



МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ им. К. Г. РАЗУМОВСКОГО»

Институт «Биотехнологий и рыбного хозяйства»

Кафедра «Биоэкологии и ихтиологии»



«УТВЕРЖДАЮ»:

Директор института «Биотехнологий и
рыбного хозяйства» (БиРХ) МГУТУ

д.б.н., проф. Никишин А. Л.

Дата утверждения: 26 июня 2012г.

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ДИСЦИПЛИНЫ

«Основы этологии рыб»

Для специальности (направления подготовки):

110901.65 - Водные биоресурсы и аквакультура

-

110900.62 - Водные биоресурсы и аквакультура

-

Формы обучения: очная, очная сокращенная,
заочная полная, заочная сокращенная.

Сроки обучения: очная полная – 5 лет, очная
сокращенная - 4 года, заочная полная - 6 лет,
заочная сокращенная - 5 лет

Курс: 4к, , 3к,

Москва, 2012

© *Никишин Д.Л.*, Основы этологии рыб: Учебно-методический комплекс дисциплины, по специальности (направлению): 110901.65 - Водные биоресурсы и аквакультура, - , 110900.62 - Водные биоресурсы и аквакультура, - . -М.: МГУТУ, 2012. - 115с.

Учебно-методический комплекс по дисциплине «Основы этологии рыб» составлен в соответствии с требованиями государственного образовательного стандарта (ГОС ВПО) к уровню подготовки дипломированного специалиста (бакалавра) в соответствии с учебным планом, и составленной в соответствии с ним и примерными образовательными программами УМО, рабочей программой учебной дисциплины.

Данный УМКД предназначен для студентов очной, заочной полной и сокращенной форм обучения, специальности (направления): 4к 110901.65 - Водные биоресурсы и аквакультура; - ; 3к 110900.62 - Водные биоресурсы и аквакультура; - .

Структура учебно-методического комплекса дисциплины (УМКД) определена Приложением 1 к Распоряжению Проректора ФГБОУ ВПО МГУТУ им. К.Г. Разумовского по УиИР № 51 от 01.06.2009г. о «Правилах составления учебно-методического комплекса дисциплины по специальности (направлению)».

Составитель(и):

Никишин Д.Л., к.б.н., доц. кафедры «Биоэкологии и ихтиологии» (БИ) МГУТУ

Рецензент: Амбросимова Н.А., д.б.н., проф. АЗНИИРХ

УМКД обсужден и одобрен на заседании кафедры «Биоэкологии и ихтиологии» ин-та БиРХ МГУТУ (*Протокол № 12 от 07.06.2012г.*).

УМКД утвержден на заседании Совета института «Биотехнологий и рыбного Хозяйства» (БиРХ) «Московского государственного университета технологий и управления им. К.Г. Разумовского» (*Протокол № 10 от 25.06.2012г.*).

© ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского», 2012г.

109004, Москва, Земляной вал, дом 73.

© Кафедра «Биоэкологии и ихтиологии» БиРХ МГУТУ

117452, Москва, ул. Болотниковская, дом 17

УДК 639.3

Рабочая программа обсуждена на заседании кафедры «Биоэкологии и ихтиологии» Московского государственного университета технологий и управления (протокол №8 от 26.05.2010г) и рекомендована к рассмотрению на заседание Ученого Совета институту.

Рабочая программа одобрена и утверждена на заседании Ученого Совета института «Биотехнологий и рыбного хозяйства» Московского государственного университета технологий и управления (протокол №10 от 26.06.2010г)

Разработчик РП: *Горбунов А.В.*

Автор (составитель): *к.б.н., доц. Никишин Д.Л.*

Рабочая программа дисциплины составлена на основании ГОС ВПО и предназначена для бакалавров очной формы обучения, по направлению 110900.62 – «*Водные биоресурсы и аквакультура*»

Рецензенты:

д.б.н., проф. Амбросимова Н.А. (АзНИИРХ)

д.б.н., зав. сектором Микодина Е.В. (ВНИРО)

© Никишин Д.Л. Основы этологии рыб: *Рабочая программа для бакалавров очной формы обучения, по направлению «Водные биоресурсы и аквакультура» / Сер. Рабочая учебно-методическая документация МГУТУ. –М.: МГУТУ, 2010. – 21с. Ред.2. перераб.*

© ГОУ ВПО «Московский государственный университет технологий и управления», 2010.

