. 2013. Сетевые структуры в биосистемах // Ж. общей биологии. Т. 74. № 2. С. 112–138.

- Орфеев Ю.В. 1963. О приспособительной роли стайного поведения // Докл. АН СССР. Т. 152. № 4. С. 995–997.
- Павлов Д.А., Соин С.Г. 1976. Экология размножения и развития камчатской пресноводной микижи *Salmo mykiss* Walbaum // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 2. С. 323–334.
- Павлов Д.С. 1959. Опыты по питанию налима *Lota lota* (L.) при различной освещенности // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. № 4. С. 42–46.
- Павлов Д.С. 1962а. Некоторые данные обоняния морского налима (*Gaidropsarus mediterraneus*) и его значение при отыскании пищи // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 2. С. 361–366.
- Павлов Д.С. 1962б. О доступности молоди атерин для смарид в разных условиях освещенности // Зоол.журн. Т. 41. Вып. 6. С. 948–950.
- Павлов Д.С. 1963. Доступность атерин для ночного хищника – морского налима в разных условиях освещенности // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 1. С. 152–162.
- Павлов Д.С. 1970. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука. 145 с.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука. 319 с.
- Павлов Д.С., Горин А.Н. 1985. Использование локомоторных показателей реореакции для оценки рыб как метода мечения // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 5. С. 863–867.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 5. С. 720–732.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1998. Структура пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 2003. Стайное поведение рыб // Учебное пособие. М.: Изд-во Московского университета. 147 с.
- Павлов Д.С., Лупанин А.И., Костин В.В. 1999. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука. 255 с.
- Павлов Д.С., Михеев В.Н., Василев М.В., Пехливанов Л.З. 1988. Питание, распределение и миграция молоди рыб из водохранилища “Александр Стамболийский”. М.: Наука. 119 с.
- Павлов Д.С., Нечаев И.В., Костин В.В. и др. 1998. Гормональные механизмы покатной миграции личинок плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 257–266.
- Павлов Д.С., Попова И.К., Легкий Б.П. 1990. Размерные отличия молоди плотвы из прибрежных и русловых участков реки в период ее покатной миграции // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 2. С. 255–263.
- Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Панов Е. Н. 2011а. Индивидуальное – коллективное – социальное в природе и в обществе: Бегство от одиночества. М.: ЛКИ. 640 с.
- Панов Е. Н. 2011б. Знаки, символы, языки. Коммуникация в царстве животных и в мире людей. М.: URSS. 502 с.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 1983. Некоторые морфофункциональные особенности развития органа обоняния в онтогенезе гольяна // Зоол.журн. Т. 62. Вып. 3. С. 367–377.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 1986. Морфо-функциональные особенности развития органа обоняния карповых рыб (Cypriniformes, Cyprinidae). I. Развитие морфоло-

- гии и функции органа обоняния в онтогенезе белого амура *Ctenopharyngodon idella* (Val.) // Вопр. ихтиологии. Т.26. Вып.2. С.303-317.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2015. Сканирующая электронная микроскопия органа обоняния в онтогенезе белого амура *Ctenopharyngodon idella* // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 6. С. 692–712.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae, Teleostei) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 96–111.
- Паюсова А.Н. 1967. Значение дифференциации личинок и стайного поведения для формирования элементарных популяций у рыб // Поведение и рецепции рыб. М.: Наука. С. 41–50.
- Перцева Т.А. 1939. Нерест, личинки и мальки рыб в Мотовском заливе // Тр. Всес. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 4. С. 417–467.
- Попов Г.В. 1953. Материалы к изучению оборонительных условных рефлексов у мальков рыб // Журн. высшей нервной деятельности. Т. 3. № 5. С. 774–788.
- Пробатов С.Н. 1953. Результаты авиаразведки каспийской кефали и возможность ее лова на путях миграций // Рыб. хоз-во. № 8. С. 18–22.
- Протасов В.Р. 1961. Некоторые функциональные особенности зрения и их биологическое значение в жизни девяти видов рыб Черного моря // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Т. 39. С. 72–95.
- Протасов В.Р. 1972. Биоэлектрические поля в жизни рыб. М. 228 с.
- Протасов В.Р., Алтухов Ю.Г. 1960. Исследование зрительно-двигательных безусловных рефлексов некоторых рыб (оптомоторные реакции) // Тр. Карадагской биол. станции. Вып. 16. С. 131–142.
- Пучков Н.В. 1954. Физиология рыб. М., Пищепромиздат. 371 с.
- Радаков Д.В. 1958. О приспособительном значении стайного поведения молоди сайды (*Pollachius virens* L.) // Вопр. ихтиологии. Вып. 1. С. 69–74.
- Радаков Д.В. 1961. Об особенностях оборонительного поведения стай некоторых пеллагических рыб: Вопросы экологии рыб // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 39. С. 47–71.
- Радаков Д.В. 1965. О значении стаи для хищных рыб при поимке добычи // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука. С. 173–178.
- Радаков Д.В. 1967. Об основах экологической теории стайного поведения рыб // В сб.: Поведение и рецепции рыб. М.: Наука. С. 13–18.
- Радаков Д.В. 1970. Методологические основы изучения стайного поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 2. С. 221–229.
- Радаков Д.В. 1972. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука. 174 с.
- Радаков Д.В., Дарков А.А. 1977. О взаимодействии рыб в стаях в зоне действия модели трала // Изучение поведения рыб в связи с совершенствованием техники их лова. М.: Наука. С. 135–140.
- Радаков Д.В., Мочек А.Д. 1972. О взаимной стимуляции в стаях *Pristella riddleyi* Meek и *Rhodeus sericeus* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. Т. 12. № 3. С. 582–584.
- Радаков Д.В., Сильва А. 1974. Некоторые особенности стайного поведения *Jenkinsia latiprotaenia* (Goose) // Вопр. ихтиологии. Т. 14. № 2. С. 325–327.
- Рекубратский В.А. 1967. Экологические стереотипы пищедобывательного и защитного поведения рыб // Поведение и рецепции рыб. Под. ред. Г.С. Карзинкина и Г.А. Малюкиной. М., Наука. С. 121–125.

- Решетников Ю.С., Котляр А.Н., Расс Т.С., Шатуновский М.И. 1989. Пятиязычный словарь названий животных. Рыбы. М.: Русский язык. 733 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Л.И., Цепкин Е.А., Сиделева В.Г., Дорофеева Е.А., Черешнев И.А., Москалькова К.И., Дгебуадзе Ю.Ю., Рубан Г.И., Королев В.В. 2003. Атлас пресноводных рыб России. В 2-х т. (ред. Ю.С.Решетников). М. Наука. Т. 1, 379 с.; т. 2, 253 с.
- Рубан Г.И. 1975. Вариабельность длины тела и некоторых пластических признаков молоди белого амура и пестрого толстолобика в зависимости от обеспеченности их пищей // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. № 10. С. 18–22.
- Сабуренков Е.Н., Сбикин Ю.Н., Павлов Д.С. 1967. О скоростях движения рыб // Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений. М.: Наука. С. 124–136.
- Сабуренков Н.М. 1961. Состояние и направление развития рыбной промышленности Китайской народной республики // Сборник научной информации ВНИРО. №3. С. 111–144.
- Сбикин Ю.Н. 1980. Возрастные изменения зрения рыб в связи с особенностями их поведения. М.: Наука. 86 с.
- Сбикин Ю.Н. 1996. Некоторые аспекты социального и оборонительного поведения молоди осетровых (Acipenseridae) // Зоол. журн. Т. 75. № 3. С. 383–390.
- Семенов К.И. 1963. Биологическая разнокачественность икры осетра и ее влияние на развитие личинок в условиях искусственного разведения // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 1. С. 99–113.
- Серебров Л.И. 1976. Зависимость плотности стай от размера рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 1. С. 152–157.
- Серебров Л.И. 1978. Распределение молоди голяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в подвижных и неподвижных стаях // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 3. С. 565–568.
- Серебров Л.И. 1984. Структура и некоторые особенности группового взаимодействия особей в косяках мойвы *Mallotus villosus villosus* (Müller) (Osmeridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 24. № 3. С. 472–480.
- Серебров Л.И., Тарасова Г.П. 1992. Структура и уровни группового взаимодействия рыб в стаях различного типа // Вопр. ихтиологии. Т. 32. № 1. С. 176–180.
- Сильва А., Сабуренков Е.Н. 1978. Исследование роли подражания у верховки *Leucaspius delineatus* (Heckel) при движении стай в потоке воды // Вопр. ихтиологии. Т. 18. № 3. С. 561–564.
- Слуцкий Е.С. 1971. Изменчивость размеров овулировавшей икры белого амура // Изв. Гос. НИИ озерного и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 74. С. 128–139.
- Смирнова Е.Н. 1957а. Особенности развития кубанского рыбца в эмбриональном и личиночном периодах жизни // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 20. С. 71–94.
- Смирнова Е.Н. 1957б. Морфо-экологические особенности развития вырезуба *Rutilus frisii* (Nordm.) // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 20. С. 95–120.
- Смирнова Е.Н. 1961. Морфо-экологические особенности развития кутума *Rutilus frisii kutum* Kamensky // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 33. С. 3–29.
- Смолянов И.И. 1957. Развитие белорыбицы *Stenodus leucichthys leucichthys* Gylf. // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 20. С. 232–294.
- Соин С.Г. 1978. Морфологическая характеристика молоди рыб бассейна Амура // Исследования по фауне и флоре Советского Союза (беспозвоночные и рыбы). Сб. трудов Зоол. музея МГУ. М.: МГУ. С. 192–244.

- Соин С.Г., Касумян А.О., Пащенко Н.И. 1981. Эколого-морфологический анализ развития голяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cyprinidae) // Вopr. ихтиологии. Т. 21. № 4. С. 695–710.
- Танасийчук В.С. 1947. К биологии леща // Тр. Волго-Касп. научн. рыбохоз. ст. Т. 9. Вып. 1. С. 115–137.
- Тинберген Н. 1993. Социальное поведение животных. М.: Мир. 152 с.
- Тихонов В.Н. 1958. О миграциях и поведении крупной ставриды в Черном море // Тр. Всес.НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 36. С. 52–61.
- Токарев А.К. 1953. Поведение азовской хамсы и разведка ее скоплений в Черном море // Рыбное хозяйство. № 5. С. 12–17.
- Токарев А.К. 1958. О биологических и гидродинамических звуках, издаваемых рыбами. Тр. Всес. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 36. С. 272–279.
- Топорков И.Г. 1963. Биология молоди байкальского омуля // Тр. Всес. гидробиол. о-ва. Т. XIII. С. 255–266.
- Тугарина П.Я. 1968. Питание и рост молоди байкальского бычка-желтокрылки (*Cottocomephorus grawingki* Дуб.) // Вopr. ихтиологии. Т. 8. Вып.3 (50). С. 542–551.
- Фабри К.Э. 1976. Основы зоопсихологии. М.: Изд-во МГУ. 287 с.
- Фортулатова К.Р. 1959. Очерки биологии питания *Trachurus trachurus* (L.) // Тр. Севастопольской биол. станции АН СССР. Т. 4. С. 324–337.
- Хайнд Р. 1975. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. 855 с.
- Хлудова О.Ф. 1958. Встречи под водой // Вокруг света. № 2. С. 28–32.
- Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. 2007. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Товарищество научных изданий КМК. 242 с.
- Черницкий А.Г. 1993. Смолтификация семги *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* рек Варзина и Лувеньга (Кольский полуостров). Апатиты. 26 с.
- Чинарина А.Д. 1959. Изменение окраски трески *Gadus morhua morhua* L. (одиночной и в стае) в зависимости от фона // Докл. АН СССР. Т. 126. № 3. С. 667–670.
- Чинарина А.Д. 1971. Сигнальное значение и механизмы изменения окраски у некоторых морских рыб // Сигнализация морских животных. Л.: Наука. С. 115–134.
- Шадрин А.М., Семенова А.В., Махотин В.В. 2015. Учебное пособие по беломорской практике для студентов 3 курса кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ. Типография МГУ. 224 с.
- Шовен Р. 1972. Поведение животных. М.: Мир. 487 с.
- Шулейкин В.В. 1968. Физика моря. М.: Наука. 1083 с.
- Яржомбек А.А. 1977. Подводные наблюдения на семуужей нерестовой реке // Управление поведением животных. М.: Наука. 339 с.
- Abaid N., Marras S., Fitzgibbons C., Porfiri M. 2013. Modulation of risk-taking behaviour in golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*) using robotic fish // Behav. Process. V. 100. P. 9–12.
- Abaid N., Porfiri M. 2010. Fish in a ring: spatio-temporal pattern formation in one-dimensional animal groups // J. R. Soc. Interface. V. 7. P. 1441–1453.
- Abe T., Sekiguchi K., Onishi H., Muramatsu K., Kamito T. 2012. Observations on a school of ocean sunfish and evidence for a symbiotic cleaning association with albatrosses // Mar. Biol. V. 159. P. 1173–1176.
- Abrahams M.V., Colgan P. 1985. Risk of predation, hydrodynamic efficiency and their influence on school structure // Environm. Biol. Fish. V. 13. P. 195–202.

- Ajemian M.J., Kenworthy M.D., Sanchez-Lizaso J.L., Cebrian J. 2016. Aggregation dynamics and foraging behaviour of striped red mullet *Mullus surmuletus* in the Western Mediterranean // J. Fish Biol. V. 88. P. 2051–2059.
- Alevizon W.S. 1976. Mixed schooling and its possible significance in a tropical Western Atlantic parrotfish and surgeonfish // Copeia. № 3. P. 796–798.
- Ali M.A. 1959. The ocular structure retinomotor and photobehavioral responses of juvenile pacific salmon // Can. J. Zool. V. 37. P. 965–996.
- Ali J.R., Deacon A.E., Mahabir K., Ramnarine I.W., Magurran A.E. 2018. Heterospecific shoaling in an invasive poeciliid: shared history does not affect shoal cohesion // Animal Behav. V. 138. P. 1–8.
- Allan J.R. 1986. The influence of species composition on behavior in mixed-species cyprinid shoals // J. Fish Biol. V. 29 (Supplement A). P. 97–106.
- Allan J.R., Pitcher T.J. 1986. Species segregation during predator evasion in cyprinid fish shoals // Freshwat. Biol. № 16. P. 653–659.
- Allee W.C. 1931. Animal aggregations, a study in general sociology. Chicago: The University of Chicago Press. 431 p.
- Andorfer K. 1980. The shoal behaviour of *Leucaspius delineatus* (Heckel.) in relation to ambient space and the presence of a pike, *Esox lucius* // Oecologia. № 47. P. 137–140.
- Aoki I. 1980. An anlysis of the schooling behavior of fish: internal organization and communication process // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. № 12. P. 1–65.
- Aoki I., Inagaki T., Long L.V. 1986. Measurements of the three-dimentional structure of free-swimming pelagic fish schools in a natural environment // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 52. № 12. P. 2069–2077.
- Arratia G. 2004. Mesozoic halecostomes and the early radiation of teleosts // In: Mesozoic Fishes. Part 3 – Systematics, paleoenvironments, biodiversity. (Eds. G. Arratia and A. Timoti). Munchen: Verlag Dr. Friedrich Pfl. P. 279–315.
- Atema J. 1980. Chemical senses, chemical signals and feeding behaviour in fishes // Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes. Manila. P. 57–101.
- Atz J.W. 1953. Orientation in schooling fishes // Proc. Conf. Orientation in Animals O.N.A. Wash. P. 103–130.
- Azuma T., Iwata M. 1994. Influences of illumination intensity of the nearest neighbor distance in coho salmon *Oncorhynchus kisutch* // J. Fish Biol. V. 45. P. 1113–1118.
- Bailey J.E., Wing B.L., Landingham J.H. 1983. Juvenile pacific sandfish, *Trichodon trichodon*, associated with pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, fry in the nearshore area, Southeastern Alaska // Copeia. № 2. P. 549–551.
- Baird T.A., Ryer C.H., Olla B.L. 1991. Social enhancement of foraging on an ephemeral food source in juvenile walleye pollock, *Theragra chalcogramma* // Environm. Biol. Fish. V. 31. P. 307–311.
- Ballerini M., Cabibbo N., Candelier R., Cavagna A., Cisbani E., Giardina I., Lecomte V., Orlandi A., Parisi G., Procaccini A., Viale M., Zdravkovic M. 2008. Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance: Evidence from a field study // PNAS. V. 105. № 4. P. 1232–1237.
- Barber I., Hoare D., Krause J. 2000. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. P. 131–165.
- Barber I., Huntingford F.A. 1996. Parasite infection alters schooling behavior: deviant positioning of helminth-infected minnows in conspecific groups // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 263. P. 1095–1102.

- Barber I., Huntingford F.A., Crompton D.W.T. 1995. The effect of hunger and cestode parasitism on the shoaling decisions of small freshwater fish // J. Fish Biol. V. 47. P. 524–536.
- Barber I., Ruxton G.D. 2000. The importance of stable schooling: do familiar sticklebacks stick together // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 267. P. 151–155.
- Barber I., Wright H.A. 2001. How strong are familiarity preferences in shoaling fish? // Anim. Behav. V. 61. P. 975–979.
- Barlow G.W. 1974. Extraspecific imposition of social grouping among surgeonfishes (Pisces, Acanthuridae) // J. Zool., Lond. № 174. P. 333–340.
- Bayliff W.H. 1988. Integrity of schools of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, in the eastern Pacific Ocean, as determined from tagging data // Fish Bull. V. 86. № 4. P. 631–643.
- Berdahl A., Westley P.A.H., Levin S.A., Couzin I.D., Quinn T.P. 2016. A collective navigation hypothesis for homeward migration in anadromous salmonid // Fish and Fisheries. V. 17. № 2. P. 525–542.
- Berg O.K., Berg M. 1987. Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vardnes river in Northern Norway // J. Fish Biol. V. 31. P. 121–133.
- Bernhardt B., Lampert K.P., Leese F., Mayer C., Tollrian R. 2012. Are shoals of minnow *Phoxinus phoxinus* formed by close kin? // J. Fish Biol. V. 80. P. 713–721.
- Berwein J.J. 1941. Beobachtungen und Versuche über das gesellige Leben von Elritzen // Z. vergl. Physiol. Bd. 28. H. 4. S. 402–420.
- Beyer K., Gozlan R.E., Copp G.H. 2010. Social network properties within a fish assemblage invaded by non-native sunbleak *Leucaspis delincolae* // Ecological Modelling. V. 221. P. 2118–2122.
- Bibost A.-L., Brown C. 2013. Laterality enhances schooling position in rainbowfish, *Melanocheilichthys spp* // PLoS One, 8(11):e80907
- Bilandhija H., Ma L., Parkhurst A., Jeffery W.R. 2013. A potential benefit of albinism in *Astyanax* cavefish: downregulation of the *oca2* gene increases tyrosine and catecholamine levels as an alternative to melanin synthesis // PLoS One. 8:e80823. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0080823>
- Bisazza A., Brown C. 2011. Lateralization of cognitive functions in fish // Fish cognition and behavior. Brown C., Krause J., Laland K.N. (eds.). Wiley, Oxford. P. 298–324.
- Bisazza A., Cantalupo C., Capocchiano M., Vallortigara G. 2000. Population lateralisation and social behaviour: a study with 16 species of fish // Laterality. V. 5. P. 269–284.
- Blaxter J.H.S., Holliday F.G. 1958. Herring (*Clupea harengus* L.) in aquaria. 2. Feeding // Mar. Res. № 6. P. 1–22.
- Blaxter J.H.S., Jones M.P. 1967. The development of the retina and retinomotor responses in herring // J. Marine Biol. Ass. U.K. V. 47. P. 677–697.
- Blaylock R.A. 1989. A massive school of cownose rays, *Rhinoptera bonasus* (Rhinopteraidae), in lower Chesapeake Bay, Virginia // Copeia. P. 744–748.
- Bleckmann H. 1993. Role of the lateral line in fish behaviour // Behaviour of teleost fishes (ed. by T.J. Pitcher). London: Chapman & Hall. P. 201–246.
- Borner K.K., Krause S., Mehner T., Uusi-Heikkilä S., Ramnarine I.W., Krause J. 2015. Turbidity affects social dynamics in Trinidadian guppies // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 69. P. 645–651.
- Botham M.S., Krause J. 2005. Shoals receive more attacks from the wolf-fish (*Hoplias malabaricus* Bloch, 1794) // Ethology. V. 111. P. 881–890.
- Bourke A.F.G. 2011. Principles of social evolution. Oxford: Oxford University Press. 279 p.
- Bowen E.S. 1931. The role of the sense organs in aggregations of *Ameiurus melas* // Ecol. Monogr. V. 1. № 7. P. 1–35.