109004, Москва, Земляной вал, 73.

Институт «БиРХ», кафедра «Биоэкологии и Ихтиологии», 2010.

117452, Москва, ул. Болотниковская, 15. тел: (499) 317-2936, 317-2927

РАБОЧАЯ ПРОГРАММА ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ

1. Цели освоения дисциплины

Целями освоения дисциплины являются:

Получение представлений о типах и видах поведенческих реакций рыб, методах и механизмах возникновения тех или иных реакций, формах поведения рыб. Знания об условных и безусловных рефлексах у рыб, приобретенных поведенческих формах гормональном влиянии на поведение рыб.

Задачами дисциплины являются:

Получение теоретической базы в области этологии рыб. Знания по практическому использованию особенностей поведения рыб, о распределении рыб в рыбоводных водоемах. Освоение принципов применения соответствующих этологических реакций при размножении, нагуле, кормлении и сортировке рыб.

2. Место дисциплины в структуре ООП:

Настоящая дисциплина относится к циклу ОПД блока Дисциплины по выбору ООП. Её освоению предшествует изучение таких курсов, как: общая биология, ихтиология, физиология рыб, промысловая ихтиология, экология рыб, биология размножения и развития, аквакультура. В дальнейшем, полученные знания применяются при изучении курсов: корма и кормление рыб, экология и рациональное природопользование, фермерское рыбоводство, экологический контроль водных и наземных экосистем, системная экология.

3. В результате освоения дисциплины обучающийся должен:

- Знать:
 - Типы и виды поведенческих реакций и их классификация;
 - Методы и механизмы возникновения тех или иных реакций;
 - Формы поведения рыб, в т.ч. групповые и стайные;
 - Таксисы, влечения и предпочтения тех или иных рыб;
 - Миграции рыб;
 - Условные рефлексы и иные, приобретенные формы поведения рыб;
 - Гормональные влияния на поведения рыб.

- Уметь:
 - Использовать теоретическую базу для практической работы в области ихтиологии;
 - Учитывать и использовать на практике особенности поведения рыб;
 - Применять знания о распределении рыб в рыбоводных водоемах;
 - Применять соответствующие методы кормления и сортировок рыб;
 - Проводить самостоятельные исследования.

Распределение трудоемкости дисциплины

В соответствии с учебным планом:

Наименование дисциплины	общий	Объем занятий в ак. часах							
		всего	лек-ций	лаб. зан.	прак зан.	сам. раб.	к.р.	экз.	зач.
Основы этологии рыб	100	68	34	34	-	32	-	-	5

В том числе по семестрам:

3 курс						4 курс					
5 семестр			6 семестр			7 семестр			8 семестр		
лек	лаб	пр									
34	34										

Для качественного освоения учебного курса применяются:

По видам учебной работы:

лекции, консультации, семинары, практические занятия, лабораторные работы, контрольные работы, самостоятельные работы, научно-исследовательская работа, курсовое проектирование (курсовая работа). Вуз может устанавливать и другие виды учебных занятий.

По формам контроля:

собеседование, коллоквиум, зачет, экзамен, тест, контрольная работа, эссе и иные творческие работы, реферат, отчет (по практикам, научно-исследовательской работе), курсовая работа (проект) т.е. письменные

работы, выпускная квалификационная работа. Формы промежуточного контроля устанавливаются ответственным за обучение преподавателем. Формы итогового контроля устанавливаются вузом и учебным планом.

- *Лекции* предполагают получение основных, концептуальных, фундаментальных знаний, положений, явлений, законов по изучаемой дисциплине, понимание и использование их как в повседневной жизни, так и в профессиональной сфере. Наряду с базовыми знаниями, в ряде случаев, рассматриваются частные разделы, по прикладным аспектам изучаемой дисциплины.
- *Практические занятия* направлены на развитие теоретических знаний по изучаемой дисциплине, путем решения конкретных задач, участия в деловых играх, а также формирование навыков, как самостоятельной работы, так и совместной (коллективной) работы в малых коллективах, под руководством преподавателя.
- *Лабораторные работы* ориентированы на получение навыков практической исследовательской работы и закрепления как прикладных так и технико-технологических знаний по изучаемой дисциплине (ее разделу), с применением соответствующего учебно-лабораторного оборудования, современных методик и подходов, препаратов и биологического материала.
- *Семинар* форма учебно-практических занятий, при которой учащиеся обсуждают сообщения, доклады и рефераты, выполненные ими по результатам учебных или научных исследований под руководством преподавателя. Цели обсуждений направлены на формирование навыков профессиональной полемики и закрепление обсуждаемого материала.

Научный семинар - в научных коллективах это традиционная форма повышения квалификации, ознакомление с работами коллег, форма коллективного, публичного рабочего обсуждения научной информации коллегами для формирования компетенции участников коллектива в объёме новых знаний, методов, для оптимизации взаимодействия по проектам и программам.

- *Реферат* это письменный доклад или выступление по определённой теме, в котором собрана информация из одного или нескольких источников. Рефераты могут являться изложением содержания научной работы, специализированных книг, теоретических и практических исследований, изучаемых знаний и разделов, методик, подходов и т. п.

Существует два вида рефератов: продуктивные и репродуктивные. *Репродуктивный реферат* - воспроизводит содержание первичного текста.

Продуктивный реферат - содержит творческое или критическое осмысление реферируемого источника.

Репродуктивные рефераты условно делятся еще на два вида: реферат-конспект и реферат-резюме. *Реферат-конспект* - содержит фактическую информацию в обобщённом виде, иллюстрированный материал, различные сведения о методах исследования, результатах исследования и возможностях их применения. *Реферат-резюме* - содержит только основные положения данной темы.

В продуктивных рефератах выделяются два типа: реферат-доклад и реферат-обзор. *Реферат-обзор* - составляется на основе нескольких источников и сопоставляет различные точки зрения по данному вопросу. *Реферат-доклад* - имеет развёрнутый характер и наряду с анализом информации первоисточника, дает объективную оценку реферируемой темы, проблемы, задачи.

- *Самостоятельная внеаудиторная работа* направлена на приобретение навыков самостоятельной работы с учебной литературой, выполнения индивидуальных заданий, решение ситуационных экологических задач, подготовки информационных проектов и презентаций и т.п.
- *Коллоквиум* представляет собой проводимый по инициативе преподавателя промежуточный мини-экзамен в середине учебного курса, имеющий целью уменьшить список тем, выносимых на основной экзамен и/или оценить текущий уровень знаний студентов. В ходе коллоквиума могут также проверяться проекты, рефераты и другие письменные работы учащихся.
- *Эссе* представляет собой свободное и обоснованное изложение материала, небольшим объёмом, по конкретному поводу, ситуации, задаче, исследованию или предмету. Эссе выражает индивидуальное мнение, соображения, предложения и выводы автора, но не претендует на исчерпывающую или законченную трактовку темы.
- *Текущий (промежуточный) контроль* учебно-познавательной деятельности студентов может осуществляться в виде коллоквиумов, эссе, рефератов, контрольных работ, собеседований, отчетов: в тестовой, письменной, устной форме.
- *Итоговый контроль (зачет или экзамен)* проводится по всему материалу изучаемого курса. Ему предшествует выполнение учащимся всех учебно-контрольных работ и заданий. Данная форма контроля может сочетаться с выполнением курсовой работы или проекта.

Примерный тематический план теоретических занятий

№	Наименование темы	Ак. часов
1.	Введение в этологию рыб.	2
2.	Плавание и миграции рыб.	4
3.	Территориальное и пассивно-оборонительное поведение рыб.	4
4.	Предпочтения и избегания у рыб.	4
5.	Поведение, связанное с питанием и дыханием.	4
6.	Репродуктивное поведение.	4
7.	Стайное и социальное поведение.	4
8.	Инстинктивные и приобретенные формы поведения.	4
9.	Использование знаний о поведении рыб в хозяйственной деятельности.	4
	ВСЕГО:	34

Примерный план лабораторно-практических работ

№	Наименование темы	Ак. часов
1.	Пассивно-оборонительное поведение.	2
2.	Поведенческие реакции при нересте.	4
3.	Предпочтения и избегания.	4
4.	Поведения, связанные с питанием	4
5.	Поведения, связанные с дыханием.	4
6.	Инстинктивные и приобретенные формы поведения.	4
7.	Этология рыб и спортивное рыболовство.	4
8.	Обустройство экологической среды бассейна (аквариума) для рыб.	4
9.	Применение методов принудительного воздействия на поведенческие реакции рыб в хозяйственных (локальных) целях.	4
	ВСЕГО:	34

Перечень реферативных работ

1. Агрессивные поведения рыб.
2. Аномальное поведение рыб.
3. Атмосферное давление и поведение рыбы.
4. Внутри- и межвидовые поведения рыб.
5. Врожденные и приобретенные инстинкты у рыб.
6. Махание плавниками – как модель поведения у рыб.
7. Пассивные и активные миграции рыб. Поведение рыб связанное с «бегством».
8. Поведение пресноводных рыб в период размножения.
9. Пищевые поведения рыб в естественных условиях и при индустриальном интенсивном разведении.
10. Убежища в жизни рыб.