- Breder C.M. 1929. Certain effects in the habit of schooling fishes as based on the observations of Jenkinsia // Amer. Mus. Novitates. № 382. P. 1–5.
- Breder C.M. 1951. Studies on the structure of the fish school // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. V. 98. P. 1–27.
- Breder C.M. 1959. Studies on social groupings in fishes // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. V. 117. M 1. P. 393–482.
- Breder C.M. 1965. Vortices and fish schools // Zoologica. V. 50. № 1. P. 97–114.
- Breder C.M. 1967. On the survival value of fish schools // Zoologica. V. 52. № 2. P. 25–40.
- Breder C.M. 1976. Fish schools as operational structures // Fishery Bull. Fish Wildl. Serv., U.S. № 74. P. 471–502.
- Breder C.M., Halpern F. 1946. Innate and asquired beavior affecting the aggregations of fishes // Physiol. Zool. V. 19. № 2. P. 154–190.
- Breder C.M., Rasquin P. 1947. Comparative studies in the light sensitivity of blind characins from a series of Mexican Caves // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 89. P. 325–351.
- Brehmer P., Gerlotto F., Laurent C., Cotel P., Achury A., Samb B. 2007. Schooling behaviour of small pelagic fish: phenotypic expression of independent stimuli // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 334. P. 263–272.
- Breitburg D.L. 1991. Settlement patterns and presettlement behavior of the naked goby, *Gobiosoma boscii*, a temperate oyster reef fish // Mar. Biol. V. 109. № 2. P. 213–221.
- Brown C. 2015. Fish intelligence, sentience and ethics // Anim Cogn. V. 18. № 1. P. 1–17.
- Brown C., Gardner C., Braithwaite V.A. 2004. Population variation in lateralised eye use in the poeciliid *Brachyraphis episcopi* // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 271. S455–S457.
- Brown C., Warburton K. 1999. Social mechanisms enhance escape responses in shoals of rainbowfish, *Melanotaenia duboulayi* // Environm. Biol. Fishes. V. 56. P. 455–459.
- Brown G.E., Colgan P.W. 1986. Individual and species recognition in centrarchid fishes: evidence and hypotheses // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 19. P. 373–379.
- Brown G.E., Smith R.J.F. 1994. Fathead minnows use chemical cues to discriminate natural shoalmates from unfamiliar conspecifics // J. Chem. Ecol. V. 20. P. 3051–3061.
- Brown M.E. 1946. The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linn.). I. Factors influencing the growth of trout fry // J. Exp. Biol. V. 22. P. 118–129.
- Buckman N.S., Ogden J.C. 1973. Territorial behavior of the striped parrotfish *Scarus croicensis* Bloch (Scaridae) // Ecology. V. 54. № 6. P. 1377–1382.
- Budaev S.V. 1997. “Personality” in the guppy (*Poecilia reticulata*): a correlation study of exploratory behavior and social tendency // J. Comp. Psychol. V. 111. № 4. P. 399–411.
- Bullis H.R. 1961. Observations on the feeding behaviour of white-tip shirks on schooling fishes // Ecology. V.42. N1. P.194-195.
- Bullis H.R., Juhl R. 1967. Phalanx orientation in feeding behaviour of the little tuna *Euthynnus alletteratus* // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 96. № 2. P. 122–125.
- Bumann D., Krause J., Rubenstein D.I. 1997. Mortality risk of spatial positions in animal groups: the danger of being in the front // Behaviour. V. 134. P. 1063–1076.
- Butail S., Bartolini T., Porfiri M. 2013. Collective response of zebrafish shoals to a free-swimming robotic fish // PLoSOne. 8e76123
- Butail S., Polverino G., Phamduy P., Del Sette F., Porfiri M. 2014. Influence of robotic shoal size, configuration, and activity on zebrafish behavior in a free-swimming environment // Behav.Brain Res. V. 275. P. 269–280.
- Carvalho C.D., Corneta C.M., Uieda V.S. 2007. Schooling behavior of *Mugil curema* (Perciformes: Mugilidae) in an estuary in southeastern Brazil // Neotropical Ichthyol. V. 5. № 1. P. 81–83.

- Charef A., Ohshimo S., Aoki I., Absi N.A. 2010. Classification of fish schools based on evaluation of acoustic descriptor characteristics // Fish. Sci. V. 76. P. 1–11.
- Chen M.J., Coss R.G., Goldthwaite R.O. 1983. Timing of dispersal in juvenile jewel fish during development is unaffected by available space // Develop. Psychobiol. V. 16. № 4. P. 303–310.
- Chivers D.P., McCormick M.I., Allan B.J.M., Mitchell M.D., Gonçães E.J., Bryshun R., Ferrari M.C.O. 2016 At odds with the group: changes in lateralization and escape performance reveal conformity and conflict in fish schools // Proc. R. Soc. B. 283: 20161127. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.1127>
- Collins A.B., Heupel M.R., Motta P.J. 2007. Residence and movement patterns of cownose rays *Rhinoptera bonasus* within a south-west Florida estuary // J. Fish Biol. V. 71. P. 1159–1178.
- Connaughton M.A., Taylor M.H. 1995. Seasonal and daily cycles in sound production associated with spawning in the weakfish, *Cynoscion regalis* // Environ. Biol. Fishes. V. 42. P. 233–240.
- Coss R.G., Burgess W. 1981. Jewel fish retain juvenile schooling pattern after crowded development // Develop. Psychobiol. V. 14(5). P. 451–457.
- Couzin I.D., Krause J., James R., Ruxton G.D., Franks N.R. 2002. Collective memory and spatial sorting in animal groups // J. theor. Biol. V. 218. P. 1–11.
- Croft D.P., Arrowsmith B.J., Bielby J., Skinner K., White E., Couzin I.D., Magurran A.E., Ramnarine I., Krause J. 2003a. Mechanisms underlying shoal composition in the Trinidadian Guppy (*Poecilia reticulata*) // Oikos. V. 100. P. 429–438.
- Croft D.P., James R., Ward A.J.W., Botham M.S., Mawdsley D., Krause J. 2005. Assortative interaction and social networks in fish // Oecologia. V. 143. № 2. P. 211–219.
- Croft D.P., Krause J., Couzin I.D., Pitcher T.J. 2003b. When fish shoals meet: outcomes for evolution and fisheries // Fish and Fisheries. V. 4. P. 138–146.
- Crook A.C. 1997. Determinants of the physiological colour patterns of juvenile parrotfish, *Chlorurus sordidus* // Anim. Behav. V. 53. P. 1251–1261.
- Crowe L.M., O'Brien O., Curtis T.H., Leiter S.M., Kenney R.D., Duley P., Kraus S.D. 2018. Characterization of large basking shark *Cetorhinus maximus* aggregations in the western North Atlantic Ocean // J. Fish Biol. <https://doi.org/10.1111/jfb.13592>
- Cullen J.M., Shaw E., Baldwin H.A. 1965. Methods for measuring the three-dimensional structure of fish schools // Animal Behav. V. 13. № 4. P. 534–543.
- Cushing D.H., Harden-Jones F.R. 1968. Why do fish school? // Nature. V. 218. P. 918–920.
- Cyrus D.P., Blader S.J.M. 1987. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 2. Laboratory studies, comparisons with field data and conclusions // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 109. P. 71–91.
- Dafni J., Diamant A. 1984. School-oriented mimicry, a new type of mimicry in fishes // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 20. № 1-2. P. 45–50.
- Dagorn L., Fréon P. 1999. Tropical tuna associated with floating objects: a simulation study of the meeting point hypothesis // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. № 6. P. 984–993.
- Dagorn L., Holland K. 2003. Report of the International workshop on current status and new directions for studying schooling and aggregation behavior of pelagic fish // PFRP (Pelagic Fish. Res. Program). V. 8. № 3. P. 7–8.
- Dambach M. 1963. Vergleichende Untersuchungen über das Schwarmverhalten von Tilapia-Jungfischen (Cichlidae, Teleostei) // Z. Tierpsychol. Bd. 20. S. 268–296.
- Davoren G.K., Ahderon J.T., Montevecchi W.A. 2006. Shoal behavior and maturity relations of spawning capelin (*Mallotus villosus*) off Newfoundland: demersal spawning and diel vertical movement patterns // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 63. P. 268–284.

- Dawis M.W., Olla B.L. 1992. The role of visual cues in the facilitation of growth in a schooling fish // Environm. Biol. Fish. V. 34. P. 421–424.
- Day R.D., Mueller F., Carseldine L., Meyers-Cherry N., Tibbetts I.R. 2015. Ballistic Beloniformes attacking through Snell's Window // J. Fish. Biol. V. 88. № 2. P. 727–734.
- DeBlois E.M., Rose G.A. 1996. Cross-shoal variability in the feeding habits of migrating Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Oecologia. V.108. P.192–196.
- Debrot A.O., Myrberg A.A., Jr. 1988. Intraspecific avoidance as a proximate cause for mixed-species shoaling by juveniles of a western Atlantic surgerfish, *Acanthurus bahianus* // Bull. Mar. Sci. V. 43. № 1. P. 104–106.
- Deelder C.L. 1951. A contribution to the knowledge of the stunted growth of perch (*Perca fluviatilis*) in Holland // Hidrobiology. № 3. P. 357–378.
- Delcourt J., Poncin P. 2012. Shoals and schools: back to the heuristic definitions and quantitative references // Rev Fish Biol Fisheries. V. 22. P. 595–619.
- Dempsey C.H. 1978. Chemical stimuli as a factor in feeding and intraspecific behaviour of herring larvae // J. Marine Biol. Ass. U.K. V. 58. P. 739–747.
- Dempster T. 2005. Temporal variability of pelagic fish assemblages around fish aggregation devices: biological and physical influences // J. Fish Biol. V. 66. P. 1237–1260.
- Demšar J., Štrumbelj E., Bajec I.L. 2016. A balanced mixture of antagonistic pressures promotes the evolution of parallel movement // Sci. Rep. V. 6, 39428; doi: 10.1038/srep39428
- Dijkgraaf S. 1949. Localisationsversuche am Fischgehirn // Experientia. V. 5. № 1. S. 44–45.
- Dimond S.J. 1970. The social behaviour of animals. Batsford. London. 256 p.
- Dlugos C.A., Rabin R.A. 2003. Ethanol effects on three strains of zebrafish: a model system for genetic investigations // Pharmacol. Biochem. Behav. V. 74. P. 471–480.
- Dobler E. 1977. Correlation between the feeding time of the pike (*Esox lucius*) and the dispersion of a school of *Leucaspius delineatus* // Oecologia. V. 27. № 1. P. 93–96.
- Domenici P., Batty R.S. 1997. Escape behavior of solitary herring (*Clupea harengus*) and comparisons with schooling individuals // Mar. Biol. V. 128. P. 29–38.
- Domenici P., Batty R.S., Similä N. 2000a. Spacing of wild schooling herring while encircled by killer whales // J. Fish Biol. V. 57. P. 831–836.
- Domenici P., Batty R.S., Similä N., Ogam E. 2000c. Killer whales (*Orcinus orca*) feeding on schooling herring (*Clupea harengus*) using underwater tail-slaps: kinematic analyses of field observations // J. Exp. Biol. V. 203. P. 283–294.
- Domenici P., Ferrari R.S., Steffensen J.F., Batty R.S. 2002. The effects of progressive hypoxia on school structure and dynamics in Atlantic herring *Clupea harengus* // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 269. P. 2103–2111.
- Domenici P., Steffensen J.F., Batty R.S. 2000b. The effect of progressive hypoxia on swimming activity and schooling in Atlantic herring // J. Fish Biol. V. 57. P. 1526–1538.
- Domenici P., Wilson A.D.M., Kurvers R.H.J., Marras S., Herbert-Reads J.E., Steffensen J.F., Krause S., Viblanc P.E., Couillaud P., Krause J. 2014. How sailfish use their bills to capture schooling prey // Proc. R. Soc. B. V. 281, 20140444. (doi:10.1098/rspb.2014.0444)
- Døving K.B. 1986. Functional properties of the fish olfactory system // Progr. Sens. Physiol. V.6. Berlin e.a. P. 39–104.
- Døving K.B., Kasumyan A. 2008. Chemoreception // Fish Larval Physiology. R.N. Finn and B.G. Kapoor (eds.). Enfield: Science Publishers. P. 331–394.
- Dugatkin L.A., FitzGerald G.J., Lavoie J. 1994. Juvenile threespined sticklebacks avoid parasitised conspecifics // Environm. Biol. Fishes. V. 39. P. 215–218.

- Dugatkin L.A., Godin J.-G.J. 1992. Predator inspection, shoaling and foraging under predation hazard in the Trinidadian guppy, *Poecilia reticulata* // Environm. Biol. Fish. V. 34. P. 265–276.
- Economakis A.E., Lobel P.S. 1998. Aggregation behavior of the grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, at Johnston Atoll, Central Pacific Ocean // Environm. Biol. Fish. V. 51. P. 129–139.
- Echevarria D.J., Toms C.N., Jouandot D.J. 2011. Alcohol-induced behavior change in zebrafish models // Rev. Neurosci. V. 22. N 1. P. 85–93.
- Eggers D.M. 1976. Theoretical effect of schooling by planktivorous fish predators on rate of prey consumption // J. Fish. Res. Board Can. V. 33. № 9. P. 1964–1971.
- Ehrlich P.R., Ehrlich A.H. 1973. Coevolution: heterospecific schooling in Caribbean reef fishes // Am. Nat. V. 107. P. 157–160.
- Eibl-Eibesfeldt I. 1962. Freiwasserbeobachtungen zur Deutung des Schwarmverhaltens verschiedener Fische // Z. Tierpsychol. Bd. 19. № 2. S. 165–182.
- Eibl-Eibesfeldt I. 1970. Ethology: The Biology of Behavior. London: Holt, Rinehart and Winston. 530 p.
- Elliott J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford Univ. Press. Oxford, 286 p.
- Elipot Y., Hinaux H., Callebort J., Launay J.-M., Blin M., Rétaux S. 2014. A mutation in the enzyme monoamine oxidase explains part of the *Astyanax* cavefish behavioural syndrome // Nat. Commun. 5:4647, 1–11. <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms4647>.
- Elipot Y., Hinaux H., Callebort J., Rétaux S. 2013. Evolutionary shift from fighting to foraging in blind cavefish through changes in the serotonin network // Curr. Biol. V. 23. P. 1–10.
- Emery A.R. 1973. Preliminary comparisons of day and night habits of freshwater fish in Ontario lakes // J. Fish. Res. Board Canada. V. 30. № 6. P. 761–774.
- Engeszer R.E., Ryan M.J., Parichy D.M. 2004. Learned social preference in zebrafish // Current Biol. V. 14. P. 881–884.
- Erismann B.E., Konotchick T.H., Blum S. 2009. Observations of spawning in the leather bass, *Dermatolepis dermatolepis* (Teleostei: Epinephelidae), at Cocos Island, Costa Rica // Environ. Biol. Fishes. V. 85. P. 15–20.
- Faria J.J., Dyer J.R.G., Clément R.O., Couzin I.D., Holt N., Ward A.J.W., Waters D., Krause J. 2010. Anovel method for investigating the collective behaviour of fish: introducing ‘Robofish’ // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 64. P. 1211–1218.
- Farmer N.A., Ribble D.O., Miller D.G., III. 2004. Influence of familiarity on shoaling behaviour in Texas and blacktail shiners // J. Fish Biol. V. 64. P. 776–782.
- Faucher K., Parmentier E., Becco C., Vandewalle N., Vandewalle P. 2010. Fish lateral system is required for accurate control of shoaling behaviour // Anim. Behav. V. 79. P. 679–687.
- Felipe T.R.A., Suarez Y.R., Antonialli W.F., Jun. 2009. The social organization of fish schools: antipredator responses of *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Characidae, Tetragonopterinae) under simulated predation in the laboratory // Sociobiology. V. 54. № 1. P. 275–281.
- Fernald R.D., Hirata N.R. 1979. The ontogeny of social behavior and body coloration in the African cichlid fish *Haplochromis burtoni* // Z. Tierpsychol. V. 50. № 2. P. 180–187.
- Fernandes Y., Gerlai R. 2009. Long-term behavioral changes in responses to early developmental exposure to ethanol in zebrafish // Alcohol Clin. Exp. Res. V. 33. P. 601–609.

- Fernö A. 1993. Advances in understanding of basic behavior: consequences for fish capture studies // ICES mar. Sci. Symp. №196. P. 5–11.
- Fernö A., Huse G., Jakobsen P.J., Kristiansen T.S. 2011. The role of fish learning skills in fisheries and aquaculture // In: Brown C., Krause J., Laland K.N. (eds.) Fish cognition and behaviour. Blackwell, Oxford. P. 278–310.
- Fish F.E., Goetz K.T., Rugh D.J., Brattstrom L.V. 2013. Hydrodynamic patterns associated with echelon formation swimming by feeding bowhead whales (*Balaena mysticetus*) // Mar. Mammal Sci. V. 29. P. E498–E507. <https://doi.org/10.1111/mms.12004>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2018. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (02/2018).
- Fitzsimmons S.D., Warburton K. 1992. Fish movement behaviour: variability within and between groups // Behavioural Processes. V. 26. P. 211–216.
- Folkvord A., Hunter J.R. 1991. Responsiveness of starved northern anchovy *Engraulis mordax* larvae to predatory attacks by adult anchovy // Fish. Bull. V. 89. № 4. P. 707–711.
- Foote K.G., Ona E. 1987. Tilt angles of schooling penned saithe // J. Cons. int. explor. Mer. V. 43. № 2. P. 118–121.
- Foster E.G., Ritz D.A., Osborn J.E., Swadling K.M. 2001. Schooling affects the feeding success of Australian salmon (*Arripis trutta*) when preying on mysid swarms (*Paramesopodopsis rufa*) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 261. P. 93–106.
- Foster S.A. 1985a. Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defended resources // Anim. Behav. V. 33. № 3. P. 782–792.
- Foster S.A. 1985b. Size-dependent territory defense by a damselfish // Oecologia. № 67. P. 499–505.
- Francis R.C. 1990. Temperament in a fish: a longitudinal study of the development of individual differences in aggression and social rank in the Midas cichlid // Ethology. V. 86. P. 311–325.
- Fréon P., Dagorn L. 2000. Review of fish associative behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis // Rev. Fish Biol. and Fish. V.10. № 2. P. 183–207.
- Frommen J.G., Bakker T.C.M. 2004. Adult three-spined sticklebacks prefer to shoal with familiar kin // Behaviour V. 141. P. 1401–1409.
- Frommen J.G., Luz C., Bakker T.C.M. 2007. Nutritional state influences shoaling preference for familiars // Zoology. V. 110. P. 369–376.
- Fukuda H., Torisawa S., Sawada Y., Takagi T. 2010. Ontogenetic changes in schooling behaviour during larval and early juvenile stages of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* // J. Fish Biol. V. 76. P. 1841–1847.
- Gallego A., Heath M.R. 1994. The development of schooling behaviour in Atlantic herring *Clupea harengus* // J. Fish Biol. V. 45. P. 569–588.
- Gandolfi G., Mainardi D., Rossi A.C. 1968. The fright reaction of zebra fish // Atti Soc. Ital. Sci. Natur. V. 107. № 1. P. 74–88.
- Gautrais J., Jost J., Theraulaz G. 2008. Key behavioural factors in self-organised fish school model // Ann. Zool. Fennici. V. 45. P. 415–428.
- Gerlai R., Lahav M., Guo S., Rosenthal A. 2000. Drinks like a fish: zebrafish (*Danio rerio*) as a behavior genetic model to study alcohol effects // Pharmacol. Biochem. Behav. V. 67. P. 773–782.
- Gerlotto F., Fréon P. 1992. Some elements on vertical avoidance of fish schools to a vessel during acoustic surveys // Fish. Res. V. 14. P. 251–259.
- Glass C.W., Wardle C.S., Wojsiewicz W.R. 1986. A light intensity threshold for schooling in the Atlantic mackerel, *Scomber scomrus* // J. Fish Biol. V.29 (Suppl.). P. 71–81.

- Godin J.-G. J. 1980. Ontogenetic changes in the daily rhythms of swimming activity and of vertical distribution in juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) // Can. J. Zool. V. 58. № 5. P. 745–753.
- Godin J.-G. J., Morgan M.J. 1985. Predator avoidance and school size in a cyprinodontid fish, the banded killifish (*Fundulus diaphanus* Lesueur) // Behav. Ecol. Sociobiol. № 16. P. 105–110.
- Godin J.-G. J., Smith S.A. 1988. A fitness cost of foraging in the guppy // Nature. № 333. P. 69–71.
- Godin J.-G.J., Classon L.J., Abrahams M.V. 1988. Group vigilance and shoal size in a small characin fish // Behaviour. V. 33. P. 120–131.
- Gómez-Laplaza L.M. 2006. Shoal choice in juvenile angelfish (*Pterophyllum scalare*): effects of social status and activity // Ethol. Ecol. Evol. V. 18. P. 261–273.
- Gómez-Laplaza L.M., Fuente A. 2007. Shoaling decisions in angelfish: the roles of social status and familiarity // Ethology. V. 113. P. 847–855.
- Gómez-Laplaza L.M., Gerlai R. 2016. Discrimination of large quantities: Weber's law and short-term memory in angelfish, *Pterophyllum scalare* // Anim. Behav. V. 112. P. 29–37.
- Gray J.A.B., Denton E.J. 1991. Fast pressure pulses and communication between fish // J. mar. biol. Ass. U.K. V. 71. P. 83–106.
- Greenwood A.K., Ardekani R., McCann S.R., Dubin M.E., Sullivan A., Bensussen S., Tavaré S., Peichel C.L. 2015. Genetic mapping of natural variation in schooling tendency in the threespine stickleback // G3 (Bethesda). V. 5. № 5. P. 761–769.
- Greenwood A.K., Wark A.R., Yoshida K., Peichel C.L. 2013. Genetic and neural modularity underlie the evolution of schooling behavior in threespine sticklebacks // Curr. Biol. V. 23. P. 1884–1888.
- Gregson J.N.S., Burt de Perera T. 2007. Shoaling in eyed and blind morphs of the characin *Astyanax fasciatus* under light and dark conditions. J. Fish Biol. V. 70. P. 1615–1619. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01430.x>.
- Griffiths S.W. 1997. Preferences for familiar fish do not vary with predation risk in the European minnow // J. Fish Biol. V. 51. P. 489–495.
- Griffiths S.W., Magurran A.E. 1997. Familiarity in schooling fish: how long does it take to acquire? // Anim. Behav. V. 53. P. 945–949.
- Groot C., Margolis L., eds. 1991. Pacific salmon life histories. Univ. of British Columbia press. Vancouver. 564 p.
- Grover J.T., Olla B. 1983. The role of the rhinoceros auklet *Cerorhinca monocerata* in mixed species feeding assemblages of seabirds in the Strait of Juan de Fuca, Washington // Auk. V. 100. P. 979–982.
- Guinet C., Domenici P., de Stephanis R., Barrett-Lennard L., Ford J.K.B., Verborgh P. 2007. Killer whale predation on bluefin tuna: exploring the hypothesis of the endurance-exhaustion technique // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 347. P. 111–119.
- Gunji Y.-P., Kusunoki Y., Kitabayashi N., Mochizuki T., Ishikawa M., Watanabe T. 1999. Dual interaction producing both territorial and schooling behavior in fish // BioSystems. V. 50. P. 27–47.
- Hafsteinsson M.T., Misund O.A. 1995. Recording the migration behaviour of fish schools by multi-beam sonar during conventional acoustic surveys // ICES J. Mar. Sci. V. 52. P. 915–924.
- Hager M.C., Helfman G.S. 1991. Safety in numbers: shoal size choice by minnows under predatory threat // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 29. P. 271–276.