Свою тему студент выбирает из прилагаемого выше списка, по последней цифре своего учебного шифра. Учебный шифр имеется в студенческом билете или в зачетной книжке каждого студента.

Реферативная работа должна содержать развернутые ответы на выбранную тему, примерный объем реферата – 20-25 стандартных страниц А4.

На титульном листе необходимо указать ФИО студента, специальность и форму обучения, курс, тему реферата.

Реферативные работы должны сопровождаться рисунками, графиками, схемами и т.п. В тетради в клетку писать следует через строчку, оставляя место под поля, разделы реферата должны быть четко выделены.

В начало работы помещается оглавление (содержание); в конце работы приводится перечень использованной литературы, ставится дата и подпись.

СОДЕРЖАНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

Этология - один из трех краеугольных камней, на основе которых формируется поведение животного, обеспечивающее ему успешное выживание в меняющихся условиях среды и обеспечивающее репродуктивный успех. Основные положения классической этологической концепции – это представления о фиксированных комплексах действий (ФКД) как единицах инстинктивного поведения, схема поведенческого акта (по У. Крейгу), представление о “ключевых” раздражителях и “спонтанности” поведения, запечатление как особая форма обучения,

соотношение “врожденного” и “приобретенного”. Сегодня, разработаны представления о поведении животных при конфликте, об эволюции замещающих движений (“ритуалов” и “демонстраций”) и, наконец, о двух путях эволюции поведения, протекающей на основе “открытой” и “закрытой” генетических программ (К. Лоренц и Э. Майр). Эти представления позволили по-новому подойти к проблеме врожденного и приобретенного в поведении.

Введение

Предмет изучения этологии. Разнообразие типов поведения рыб по причине их многообразия, а также по причине изменения форм поведения на разных стадиях индивидуального развития: эмбрион, личинка, малек, нерестующая особь, особь в межнерестовый период.

Типы поведения рыб:

- 1) мигранты, кочевники, оседлые;
- 2) пелагические, придонные, донные;
- 3) хищники-засадчики, хищники-угонщики, охотники за мелкими организмами;
- 4) фильтраторы, донные собиратели, растительноядные, санитары.

Методика изучения поведения рыб – подводные наблюдения и эксперимент.

Плавание рыб

Механизмы плавания рыб. Классификация скоростей плавания: рывковые-максимальные, критические-стайерские, миграционные-ненутомляющие. Обычные скорости плавания. Относительное и абсолютное выражение скорости плавания. Хорошие, умеренные и слабые пловцы.

Миграции рыб

Пассивные перемещения и направленные миграции. Анадромные и катадромные нерестовые миграции. Миграционные циклы у сельдей, лососей, осетровых, угрей, воблы, акул. Хоминг и стрейнг. Ольфакторное запечатление и «внутренняя карта» рыб как возможные механизмы ориентации рыб.

Территориальное поведение рыб

Привязанность рыб к территории обитания. Охраняемые участки оседлых рыб: кормовые и охотничьи участки, нерестово-гнездовые участки. Агрессивное поведение при охране территории. Убежища и ориентиры .

Пассивно-оборонительное поведение

Пассивно-оборонительные акты поведения: вздрагивание, кинез, паника, адекватные оборонительные реакции на хищников и агрессоров – бегство, маневр, затаивание, уход в убежище, ошетиивание.

Предпочтения и избегания

Положительные и отрицательные таксисы. Преферендумы (предпочтения) и их экспериментальное изучение. Вещества аттрактанты и репелленты. Тропизмы - ориентация расположения тела по отношению к источнику света, силе тяготения, направлению течения, субстрату. Оптомоторная реакция. Реореакция.

Поведение, связанное с питанием и дыханием

Различные типы фуражного (пищедобывательного) поведения в зависимости от пищевого предпочтения. Информативность наблюдений за дыхательными движениями и «кашлем» рыб. Поведение при недостатке кислорода в воде.

Репродуктивное поведение

Нерестовое поведение различной степени сложности. Гнездостроительное поведение у рыб. Забота об икре и личинках.

Стайное и социальное поведение

Типы и причины скоплений рыб. Стайные и одиночные рыбы. Естественное и вынужденное стайное обитание рыб. Иерархические отношения рыб при совместном обитании. Информативность при наблюдении за поведением стаи. Маневры стаи при нападении хищника. Преимущества при стайном обитании рыб.

Инстинктивные и приобретенные формы поведения

Основные инстинкты рыб: самосохранения, утоления голода, удовлетворения полового влечения, заботы о потомстве, миграционный инстинкт, инстинкт собственности, защиты социального статуса. Инстинкт как сложная форма поведения из врожденных и приобретенных реакций и стереотипов. Приобретенные формы поведения: привыкание к индифферентному раздражителю, условные рефлексy, навыки и динамические стереотипы.

Использование знаний о поведении рыб в хозяйственной деятельности

Различные виды рыбного промысла как использование разных типов поведения рыб. Активные и пассивные орудия лова. Использование приманок, наживок и пугающих факторов. Использование знаний о поведении рыб в рыбоводстве и аквариумистике.

Рекомендуемая литература

Основная:

1. Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебное пособие. –М.: МГТА, 2003. -86с.
2. Шибаев С.В. Промысловая ихтиология: Учебное пособие для вузов. -М.: Проспект Науки, 2007. -400с.
3. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. –М.: Пищевая промышленность, 1974. -289с.
4. Радаков Д. В. Стадность рыб как экологическое явление. - М.: Наука, 1972. -98с.

Дополнительная:

5. Яржомбек А. А. Скорости и энергетика плавания рыб в экспериментальных условиях, в естественной среде и в зоне орудий лова. -М.: ВНИРО, 1974. - 52с.
6. Яржомбек А. А. Скорость рыб в неподвижной стае //Рыбное хозяйство. Вып.8. М.: ВНИРО, 1971. -С.28-30.
7. Биология и океанография Северного морского пути: Баренцево и Карское моря: Коллективная монография. –М.: Наука, 2007. -323с.
8. Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И. Ихтиология. -М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. -422с.
9. Жуйков А. Ю. Особенности условно-рефлекторной деятельности молоди атлантического лосося в связи с проблемой воспроизводства. -М.: ВНИРО, 1986. - 54 с.
10. Заферман М.Л. Подводные исследования биологических ресурсов океана. -М.: Природа, 1983. -С.63-65.
11. Короткое В. К. Изучение поведения рыб с целью совершенствования орудий и тактики лова // Труды Всесоюзного совещания по воспроизводству рыб. -М.: ВНИРО, 1991. -С.151-152.
12. Малюкина Г. А. Хеморецепция и стайное поведение рыб. // Сб. Вопросы биологии. - М.: Наука, 1967. -С.215-220.

13. Огурцов Г. И. Структура популяций рыб в прудовых биогеоценозах. -М.: Агропромиздат, 1984. -120с.
14. Шубина Т.Н. Пути и скорости движения северяги во время и после нерестовой миграции //Сб. Вопросы ихтиологии. Вып.2. М.: Наука, 1971. -С.48-52.
15. Хайнд Р. Поведение животных. -М.: Мир, 1975. -123с.
16. Честной В. Н. Об оптимальных скоростях траления //Рыбное хозяйство. Вып.9. -М.: ВНИРО, 1961. -С.71-78.

МОДУЛЬНО-РЕЙТИНГОВАЯ ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ПОДГОТОВКИ

1. Модульно-рейтинговая технология обучения студентов принята в университете в целях активизации и повышения эффективности аудиторной и самостоятельной работы студентов.

Модульно - рейтинговый подход включает два ключевых понятия: модуль и рейтинг:

- ❖ *Модуль* - это логически завершенная часть (тема, раздел) курса, который заканчивается контрольной акцией и оценивается в баллах.
- ❖ *Рейтинг* - это сумма баллов, набранная студентом в течение учебного промежутка времени по определенным правилам.

2. Сущностью модульно-рейтинговой технологии обучения является изучение учебного материала той или иной дисциплины отдельными блоками (модулями) с оценкой знаний обучающегося в виде суммы баллов за каждый вид учебной работы, предусмотренный модульной программой.