- Hallier J.-P. 1991. Tuna fishing on log-associated schools in the western Indian ocean: an aggregation behavior // I.P.T.P. Coll. Vol. Work Doc. № 4. P. 325–342.
- Hamilton W.D. 1971. Geometry for the selfish herd // J. Theor. Biol. V. 31. P. 295–311.
- Handegard N.O., Michalsen K., Tjøstheim D. 2003. Avoidance behavior in cod, *Gadus morhua*, to a bottom trawling vessel // Aqua. Liv. Res. V. 16. P. 265–270.
- Hansen M.J., Schaerf T.M., Krause J., Ward A.J.W. 2016. Crimson spotted rainbowfish (*Melanotaenia duboulayi*) change their spatial position according to nutritional requirement // PLoS One. 11(2): e0148334. doi:10.1371/journal.pone.0148334
- Hara I. 1985b. Moving direction of Japanese sardine school of the basis of aerial surveys // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V.51. № 1. P. 41–46.
- Hara I. 1985b. Moving direction of Japanese sardine school of the basis of aerial surveys // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V.51. № 12. P. 1939–1945.
- Hayashi N., Nakamura S., Yoshikawa H., Abe T., Kobayashi H. 1994. A role of olfaction in schooling of Japanese sea catfish, *Plotosus lineatus* // Jpn. J. Ichthyol. V. 41. P. 7–13.
- He P. 1993. Swimming speeds of marine fish in relation to fishing gears // ICES Mar. Sci. Symp. V. 196. P. 183–189.
- He P., Wardle C.S. 1988. Endurance at intermediate swimming speeds of Atlantic mackerel, *Scomber scomrus* L., herring, *Clupea harengus* L., and saithe, *Pollachius virens* L. // J. Fish Biol. V. 33. P. 255–266.
- Healey M.C., Prieston R. 1973. The interrelationships among individuals in a fish school // Fish. Res. Bd. Can., Tech. Rept. № 389. P. 1–15.
- Helfman G.S. 1979. Twilling activities of yellow perch, *Perca flavescens* // J. Fish. Res. Board Can. V. 36. № 2. P. 173–179.
- Heller T.R., Jr, Hoese H.D. 1962. Note on the schooling behavior of the striped mullet, *Mugil cephalus*, in Texas // Copeia. № 2. P. 453–454.
- Hemelrijk C.K., Hildenbrandt H. 2008. Self-organized shape and frontal density of fish schools // Ethology. V. 114. P. 245–254.
- Hemelrijk C.K., Reid D.A.P., Hildenbrandt H., Padding J.T. 2015. The increased efficiency of fish swimming in a school // Fish and Fisheries. V. 16. № 3. P. 511–521.
- Hensor E., Couzin I.D., James R., Krause J. 2005. Modelling density-dependent fish shoal distributions in the laboratory and field // Oikos V. 110. P. 344–352.
- Herbert-Read J.E. 2016. Understanding how animal groups achieve coordinated movement // J. Exp. Biol. V. 219. P. 2971–2983.
- Herbert-Read J.E., Krause S., Morrell L.J., Schaerf T.M., Krause J., Ward A.J.W. 2013. The role of individuality in collective group movement // Proc. R. Soc. B. V. 280 (1752): 20122564. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2564>
- Herbert-Read J.E., Perna A., Mann R.P., Schaerf T.M., Sumpter D.J.T., Ward A.J.W. 2011. Inferring the rules of interaction of shoaling fish // PNAS. V. 108. № 46. P. 18726–18731.
- Herbert-Read J.E., Romanczuk P., Krause S., Strömbom D., Couillaud P., Domenici P., Kurvers R.H.J.M., Marras S., Steffensen J.F., Wilson A.D.M., Krause J. 2016. Proto-cooperation: group hunting sailfin improve hunting success by alternating attacks on grouping prey // Proc. R. Soc. B 283:20161671. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.1671>
- Herbert-Read J.E., Romenskyy M., Sumpter D.J.T. 2015. A turing test for collective motion // Biol. Lett. 11: 20150674. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0674>
- Herskin J., Steffensen J.F. 1998. Energy saving in sea bass swimming in a school: measurements of tail beat frequency and oxygen consumption at different swimming speeds // J. Fish Biol. V. 53. P. 366–376.

- Herter K. 1953. Fischdressuren und ihre sinnesphysiologische Grundlagen. Berlin: Akad.-Verl. 326 s.
- Heupel M.R., Simpfendorfer C.A. 2005. Quantitative analysis of aggregation behavior in juvenile blacktip sharks // Mar. Biol. V. 147. P. 1239–1249.
- Heyman W.D., Graham R.T., Kjerfve B., Johannes R.E. 2001. Whale sharks *Rhincodon typus* aggregate to feed on fish spawn in Belize // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 215. P. 275–282. <https://doi.org/10.3354/meps215275>
- Hiatt R.W., Brock V.E. 1948. On the herding of prey and the schooling of the black skipjack *Euthynnus yaito* Kishinouye // Pacif. Sci. V. 2. P. 297–298.
- Higgs D.M., Fuiman L.A. 1996. Light intensity and schooling behaviour in larval gulf menhaden // J. Fish Biol. V. 48. P. 979–991.
- Hilborne R. 1991. Modelling the stability of fish schools: exchange of individual fish between schools of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 48. P. 1081–1091.
- Hoar W.S. 1988. The physiology of smolting salmonids // Fish physiology. New York. (Eds. W.S. Hoar, D.J. Randall). Academic Press. New York. Vol. XI, B. P. 275–343.
- Hoare D.J., Krause J., Peuhkuri N., Godin J.-G.J. 2000b. Body size and shoaling in fish // J. Fish Biol. V. 57. P. 1351–1366.
- Hoare D.J., Ruxton G.D., Godin J.G.J., Krause J. 2000a. The social organization of free-ranging fish shoals // Oikos. V. 89. P. 546–554.
- Hobson E.S. 1963. Selective feeding by the gafftopsail pompano *Trachinotus rhodopus* (Gill), in mixed schools of herring and anchovies in the Gulf of California // Copeia. P. 595–596.
- Hobson E.S. 1968. Predatory behaviour of some shore fishes in the Gulf of California // Bur. Sport Fish. Wild. Res. Rep. V. 73. P. 1–92.
- Hochachka P.W., Somero G.N. 1973. Strategies of Biochemical Adaptation. Philadelphia: Saunders. 358 p.
- Hockley F.A., Wilson C.A.M.E., Graham N., Cable J. 2014. Combined effects of flow condition and parasitism on shoaling behaviour of female guppies *Poecilia reticulata* // Behav. Ecol Sociobiol. V. 68. P. 1513–1520.
- Hosch Z. 1936. Untersuchungen über Grasshirnfunktionen des Elritze (*Phoxinus laevis*) und des Grundlings (*Gobio fluviatilis*) // Zool. Jb. Abt. Allgem. Zool. Und Physiol. Bd. 38. S. 57–98.
- Hunter J., Nicholl R. 1985. Visual threshold for schooling in northern anchovy *Engraulis mordax* // Fish. Bull. V. 83. № 3. P. 235–242.
- Hunter J.R. 1966. Procedure for the analysis of schooling behaviour // J. Fish. Res. Board Can. V. 23. P. 547–562.
- Hunter J.R. 1968. Effects of light on schooling and feeding of jack meckerel, *Trachurus symmetricus* // J. Fish. Res. Bd. Can. V. 25. P. 393–407.
- Hunter J.R. 1969. Communication of velocity changes in jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) // Anim. Behav. V. 17. № 3. P. 507–514.
- Hunter J.R., Coyne K.M. 1982. The onset of schooling in northern anchovy larvae, *Engraulis mordax* // Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Repts. V. 23. P. 246–251.
- Huse G.H., Railsback S.R., Fernö A. 2002. Modelling changes in migration pattern of herring: collective behaviour and numerical domination // J. Fish Biol. V. 60. P. 571–582.
- Ikehara K. 1984. Ecology of mojiyako // Study on the production ability and oceanic environments, 2 (Ed.): Jap. Sea Nat. Fish. Res. Inst., Niigata. P. 221–233.

- Inagaki T., Sakamoto W., Aoki I., Kuroki T. 1976. Studies on the schooling behaviour of fish. III. Mutual relationships between speed and form in schooling // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 42. P. 629–635.
- Inoue M., Arimoto T. 1976. The role of the optokinetic reaction in the schooling of fish // J. Tokyo Univ. of Fish. V. 62. P. 67–81.
- Inoue M., Arimoto T., Kono I. 1979a. Степень распада стай *Zacco temminckii* в зависимости от качества воды в аквариуме с круговым током // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 45. № 12. P. 1485–1490.
- Inoue M., Hasegawa E., Arimoto T. 1979b. Изучение структуры стай у *Rhodeus ocellatus* и *Moroko steindachneri* с помощью фотографического наблюдения. “Уми, Мер”. V. 17. № 2. P. 91–103.
- Ioannou C.C., Guttal V., Couzin I.D. 2012. Predatory fish select for coordinated collective motion in virtual prey // Science. V. 337. P. 1212–1215.
- Irving E., Brown C. 2013. Examining the link between personality and laterality in a feral guppy *Poecilia reticulata* population // J. Fish. Biol. V. 83. P. 311–325.
- Ishizaki Y., Masuda R., Uematsu K., Shimizu K., Arimoto M., Takeushi T. 2001. The effect of dietary docosahexaenoic acid on schooling behavior and brain development in larval yellowtail // J. Fish Biol. V. 58. P. 1691–1703.
- Iizawa Y., Matsumoto T., Kanda T. 1978. Group effects on physiological and ecological phenomena in fish I. Group effect on the oxygen consumption of the rainbow trout and the medaka // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 44. № 9. P. 965–969.
- Ito H., Ishikawa Y., Yoshimoto M., Yamamoto N. 2007. Diversity of brain morphology in teleosts: brain and ecological niche // Brain, Behav. Evol. V. 69. P. 76–86.
- Itzkowitz M. 1977. Social dynamics of mixed-species groups of Jamaican reef fishes // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 2. P. 361–384.
- Iversen E.S. 1967. Schooling-social or survival? // Sea Frontiers. V.13. N2. P.111-119.
- Iwata M. 1995. Downstream migratory behavior of salmonids and its relationship with cortisol and thyroid hormones: a review // Aquaculture. V. 135. P. 131–139.
- Jakobsson S., Jarvi T. 1978. Antipredator behaviour of 2-year hatchery reared Atlantic salmon *Salmo salar* and a description of the predatory behaviour of burbot *Lota lota* smolts // Zool. Rev. V. 38. № 3. P. 57–70.
- Jacoby D.M.P., Croft D.P., Sims D.W. 2012. Social behaviour in sharks and rays: analysis, patterns and implications for conservation // Fish and Fisheries. V. 13. P. 399–417. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00436.x>
- Jobling M. 1985. Physiological and social constraints on growth of fish with special reference to Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L. // Aquaculture. V. 44. P. 83–90.
- Jobling M., Reinsnes T.G. 1986. Physiological and social constraints on growth of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L.: an investigation of factors leading to stunting // J. Fish Biol. V. 28. P. 379–384.
- Johansen J.L., Vaknin R., Steffensen J.F., Domenici P. 2010. Kinematics and energetic benefits of schooling in the labriform fish, striped surfperch *Embiotoca lateralis* // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 420. P. 221–229.
- John K.R. 1964. Illumination and vision and the schoolinf behaviour of *Astyanax mexicanus* // J. Fish. Res. Bd. Can. V. 21. P. 1453–1473.
- Johnson P.O. 1970. The Wash sprat fishery // Fishery Invest., London. Ser.2. V. 26. № 4. 1–77.
- Jolles J.W., Boogert N.J., Shridhar V.H., Couzin I.D., Manica A. 2017. Consistent individual differences drive collective behavior and group functioning of schooling fish // Current Biol. V. 27. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2017.08.004>

- Jones F.R.H. 1956. The behaviour of minnows in relation to light intensity // J. Exper. Biol. V. 33. № 2. P. 271–281.
- Jonsson B., Jonsson N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes // Rev. Fish Biol. Fish. V. 3. P. 348–365.
- Kühlmann H.H., Karst H. 1967. Freiwasserbeobachtungen zum Verhalten von Tobiasfischschwärmen (Ammodytidae) in der westlichen Ostsee // Z. Tierpsychol. Bd. 24. S. 282–297.
- Kajiura S.M., Tellman S.L. 2016. Quantification of massive seasonal aggregations of blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) in southeast Florida // PLoS ONE 11(3): e0150911. doi:10.1371/journal.pone.0150911
- Kanehiro H., Suzuki M., Matuda K. 1985. Characteristics of schooling behavior by the group size of rose bitterling in the experimental water tank // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 51. № 12. P. 1977–1982.
- Kasumyan A.O. 2003. The lateral line in fish: structure, function, and role in behavior // J. Ichthyol. V. 43. Suppl. 2. P. S175–S213.
- Katz Y., Tunstrom K., Ioannou C.C., Huepe C., Couzin I.D. 2011. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 10. P. 18720–18725.
- Kavaliers M. 1981. Schooling behavior of fish: an opiate-dependent activity? // Behav. Neural Biol. V. 33. P. 397–401.
- Kawamura G., Masuma S., Tezuka N., Koiso M., Jinbo T., Namba K. 2003. Morphogenesis of sense organs in the bluefin tuna *Thunnus orientalis* // The big fish bang. Proceedings of the 26th Annual larval fish conference. Ed. By H.I. Browman, A.B. Skiftesvik. Bergen. P. 123–135.
- Keenleyside M.H.A. 1955. Some aspects of the schooling behaviour of fish // Behaviour. V. 8. P. 83–248.
- Keenleyside M.H.A. 1979. Diversity and adaptation in fish behavior. Springer-Verlag, Heidelberg. 208 p.
- Kerr J.P. 1963. Grouping behaviour of the zebrafish as influenced by social isolation // Am. Zoologist. V. 2. P. 532–533.
- Kiflawi M., Mazeroll A.I. 2006. Female leadership during migration and the potential for sex-specific benefits of mass spawning in the brown surgeonfish (*Acanthurus nigrofasciatus*) // Environ. Biol. Fish. V. 76. P. 19–23.
- Killen S.S., Marras S., Steffensen J.F., McKenzie D.J. 2011. Aerobic capacity influences the spatial position of individuals within fish schools // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 279(1727). P. 357–364.
- Kingsford M.J., Tricklebank K.A. 1991. Ontogeny and behavior of *Aldrichetta forsteri* (Teleostei, Mugilidae) // Copeia. № 1. P. 9–16.
- Klimley A.P. 1985. Schooling in *Sphyrna lewini*, a species with low risk of predation: a non-egalitarian state // Z. Tierpsychol. V. 70. P. 297–319.
- Klimley A.P., Holloway C.F. 1999. School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares* // Mar. Biol. V. 307. P. 307–317.
- Koebele B.P. 1985. Growth and the size hierarchy effect: an experimental assessment of three proposed mechanisms: activity differences, disproportional food acquisition, physiological stress // Environ. Biol. Fish. V. 12. № 3. P. 181–188.
- Köhler D. 1979. Zur Struktur und Funktion des Fischwarmes // Biol. Rdsch. V. 17. № 1. P. 24–34.
- Köhler D. 1988. Experimente zum Schwarmverhalten des Uklei // Aquarien-Terrarien. V. 35. № 7. P. 239–243.

- Koltes K.H. 1985. Effects of sublethal copper concentrations on the structure and activity of Atlantic silverside schools // Trans. Am. Fish. Soc. V. 114. P. 413–422.
- Kowalko J.E., Rohner N., Rompani S.B., Peterson B.K., Linden T., Yoshizawa M., Kay E.H., Hoekstra H., Jeffery W.R., Borowsky R., Tabin C.J. 2013. Loss of schooling behavior in cavefish through sight-dependent and sight-independent mechanisms // Curr. Biol. V. 23. P. 1874–1883.
- Kozak G.M., Boughman J.W. 2012. Plastic responses to parents and predators lead to divergent shoaling behaviour in sticklebacks // J. Evol. Biol. V. 25. P. 759–769.
- Kramer D.L., Graham J.B. 1976. Synchronous air breathing, a social component of respiration in fishes // Copeia. P. 689–697.
- Kratt L.F., Smith R.J.F. 1979. Agonistic behaviour of age 0, age I and non-breeding adult Arctic drayling *Thymallus arcticus* (Pallas) // J. Fish. Biol. V. 15. № 4. P. 389–404.
- Krause J. 1993a. The relationship between foraging and shoal position in a mixed shoal of roach (*Rutilus rutilus*) and chub (*Leuciscus cephalus*): a field study // Oecologia. V. 93. P. 356–359.
- Krause J. 1993b. The influence of hunger on shoal size choice by three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* // J. Fish Biol. V. 43. P. 775–780.
- Krause J. 1994. The influence of food competition and predation risk on size-assortative shoaling in juvenile chub (*Leuciscus cephalus*) // Ethology. V. 96. P. 105–116.
- Krause J., Bultin R.K., Peuhkuri N., Pritchard V.L. 2000a. The social organization of fish shoals: a test of the predictive power of laboratory experiments for the field // Biol. Rev. V. 75. № 4. P. 477–501.
- Krause J., Bumann D., Todt D. 1992. Relationship between the position preference and nutritional state of individuals in shoals of juvenile roach (*Rutilus rutilus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 30. P. 177–180.
- Krause J., Godin J.-G. 1994a. Influence of parasitism on the shoaling behaviour of banded killifish, *Fundulus diaphanus* // Can. J. Zool. V. 72. P. 1775–1779.
- Krause J., Godin J.-G. 1994b. Shoal choice in the banded killifish (*Fundulus diaphanus*, Teleostei, Cyprinodontidae): effects of predation risk, fish size, species composition and size of shoals // Ethology. V. 98. P. 128–136.
- Krause J., Godin J.-G. 1995. Predator preferences for attacking particular prey group sizes: consequences for predator hunting success and prey predation risk // Anim. Behav. V. 50. P. 465–473.
- Krause J., Godin J.-G. 1996. Influence of parasitism on shoal choice in the banded killifish (*Fundulus diaphanus*, Teleostei, Cyprinodontidae) // Ethology. V. 102. P. 40–49.
- Krause J., Godin J.-G., Brown D. 1996a. Size-assortativeness in multi-species fish shoals // J. Fish Biol. V. 49. P. 221–225.
- Krause J., Godin J.-G., Brown D. 1996b. Phenotypic variability within and between fish shoals // Ecology. V. 77. № 5. P. 1586–1591.
- Krause J., Godin J.-G., Brown D. 1998a. Body length variation within multi-species fish shoals: the effects of shoal size and number of species // Oecologia. V. 114. P. 67–72.
- Krause J., Godin J.-G., Rubenstein D. 1998b. Group choice as a function of group size differences and assessment time in fish: the influence of species vulnerability to predation // Ethology. V. 104. P. 68–74.
- Krause J., Hartmann N., Pritchard V.L. 1999. The influence of nutritional state on shoal choice in zebrafish, *Danio rerio* // Animal Behav. V. 57. P. 771–775.

- Krause J., Hoare D.J., Croft D., Lawrence J., Ward A., Ruxton G.D., Godin J.-G.J., James R. 2000b. Fish shoal composition: mechanisms and constraints // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 267. P. 2011–2017.
- Krause J., Hoare D.J., Krause S., Hermelrijk C.K., Rubenstein D. 2000c. Leadership in fish shoals // *Fish and Fisheries*. V. 1. № 1. P. 81–89.
- Krause J., Ruxton G.D. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press. Oxford. 210 p.
- Krause J., Ruxton G.D., Rubenstein D. 1998c. Is there always an influence of shoal size on predator hunting success? // *J. Fish Biol.* V. 52. P. 494–501.
- Krause J., Seebacher F. 2018. Collective Behaviour: Physiology Determines Position // *Current Biol.* V. 28, R342–R366. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.02.070>
- Kronauer D.J.C., Levine J.D. 2017. The ultimate and proximate underpinnings of social behavior // *J. Exp. Biol.* V. 220. № 1. P. 4–5.
- Kunz Y., Hemelrijk C.K. 2003. Artificial fish schools: collective effects of school size, body size, and body form // *Artificial Life*. V. 9. P. 237–253.
- Kunz H., Hemelrijk C.K. 2012. Simulations of the social organization of large schools of fish whose perception is obstructed // *Appl. Animal Behav. Sci.* V. 138. P. 142–151.
- Kurvers R.H.J.M., Krause S., Viblanc P.E., Herbert-Read J.E., Zaslansky P., Domenici P., Marras S., Steffensen J.F., Svendsen M.B.C., Wilson A.D.M., Couillaud P., Boswell K.M., Krause J. 2017. The evolution of lateralization in group hunting sailfish // *Current Biol.* V. 27. P. 1–6. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.12.044>
- Lachlan R.F., Crooks L., Laland K.N. 1998. Who follows whom? Shoaling preferences and social learning of foraging information in guppies // *Anim. Behav.* V. 56. P. 181–190.
- Laland K.N., Williams K. 1997. Shoaling generates social learning of foraging information in guppies // *Anim. Behav.* V. 53. P. 1161–1169.
- Landa J.T. 1998. Bioeconomics of schooling fishes: selfish fish, quasi-free riders, and other fishy tales // *Environm. Biol. Fish.* V. 53. P. 353–364.
- Landeau L., Terborgh J. 1986. Oddity and confusion effect in predation // *Animal Behav.* V. 34. P. 1372–1380.
- Landgraf T., Bierbach D., Nguyen H., Forgo S., Muggelberg N., Romanczuk P., Krause J. 2016. RoboFish: increased acceptance of interactive robotic fish with realistic eyes and natural motion patterns by live Trinidadian guppies // *Bioinspiration Biomimetics*. V. 11.015001. (doi:10.1088/1748-3190/11/1/015001)
- Larkin P.A., Walton A. 1969. Fish school size and migration // *J. Fish. Res. Bd. Can.* V. 26. P. 1372–1374.
- Larsson M. 2009. Possible functions of the octavolateralis system in fish schooling // *Fish and Fisheries*. V. 10. P. 344–353.
- Larsson M. 2012. Why do fish school? // *Current Zool.* V. 58. № 1. P. 116–128.
- Lauder G.V., Liem K.F. 1983. The evolution and interrelationships of actinopterygian fishes // *Bull. Mus. Comp. Zool.* V. 150. P. 95–197.
- Lawson G.L., Kramer D.L., Hunte W. 1999. Size-related habitat use and schooling behavior in two species of surgeonfish (*Acanthurus bahianus* and *A. coeruleus*) on a fringing reef in Barbados, West Indies // *Environm. Biol. Fish.* V. 54. P. 19–33.
- Leblond C., Reefs S.G. 2006. Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*) // *Behaviour*. V. 143. P. 1263–1280.
- LeBoeuf A.C., Benton R., Keller L. 2013. The molecular basis of social behavior: models, methods and advances // *Curr. Opin. Neurobiol.* V. 23. P. 3–10.
- Lee-Jenkins S.S.Y., Godin J.-G.J. 2010. Social familiarity and shoal formation in juvenile fishes // *J. Fish. Biol.* V. 76. P. 580–590.