3. В основу модульной системы обучения и контроля положены следующие принципы:

- перенос центра тяжести учебного процесса на самостоятельную работу студентов;
- отказ от поточного метода обучения и переход к индивидуальной подготовке специалистов;
- возрастание роли текущего (промежуточного) контроля;
- отказ от традиционных форм оценки знаний и внедрение системы рейтинга.

При успешном освоении курса по данной системе обучения у студента отпадает необходимость или упрощается процедура сдачи экзаменов и зачетов.

4. Приступая к модульной системе обучения, студент должен освоить необходимые методические материалы, в которых представлены структура курса и модульная программа.

В комплект учебно-методических материалов входят:

Для очной формы обучения:

- *учебный план;*
- *рабочая программа дисциплины;*
- *конспекты лекции;*

- учебная специализированная литература

Для заочной формы обучения:

- учебно-методическое пособие по курсу;
- учебно-практические пособия по курсу (модули);

Дополнительно в материалы могут входить:

- электронные учебники;
- справочные материалы;
- деловые игры;
- прочие материал по усмотрению ответственных кафедр.

5. Система оценки знаний в модульно-рейтинговой технологии обучения предусматривает следующие виды контроля:

- входной контроль, определяющий степень усвоения студентами ранее изученного материала;
- текущий (промежуточный) контроль, определяющий степень усвоения студентом теоретической и практической части учебной программы каждого модуля;
- рубежный контроль, позволяющий оценить подготовку студента по одному или нескольким модулям;
- итоговый контроль, устанавливающий качество усвоения материала по всем модулям, составляющим изучаемый курс.

Входной контроль позволяет преподавателю оценить индивидуальную и общую подготовку студентов к изучению учебного материала. Результаты входного контроля не влияют на рейтинг студента.

Текущий (промежуточный) контроль осуществляется преподавателем по результатам выполнения студентом учебной работы или отдельной тематической части, предусмотренной программой данного модуля.

Объектом текущего контроля является посещение лекций, выполнение заданий в ходе практических занятий, выполнение лабораторных работ, курсовых проектов (работ), расчетно-графических и контрольных работ, написание рефератов, а также иные виды деятельности, определенные для каждого учебного модуля в рамках изучаемой дисциплины.

Рубежный контроль подводит итог изучения модуля или ряда модулей дисциплины.

Если в ходе изучения модуля студент должен приобрести практические

навыки, качество которых можно оценить по результатам текущего контроля (например, составить компьютерную программу), то в этом случае рубежный контроль не является обязательным.

Итоговый контроль проводится в письменной, в устной форме или в виде тестового задания. Форма проведения итогового контроля по дисциплине определяется кафедрой.

Итоговый рейтинг студента определяется как по результатам текущего и рубежного контроля, так и по результатам итогового контроля. При этом считается, что студент изучил весь курс, если по каждому модулю он набрал **минимальный рейтинг**.

6. Для расчета количества баллов весь курс разбивается на модули.

Минимальная сумма баллов по всем модулям дисциплины (без итогового контроля) в сумме составляет **60** баллов.

Если студент не набирает минимально возможного количества баллов по модулю, то такой модуль считается не изученным. В этом случае, студенту назначается дополнительный день, когда он сможет устно или письменно сдать ведущему преподавателю отдельные темы модуля или пройти повторно рубежный контроль. *Такая возможность предоставляется студенту только один раз.*

Если студент не набрал минимального количества баллов по какому-либо модулю дисциплины (модуль признан не изученным), то он не допускается к итоговой оценке знаний (экзамену или дифференцированному зачету).

После окончания сессии, в установленное время, студенту может быть предоставлена возможность повторно ликвидировать задолженность.

Если набранное количество баллов по модулю будет снова меньше минимально возможного, то студент получает по дисциплине оценку «неудовлетворительно» и отчисляется за неуспеваемость.

Если баллов набрано достаточно, то модуль признается изученным и студент допускается к итоговой оценке знаний.

Максимально возможная сумма баллов по дисциплине (без итогового контроля) составляет 100. В эту сумму входят рейтинговые баллы, набранные студентами в ходе текущего и рубежного контроля при изучении всех модулей курса.

7. Количество промежуточных этапов текущего контроля (контрольных точек) учебной работы студентов по каждому модулю, их форму и сроки

устанавливает кафедра, преподающая данную дисциплину.

Преподаватель кафедры, ведущий занятия со студенческой группой, обязан проинформировать группу об этом решении кафедры на первом занятии.

Оценка результатов текущего контроля зависит от сроков и качества выполнения студентами полученного задания. Сроки проведения текущего контроля устанавливаются преподавателем дисциплины в соответствии с расписанием занятий.

Студент, не сдававший вовремя текущий контроль (за исключением уважительных причин), получает **0** баллов.

По усмотрению преподавателя ему может быть назначен новый срок (до двух недель) с выставлением рейтинга с понижающим коэффициентом:

Срок сдачи	Значение коэффициента
В срок	1
1-ая неделя после установленного срока	0,9
2-ая неделя после установленного срока	0,8
более 2-х недель после установленного срока	0,7

Кроме того, понижающий коэффициент используется для отражения качества выполнения задания:

Качество выполнения задания	Значение коэффициента
<i>Отлично</i>	1
<i>Хорошо</i>	0,8
<i>Удовлетворительно</i>	0,6

Студентам может быть предоставлена возможность по индивидуальному графику досрочно пройти систему текущего тестового контроля по всем модульным программам теоретической части курса или одного семестра.

8. Все преподаваемые в университете дисциплины по итоговой оценке знаний могут заканчиваться:

- экзаменом;
- зачетом с оценкой (дифференцированным зачетом, как правило, при выполнении курсовой работы или проекта));
- зачетом.

Ответ студента на экзамене или дифференцированном зачете оценивается суммой от **10** до **20** рейтинговых баллов.

Оценка в **9** и менее баллов считается неудовлетворительной, студенту за экзамен выставляется **0** баллов и общая оценка «неудовлетворительно».

Студенты, не сдавшие экзамен (итоговый контроль) по расписанию, имеют право пройти переэкзаменовку (вторичный итоговый контроль) после окончания сессии, но не более двух раз. Во второй раз передача экзамена осуществляется в присутствии комиссии, назначаемой заведующим кафедрой, в срок не позднее начала следующей сессии.

Студент, по неважной причине не ликвидировавший задолженность до начала следующей сессии, к занятиям не допускается и отчисляется из университета.

9. Студенты, показавшие высокие результаты в ходе изучения каждого модуля, могут получить определенные поощрения.

Так, студенты, набравшие по дисциплинам с экзаменом или дифференцированным зачетом в ходе текущего и рубежного контроля сумму от **70** до **100** баллов (по всем модулям курса), имеют право получить итоговую оценку *без итогового контроля*, в соответствии со следующей шкалой пересчета баллов:

- от **70** до **79** баллов - «удовлетворительно»;
- от **80** до **89** баллов - «хорошо»;
- от **90** до **100** баллов - «отлично».

Для студента, набравшего от **60** до **69** баллов, - итоговая аттестация обязательна.

10. Студент получает оценку «зачет» по дисциплине, если он набрал не менее **60** баллов по результатам текущего и рубежного контроля.

11. Студент может повысить свой рейтинг и получить более высокую итоговую оценку, сдав итоговый экзамен.

В этом случае, по результатам текущего, рубежного и итогового контроля студенту выставляется традиционная оценка (отлично, хорошо, удовлетворительно, неудовлетворительно), в соответствии со следующей шкалой пересчета рейтинговых баллов:

- от **70 - 84** - «удовлетворительно»;
- от **85 - 99** - «хорошо»;
- более **100** - «отлично».

12. По итогам изучения дисциплины преподаватель проводит рейтинговую оценку студентов по установленной форме. Один экземпляр заполненной формы остается на кафедре, другой передается в деканат для оценки суммарного рейтинга студента не позднее 1 недели после окончания экзаменационной сессии.

13. Курсовой проект (работа), расчетно-графическая и контрольная работа, содержательно охватывающие несколько модулей курса, рассматриваются как самостоятельный модуль с присвоением определенного количества баллов в пределах общей суммы баллов, отведенных на изучение дисциплины **(100)**.

Количество рейтинговых баллов по названным выше видам работ определяется ведущим преподавателям и отражается в модульной карте дисциплины.

14. Суммарный рейтинг студента рассчитывается в деканате исходя из суммы баллов набранных им по всем дисциплинам курса.