- Lefrançois C., Ferrari R.C., da Silva M., Domenici P. 2009. The effect of progressive hypoxia on spontaneous activity in single and shoaling golden grey mullet *Liza aurata* // J. Fish Biol. V. 75. P. 1615–1625.
- Leis J.M. 2009. Ontogeny of behaviour in larvae of marine demersal fishes // Ichthyol. Res. V. 57. P. 325–342.
- Leis J.M., Carson-Ewart B.M. 1998. Complex behaviour by coral-reef fish larvae in open-water and near-reef pelagic environments // Environm. Biol. Fish. V. 53. P. 259–266.
- Lopez U., Gautrais J., Couzin I.D., Theraulaz G. 2012. From behavioural analyses to models of collective motion in fish schools // Interface Focus. V. 2. P. 693–707.
- Lorenz K. 1966. On aggression. Harcour Brace and World. N.Y. 306 p.
- Losey G.S., Cronin T., Goldsmith T.H., Hyde D., Marshall N.J., McFarland W.N. 1999. The UV visual world of fishes: a review // J. Fish Biol. V. 54. P. 921–943.
- Losey G.S., Jr. 2003. Crypsis and communication functions of UV-visible coloration in two coral reef damselfish, *Dascyllus aruanus* and *D. reticulatus* // Anim. Behav. V. 66. P. 299–307.
- Loukashkin A.S., Grant N. 1959. Behaviour and reaction of the Pacific sardine, *Sardinops caerulea* (gigard) under the influence of white colored lights and darkness // Proc. Calif. Acad. Sci. № 29(15). P. 509–548.
- Luo J. 1993. Tidal transport of the bay anchovy, *Anchovy mitchilli*, in darkness // J. Fish Biol V. 42. P. 531–539.
- Lutcavage M.E., Brill R.W., Skomal G.B., Chase B.C., Goldstein J.L., Tutein J. 2000. Tracking adult North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic using ultrasonic telemetry // Mar. Biol. V. 137. P. 347–358.
- Luyten P.H., Liley N.R. 1985. Geographic variation in the sexual behaviour of the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters) // Behaviour. V. 95. №1-2. P. 164–179.
- Lythgoe J.N. 1968. Visual pigments and visual range underwater // Vis. Res. V. 8. P. 97–1012.
- McFarlad W.N., Kotchian N.M. 1982. Interaction between schools of fish and mysids // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 11. № 2. P. 71–76.
- Mackinson S., Nøttestad L., Guénette S., Pitcher T.J., Misund O.A., Fernö A. 1999. Cross-scale observations on distribution and behavioural dynamics of ocean feeding Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.) // ICES J. Mar. Sci. V. 56. P. 613–626.
- Maeda N., Hidaka T. 1979. Ethological function of the parr marks in a Japanese trout, *Oncorhynchus masou* f. Ishikawai // Dobutsugaku zasshi, Zool. Mag. V.88. № 1. P. 34–42.
- Magurran A.E. 1986. The development of shoaling behaviour in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* // J. Fish Biol. V. 29 (Suppl. A). P. 159–169.
- Magurran A.E. 1990. The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish // Annals zool. Fenn. V. 27. P. 51–66.
- Magurran A.E., Bendelow J.A. 1990. Conflict and co-operation in White Cloud Mountain minnow schools // J. Fish. Biol. V. 37. № 1. P. 77–83.
- Magurran A.E., Higman A. 1988. Information transfer across fish shoals under predator threat // Ethology. V. 78. P. 153–158.
- Magurran A.E., Oulton W., Pitcher T.J. 1985. Vigilant behaviour and shoal size in minnows // Z. Tierpsychol. Bd. 67. P. 167–178.
- Magurran A.E., Pitcher T.J. 1983. Foraging, timidity and shoal size in minnows and goldfish // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 12. № 2. P. 147–152.
- Magurran A.E., Pitcher T.J. 1987. Provenance, shoal size and the sociobiology of predator evasion behaviour in minnow shoals // Proc. R. Soc. V. 229B. P. 439–465.

- Magurran A.E., Seghers B.H. 1990. Population differences in the schooling behaviour of newborn guppies, *Poecilia reticulata* // Ethology. V. 84. P. 334–342.
- Magurran A.E., Seghers B.H. 1994. Predator inspection behaviour covaries with schooling tendency amongst wild guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad // Behaviour. V. 128. P. 121–134.
- Magurran A.E., Seghers B.H., Shaw P.W., Carvalho G.R. 1994. Schooling preferences for familiar fish in the guppy, *Poecilia reticulata* // J. Fish Biol. V. 45. P. 401–406.
- Major P.F. 1977. Predator-prey interactions in schooling fishes during periods of twilight: a study of the silverside *Pranesus insularum* in Hawaii // Fish. Bulletin. V. 75. P. 415–426.
- Major P.F. 1978. Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus* // Anim. Behav. V. 26. № 3. P. 760–777.
- Makris N.C., Ratilal P., Jagannathan S., Gong Z., Andrews M., Bertsatos I., Godø O.R., Nero R.W., Jech J.M. 2009. Critical population density triggers rapid formation of vast oceanic fish shoals // Science. V. 323. P. 1734–1737.
- Makris N.C., Ratilal P., Symonds D.T., Jagannathan S., Lee S., Nero R.W. 2006. Fish population and behavior revealed by instantaneous continental shelf-scale imaging // Science. V. 311. P. 660–663.
- Manassa R.P., McCormick M.I., Dixon D.L., Ferrari M.C.O., Chivers D.P. 2014. Social learning of predators by coral reef fish: does observer number influence acquisition of information? // Behav Ecol Sociobiol. V. 68. P. 1237–1244.
- Manning A. 1979. An introduction to animal behaviour. London: Edward Arnold Publishers. 329 p.
- Marras S., Batty R.S., Domenici P. 2012. Information transfer and antipredator maneuvers in schooling herring // Adaptive Behavior. V. 20. P. 44–56.
- Marras S., Domenici P. 2013. Schooling fish under attack are not all equal: some lead, others follow // PLoS ONE 8(6): e65784. doi:10.1371/journal.pone.0065784
- Marras S., Killen S.S., Lindström J., McKenzie D.J., Steffensen J.F., Domenici P. 2014. Fish swimming in schools save energy regardless of their spatial position // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 69. № 2. P. 219–226.
- Marras S., Noda T., Steffensen J.F., Svendsen M.B.C., Krause J., Wilson A.D.M., Kurvers R.H.J.M., Herbert-Read J., Boswell K.M., Domenici P. 2015. Not so fast: swimming behavior of sailfish during predator–prey interactions using high-speed video and accelerometry // Integr. Comp. Biol. V. 55. № 4 P. 719–727.
- Marras S., Porfiri M. 2012. Fish and robots swimming together: attraction towards the robot demands biomimetic locomotion // J. R. Soc. Interface. V. 9. P. 1856–1868.
- Marsh A.C., Ribbink A.J. 1986. Feeding schools among Lake Malawi cichlid fishes // Environm. Biol. Fish. V. 15. P. 75–79.
- Martignac F., Daroux A., Bagliniere J.-L., Ombredane D., Guillard J. 2014. The use of acoustic cameras in shallow waters: new hydroacoustic tools for monitoring migratory fish population. A review of DIDSON technology // Fish Fish. V. 16. P. 486–510.
- Masuda R. 2011. Ontogeny of swimming speed, schooling behaviour and jellyfish avoidance by Japanese anchovy *Engraulis japonicus* // J. Fish Biol. V. 78. P. 1323–1335.
- Masuda R., Shoji J., Nakayama S., Nanaka M. 2003. Development of schooling behavior in Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* during early ontogeny // Fish. Sci. V. 69. P. 772–776.
- Masuda R., Takeushi T., Tsukamoto K., Ishizaki Y., Kanematsu M., Imaizumi K. 1998. Critical involment of dietary docosahexaenoic acid in the ontogeny of schooling behaviour in the yellowtail // J. Fish Biol. V. 53. P. 471–484.

- Masuda R., Tsukamoto K. 1996. Morphological development in relation to phototaxis and reotaxis in the striped jack, *Pseudocaranx dentex* // Marine and Freshwater Behavior and Physiology. V. 28. P. 75–90.
- Masuda R., Tsukamoto K. 1998. The ontogeny of schooling behaviour in the striped jack // J. Fish Biol. V. 52. P. 483–493.
- Matsumoto W.M., Skillman R.A., Dizon A.E. 1984. Synopsis of biological data on skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* // NOAA Tech. Rep. NMFS. Circ.451. FAO Fisheries Synopsis. V. 136. P. 46–53.
- Matsumura K., Matsunaga S., Fusetani N. 2004. Possible involvement of phosphatidylcholine in school recognition in the catfish, *Plotosus lineatus* // Zool. Sci. V. 21. P. 257–264.
- Matsumura K., Matsunaga S., Fusetani N. 2007. Phosphatidylcholine profile-mediated group recognition in catfish // J. Exp. Biol. V. 210. P. 1992–1999.
- Mayer P.C. 2010. Economic models of fish shoal (school) size: a near comprehensive view of single species shoaling strategy // J. Bioecon. V. 12. P. 119–143.
- McCann L.I., Matthews J.J. 1974. The effects of lifelong isolation on species identification in zebra fish (*Brachydanio rerio*) // Dev. Psychobiol. V. 7. P. 159–163.
- McCann P.L.J., Koehn D.J., Kline N.J. 1971. The effects of body size and body markings on nonpolarized schooling behaviour of zebrafish (*Brachydanio rerio*) // J. Psychol. V. 79. № 1. P. 71–75.
- McCartt A.L., Lynch W.E.Jr., Johnson D.L. 1997. How light, a predator, and experience influence bluegill use of shade and schooling // Environm. Biol. Fish. V. 49. № 1. P. 79–87.
- McCormick M.I., Milicich M.J. 1993. Late pelagic stage goatfishes – distribution patterns and inferences on schooling behavior // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 174. № 1. P. 15–42.
- McCutchen C.W. 1976. Flow visualization with stereo shadowgraphs of stratified fluid // J. Exp. Biol. V. 65. P. 11–20.
- McFarland W.N., Kotchian M. 1982. Interaction between schools of fish and mysids // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 11. P. 71–76.
- McFarland W.N., Moss S.A. 1967. Internal behavior in fish schools // Science. V. 156. P. 260–262.
- McKaye K.R. 1985. Cichlid-catfish mutualistic defense of young in Lake Malawi, Africa // Oecologia. V. 66. № 3. P. 358–363.
- McKaye K.R., Mughogho D.E., Lovullo T.J. 1992. Formation of the selfish school // Environm. Biol. Fish. V. 35. P. 213–218.
- McLean S., Persson A., Torin T., Killen S.S. 2018. Metabolic costs of feeding predictively alter the spatial distribution of individuals in fish schools // Curr. Biol. V. 28:1144–1149.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.02.043>
- McNicol R.E., Scherer E., Gree J.H. 1996. Shoaling enhances cadmium avoidance by lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* // Environm. Biol. Fish. V. 47. № 3. P. 311–319.
- McNicol R.G., Noakes D.L.G. 1984. Environmental influences on territoriality of juvenile brook char *Salvelinus fontinalis* in a stream environment // Environm. Biol. Fish. V. 10. P. 29–42.
- McQuinn I.H. 1997. Metapopulations and the Atlantic herring // Rev. Fish Biol. Fish. V. 7. P. 297–329.
- Mekdara P.J., Schwalbe M.A.B., Coughlin L.L., Tytell E.D. 2018. The effects of lateral line ablation and regeneration in schooling giant danios // J. Exp. Biol. V. 221: jeb175166 <https://doi.org/10.5061/dryad.t2hh6tj>

- McRobert S.P., Bradner J. 1998. The influence of body coloration on shoaling preferences in fish // *Animal Behaviour*. V. 56. P. 611–615.
- Middlemiss K.L., Cook D.G., Jaksons P., Jerrett A.R., Davison W. 2018a. Lateralisation of visual function in yellow-eyed mullet (*Aldrichetta forsteri*) and its role in schooling behavior // *Mar. Freshwater Behav. Physiol.*, doi: 10.1080/10236244.2018.1439696.
- Middlemiss K.L., Cook D.G., Jerrett A.R., Davison W. 2018b. Effects of group size on school structure and behaviour in yellow-eyed mullet *Aldrichetta forsteri* // *J. Fish Biol.* <https://doi.org/10.1111/jfb.13581>
- Middlemiss K.L., Cook D.G., Jerrett A.R., Davison W. 2017. Morphology and hydro?sensory role of superficial neuromasts in schooling behaviour of yellow?eyed mullet (*Aldrichetta forsteri*) // *J. Comp. Physiol. A*. V. 203. № 10. P. 807–817.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen T.E. 2013. Grouping facilities avoidance of parasites by fish // *Parasites and Vectors*. V. 6: 301. (doi:10.1186/1756-3305-6-301).
- Milinski M. 1976. Constraints placed by predators on feeding behavior // In: The behaviour of teleost fishes, Pitcher T.J. (ed.). Australia, Croom Helm. P. 236–252.
- Milinski M. 1979. Can an experienced predator overcome the confusion of swarming prey more easily? // *Anim. Behav.* V. 27. P. 1122–1126.
- Miller N., Gerlai R. 2007. Quantification of shoaling behaviour in zebrafish (*Danio rerio*) // *Behav. Brain Res.* V. 184. P. 157–166.
- Miller N., Gerlai R. 2012. From Schooling to Shoaling: Patterns of Collective Motion in Zebrafish (*Danio rerio*). *PLoS ONE* V. 7(11): e48865.
- Miller N., Greene K., Dydzinski A., Gerlai R. 2013. Effects of nicotine and alcohol on zebrafish (*Danio rerio*) shoaling // *Behav. Brain Res.* V. 240. P. 192–196.
- Misund O.A. 1993. Dynamics of moving masses: variability in packing density, shape, and size among herring, sprat, and saithe schools // *ICES J. Mar. Sci.* V. 50. P. 145–160.
- Misund O.A., Aglen A., Fronas E. 1995. Mapping the shape, size, and density of fish schools by echo integration and a high-resolution sonar // *ICES J. Mar. Sci.* V. 52. P. 11–20.
- Misund O.A., Coetzee J.C., Fréon P., Gardener M., Olsen K., Svellingen I., Hampton I. 2003. Schooling behaviour of sardine *Sardinops sagax* in False Bay, South Africa // *African J. Mar. Sci.* V. 25. P. 185–193.
- Misund O.A., Fernö A., Pitcher T., Totland B. 1998. Tracking herring school with a high resolution sonar. Variations in horizontal area and relative echo intensity // *ICES J. Mar. Sci.* V. 55. P. 58–66.
- Misund O.A., Floen S. 1993. Packing density structure of herring schools // *ICES Mar. Sci. Symp.* V.196. P. 26–29.
- Misund O.A., Melle W., Fernö A. 1997. Migration behavior of Norwegian spring spawning herring when entering the cold front in the Norwegian Sea // *Sarsia*. V. 82. P. 107–112.
- Mittelbach G. 1984. Group size and feeding rate in bluegills // *Copeia*. № 4. P. 998–1000.
- Modarressie R., Rick I.P., Bakker T.C.M. 2006. UV matters in shoaling decisions // *Proc. R. Soc. B*. V. 273. P. 849–854.
- Moksness E., Oiestad V. 1987. Interaction of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*) and Barents Sea capelin larvae (*Mallotus villosus*) in a mesocosm study // *J. Cons. Intern. l'Explor. de la Mer*. V. 44. P. 32–42.
- Moller P. 1976. Electric signals and schooling behavior in a weakly electric fish, *Marcusenius cyprinoides* L. (Mormyriiformes) // *Science*. V. 193. P. 697–699.
- Moller P. 1995. Electric fishes: history and behavior. Chapman & Hall. London. 580 p.
- Montgomery J., Coombs S., Halstead M. 1995. Biology of the mechanosensory lateral line in fishes // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 5. P. 399–416.

- Moreno G., Dagorn L., Capello M., Lopez J., Filmlalter J., Forget F., Sancristobal I., Holland K. 2016. Fish aggregating devices (FADs) as scientific platforms // Fish. Res. V. 178. P. 122–129.
- Morgan I.E., Kramer D.L. 2004. The social organization of adult blue tangs, *Acanthurus coeruleus*, on a fringing reef, Barbados, West Indies // Environm. Biol. Fish. V. 71. P. 261–273.
- Morgan I.E., Kramer D.L. 2005. Determinants of social organization in a coral reef fish, the blue tang, *Acanthurus coeruleus* // Environm. Biol. Fish. V. 71. P. 261–273.
- Morgan M.J. 1988. The effect of hunger, shoal size and the presence of a predator on shoal cohesiveness in bluntnose minnows, *Pimephales notatus* Rafinesque // J. Fish. Biol. V. 32. № 6. P. 963–971.
- Morgan M.J., Colgan P.W. 1987. The effect of predator presence on foraging in bluntnose minnows, *Pimephales notatus* // Environm. Fish Biol. V. 20. P. 105–111.
- Morgan M.J., Godin J.-G. J. 1985. Antipredator benefits of schooling behaviour in a cyprinodontid fish, the banded killifish (*Fundulus diaphanus*) // Z. Tierpsychol. V. 70. P. 236–246.
- Morinaga T., Kioke T., Ooyomo K., Matsuike K. 1988. Response of a fish school to turbid water // La mer. V. 26. P. 19–28.
- Morrow J.E. 1948. Schooling behaviour in fishes // Quart. Rev. Biol. V. 23. № 1. P. 27–38.
- Moss S.A., McFarland W.N. 1970. The influence of dissolved oxygen and carbon dioxide on fish schooling behavior // Mar. Biol. V. 5. P. 100–107.
- Mourente G., Tocher D.R., Sargent J.R. 1991. Specific accumulation of docosahexaenoic acid (22:6n-3) in brain lipids during development of juvenile turbot *Scophthalmus maximus* L. // Lipids. V. 26. P. 871–877.
- Mukai Y., Tuzan A.D., Shaleh S.R.M., Manjaji-Matsumoto B.M. 2010. Development of sensory organs and changes of behavior in larvae of the sutchi catfish, *Pangasianodon hypophthalmus* // Fish Sci. V. 76. P. 921–930.
- Mužinić R. 1977. On the shoaling behavior of sardines (*Sardina pilchardus*) in aquaria // J. Cons. Int. Explor. Mer. V. 37. № 2. P. 147–155.
- Myers R.F. 1991. Micronesian reef fishes. Second Ed. Coral Graphics, Barrigada, Guam. 298 p.
- Nadler L.E., Killen S.S., McClure E.C., Munday P.L., McCormick M.I. 2016. Shoaling reduces metabolic rate in a gregarious coral reef fish species // J. Exp. Biol. V. 219. P. 2802–2805.
- Nakayama K., Oshima Y., Hiramatsu K., Shimasaki Y., Honjo T. 2005. Effects of polychlorinated biphenyls on the schooling behavior of Japanese medaka (*Oryzias latipes*) // Environm. Toxicol. V. 24. P. 2588–2593.
- Nakayama S., Masuda R., Shoji J., Takeuchi T., Tanaka M. 2003. Effect of prey items on the development of schooling behavior in chub mackerel *Scomber japonicus* in the laboratory // Fish. Sci. V. 69. P. 670–676.
- Nakayama S., Masuda R., Tanaka M. 2007. Onsets of schooling behavior and social transmission in chub mackerel *Scomber japonicas* // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 61. P. 1383–1390.
- Nakajima H., Kawahara H., Takamatsu S. 1987. The breeding behaviour and the behaviour of larvae and juveniles of the sharksucker, *Echeneis naucrates* // Jpn. J. Ichthyol. V. 34. P. 66–69.
- Neat F.C. 2017. Aggregating behaviour, social interactions and possible spawning in the deep-water fish *Coryphaenoides rupestris* // J. Fish Biol. V. 91. № 1. P.

- Nechaev I.V. 1991. Catecholaminergic regulation of social behaviour in fish // Signal molecules and behaviour (Eds. W. Winlow, O.S. Vinogradova and D.A. Sakharov). Manchester: Univer. Press. Manchester – New York. P. 191–198.
- Neill S.R.St.J., Cullen J.M. 1974. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopod and fish predators // J. Zool., Lond. V. 172. P. 549–569.
- Niwa H.-S. 1994. Self-organizing dynamic model of fish schooling // J. theor. Biol. V. 171. P. 123–136.
- Noakes D.L.G., Godin J.-G.J. 1988. Ontogeny of behavior and concurrent developmental changes in sensory systems in teleost fishes // Fish Physiology v.XI (part B) (Eds. Hoar W.S., Randall D.J.) San Diego: Academic Press. V. XI (Part B). P. 345–395.
- Nolte W. 1932. Experimentelle Untersuchungen zum Problem der Lokalisation des Assoziationsvermögens in Fisch gehirn // Ztschr. Vergl. Physiol. Bd. 18. № 2. S. 255–279.
- Nonacs P., Smith P.E., Mangel M. 1998. Modeling foraging in the northern anchovy (*Engraulis mordax*): individual behavior can predict school dynamics and population biology // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55. P. 1179–1188.
- Norris K.S., Dohl T.P. 1980. The structure and functions of cetacean schools // Cetacean Behaviour: Mechanisms and Processes (Ed. L.M. Herman). John Wiley & Sons. New York. P. 211–268.
- Nøttestad L., Aksland M., Beltestad A., Ferny A., Johannessen A., Misund O.A. 1996. Schooling dynamics of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) in a coastal spawning area // Sarsia. V. 80. P. 277–284.
- Nøttestad L., Axelsen B.E. 1999. Herring schooling manoeuvres in response to killer whale attacks // Can. J. Zool. V. 77. P. 1540–1546.
- Nøttestad L., Fernö A., Mackinson S., Pitcher T., Misund O.A. 2002. How whales influence herring school dynamics in a cold-front area of the Norwegian Sea // ICES J. Mar. Sci. V. 59. P. 393–400.
- Nursall J.R. 1973. Some behavioural interactions of sporttail shiners (*Notropis hudsonius*), yellow perch (*Perca flavescens*) and northern pike (*Esox lucius*) // J. Fish. Res. Bd. Can. V. 30. P. 1161–1178.
- O'Connell C.P. 1972. The interrelationship of biting and filter feeding activity of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) // J. Fish Res. Bd. Can. V. 29. P. 285–293.
- Ogden J.C., Buckman N.S. 1973. Movements, foraging groups, and diurnal migrations of the striped parrotfish *Scarus croicensis* Bloch (Scaridae) // Ecology. V. 54. P. 589–596.
- Ogden J.C., Ehrlich P.R. 1977. The behavior of heterotypic resting schools of juvenile grunts (Pomadasyidae) // Mar. Biol. V. 42. № 3. P. 273–280.
- Ohata R., Masuda R., Takahashi K., Yamashita Y. 2012. Moderate turbidity enhances schooling behaviour in fish larvae in coastal waters // ICES J. Mar. Sci., doi:10.1093/icesjms/fss194
- Olla B.L., Samet C. 1974. Fish-to-fish attraction and the facilitation of feeding behavior as mediated by visual stimuli in striped mullet, *Mugil cephalus* // J. Fish. Res. Board. Can. V. 31. № 10. P. 1621–1630.
- Ososkov I., Weis, J.S. 1996. Development of social behavior in larval mummichogs after embryonic exposure to methylmercury // Trans. Am. Fish. Soc. V. 125. P. 983–987.
- O'Toole B. 2002. Phylogeny of the species of the superfamily Echeinoidea (Perciformes: Carangoidei: Echeinidae, Rachycentridae, and Coryphaenidae), with an interpretation of echeinid hitchhiking behaviour // Can. J. Zool. V. 80. P. 596–623.
- Overholtzer K.L., Motta P.J. 2000. Effects of mixed-species foraging groups on the feeding and aggression of juvenile parrotfishes // Environ. Biol. Fish. V. 58. P. 345–354.

- Pagnussat N., Piato A.L., Schaefer I.C., Blank M., Tamborski A.R., Guerim L.D., Bonan C.D., Vianna M.R.M., Lara D.R. 2013. One for all and all for one: the importance of shoaling on behavioral and stress responses in zebrafish // *Zebrafish*. V. 10. № 3. P. 338–342.
- Paramo J., Gerlotto F., Oyarzun C. 2010. Three dimensional structure and morphology of pelagic fish schools // *J. Appl. Ichthyol.* V. 26. P. 853–860.
- Parker F.R., Jr. 1973. Reduced metabolic rates in fishes as a result of induced schooling // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 102. P. 125–130.
- Parr A.E. 1927. A contribution to the theoretical analyses of the schooling behaviour of fishes // *Occas. Pap. Bigham Oceanogr. Coll.* V. 1. P. 1–32.
- Parr A.E. 1931. Sex dimorphism and schooling behavior among fishes // *Amer. Natur.* V. 65. P. 173–180.
- de la Parra Venegas R., Hueter R., Gonzalez Cano J., Tyminski J., Gregorio Remolina J., Maslanka M., Ormos A., Weigt L., Carlson B., Dove A. 2011. An unprecedented aggregation of whale sharks, *Rhincodon typus*, in Mexican coastal waters of the Caribbean Sea // *PLoS One*. V. 6:e18994. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018994>.
- Parrish B.B., Blaxter J.H., Holliday F.G. 1958. Herring (*Clupea harengus* L.) in aquaria establishment // *Mar. Res.* № 5. P. 1–11.
- Parrish J.K. 1989a. Layering with depth in a heterospecific fish aggregation // *Environm. Biol. Fish.* V. 26. P. 79–86.
- Parrish J.K. 1989b. Re-examining the selfish herd: are central fish safer? // *Anim. Behav.* V. 38. № 6. P. 1048–1053.
- Parrish J.K. 1993. Comparisons of the hunting behavior of four piscine predators attacking schooling prey // *Ethology*. V. 95. P. 233–246.
- Parrish J.K. 1999. Using behavior and ecology to exploit schooling fishes // *Environm. Biol. Fish.* V. 55. P. 157–181.
- Parrish J.K., Edelstein-Keshet L. 1999. Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation // *Science*. V. 284. P. 99–101.
- Parrish J.K., Strand S.W., Loff J.L. 1989. Predation on a school of flatiron herring, *Harengula thrissina* // *Copeia*. № 4. P. 1089–1091.
- Parrish J.K., Viscido S.V., Grünbaum D. 2002. Self-organized fish schools: an examination of emergent properties // *Biol. Bull.* V. 202. P. 296–305.
- Partridge B.L. 1980. The effect of school size on the structure and dynamics of minnow school // *Anim. Behav.* V. 28. № 1. P. 68–77.
- Partridge B.L. 1981. Internal dynamics and interrelations of fish in schools // *J. Comp. Physiol.* V. 144. № 3. P. 313–325.
- Partridge B.L. 1982. The structure and function of fish schools // *Sci. Am.* V. 246. P. 114–123.
- Partridge B.L., Brian L., Pitcher T.J. 1980a. The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision // *J. Comp. Physiol.* V. 135A. № 4. P. 315–325.
- Partridge B.L., Pitcher T.J. 1979. Evidence against a hydrodynamic function for fish schools // *Nature*. V. 279. № 5712. P. 418–419.
- Partridge B.L., Pitcher T.J. 1980. The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision // *J. Comp. Physiol.* V. 135A. P. 315–325.
- Partridge B.L., Pitcher T.J., Cullen J.M., Wilson I. 1980b. The three-dimensional structure of fish schools // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 64. № 4. P. 277–288.
- Parzefall J. 1983. Field observations in epigeal and cave populations of the Mexican characid *Astyanax mexicanus* (Pisces, Characidae) // *Mém. Biospéol.* V. 10. P. 171–176.

- Patterson C. 1993. Osteichthyes: Teleostei // In: The fossil record (Ed. M.J. Benton). London: Chapman & Hall Press. P. 621–656.
- Pavlov D.S., Kasumyan A.O. 2000. Patterns and mechanisms of schooling behavior in fish: a review // J. Ichthyol. V. 40. Suppl. 2. P. S163–S231.
- Paxton C.G.M. 1997. Shoaling and activity levels in *Corydoras* // J. Fish Biol. V. 51. P. 496–502.
- Pereira P.H.C., Feitosa J.L.L., Ferreira B.P. 2011. Mixed-species schooling behavior and protective mimicry involving coral reef fish from the genus *Haemulon* (Haemulidae) // Neotropical Ichthyol. V. 9. № 4. P. 741–746.
- Pereira P.H.C., Ferreira B.P. 2013. Effects of life phase and schooling patterns on the foraging behaviour of coral-reef fishes from the genus *Haemulon* // J. Fish. Biol. V. 82. P. 1226–1238.
- Peuhkuri N. 1997. Size-assortative shoaling in fish: the effect of oddity on foraging behaviour // Anim. Behav. V. 54. P. 271–278.
- Peuhkuri N. 1998a. Shoal composition, body size and foraging in sticklebacks // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 43. P. 333–337.
- Peuhkuri N. 1998b. Body size and food-patch finding in a stickleback shoal // J. Fish Biol. V. 53. P. 687–689.
- Peuhkuri N., Ranta E., Seppä P. 1997. Size-assortative schooling in free-ranging sticklebacks // Ethology. V. 103. P. 318–324.
- Peuhkuri N., Seppä P. 1998. Do three-spined sticklebacks group with kin? // Ann. Zool. Fennici. V. 35. P. 21–27.
- Phamduy P., Polverino G., Fuller R.C., Porfiri M. 2014. Fish and robot dancing together: bluefin killifish females respond differently to the courtship of a robot with varying color morphs // Bioinspiration Biomimetics. V. 9. 036021
- Pinder A.C. 2001. Keys to larval and juvenile stages of coarse fishes from fresh waters in the British Isles // Freshwater Biological Association. The Ferry House, Far Sawrey, Ambleside, Cumbria, UK. Scientific Publication №. 60. 136 p.
- Pita D., Moore B.A., Tyrrell L.P., Fernández-Juricic E. 2015. Vision in two cyprinid fish: implications for collective behavior // PeerJ. 3:e1113; doi:10.7717/peerj.1113
- Pitcher T.J. 1979. Sensory information and the organization of behaviour in a shoaling cyprinid fish // Anim. Behav. V. 27. № 1. P. 126–149.
- Pitcher T.J. 1983. Heuristic definitions of shoaling behaviour // Anim. Behav. V. 31. P. 611–613.
- Pitcher T.J. 1986. Predators and food are the keys to understanding fish shoals: a review of recent experiments // Natur. Can. V. 113. № 3. P. 225–233.
- Pitcher T.J. 1992. Who dares wins: the function and evolution of predator inspection behaviour in fish shoals // Neth. J. Zool. V. 42. № 2-3. P. 371–391.
- Pitcher T.J., Green D., Magurran A.E. 1986b. Dicing with death: predator inspection behaviour in minnow shoals // J. Fish Biol. V. 28. P. 439–448.
- Pitcher T.J., Magurran A.E., Allan J.R. 1983. Shifts of behaviour with shoal size in cyprinids // Proc. Br. Freshwat. Fish. Conf. V. 3. P. 220–228.
- Pitcher T.J., Magurran A.E., Allan J.R. 1986a. Size-segregative behaviour in minnow shoals // J. Fish Biol. V.29 (suppl. A). P. 83–95.
- Pitcher T.J., Magurran A.E., Edwards J.I. 1985. Schooling mackerel and herring choose neighbours of similar size // Mar. Biol. V. 86. P. 319–322.
- Pitcher T.J., Magurran A.E., Winfield I.J. 1982b. Fish in larger school find food faster // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 10. P. 149–151.

- Pitcher T.J., Misund O.A., Fernö A., Totland B., Melle W. 1996. Adaptive behaviour of herring schools in the Norwegian Sea as revealed by high-resolution sonar // ICES J. Mar. Sci. V. 53. P. 449–452.
- Pitcher T.J., Parrish B.L. 1993. Functions of shoaling behavior in teleosts // Behaviour of teleost fishes. T.J. Pitcher (ed.). 2nd ed. Chapman and Hall. London. P. 262–439.
- Pitcher T.J., Partridge B.L. 1979. Fish school density and volume // Mar. Biol. V. 54. P. 383–394.
- Pitcher T.J., Partridge B.L., Wardle C.S. 1976. A blind fish can school // Science. V. 194. № 4268. P. 963–965.
- Pitcher T.J., Turner J.R. 1986. Danger at dawn: experimental support for the twilight hypothesis in shoaling minnows // J. Fish. Biol. V. 29 (supp. A). P. 59–70.
- Pitcher T.J., Wyche C.J. 1983. Predator avoidance behaviour of sand-eel schools: why schools seldom split in predators and prey in fishes (Eds D.L.G.Noakes, B.G.Lindquist, G.S.Helfman, J.A. Ward). The Hague. P. 193–204.
- Pitcher T.J., Wyche C.J., Magurran A.E. 1982a. Evidence for position preferences in schooling mackerel // Anim. Behav. V. 30. P. 932–934.
- Polverino G., Porfiri M. 2013a. Mosquitofish (*Gambusia affinis*) responds differentially to a robotic fish of varying swimming depth and aspect ratio // Behav. Brain Res. V. 250. P. 133–138.
- Polverino G., Porfiri M. 2013b. Zebrafish (*Danio rerio*) behavioural response to bioinspired robotic fish and mosquitofish (*Gambusia affinis*) // Bioinspiration Biomimetics. V. 8. 044001.
- Poole T.B., Dunstone N. 1975. Underwater predatory behaviour of the American mink *Mustela vison* // J. Zool. London. V. 178. P. 395–412.
- Popper A.N., Fay R.R. 1993. Sound detection and processing by fish: critical review and major research questions // Brain, Behav. Evol. V. 41. P. 14–38.
- Popper A.N., Platt C. 1993. Inner ear and lateral line // The physiology of fishes D.H.Evans (Ed.). Boca Raton: CRC Press. P. 99–136.
- Potts G.W. 1970. The schooling ethology of *Lutianus monostigma* (Pisces) in the shallow reef environment of Aldabra // J. Zool. London. V. 161. P. 223–235.
- Potts G.W. 1981. Behavioural interactions between the Carangidae (Pisces) and their prey on the fore-reef slope of Aldabra, with notes on other predators // J. Zool. London. V. 195. P. 385–404.
- Poulin R. 1991. Group-living and the richness of the parasite fauna in Canadian freshwater fishes // Oecologia. V. 86. P. 390–394.
- Poulin R., FitzGerald G.J. 1989. Shoaling as an antiectoparasitic mechanism in juvenile sticklebacks (*Gasterosteus spp.*) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 24. P. 251–255.
- Pyanov A.I. 1993. Fish learning in response to trawl fishing // ICES Mar. Sci. Symp. V. 196. P. 12–16.
- Quinn T.P., Fresh K. 1984. Homing and straying in chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* from Cowlitz River hatchery, Washington // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 41. P. 1078–1082.
- Radakov D.V. 1973. Schooling in the ecology of fish. New York. John Wiley. 173 p.
- Rangeley R.W., Kramer D.L. 1995. Tidal effects on habitat selection and aggregation by juvenile pollock *Pollachius virens* in the rocky intertidal zone // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 126. P. 19–29.
- Ranta E. 1992. Gregariousness versus solitude: another look at parasite faunal richness in Canadian freshwater fishes // Oecologia V. 89. P. 150–152.

- Ranta E., Juvonen S.K., Peuhkuri N. 1992b. Further evidence for the size-assortative schooling in sticklebacks // J. Fish Biol. V. 26. P. 627–630.
- Ranta E., Kaitala V. 1991. School size affects individual feeding success in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) // J. Fish Biol. V. 39. P. 733–737.
- Ranta E., Lindström K. 1990. Assortative schooling in three-spined sticklebacks? // Ann. Zool. Fennici. V. 27. № 2. P. 67–75.
- Ranta E., Lindström K., Peuhkuri N. 1992a. Size matters when three-spined sticklebacks go to school // Anim. Behav. V. 43. P. 160–162.
- Ribbink A.J., Marsh A.C., Marsh B., Sharp B.J. 1980. Parental behaviour and mixed broods among cichlid fish of Lake Malawi // S. Afr. J. Zool. V. 15. № 1. P. 1–6.
- Richards S.W. 1976. Mixed species schooling of postlarvae of *Ammodytes hexapterus* and *Clupea harengus harengus* // J. Fish. Res. Board. Can. V. 33. № 4. Part 1. P. 843–844.
- Rieucan G., Fernö A., Ioannou C.C., Handegard N.O. 2015. Towards of a firmer explanation of large shoal formation, maintenance and collective reactions in marine fish // Rev. Fish. Biol. Fisheries. V. 25. P. 21–37.
- Robertson D.R., Sweatman H.P.A., Fletcher E.A., Cleland M.G. 1976. Schooling as a mechanism for circumventing the territoriality of competitors // Ecology. V. 57. № 6. P. 1208–1220.
- Robertson D.R., Sweatman H.P.A., Fletcher E.A., Cleland M.G. 1977. Schooling as a means of circumventing the territoriality of competitors // Ecology. V. 57. № 6. P. 1208–1220.
- Robinson C.J., Pitcher T.J. 1989. The influence of hunger and ration level on shoal density, polarization and swimming speed of herring, *Clupea harengus* L. // J. Fish Biol. V. 34. P. 631–633.
- Rogers C., Roden C., Lohofener R., Mullin K., Hoggard W. 1990. Behavior, distribution, and relative abundance of cownose ray schools *Rhinoptera bonasus* in the northern Gulf of Mexico // Northeast Gulf Sci. V. 11. P. 69–76.
- Romey W.L. 2012. Real fish attack simulated plankton // Science. V. 337. P. 1181–1182.
- Rosenthal H. 1968. Observations on the development of the shoaling behaviour in the larvae of the herring, *Clupea harengus* // Marine Biol. V. 2. P. 73–76.
- Ross R.M., Backman T.W.H. 1992. Group-size-mediated metabolic rate reduction in American shad // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 121. P. 385–390.
- Rountree R.A., Sedberry G.R. 2009. A theoretical model of shoaling behavior based on a consideration of patterns of overlap among the visual fields of individual members // Acta Ethologica. V. 12. P. 61–70.
- Ruhl N., McRobert S.P. 2005. The effect of sex and shoal size on shoaling behavior in *Danio rerio* // J. Fish Biol. V. 67. № 5. P. 1318–1326.
- Ruzzante D.E. 1994. Domestication effects on aggressive and schooling behavior in fish // Aquaculture. V. 120 P. 1–24.
- Ruzzante D.E., Doyle R.W. 1993. Evolution of behavior in a resource-rich, structured environment: selection experiments with medaka (*Oryzias latipes*) // Evolution. V. 47. P. 456–470.
- Ryer C.H., Olla B.L. 1992. Social mechanisms facilitating exploitation of spatially variable ephemeral food patches in a pelagic marine fish // Anim. Behav. V. 44. P. 956–961.
- Ryer C.H., Olla B.L. 1995. Influences of food distribution on fish foraging behaviour // Anim. Behav. V. 49. P. 411–418.
- Sackley P.G., Kaufman L.S. 1996. Effect of predation on foraging height in a planktivorous coral reef fish, *Chromis nitida* // Copeia. № 3. P. 726–729.

- Sadoul B., Evouna Mengues P., Friggens N.C., Prunet P., Colson V. 2014. A new method for measuring group behaviours of fish shoals from recorded videos taken in near aquaculture conditions // *Aquaculture*. V. 430. P. 179–187.
- Safran P. 1990. Drifting seaweed and associated ichthyofauna: floating nursery in the Tohoku waters // *La mer*. V. 28. P. 225–239.
- Safran P., Omori M. 1990. Some ecological observation on fishes associated with drifting seaweed of Tohoku coast, Japan // *Marine Biology*. V. 105. P. 395–402.
- Sakakura Y., Tsukamoto K. 1996. Onset and development of cannibalistic behaviour in early life stages of yellowtail // *J. Fish Biol.* V. 48. P. 16–29.
- Sakakura Y., Tsukamoto K. 1997. Age composition in the schools of juvenile yellowtail, *Seriola quinquiradiata* associated with drifting seaweeds in the East China Sea // *Fisheries Sci.* V. 63. № 1. P. 37–41.
- Sakakura Y., Tsukamoto K. 1998. Social rank in schools of juvenile yellowtail, *Seriola quinquiradiata* // *J. Appl. Ichthyol.* V. 14. P. 69–73.
- Sand O. 1984. Lateral line systems // *Comparative physiology of sensory systems* (Eds L. Bolis, R.D.Keynes, S.H.P.Maddrell). Cambridge: Cambridge University Press. P. 3–32.
- Santana-Garcon J., Leis J.M., Newman S.J., Harvey E.S. 2014. Presettlement schooling behaviour of a priacanthid, the Purplespotted Bigeye *Priacanthus tayenus* (Priacanthidae: Teleostei) // *Environ. Biol. Fish.* V. 97. P. 277–283.
- Sara G., Dean J.M., D'Amato D., Buscaino G., Oliveri A., Genovese S., Ferro S., Buffa G., Lo Martire M., Mazzola S. 2007. Effect of boat noise on the behaviour of bluefin tuna *Thunnus thynnus* in the Mediterranean Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 331. P. 243–253.
- Schäfer W. 1955. Über das Verhalten von Jungerherings – schwärmen im Aquarium // *Arch. Fischereiwiss.* Bd.6. N5/6. S.276–287.
- Schaefer K.M. 1999. Comparative study of some morphological features of yellowfin (*Thunnus albacares*) and bigeye (*Thunnus obesus*) tunas // *Bulletin of Inter-American tropical tuna commission*. V. 21. № 7. P. 491–525.
- Schmitt R.J., Strand S.W. 1982. Cooperative foraging by yellowtail, *Seriola lalandei* (Carangidae), on two species of fish prey // *Copeia*. q 3. P. 714–717.
- Seghers B.H. 1974. Schooling behavior in the guppy (*Poecilia reticulata*): An evolutionary response to predation // *Evolution. USA*. V. 28. № 3. P. 486–489.
- Seghers B.H. 1981. Facultative schooling behavior in the spottail shiner (*Notropis hudsonius*): possible costs and benefits // *Environm. Biol. Fish.* V. 6. № 1. P. 21–24.
- Sette O.E. 1950. Biology of the Atlantic marckerel (*Scomber scombrus*) of North America. Pt II Migration and habits // *Fish. Bull. U.S.* V. 51. P. 251–358.
- Sharpe F.A., Dill L.M. 1997. The behavior of Pacific herring schools in response to artificial humpback whale bubbles // *Can. J. Zool.* V. 75. P. 725–730.
- Shaw E. 1958. A study of visual attraction as a stimulus for schooling beavior in *Menidia* // *Biol. Bull.* V. 115. № 2. P. 365.
- Shaw E. 1960. The development of schooling behaviour in fishes // *Physiol. Zool.* V. 33. № 2. P. 79–86.
- Shaw E. 1961b. Minimal light intensity and the dispersal of schooling fish // *Bull. de L'Institut Océanographique, Monaco*. V. 1213. P. 1–8.
- Shaw E. 1961a. The development of schooling in fishes // *Physiol. Zool.* V. 34. № 4. P. 263–272.
- Shaw E. 1962. The schooling in fishes // *Sci. Amer.* V. 206. P. 128–138.
- Shaw E. 1967. Some new thoughts on the schooling of fishes // *FAO Conf. Fish Behav.* Bergen. Fr: FB (67). P. R–11.

- Shaw E. 1969. The duration of schooling among fish separated and those not separated by barriers // Amer. Mus. Novit. N2373. P.1-13.
- Shaw E. 1978. Schooling fishes // Amer. Sci. V. 66. P. 166–175.
- Shaw E., Sachs B.D. 1967. Development of the optomotor response in the schooling fish, *Menidia menidia* // J. Comp. Physiol. Psychol. V. 63. P. 385–388.
- Shaw E., Tucker A. 1965. The optomotor reaction of schooling carangid fishes // Animal Behav. V. 13. P. 330–336.
- Sheehan M.J., Miller C.H., Vogt C.C., Ligon R.A. 2018. Behavioral evolution: can you dig it? // Current Biol. V. 28. P. R17–R36.
- Shiraishi M., Azuma N., Aoki I. 1996. Large schools of Japanese sardines, *Sardinops melanostictus*, mate in single pair units at night // Environm. Biol. Fish. V. 45. P. 405–409.
- Shlaifer A. 1938. Studies in mass physiology: Effect of numbers upon the oxygen consumption and locomotor activity of *Carassius auratus* // Physiol. Zool. V. 11. P. 408–424.
- Siebeck U.E., Marshall N.J. 2001. Ocular media transmission of coral reef fish: can coral reef fish see ultraviolet light? // Vis. Res. V. 41. P. 133–149.
- Siebeck U.E., Parker A.N., Sprenger D., Mäthger L.M., Wallis G. 2010. A species of reef fish that uses ultraviolet patterns for covert face recognition // Curr. Biol. V. 20. P. 407–410.
- Similä T., Ugarte F. 1993. Surface and underwater observation of cooperatively feeding killer whales in Northern Norway // Can. J. Zool. V. 71. P. 1494–1499.
- Sims D.W. 2000. Filter-feeding and cruising swimming speeds of basking sharks compared with optimal models: they filter-feed slower than predicted for their size // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 249. P. 65–66. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00183-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00183-0)
- Sims D.W., Southall E.J., Quayle V.A., Fox A.M. 2000. Annual social behaviour of basking sharks associated with coastal front areas // Proc. R. Soc. B. V. 267. P. 1897–1904. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1227>
- Smith G.W., Glass C.W., Johnstone A.D.F., Mojsiewicz W.R. 1993. Diurnal patterns in the spatial relationships between saithe, *Pollachius virens*, schooling in the wild // J. Fish Biol. V. 43 (suppl. A). P. 315–325.
- Smith P.E. 1981. Fisheries on coastal pelagic fish // Marine fish larvae: morphology, ecology, and relation to fisheries. R. Lasker (ed.). Seattle: Univ. of Washington. P. 1–32.
- Soria M., Freon P., Chabanet P. 2007. Schooling properties of an obligate and a facultative fish species // J. Fish Biol. V. 71. P. 1257–1269.
- Sparwasser K. 1987. The influence of metoclopramide and melatonin on activity and schooling behaviour in *Chromis viridis* (CUVIER, 1830; Pomacentridae, Teleostei) // Marine Ecology. V. 8. № 4. P. 297–312.
- Spence R., Smith C. 2007. The role of early learning in determining shoaling preferences based on visual cues in the zebrafish, *Danio rerio* // Ethology. V. 113. P. 62–67.
- Spooner C.M. 1931. Some observations on schooling in fish // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 17. № 2. P. 421–448.
- Springer S. 1957. Some observation on the behaviour of schools of fishes in the Gulf of Mexico and adjacent waters // Ecology. V. 38. P. 166–171.
- Squire J.L., Jr. 1978. Northern anchovy school shapes as related to problems in school size estimation // Fish. Bull. V. 76. № 2. P. 443–448.
- Steven D.M. 1959. Studies in the shoaling behaviour of fish. Responses of two species to changes in illumination and to olfactory stimuli // J. Exp. Biol. V. 36. № 2. P. 261–280.

- Strasburg D.W., Juen H.S.H. 1958. Preliminary results of underwater observation of tuna schools and practical applications of the results // Proc. Indo-Pacific Fish. Council (III). P. 84–89.
- Street N.G., Magurran A.E., Pitcher T.J. 1984. The effects of increasing shoal size on handling time in goldfish *Carassius auratus* // J. Fish Biol. V. 25. P. 561–566.
- Strickler A.G., Soares D. 2011. Comparative genetics of the central nervous system in epigeal and hypogeal *Astyanax mexicanus* // Genetica. V. 139. P. 383–391.
- Strubin C., Steinegger M., Bshary R. 2011. On group living and collaborative hunting in the yellow saddle goatfish (*Parupeneus cyclostomus*) // Ethology. V. 117. P. 961–969.
- Svendsen J.C., Skov J., Bildsoe M., Steffensen J.F. 2003. Intra-school positional preference and reduced tail beat frequency in trailing positions in schooling roach under experimental conditions // J. Fish Biol. V. 62. P. 834–846.
- Swain D.T., Couzin I.D., Leonard N.E. 2012. Real-time feedback controlled robotic fish for behavioral experiments with fish schools // Proc. IEEE. V. 100. P. 150–163.
- Székely T., Moore A.J., Komdeur J., eds. 2010. Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 576 p.
- Taylor J.G. 1996. Seasonal occurrence, distribution and movements of the whale shark, *Rhincodon typus*, at Ningaloo Reef, Western Australia // Mar. Freshwater Res. V. 47. P. 637–642. <https://doi.org/10.1071/MF9960637>
- Theodorakis C.W. 1989. Size segregation and the effects of oddity on predation risk in minnow schools // Animal Behav. V. 38. P. 496–502.
- Tinbergen N. 1953. Social behaviour in animals, with special reference to vertebrates. Methuen. London. 150 p.
- Tinus C.A., Reeves G.H. 2001. Redside shiner (*Richardsonius balteatus*) shoals provide a behavioral competitive refuge for subordinate juvenile steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. № 2. P. 319–324.
- Tremblay D., FitzGerald G.J. 1979. Social organisation as an antipredator strategy in fish // Natur. Can. V. 105. P. 411–413.
- Trevorrow M.V., Claytor R.R. 1998. Detection of Atlantic herring (*Clupea harengus*) schools in shallow waters using high-frequency sidescan sonars // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55. P. 1419–1429.
- Tunström K., Katz Y., Ioannou C.C., Huepe C., Lutz M.J., Couzin I.D. 2013. Collective states, multistability and transitional behavior in schooling fish // PLoS Comput. Biol. V. 9(2): e1002915. doi:10.1371/journal.pcbi.1002915
- Ueda H., Yamauchi K. 1995. Biochemistry of fish migration // Biochemistry and molecular biology of fishes (Eds. P.W. Hochachka, T.P. Mommsen). Elsevier. V. 5. P. 265–279.
- Uematsu T., Takamori J. 1976. Social facilitation in feeding behaviour of the medaka *Oryzias latipes*. I. Continuous observation during a short period // Jap. J. Ecol. V. 26. P. 135–140.
- Uieda V.S., Uieda W., Froehlich O., Amaral M.E.C. 1989. Organizacio de cardumes em *Tilapia rendalli* na Represa de Americana, Sao Paulo // Rev. Bras. biol. V. 49. № 3. P. 749–756.
- Vabø R., Nøttestad L. 1997. An individual based model of fish school reactions: predicting antipredator behaviour as observed in nature // Fish. Oceanogr. V. 6. № 3. P. 155–171.
- Vabø R., Olsen K., Huse I. 2002. The effect of vessel avoidance of wintering Norwegian spring-spawning herring // Fish. Res. V. 58. P. 59–77.
- Vallortigara G., Rogers L.J. 2005 Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization // Behav. Brain Sci. V. 28. P. 575–588. (doi:10.1017/S0140525X05000105).

- Van Havre N., FitzGerald G.J. 1988. Shoaling and kin recognition in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) // Biol. Behav. V. 13. P. 190–201.
- Verheijen F.J. 1956. Transmission of a fright reaction amongst a school of fish and the underlying sensory mechanisms // Experientia. V. 12. № 4. P. 202–204.
- Vine P.J. 1974. Effects of algal grazing and aggressive behavior of the fishes *Pomacentrus lividus* and *Acanthurus sohal* on coral reef ecology // Mar. Biol. V. 24. P. 131–146.
- Viscido S., Parrish J.K., Grunbaum D. 2004. Individual behavior and emergent properties of fish schools: a comparison between observation and theory // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 273. P. 239–249.
- Ward A.J.W., Duff A.J., Horsfall J.S., Currie S. 2008. Scents and scents-ability: pollution disrupts chemical social recognition and shoaling in fish // Proc. R. Soc. B. V. 274. P. 101–105.
- Ward A.J.W., Duff A.J., Krause J., Barber I. 2005. Shoaling behaviour of sticklebacks infected with the microsporidian parasite, *Glugea anomala* // Environm. Biol. Fish. V. 72. P. 155–160.
- Ward A.J.W., Hart P.J.B., Krause J. 2004. The effects of habitat- and diet-based cues on association preferences in three-spined sticklebacks // Behav. Ecol. V. 15. P. 925–929.
- Ward A.J.W., Herbert-Read J.E., Sumpter D.J.T., Krause J. 2011. Fast and accurate decisions through collective vigilance in fish shoals // PNAS. V. 108. № 6. P. 2312–2315.
- Ward A.J.W., Hoare D.J., Couzin I.D., Broom M., Krause J. 2002c. The effects of parasitism and body length on positioning within wild fish shoals // J. Anim. Ecol. V. 71. P. 10–14.
- Ward A.J.W., Holbrook R.I., Krause J., Hart P.J.B. 2005. Social recognition in sticklebacks: the role of direct experience and habitat cues // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 57. P. 575–583.
- Ward A.J.W., Thomas P., Hart P.J.B., Krause J. 2004. Correlates of boldness in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 55. P. 561–568.
- Ward A.J.W., Axford S., Krause J. 2002a. Mixed-species shoaling in fish: the sensory mechanisms and costs of shoal choice // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 52. P. 182–187.
- Ward A.J.W., Botham M.S., Hoare D.J., James R., Broom M., Godin J.-G.J., Krause J. 2002b. Association patterns and shoal fidelity in the three-spined stickleback // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 269. P. 2451–2455.
- Wark A.R., Greenwood A.K., Taylor E.M., Yoshida K., Peichel C.L. 2011. Heritable differences in schooling behavior among threespine stickleback populations revealed by a novel assay // PLoS One. 6(3): e18316 (doi: 10.1371/journal.pone.0018316)
- Watanabe Y., Sato K. 2008. Functional dorsoventral symmetry in relation to lift-based swimming in the ocean sunfish *Mola mola* // PLoS One. 3:e3446. doi:10.1371/journal.pone.0003446
- Webb P.W. 1980. Does schooling reduce fast start response latencies in teleosts? // Comp. Biochem. Physiol. V. 65A. P. 231–234.
- Webber H.M., Haines T.A. 2003. Mercury effects on predator avoidance behaviour of a forage fish, golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*) // Environ. Toxicol. Chem. V. 22. P. 1556–1561.
- Webster M.M., Goldsmith J., Ward A.J.W., Hart P.J.B. 2007. Habitat-specific chemical cues influence association preferences and shoal cohesion in fish // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 62. P. 273–280.
- Weihls D., Webb P.W. 1983. Optimisation of locomotion. Fish biomechanics (Eds. P.W. Webb, D. Weihls) New York: Preager Press. P. 339–371.
- Weis P., Weis J.S. 1974a. Schooling behavior of *Menidia medidia* in the presence of the insecticide Sevin (carbaryl) // Mar. Biol. V. 28. P. 261–263.

- Weis P., Weis J.S. 1974b. DDT causes changes in activity and schooling behavior in goldfish // Environ. Res. V. 7. P. 68–74.
- Welty J.L.C. 1934. Experiments on group behaviour of fishes // Physiol. Zool. V. B7. P. 85–128.
- Werren J.H. 2011. Selfish genetic elements, genetic conflict, and evolutionary innovation // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 108. P. 10863–10870.
- White J.W., Warner R.R. 2007. Behavioral and energetic costs of group membership in a coral reef fish // Oecologia. V. 154. P. 423–433.
- Wibe A.E., Billing A., Rosenquist G., Jenssen B.M. 2002. Butyl benzyl phthalate affects shoaling behavior and bottom-dwelling behavior in threespine stickleback // Environm. Res. V. 89. № 2. P. 180–187.
- Wielback U. 1937. Untersuchungen zur Function des Vorderhirns bei Knochenfischen // Zool. Anzeiger. Bd. 117. № 11/12. S. 325–329.
- Wilkins H. Evolution and genetics of epigean and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces) support for the neutral mutation theory // Evolutionary Biology. 1988. V. 23. M.K. Hecht and B.Wallace (eds.). New York: Plenum Publ. Corp. P. 271–367.
- Williams G.C. 1964. Measurements of consociation among fishes and comments on the evolution of schooling // Publs Mich. St. Univ. Mus., Biol. Ser. V. 2. P. 351–383.
- Williams M. 1976. Rearing environments and their affects on schooling of fishes // Pubbl. stn. Zool. Napoli. V. 40. P. 238–254.
- Wilson A.D.M., Croft D.P., Krause J. 2014. Social networks in elasmobranchs and teleost fishes // Fish and Fisheries. V. 15. P. 676–689.
- Wilson E.O. 1975. Sociobiology: The new synthesis. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press. 697 p.
- Wilson S.G. 2004. Basking sharks (*Cetorhinus maximus*) schooling in the southern Gulf of Maine // Fish. Oceanography. V. 13. P. 283–286. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2004.00292.x>
- Wilson R.P., Ryan P.G., James A., Wilson M.P.-T. 1987. Conspicuous coloration may enhance prey capture in some piscivores // Anim. Behav. V. 35. P. 1558–1560.
- Wirtz P. 1974. The influence of the sight of a conspecific on the growth of *Blennius pholis* (Pieces Teleostei) // J. Comp. Physiol. V. 91. P. 161–165.
- Wirtz P., Davenport J. 1976. Increased oxygen consumption in blennies (*Blennius pholis* L.) exposed to their mirror images // J. Fish. Biol. V. 9. № 1. P. 67–74.
- Wiwchar L.D., Gilbert M.J.H., Kasurak A.V., Tierney K.B. 2018. Schooling improves critical swimming performance in zebrafish (*Danio rerio*) // Can. J. Fish. Aquatic Sci. V. 75. № 4. P. 653–661.
- Wolf N.G. 1985. Odd fish abandon mixed-species groups when threatened // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 17. P. 47–52.
- Wolf N.G. 1987. Schooling tendency and foraging benefit in the ocean surgeonfish // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 21. P. 59–63.
- Wright D. 2011. QTL mapping of behavior in the zebrafish // Zebrafish models in neurobehavioral research. Neuromethods V. 52. A.V. Kalueff, J.M. Cachat (eds.). Springer. P. 101–141.
- Wright D., Nakamichi R., Krause J., Butlin R.K. 2006. QTL analysis of behavioral and morphological differentiation between wild and laboratory zebrafish (*Danio rerio*) // Behav. Genet. V. 36. P. 271–284.
- Wright D., Rimmer L.B., Pritchard V.L., Krause J., Butlin R.K. 2003. Inter and intra-population variation in shoaling and boldness in the zebrafish (*Danio rerio*) // Naturwissenschaften. V. 90. P. 374–377.

- Wullimann M.F. 1998. The central nervous system // The physiology of fishes. D.H. Evans (ed.). Boca Raton: CRC Press. P. 245–282.
- Yamagishi H. 1978. Behavioural studies on schooling of fishes: I. Leading-following relationship of the young golden trevally, *Carax speciosus* (Forsskal) in captivity // Dobutsugaku zasshi, Zool. Mag. V. 87. № 1. P. 12–18.
- Yamagishi H., Nakamura M., Fukuhara O. 1978. Behavioural studies on schooling of fishes. II. Leading-following relationship of the immature yellowtail, *Seriola quinqueradiata* Temminck et Schlegel in captivity // Dobutsugaku zasshi, Zool. Mag. V. 87. № 2. P. 125–131.
- Zbinden K. 1973. Verhaltensstudien an *Serrasalmus nattereri* // Rev. Suisse Zool. V. 80. P. 521–542.
- Zheng M., Kashimori Y., Hoshino O., Fujita K. Kambara T. 2005. Behavior pattern (innate action) of individuals in fish schools generating efficient collective evasion from predation // J. Theor. Biol. V. 235. P. 153–167.

Приложение

Названия видов рыб, упоминаемых в тексте

- Abudefduf abdominalis* – абудефдф (Pomacentridae, Perciformes)
Abudefduf saxatilis – абудефдф (Pomacentridae, Perciformes)
Abudefduf vaigiensis – абудефдф (Pomacentridae, Perciformes)
Abramis ballerus – синец (Cyprinidae, Cypriniformes)
Abramis brama – лещ (Cyprinidae, Cypriniformes)
Acanthorhodeus asmusi – колючий горчак (Cyprinidae, Cypriniformes)
Acanthurus bahianus – рыба-хирург (Acanthuridae, Perciformes)
Acanthurus coeruleus – синий хирург (Acanthuridae, Perciformes)
Acanthurus nigrofuscus – рыба-хирург (Acanthuridae, Perciformes)
Acanthurus chirurgus – обыкновенная рыба-хирург (Acanthuridae, Perciformes)
Acipenser persicus – персидский осетр (Acipenseridae, Acipenseriformes)
Aequidens pulcher – голубая акара (Cichlidae, Perciformes)
Alburnoides bipunctatus – быстрянка (Cyprinidae, Cypriniformes)
Alburnus alburnus – обыкновенная уклейка (Cyprinidae, Cypriniformes)
Aldrichetta forsteri – желтоглазая кефаль (Mugilidae, Mugiliformes)
Alosa caspia – каспийский пузанок (Clupeidae, Clupeiformes)
Alquitan latifrons – пятнисто-голубая акара (Cichlidae, Perciformes)
Ambloplites rupestris – красноглазый каменный окунь (Centrarchidae, Perciformes)
Ameurus nebulosus – канальный сомик (Ictaluridae, Siluriformes)
Ammodytes cicirellus – песчанка (Ammodytidae, Perciformes)
Ammodytes hexapterus – дальневосточная многопозвонковая песчанка (Ammodotyidae, Perciformes)
Anguilla anguilla – угорь (Anguillidae, Anguilliformes)
Apeltes quadratus – четырехиглая колюшка (Gasterosteidae, Gasterosteiformes)
Apogon quinquilineatus – пятилинейный апогон (Apogonidae, Perciformes)
Apogon semiornatus – темнополосый апогон (Apogonidae, Perciformes)
Astyanax fasciatus – астианакс (Characidae, Characiformes)
Atherina boyeri – южноевропейская атерина (Atherinidae, Atheriniformes)
Atherina mochon – обыкновенная атерина (Atherinidae, Atheriniformes)
Atherinomorus insularum – атериноморус (Atherinidae, Atheriniformes)
Atherinomorus stipes – вытянутая кабезота (Atherinidae, Atheriniformes)
Atherinomorus vaigiensis – атериноморус (Atherinidae, Atheriniformes)
Atherinops affinis – обыкновенный атеринопс (Atherinopsidae, Atheriniformes)
Aulostomus maculatus – пятнистый флейторыл (Aulostomidae, Syngnathiformes)
Barbus (=Puntius) tetrazona – суматранский барбус (Cyprinidae, Cypriniformes)
Beryx splendens – берикс-альфонсин (Berycidae, Beryciformes)
Blennius pholis – собачка-шан (Blenniidae, Perciformes)
Blicca bjoerkna – густера (Cyprinidae, Cypriniformes)
Boreogadus saida – сайка (Gadidae, Gadiformes)
Brevoortia patronus – мексиканский менхэден (Clupeidae, Clupeiformes)
Caesio cunning – цезия (Caesionidae, Perciformes)
Caesio teres – цезия (Caesionidae, Perciformes)
Campostoma anomalum – необычная кампостома (Cyprinidae, Cypriniformes)
Caranx adscensionis – каранкс (Carangidae, Perciformes)
Caranx ignobilis – желтоперый каранкс (Carangidae, Perciformes)

- Caranx sp.* – каранкс (Carangidae, Perciformes)
Caranx speciosus – каранкс (Carangidae, Perciformes)
Carassius auratus – серебряный карась, золотая рыбка (Cyprinidae, Cypriniformes)
Carassius carassius – золотой карась (Cyprinidae, Cypriniformes)
Carcharinus limbatus – черноперая акула (Carcharhinidae, Carchariformes)
Carcharinus melanopterus – мальгашская ночная акула (Carcharhinidae, Carchariformes)
Catostomus commersoni – белый чукучан (Cyprinidae, Cypriniformes)
Centrarchus macropterus – ушастый окунь (Centrarchidae, Perciformes)
Centropristis striata – черный каменный окунь (Serranidae, Perciformes)
Cetengraulis mysticetus – анчовет (Engraulidae, Clupeiformes)
Cetorhinus maximus – гигантская акула (Cetorhinidae, Lamniformes)
Chaetodon capistratus – четырехглазая рыба-бабочка (Chaetodontidae, Perciformes)
Chaetodon unimaculatus – щетинкозуб (Chaetodontidae, Perciformes)
Chalcalburnus chalcoides – шемая (Cyprinidae, Cypriniformes)
Cheilodipterus lineatus – полосатый апогон (Apogonidae, Perciformes)
Chlorurus bleekeri – рыба-попугай (Scaridae, Perciformes)
Chlorurus gibbus – рыба-попугай (Scaridae, Perciformes)
Chlorurus sordidus – рыба-попугай (Scaridae, Perciformes)
Chorinemus lysan – хоринема лисан (Carangidae, Perciformes)
Chromis atripectoralis – хромис (Pomacentridae, Perciformes)
Chromis chromis – морская ласточка (Pomacentridae, Perciformes)
Chromis cyanea – хромис (Pomacentridae, Perciformes)
Chromis multilineata – хромис (Pomacentridae, Perciformes)
Chromis nitida – хромис (Pomacentridae, Perciformes)
Chromis viridis – хромис (Pomacentridae, Perciformes)
Cichlasoma citrinellum – цихласома (Cichlidae, Perciformes)
Clupea harengus – атлантическая сельдь (Clupeidae, Clupeiformes)
Clupea harengus members – салака (Clupeidae, Clupeiformes)
Clupea pallasii – тихоокеанская сельдь (Clupeidae, Clupeiformes)
Clupea pallasii marisalbi – беломорская сельдь (Clupeidae, Clupeiformes)
Coregonus albula – европейская ряпушка (Salmonidae, Salmoniformes)
Coregonus autumnalis – омуль (Salmonidae, Salmoniformes)
Coregonus lavareus – сиг (Salmonidae, Salmoniformes)
Coregonus lavaretus maraenoides – чудской сиг (Salmonidae, Salmoniformes)
Coregonus lavaretus nelmuschka – сиг-нельмушка (Salmonidae, Salmoniformes)
Coris julis – морской юнкер (Labridae, Perciformes)
Coryphaena hippurus – большая корифена (Coryphaenidae, Perciformes)
Coryphaenoides rupestris – тупорылый макрурус (Macrouridae, Gadiformes)
Cottocomephorus grewingkii – желтокрылая широколобка (Cottocomephoridae, Scorpaeniformes)
Crenilabrus ocellatus – зеленушка (Labridae, Perciformes)
Crenilabrus quinquemaculatus – перепелка (Labridae, Perciformes)
Crenilabrus tinca – зеленушка-рулена (Labridae, Perciformes)
Ctenopharyngodon idella – белый амур (Cyprinidae, Cypriniformes)
Cynoscion regalis – серый горбыль (Sciaenidae, Perciformes)
Cyprinella venusta – чернохвостая ципринелла (Cyprinidae, Cypriniformes)
Cyprinus carpio – карп, сазан (Cyprinidae, Cypriniformes)
Danio albolineatus – розовый данио (Cyprinidae, Cypriniformes)
Danio rerio – данио рерио (Cyprinidae, Cypriniformes)

- Dascyllus aruanus* – зебровидный (трехполосый) дасцилл (Pomacentridae, Perciformes)
Dascyllus reticulatus – сетчатый (двухполосый) дасцилл (Pomacentridae, Perciformes)
Devario aequipinnatus – данио малабарский (Cyprinidae, Cypriniformes)
Dicentrarchus (= *Morone*) *labrax* – обыкновенный лаврак (Moronidae, Perciformes)
Diplodus sargus – белый саргус (Sparidae, Perciformes)
Diplodus vulgaris – клюворыл (Sparidae, Perciformes)
Echeneis naucrates – полосатая рыба-прилипало (Echeneidae, Perciformes)
Echeneis neucratoides – прилипало (Echeneidae, Perciformes)
Eleginus nawaga – навага (Gadidae, Gadiformes)
Embiotoca lateralis – голубая эмбиотока (Embiotocidae, Perciformes)
Engraulis encrasicolus – европейский анчоус (хамса) (Engraulidae, Clupeiformes)
Engraulis japonicus – японский анчоус (Engraulidae, Clupeiformes)
Engraulis mordax – северный анчоус (Engraulidae, Clupeiformes)
Engraulis ringens – перуанский анчоус (Engraulidae, Clupeiformes)
Esox lucius – щука (Esocidae, Esociformes)
Eupomocentrus planifrons – леопольдита (Pomacentridae, Perciformes)
Euthynnus alletteratus – пятнистый тунец (Scombridae, Perciformes)
Euthynnus lineatus – восточный тунец (Scombridae, Perciformes)
Fundulus diaphanous – поперечно-полосатый фундулюс (Fundulidae, Cyprinodontiformes)
Gadus morhua – атлантическая треска (Gadidae, Gadiformes)
Gaidropsarus mediterraneus – средиземноморский налимчик (Lotidae, Gadiformes)
Gambusia holbrooki – гамбузия (Poeciliidae, Cyprinodontiformes)
Gasterosteus aculeatus – трехиглая колюшка (Gasterosteidae, Gasterosteiformes)
Gobio gobio – пескарь (Cyprinidae, Cypriniformes)
Gymnocephalus cernuus – ерш (Percidae, Perciformes)
Haemulon flavolineatum – желтополосая ронка (Haemulidae, Perciformes)
Haemulon plumieri – обыкновенная ронка (Haemulidae, Perciformes)
Haemulon sciurus – синеполюсая ронка (Haemulidae, Perciformes)
Haemulon spp. – ронка (Haemulidae, Perciformes)
Halichoeres bivittatus – двуполосая донцелла (Labridae, Perciformes)
Halichoeres poeyi – донцелла (Labridae, Perciformes)
Haplochromis burtoni – полосатоглазый хапдохромис (Cichlidae, Perciformes)
Harengula sp. – харенгула (Clupeidae, Clupeiformes)
Harengula thrissna – калифорнийская харенгула (Clupeidae, Clupeiformes)
Hemichromis bimaculatus – хромис-красавец (Pomacentridae, Perciformes)
Hemigrammus bleheri – тетра (Characidae, Characiformes)
Hoplias malabaricus – малабарская траира (Erythrinidae, Characiformes)
Hybognathus nuchalis – серебряный гипогнатус (Cyprinidae, Cypriniformes)
Hyphessobrycon anisitsi (= *Hemigrammus caudovittatus*) – ромбовидная тетра (Characidae, Characiformes)
Istiophorus albicans – атлантический парусник (Istiophoridae, Perciformes)
Istiophorus platypterus – индо-тихоокеанский парусник (Istiophoridae, Perciformes)
Jenkinsia lamprotaenia – карликовая дженкинсия (Clupeidae, Clupeiformes)
Jenkinsia sp. – дженкинсия (Clupeidae, Clupeiformes)
Katsuwonus pelamis – обыкновенный скипджек (Scombridae, Perciformes)
Kyphosus sectatrix – белый кифоз (Kyphosidae, Perciformes)
Lepomis gibbosus – обыкновенная солнечная рыба (Centrarchidae, Perciformes)
Lepomis macrochirus – синежаберный солнечник (Centrarchidae, Perciformes)

Leucaspilus delineates – обыкновенная верховка (Cyprinidae, Cypriniformes)
Leuciscus ahipsi – афипский елец (Cyprinidae, Cypriniformes)
Leuciscus cephalus – голавль (Cyprinidae, Cypriniformes)
Leuciscus idus – язь (Cyprinidae, Cypriniformes)
Leuciscus leuciscus – елец (Cyprinidae, Cypriniformes)
Leuciscus schmidtii – исьск-кульский чебачок (Cyprinidae, Cypriniformes)
Leuciscus waleckii – амурский язь (Cyprinidae, Cypriniformes)
Liza aurata – сингиль (Mugilidae, Mugiliformes)
Liza saliens – остронос (Mugilidae, Mugiliformes)
Lota lota – налим (Lotidae, Gadiformes)
Lutjanus apodus – морской адвокат (Lutjanidae, Perciformes)
Lutjanus griseus – серый луциан (Lutjanidae, Perciformes)
Lutjanus jocu – луциан хоку (Lutjanidae, Perciformes)
Lutjanus monostigma – темно-бурый луциан (Lutjanidae, Perciformes)
Lythrulon flaviguttatum – тихоокеанская фонда (Haemulidae, Perciformes)
Macrorhamphosus scolopax – морской бекас (Centriscidae, Syngnathiformes)
Makaira spp. – марлин (Istiophoridae, Perciformes)
Mallotus villosus – мойва (Osmeridae, Osmeriformes)
Meiacanthus nigrolineatus – лирохвостая собачка (Blenniidae, Perciformes)
Melanogrammus aeglefinus – пикша (Gadidae, Gadiformes)
Melanotaenia duboulayi – радужная рыба (Melanotaeniidae, Atheriniformes)
Melanotaenia nigrans – радужная рыба (Melanotaeniidae, Atheriniformes)
Menidia menidia – атлантическая менидия (Atherinopsidae, Atheriniformes)
Micropterus salmoides – большеротый окунь (Centrarchidae, Perciformes)
Mola mola – луна-рыба (Molidae, Tetraodontiformes)
Morone americana – белый американский лаврак (Moronidae, Perciformes)
Mugil cephalus – лобан (Mugilidae, Mugiliformes)
Mulloidichthys martinicus – мелкозубая барабуля (Mullidae, Perciformes)
Mullus barbatus ponticus – черноморская барабуля (Mullidae, Perciformes)
Mullus surmuletus – полосатая барабуля (Mullidae, Perciformes)
Myxeroperca rosacea – группер (Serranidae, Perciformes)
Myoxocephalus scorpius – европейский керчак (Cottidae, Scorpaeniformes)
Naucrates doctor – лоцман (Carangidae, Perciformes)
Neoglyphidodon melas – темный неоглифидодон (Pomacentridae, Perciformes)
Notemigonus crysoleucas – золотой нотемигонус (Cyprinidae, Cypriniformes)
Notropis amabilis – тexasский нотропис (Cyprinidae, Cypriniformes)
Notropis heterodon – разнозубый нотропис (Cyprinidae, Cypriniformes)
Notropis hudsonius – пятнистый нотропис (Cyprinidae, Cypriniformes)
Oncorhynchus gorbuscha – горбуша (Salmonidae, Salmoniformes)
Oncorhynchus keta – кета (Salmonidae, Salmoniformes)
Oncorhynchus kisutch – кижуч (Salmonidae, Salmoniformes)
Oncorhynchus masou – сима (Salmonidae, Salmoniformes)
Oncorhynchus (=Parasalmo) mykiss – радужная форель, микижа (Salmonidae, Salmoniformes)
Oryzias latipes – медака (Adrianichthyidae, Beloniformes)
Pangasianodon hypophthalmus – пангасианодон (Pangasiidae, Siluriformes)
Parupeneus cyclostomus – золотистая зубатая барабуля (Mullidae, Perciformes)
Perca flavescens – желтый окунь (Percidae, Perciformes)
Perca fluviatilis – речной окунь (Percidae, Perciformes)

- Pholis gunnelus* – маслюк (Pholidae, Perciformes)
Phoxinus lagowskii – амурский голян (Cyprinidae, Cypriniformes)
Phoxinus phoxinus – обыкновенный голян (Cyprinidae, Cypriniformes)
Phtheichthys lineatus – длинная ремора (Echeneidae, Perciformes)
Pimephales notatus – тупоносый пимефалес (Cyprinidae, Cypriniformes)
Pimephales promelas – черноголовый пимефалес (Cyprinidae, Cypriniformes)
Plecoglossus altivelis – аю (Plecoglossidae, Osmeriformes)
Plectoglyphidodon lacrimatus – плектоглифидодон (Pomacentridae, Perciformes)
Plectorhynchus vittatus – сладкогуб (Haemulidae, Perciformes)
Plotosus lineatus – угрехвостый сом (Plotosidae, Siluriformes)
Poecilia latipinna – широкоплавниковая пецилия (Poeciliidae, Cyprinodontiformes)
Poecilia reticulata – гуппи (Poeciliidae, Cyprinodontiformes)
Prionurus scalprus – прионур (Acanthuridae, Perciformes)
Pristella riddle – звездчатая пристелла (Characidae, Characiformes)
Pristis pectinatus – пила-рыба (Pristidae, Rhinopristiformes)
Pseudaspius leptocephalus – плоскоголовый жерех (Cyprinidae, Cypriniformes)
Pseudocaranx dentex – зубатый каранкс (Carangidae, Perciformes)
Pseudorasbora parva – амурский чебачек (Cyprinidae, Cypriniformes)
Pseudupeneus maculatus – пятнистый садмонет (Mullidae, Perciformes)
Pterophyllum scalare – обыкновенная скалярия (Cichlidae, Perciformes)
Pollachius virens – сайда (Gadidae, Gadiformes)
Remora albescent – рыба-прилипало (Echeneidae, Perciformes)
Remora australis – рыба-прилипало (Echeneidae, Perciformes)
Remora brachyptera – короткоперая рыба-прилипало (Echeneidae, Perciformes)
Remora osteochir – рыба-прилипало (Echeneidae, Perciformes)
Remora remora – обыкновенная рыба-прилипало (Echeneidae, Perciformes)
Rhinoptera bonasus – восточно-американский бычерыл (Myliobatidae, Myliobatiformes)
Rhodeus ocellatus ocellatus – глазчатый горчак (Cyprinidae, Cypriniformes)
Rhodeus sericeus amarus – европейский горчак (Cyprinidae, Cypriniformes)
Rhincodon typus – китовая акула (Rhincodontidae, Orectolobiformes)
Richardsonius balteatus – краснобокий ричардсониус (Cyprinidae, Cypriniformes)
Rutilus frisii – вырезуб (Cyprinidae, Cypriniformes)
Rutilus frisii kutum – кутум (Cyprinidae, Cypriniformes)
Rutilus rutilus – обыкновенная плотва (Cyprinidae, Cypriniformes)
Rutilus rutilus caspicus – вобла (Cyprinidae, Cypriniformes)
Salmo salar – атлантический лосось (Salmonidae, Salmoniformes)
Salmo trutta – кумжа (Salmonidae, Salmoniformes)
Salvelinus fontinalis – американский голец (Salmonidae, Salmoniformes)
Sander (=Stizostedion) lucioperca – судак (Percidae, Perciformes)
Sarcocheilichthys szerskii – пескарь-губач (Cyprinidae, Cypriniformes)
Sarda sarda – атлантическая пелагида (Scombridae, Perciformes)
Sardina pilchardus – европейская сардина (Clupeidae, Clupeiformes)
Sardinella aurita – круглая сардинелла (Clupeidae, Clupeiformes)
Sardinops sagax – дальневосточная сардина (Clupeidae, Clupeiformes)
Sardinops sagax melanosticta – дальневосточная сардина-иваси (Clupeidae, Clupeiformes)
Scardinius erythrophthalmus – красноперка (Cyprinidae, Cypriniformes)
Scarus coelestinus – синий скап (Scaridae, Perciformes)
Scarus croicensis – рыба-попугай (Scaridae, Perciformes)
Scarus iserti – рыба-попугай (Scaridae, Perciformes)

Scarus radians – рыба-попугай (Scaridae, Perciformes)
Scarus schlegeli – рыба-попугай (Scaridae, Perciformes)
Scarus spinus – рыба-попугай (Scaridae, Perciformes)
Scarus taeniopterus – рыба-попугай (Scaridae, Perciformes)
Sciaena umbra – темный горбыль (Sciaenidae, Perciformes)
Scomber colias – средиземноморская скумбрия (Scombridae, Perciformes)
Scomber japonicas – японская скумбрия (Scombridae, Perciformes)
Scomber scombrus – атлантическая скумбрия (Scombridae, Perciformes)
Scomber sp. – скумбрия (Scombridae, Perciformes)
Scomberomorus niphonius – мелкопятнистая скумбрия (Scombridae, Perciformes)
Scorpaena porcus – скорпена (Scorpaenidae, Scorpaeniformes)
Semotilus atromaculatus – северный семотилус (Cyprinidae, Cypriniformes)
Seriola lalandei – полосатая лакедра (Carangidae, Perciformes)
Seriola quinqueradiata – желтохвост (Carangidae, Perciformes)
Serranus scribe – каменный окунь (Serranidae, Perciformes)
Serrasalmus nattereri – обыкновенная пирания (Serrasalminae, Characiformes)
Silurus glanis – европейский сом (Siluridae, Siluriformes)
Sparisoma viride – спарисома (Sparidae, Perciformes)
Sphyaena barracuda – большая барракуда (Sphyaenidae, Perciformes)
Sphyaena sp. – барракуда (Sphyaenidae, Perciformes)
Sphyrna lewini – бронзовая молот-рыба (Sphyrnidae, Carcharhiniformes)
Spicara smaris – черноморская смарида (Sparidae, Perciformes)
Stenodus leucichthys leucichthys – белорыбца (Salmonidae, Salmoniformes)
Stenodus leucichthys nelma – нельма (Salmonidae, Salmoniformes)
Stephanolepis cirrifer – курковый спинорог (Monacanthidae, Tetraodontiformes)
Stolephorus purpureus – гавайский столефор (Engraulidae, Clupeiformes)
Symphodus tinca – рулена (Labridae, Perciformes)
Tanichthys albonubes – кардинал (Cyprinidae, Cypriniformes)
Thalassoma bifasciatum – двухцветная талассома (Labridae, Perciformes)
Theragra chalcogramma – минтай (Gadidae, Gadiformes)
Thunnus albacares – желтоперый тунец (Scombridae, Perciformes)
Thunnus obesus – большеглазый тунец (Scombridae, Perciformes)
Thunnus orientalis – тихоокеанский голубой тунец (Scombridae, Perciformes)
Thunnus spp. – тунец (Scombridae, Perciformes)
Thunnus thynnus – синий тунец (Scombridae, Perciformes)
Thymallus arcticus – арктический хариус (Salmonidae, Salmoniformes)
Tilapia rendalli – тиляпия (Cichlidae, Perciformes)
Tinca tinca – линь (Cyprinidae, Cypriniformes)
Trachinothrus rhodopus – пампанито (Carangidae, Perciformes)
Trachurus japonicas – японская ставрида (Carangidae, Perciformes)
Trachurus mediterraneus ponticus – черноморская ставрида (Carangidae, Perciformes)
Trachurus symmetricus – перуанская ставрида (Carangidae, Perciformes)
Trachurus trachurus trachurus – обыкновенная ставрида (Carangidae, Perciformes)
Tribolodon brandtii – угай (Cyprinidae, Cypriniformes)
Trichodon trichodon – тихоокеанский волосозуб (Trichodontidae, Perciformes)
Tylosurus gavioloides – клыкастый сарган (Belonidae, Beloniformes)
Vimba vimba – рыбец (Cyprinidae, Cypriniformes)
Xiphias gladius – меч-рыба (Xiphiidae, Perciformes)
Zoarcus viviparus – бельдюга (Zoarcidae, Perciformes)

- Абудефдуф – *Abudefduf abdominalis* (Pomacentridae, Perciformes)
 Абудефдуф – *Abudefduf saxatilis* (Pomacentridae, Perciformes)
 Абудефдуф – *Abudefduf vaigiensis* (Pomacentridae, Perciformes)
 Американский голец – *Salvelinus fontinalis* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Амурский голянь – *Phoxinus lagowskii* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Амурский чебачек – *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Амурский язь – *Leuciscus waleckii* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Анчовет – *Cetengraulis mysticetus* (Engraulidae, Clupeiformes)
 Арктический хариус – *Thymallus arcticus* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Астианакс – *Astyanax fasciatus* (Characidae, Characiformes)
 Атериноморус – *Atherinomorus insularum* (Atherinidae, Atheriniformes)
 Атериноморус – *Atherinomorus vaigiensis* (Atherinidae, Atheriniformes)
 Атлантическая менидия – *Menidia menidia* (Atherinopsidae, Atheriniformes)
 Атлантическая пеламида – *Sarda sarda* (Scombridae, Perciformes)
 Атлантическая сельдь – *Clupea harengus* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Атлантическая скумбрия – *Scomber scombrus* (Scombridae, Perciformes)
 Атлантическая треска – *Gadus morhua* (Gadidae, Gadiformes)
 Атлантический лосось – *Salmo salar* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Атлантический парусник – *Istiophorus albicans* (Istiophoridae, Perciformes)
 Афипский елец – *Leuciscus ahipsi* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Аю – *Plecoglossus altivelis* (Plecoglossidae, Osmeriformes)
 Барракуда – *Sphyraena sp.* (Sphyraenidae, Perciformes)
 Беломорская сельдь – *Clupea pallasii marisalbi* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Белорыбца – *Stenodus leucichthys leucichthys* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Белый американский лаврак – *Morone americana* (Moronidae, Perciformes)
 Белый амур – *Ctenopharyngodon idella* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Белый кифоз – *Kyphosus sectatrix* (Kyphosidae, Perciformes)
 Белый саргус – *Diplodus sargus* (Sparidae, Perciformes)
 Белый чукучан – *Catostomus commersoni* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Бельдюга – *Zoarces viviparus* (Zoaridae, Perciformes)
 Берикс-альфонсин – *Beryx splendens* (Berycidae, Beryciformes)
 Большая барракуда – *Sphyraena barracuda* (Sphyraenidae, Perciformes)
 Большая корифена – *Coryphaena hippurus* (Coryphaenidae, Perciformes)
 Большеглазый тунец – *Thunnus obesus* (Scombridae, Perciformes)
 Большеротый окунь – *Micropterus salmoides* (Centrarchidae, Perciformes)
 Бронзовая молот-рыба – *Sphyrna lewini* (Sphyrnidae, Carcharhiniformes)
 Быстрянка – *Alburnoides bipunctatus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Желтокрылая широколобка – *Cottocomephorus grewingkii* (Cottocomephoridae, Scorpaeniformes)
 Вобла – *Rutilus rutilus caspicus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Восточно-американский бычерыл – *Rhinoptera bonasus* (Myliobatidae, Myliobatiformes)
 Восточный тунец – *Euthynnus lineatus* (Scombridae, Perciformes)
 Вырезуб – *Rutilus frisii* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Вытянутая кабезота – *Atherinomorus stipes* (Atherinidae, Atheriniformes)
 Гавайский столефор – *Stolephorus purpureus* (Engraulidae, Clupeiformes)
 Гамбузия – *Gambusia holbrooki* (Poeciliidae, Cyprinodontiformes)
 Гигантская акула *Cetorhinus maximus* (Cetorhinidae, Lamniformes)
 Глазчатый горчак – *Rhodeus ocellatus ocellatus* (Cyprinidae, Cypriniformes)

- Голавль – *Leuciscus cephalus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Голубая акара – *Aequidens pulcher* (Cichlidae, Perciformes)
 Голубая эмбиотока – *Embiotoca lateralis* (Embiotocidae, Perciformes)
 Горбуша – *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Групер – *Mycteroperca rosacea* (Serranidae, Perciformes)
 Гуппи – *Poecilia reticulata* (Poeciliidae, Cyprinodontiformes)
 Густера – *Blicca bjoerkna* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Дальневосточная многопозвонковая песчанка – *Ammodytes hexapterus*
 (Ammodytidae, Perciformes)
 Дальневосточная сардина – *Sardinops sagax* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Дальневосточная сардина-иваси – *Sardinops sagax melanosticta* (Clupeidae,
 Clupeiformes)
 Данио малабарский – *Devario aequipinnatus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Данио рерио – *Danio rerio* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Двуполосая донцелла – *Halichoeres bivittatus* (Labridae, Perciformes)
 Двухцветная талассома – *Thalassoma bifasciatum* (Labridae, Perciformes)
 Дженкинсия – *Jenkinsia sp.* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Длинная ремора – *Phtheichthys lineatus* (Echeneidae, Perciformes)
 Донцелла – *Halichoeres poeyi* (Labridae, Perciformes)
 Европейская ряпушка – *Coregonus albula* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Европейская сардина – *Sardina pilchardus* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Европейский анчоус (хамса) – *Engraulis encrasicolus* (Engraulidae, Clupeiformes)
 Европейский горчак – *Rhodeus sericeus amarus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Европейский керчак – *Myoxocephalus scorpius* (Cottidae, Scorpaeniformes)
 Европейский сом – *Silurus glanis* (Siluridae, Siluriformes)
 Елец – *Leuciscus leuciscus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Ерш – *Gymnocephalus cernuus* (Percidae, Perciformes)
 Желтоглазая кефаль – *Aldrichetta forsteri* (Mugilidae, Mugiliformes)
 Желтоперый каранкс – *Caranx ignobilis* (Carangidae, Perciformes)
 Желтоперый тунец – *Thunnus albacares* (Scombridae, Perciformes)
 Желтополосая ронка – *Haemulon flavolineatum* (Haemulidae, Perciformes)
 Желтохвост – *Seriola quinqueradiata* (Carangidae, Perciformes)
 Желтый окунь – *Perca flavescens* (Percidae, Perciformes)
 Звездчатая пристелла – *Pristella riddle* (Characidae, Characiformes)
 Зебровидный (трехполосый) дасцилл – *Dascyllus aruanus* (Pomacentridae, Perciformes)
 Зеленушка – *Crenilabrus ocellatus* (Labridae, Perciformes)
 Зеленушка-рулена – *Crenilabrus tinca* (Labridae, Perciformes)
 Золотая рыбка – *Carassius auratus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Золотистая зубатая барабуля – *Parupeneus cyclostomus* (Mullidae, Perciformes)
 Золотой карась – *Carassius carassius* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Золотой нотемигонус – *Notemigonus crysoleucas* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Зубатый каранкс – *Pseudocaranx dentex* (Carangidae, Perciformes)
 Индо-тихоокеанский парусник – *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae, Perciformes)
 Иссyk-кульский чебачок – *Leuciscus schmidtii* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Калифорнийская харенгула – *Harengula thrissna* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Каменный окунь – *Serranus scriba* (Serranidae, Perciformes)
 Канальный сомик – *Ameurus nebulosus* (Ictaluridae, Siluriformes)
 Каранкс – *Caranx adscensionis* (Carangidae, Perciformes)
 Каранкс – *Caranx sp.* (Carangidae, Perciformes)

- Каранкс – *Caranx speciosus* (Carangidae, Perciformes)
 Кардинал – *Tanichthys albonubes* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Карликовая дженкинсия – *Jenkinsia lamprotaenia* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Карп – *Cyprinus carpio* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Каспийский пузанок – *Alosa caspia* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Кета – *Oncorhynchus keta* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Кижуч – *Oncorhynchus kisutch* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Китовая акула *Rhincodon typus* (Rhincodontidae, Orectolobiformes)
 Клыкастый сарган – *Tylosurus gavioloides* (Belonidae, Beloniformes)
 Ключорыл – *Diplodus vulgaris* (Sparidae, Perciformes)
 Колочий горчак – *Acanthorhodeus asmussi* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Короткоперая рыба-прилипало – *Remora brachyptera* (Echeneidae, Perciformes)
 Краснобокий ричардсониус – *Richardsonius balteatus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Красноглазый каменный окунь – *Ambloplites rupestris* (Centrarchidae, Perciformes)
 Красноперка – *Scardinius erythrophthalmus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Круглая сардинелла – *Sardinella aurita* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Кумжа – *Salmo trutta* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Курковый спинорог – *Stephanolepis cirrifer* (Monacanthidae, Tetraodontiformes)
 Кутум – *Rutilus frisii kutum* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Леопольдита – *Eupomocentrus planifrons* (Pomacentridae, Perciformes)
 Лещ – *Abramis brama* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Линь – *Tinca tinca* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Лирохвостая собачка – *Meiacanthus nigrolineatus* (Blenniidae, Perciformes)
 Лобан – *Mugil cephalus* (Mugilidae, Mugiliformes)
 Лоцман – *Naucrates doctor* (Carangidae, Perciformes)
 Луна-рыба – *Mola mola* (Molidae, Tetraodontiformes)
 Луциан темно-бурый – *Lutjanus monostigma* (Lutjanidae, Perciformes)
 Луциан хоку – *Lutjanus jocu* (Lutjanidae, Perciformes)
 Малабарская траира – *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae, Characiformes)
 Мальгашская ночная акула – *Carcharinus melanopterus* (Carcharhinidae, Carchariformes)
 Марлин – *Makaira spp.* (Istiophoridae, Perciformes)
 Маслюк – *Pholis gunnelus* (Pholidae, Perciformes)
 Медака – *Oryzias latipes* (Adrianichthyidae, Beloniformes)
 Мексиканский менхэден – *Brevoortia patronus* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Мелкозубая барабуля – *Mulloidichthys martinicus* (Mullidae, Perciformes)
 Мелкопятнистая скумбрия – *Scomberomorus niphonius* (Scombridae, Perciformes)
 Меч-рыба – *Xiphias gladius* (Xiphiidae, Perciformes)
 Минтай – *Theragra chalcogramma* (Gadidae, Gadiformes)
 Мойва – *Mallothus villosus* (Osmeridae, Osmeriformes)
 Морская ласточка – *Chromis chromis* (Pomacentridae, Perciformes)
 Морской адвокат – *Lutjanus apodus* (Lutjanidae, Perciformes)
 Морской бекас – *Macrorhamphosus scolopax* (Centriscidae, Syngnathiformes)
 Морской юнкер – *Coris julis* (Labridae, Perciformes)
 Навага – *Eleginus nawaga* (Gadidae, Gadiformes)
 Налим – *Lota lota* (Lotidae, Gadiformes)
 Нельма – *Stenodus leucichthys nelma* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Необычная кампостома – *Campostoma anomalum* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Обыкновенная атерина – *Atherina mochon* (Atherinidae, Atheriniformes)
 Обыкновенная верховка – *Leucaspius delineates* (Cyprinidae, Cypriniformes)

- Обыкновенная пиранья – *Serrasalmus nattereri* (Serrasalminae, Characiformes)
 Обыкновенная плотва – *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Обыкновенная рыба-прилипало – *Remora remora* (Echeneidae, Perciformes)
 Обыкновенная рыба-хирург – *Acanthurus chirurgus* (Acanthuridae, Perciformes)
 Обыкновенная скалярия – *Pterophyllum scalare* (Cichlidae, Perciformes)
 Обыкновенная солнечная рыба – *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae, Perciformes)
 Обыкновенная ставрида – *Trachurus trachurus trachurus* (Carangidae, Perciformes)
 Обыкновенная уклейка – *Alburnus alburnus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Обыкновенный атеринопис – *Atherinops affinis* (Atherinopsidae, Atheriniformes)
 Обыкновенный голянь – *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Обыкновенный лаврак – *Dicentrarchus* (= *Morone*) *labrax* (Moronidae, Perciformes)
 Обыкновенный скипиджик – *Katsuwonus pelamis* (Scombridae, Perciformes)
 Омуль – *Coregonus autumnalis* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Остронос – *Liza saliens* (Mugilidae, Mugiliformes)
 Пампанито – *Trachinotus rhodopus* (Carangidae, Perciformes)
 Пангасианодон – *Pangasianodon hypophthalmus* (Pangasiidae, Siluriformes)
 Перепелка – *Crenilabrus quinquevittatus* (Labridae, Perciformes)
 Персидский осетр – *Acipenser persicus* (Acipenseridae, Acipenseriformes)
 Перуанская ставрида – *Trachurus symmetricus* (Carangidae, Perciformes)
 Перуанский анчоус – *Engraulis ringens* (Engraulidae, Clupeiformes)
 Пескарь – *Gobio gobio* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Пескарь-губач – *Sarcocheilichthys szerskii* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Песчанка – *Ammodytes cicerellus* (Ammodytidae, Perciformes)
 Пикша – *Melanogrammus aeglefinus* (Gadidae, Gadiformes)
 Пила-рыба – *Pristis pectinatus* (Pristidae, Rhinopristiformes)
 Плектроглифидодон – *Plectroglyphidodon lacrimatus* (Pomacentridae, Perciformes)
 Плоскоголовый жерех – *Pseudaspius leptocephalus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Полосатая барабуля – *Mullus surmuletus* (Mullidae, Perciformes)
 Полосатая лакедра – *Seriola lalandei* (Carangidae, Perciformes)
 Полосатая рыба-прилипало – *Echeneis naucrates* (Echeneidae, Perciformes)
 Полосатоглазый хаплогромис – *Haplochromis burtoni* (Cichlidae, Perciformes)
 Полосатый апогон – *Cheilodipterus lineatus* (Apogonidae, Perciformes)
 Поперечно-полосатый фундулюс – *Fundulus diaphanous* (Fundulidae, Cyprinodontiformes)
 Прилипало – *Echeneis neucratoides* (Echeneidae, Perciformes)
 Прионур – *Prionurus scalprus* (Acanthuridae, Perciformes)
 Пятилинейный апогон – *Apogon quinquevittatus* (Apogonidae, Perciformes)
 Пятнисто-голубая акара – *Alquitrans latifrons* (Cichlidae, Perciformes)
 Пятнистый нотропис – *Notropis hudsonius* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Пятнистый садмонет – *Pseudupeneus maculatus* (Mullidae, Perciformes)
 Пятнистый тунец – *Euthynnus alletteratus* (Scombridae, Perciformes)
 Пятнистый флейторыл – *Aulostomus maculatus* (Aulostomidae, Syngnathiformes)
 Радужная рыба – *Melanotaenia duboulayi* (Melanotaeniidae, Atheriniformes)
 Радужная рыба – *Melanotaenia nigrans* (Melanotaeniidae, Atheriniformes)
 Радужная форель, микижа – *Oncorhynchus* (= *Parasalmo*) *mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Разнозубый нотропис – *Notropis heterodon* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Речной окунь – *Perca fluviatilis* (Percidae, Perciformes)
 Розовый данио – *Danio albolineatus* (Cyprinidae, Cypriniformes)

- Ромбовидная тетра – *Hyphessobrycon anisitsi* (= *Hemigrammus caudovittatus*) (Characidae, Characiformes)
- Обыкновенная ронка – *Haemulon plumeri* (Haemulidae, Perciformes)
- Ронка – *Haemulon spp.* (Haemulidae, Perciformes)
- Рулена – *Symphodus tinca* (Labridae, Perciformes)
- Рыба-попугай – *Chlorurus bleekeri* (Scaridae, Perciformes)
- Рыба-попугай – *Chlorurus gibbus* (Scaridae, Perciformes)
- Рыба-попугай – *Chlorurus sordidus* (Scaridae, Perciformes)
- Рыба-попугай – *Scarus croisensis* (Scaridae, Perciformes)
- Рыба-попугай – *Scarus iserti* (Scaridae, Perciformes)
- Рыба-попугай – *Scarus radians* (Scaridae, Perciformes)
- Рыба-попугай – *Scarus schlegeli* (Scaridae, Perciformes)
- Рыба-попугай – *Scarus spinus* (Scaridae, Perciformes)
- Рыба-попугай – *Scarus taeniopterus* (Scaridae, Perciformes)
- Рыба-прилипало – *Remora albescent* (Echeneidae, Perciformes)
- Рыба-прилипало – *Remora australis* (Echeneidae, Perciformes)
- Рыба-прилипало – *Remora osteochir* (Echeneidae, Perciformes)
- Рыба-хирург – *Acanthurus bahianus* (Acanthuridae, Perciformes)
- Рыба-хирург – *Acanthurus nigrofuscus* (Acanthuridae, Perciformes)
- Рыбец – *Vimba vimba* (Cyprinidae, Cypriniformes)
- Сайда – *Pollachius virens* (Gadidae, Gadiformes)
- Сайка – *Boreogadus saida* (Gadidae, Gadiformes)
- Салака – *Clupea harengus members* (Clupeidae, Clupeiformes)
- Северный анчоус – *Engraulis mordax* (Engraulidae, Clupeiformes)
- Северный семотилус – *Semotilus atromaculatus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
- Серебряный гипогнатус – *Hybognathus nuchalis* (Cyprinidae, Cypriniformes)
- Серебряный карась – *Carassius auratus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
- Серый горбыль – *Cynoscion regalis* (Sciaenidae, Perciformes)
- Серый лущан – *Lutjanus griseus* (Lutjanidae, Perciformes)
- Сетчатый (двухполосый) дасцилл – *Dascyllus reticulatus* (Pomacentridae, Perciformes)
- Сиг – *Coregonus lavareus* (Salmonidae, Salmoniformes)
- Сиг-нельмушка – *Coregonus lavaretus nelmuschka* (Salmonidae, Salmoniformes)
- Сима – *Oncorhynchus masou* (Salmonidae, Salmoniformes)
- Сингиль – *Liza aurata* (Mugilidae, Mugiliformes)
- Синежаберный солнечник – *Lepomis macrochirus* (Centrarchidae, Perciformes)
- Синеполосая ронка – *Haemulon sciurus* (Haemulidae, Perciformes)
- Синец – *Abramis ballerus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
- Синий скар – *Scarus coelestinus* (Scaridae, Perciformes)
- Синий тунец – *Thunnus thynnus* (Scombridae, Perciformes)
- Синий хирург – *Acanthurus coeruleus* (Acanthuridae, Perciformes)
- Скорпена – *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae, Scorpaeniformes)
- Скумбрия – *Scomber sp.* (Scombridae, Perciformes)
- Сладкогуб – *Plectorhynchus vittatus* (Haemulidae, Perciformes)
- Собачка-шан – *Blennius pholis* (Blenniidae, Perciformes)
- Спарисома – *Sparisoma viride* (Sparidae, Perciformes)
- Средиземноморская скумбрия – *Scomber colias* (Scombridae, Perciformes)
- Средиземноморский налимчик – *Gaidropsarus mediterraneus* (Lotidae, Gadiformes)
- Судак – *Sander* (= *Stizostedion*) *luciperca* (Percidae, Perciformes)
- Суматранский барбус – *Barbus* (= *Puntius*) *tetrazona* (Cyprinidae, Cypriniformes)

- Танихтис – *Tanichthys albonudus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Темно-бурый лудиан – *Lutjanus monostigma* (Lutjanidae, Perciformes)
 Темнополосый апогон – *Apogon semiornatus* (Apogonidae, Perciformes)
 Темный горбыль – *Sciaena umbra* (Sciaenidae, Perciformes)
 Темный неоглифидодон – *Neoglyphidodon melas* (Pomacentridae, Perciformes)
 Тетра – *Hemigrammus bleheri* (Characidae, Characiformes)
 Техасский нотропис – *Notropis amabilis* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Тиляпия – *Tilapia rendalli* (Cichlidae, Perciformes)
 Тихоокеанская сельдь – *Clupea pallasii* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Тихоокеанская фонда – *Lythrulon flaviguttatum* (Haemulidae, Perciformes)
 Тихоокеанский волосозуб – *Trichodon trichodon* (Trichodontidae, Perciformes)
 Тихоокеанский голубой тунец – *Thunnus orientalis* (Scombridae, Perciformes)
 Трехиглая колюшка – *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae, Gasterosteiformes)
 Тунец – *Thunnus spp.* (Scombridae, Perciformes)
 Тулоносый пимефалес – *Pimephales notatus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Тупорылый макрурус – *Coryphaenoides rupestris* (Macrouridae, Gadiformes)
 Угай – *Tribolodon brandtii* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Угорь – *Anguilla anguilla* (Anguillidae, Anguilliformes)
 Угрехвостый сом – *Plotosus lineatus* (Plotosidae, Siluriformes)
 Ушастый окунь – *Centrarchus macropterus* (Centrarchidae, Perciformes)
 Харенгула – *Harengula sp.* (Clupeidae, Clupeiformes)
 Хоринема лисан – *Chorinemus lysan* (Carangidae, Perciformes)
 Хромис – *Chromis atripectoralis* (Pomacentridae, Perciformes)
 Хромис – *Chromis cyanea* (Pomacentridae, Perciformes)
 Хромис – *Chromis multilineata* (Pomacentridae, Perciformes)
 Хромис – *Chromis nitida* (Pomacentridae, Perciformes)
 Хромис – *Chromis viridis* (Pomacentridae, Perciformes)
 Хромис-красавец – *Hemichromis bimaculatus* (Pomacentridae, Perciformes)
 Цезия – *Caesio cunning* (Caesionidae, Perciformes)
 Цезия – *Caesio teres* (Caesionidae, Perciformes)
 Цихласома – *Cichlasoma citrinellum* (Cichlidae, Perciformes)
 Черноголовый пимефалес – *Pimephales promelas* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Черноморская барабуля – *Mullus barbatus ponticus* (Mullidae, Perciformes)
 Черноморская смарида – *Spicara smaris* (Sparidae, Perciformes)
 Черноморская ставрида – *Trachurus mediterraneus ponticus* (Carangidae, Perciformes)
 Черноперая акула – *Carcharinus limbatus* (Carcharhinidae, Carchariformes)
 Чернохвостая ципринелла – *Cyprinella venusta* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Черный каменный окунь – *Centropristis striata* (Serranidae, Perciformes)
 Четырехглазая рыба-бабочка – *Chaetodon capistratus* (Chaetodontidae, Perciformes)
 Четырехиглая колюшка – *Apeltes quadratus* (Gasterosteidae, Gasterosteiformes)
 Чудской сиг – *Coregonus lavaretus maraenoides* (Salmonidae, Salmoniformes)
 Шемя – *Chalcaburnus chalcoides* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Широкоплавниковая пецилия – *Poecilia latipinna* (Poeciliidae, Cyprinodontiformes)
 Щетинкозуб – *Chaetodon unimaculatus* (Chaetodontidae, Perciformes)
 Щука – *Esox lucius* (Esocidae, Esociformes)
 Южноевропейская атерина – *Atherina boyeri* (Atherinidae, Atheriniformes)
 Язь – *Leuciscus idus* (Cyprinidae, Cypriniformes)
 Японская скумбрия – *Scomber japonicas* (Scombridae, Perciformes)
 Японская ставрида – *Trachurus japonicas* (Carangidae, Perciformes)
 Японский анчоус – *Engraulis japonicas* (Engraulidae, Clupeiformes)

CONTENT

1. INTRODUCTION	6
2. TERMS AND DEFINITIONS: SHOAL, AGGREGATION, GROUP, SCHOOL, RUN	12
3. DISTRIBUTION OF SCHOOLING IN FISHES	19
4. SIZE, SHAPE, AND ABUNDANCE OF FISH SHOOLS	24
4.1. School size	24
4.2. School shape	26
4.3. Abundance of fish in schools	32
5. SCHOOL COMPOSITION	35
5.1. Size composition	35
5.2. Species composition	37
6. INTERNAL STRUCTURE OF FISH SCHOOLS	42
6.1. Distribution of fish in schools	42
6.2. Density of fish in schools	47
6.3. Intraschool groups	51
6.4. Spatial preferences of fish in schools	53
7. SENSORY BASES OF FISH SCHOOLING	56
7.1. Vision	56
7.2. Other sensory systems	58
8. THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM AND ENDOCRINE REGULATION OF SCHOOLING BEHAVIOUR	64
9. DIURNAL DYNAMICS OF FISH SCHOOLING	67
10. INSTABILITY OF SCHOOL MEMBERSHIPS	74
11. MECHANISMS OF SCHOOLING BEHAVIOUR	78
11.1. Mutual attraction of fish in schools	78
11.2. Imitation behaviour	86
11.3. Optomotor response	88
11.4. Intraschool interactions	89
12. COLORATION OF SCHOOLING FISH AND ITS SIGNAL VALUE	93
13. EQUIPOTENTIALITY AND LEADERSHIP IN SCHOOLS	100
14. SUPRAORGANISMIC (EMERGENT) ATTRIBUTES OF SCHOOL	107
15. VALUE OF FISH SCHOOLING BEHAVIOUR	114
15.1. Hydrodynamic and energetic advantages of swimming in school	114
15.2. The defensive function of the school	122
15.2.1. The defensive behavioural adaptations of schooling fish	124
15.2.2. The vulnerability of schooling fish to predators	136
15.2.3. Defensive behaviour of the school and the illumination level	149
15.3. Schooling behaviour and fish feeding	154
15.4. Schooling and migratory behaviour in fish	163
15.5. The conditioned reflex pool of the school	166
15.6. The vulnerability of schooling fish to parasites	167

16. DEVELOPMENT OF SCHOOLING BEHAVIOUR IN FISH ONTOGENY ...	168
16.1. The age of transition to schooling life mode	168
16.2. Size and species heterogeneity in schools of young fish	176
17. EFFECTS OF VARIOUS FACTORS	183
17.1. Abiotic factors	183
17.2. Biotic factors	185
17.3. Contaminants and other anthropogenic factors	192
18. CONTINUITY OF SCHOOLING BEHAVIOUR	194
19. EVOLUTION OF SCHOOLING BEHAVIOUR	197
20. APPLIED ASPECTS IN SCHOOLING BEHAVIOUR STUDIES	211
21. CONCLUSION	215
22. REFERENCES	221
APPENDIX. Fish names mentioned in the text	261
CONTENT	273

Научное издание

Александр Ованесович Касумян
Дмитрий Сергеевич Павлов

СТАЙНОЕ ПОВЕДЕНИЕ РЫБ

М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018, 274 с.

Отпечатано в ООО "Галлея-принт"

Москва, 5-я Кабельная ул., 2Б.

Подписано в печать 30.07.2018. Формат 60х90 1/16. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 41,4. Тираж 300 экз. Заказ № 925.