Кроме того, деканат определяет средний балл успеваемости студентов по закрепленным за ним специальностям. Эти сведения представляются в Учебно-методический центр не позднее 15 июля каждого года для анализа успеваемости по всем специальностям университета.

ВОПРОСЫ К ИТОГОВОМУ КОНТРОЛЮ

Примерные вопросы ИТОГОВОГО (обобщающего контроля) по факту освоения дисциплины:

1. Анадромные миграции- подъем производителей из морей в реки для нереста.
2. Брачные «танцы» рыб.
3. В каких случаях наблюдается агрессивное поведение рыб?
4. В чем выражается агрессивное поведение рыб?
5. В чем выражается температурный преферендум в поведении рыб?
6. В чем заключается нерестовое поведение морских сельдей?
7. Забота об икре, личинках и мальках у рыб.
8. Иерархические отношения в группах рыб.
9. Инстинкты рыб.
10. Как групповое обитание рыб помогает индивидуумам в поиске корма?
11. Как железы внутренней секреции влияют на поведение рыб?
12. Как формируется условный рефлекс рыб?
13. Какие вещества привлекают (аттрактанты) и какие отпугивают рыб (репелленты)?
14. Каннибализм у рыб.
15. Катадромные миграции – скат молоди по рекам в моря.
16. Кинезы в жизни рыб (эмбрионов и взрослых).
17. Классификация рыб по способам добывания пищи.
18. Кто такие «резиденты» и «бродяги» среди рыб?
19. Кто такие хищники-засадчики?
20. Миграции личинок, мальков и производителей угрей.
21. Мобилизационно-паническое поведение рыб при испуге.
22. На чем основан лов рыб на свет?
23. На чем основан лов рыб ужением и блеснением?
24. На чем основан промысел рыб жаберными сетями?
25. На чем основан промысел рыб кошельковыми неводами?
26. На чем основан промысел рыб ловушками?
27. На чем основан промысел рыб ставными неводами?
28. На чем основан промысел рыб тралами?
29. На чем основан промысел рыб электроловными устройствами?
30. На чем основана самокормление рыб?
31. Нерестовое поведение карповых рыб.
32. Нерестовое поведение лососевых рыб.

33. *Нерестовое поведение трехиглой колюшки.*
34. *Нерестовое поведение цихлид.*
35. *Пассивные и активные миграции рыб.*
36. *Поведение рыб при внутреннем оплодотворении.*
37. *Поведение типа «актер-зритель» у рыб.*
38. *Положительные и отрицательные таксисы в поведении рыб.*
39. *Почему принято сортировать рыбу по размеру в рыбном хозяйстве?*
40. *Примеры вертикальных миграций рыб.*
41. *Приобретенные формы поведения рыб.*
42. *Проблема защиты рыб от попадания в водозаборы.*
43. *Проблемы связанные с поведением рыб в прудовом хозяйстве.*
44. *Расстояние между рыбами в стаях.*
45. *Роль зрения, обоняния и слуха в добывании пищи у рыб.*
46. *Способы защиты рыб от попадания в водозабор.*
47. *Строительство «гнезд» у нерестующих рыб.*
48. *Таксисы в жизни рыб.*
49. *Типы организации стай рыб по Радакову.*
50. *Циклы в жизни рыб.*
51. *Формы пассивно-оборонительного поведения рыб.*
52. *Чем отличается стая от случайного скопления рыб.*
53. *Что происходит со стаями рыб ночью?*
54. *Что такое «конечный» температурный преферендум?*
55. *Что такое «хоминг» рыб?*
56. *Что такое оптомоторная реакция в поведении рыб?*
57. *Что такое реореакция в жизни рыб?*
58. *Что такое солевой преферендум?*
59. *Что такое территориальное поведение рыб?*
60. *Элементы поведения эмбриона рыбы в оболочке икринки.*

Никишин Д.Л.

Основы этологии рыб

Рабочая программа для бакалавров очной формы обучения, по специальности 110900.62 – «Водные биоресурсы и аквакультура»

Подписано к печати:

Тираж:

Заказ №:

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНО ОБРАЗОВАНИЯ
**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ**

(образован в 1953г)

**Институт «Биотехнологий и рыбного хозяйства» (БиРХ),
кафедра «Биоэкологии и ихтиологии»**



www.mgutm.ru

Утверждаю:

Директор Института «Биотехнологий и рыбного
хозяйства» (БиРХ) МГУТУ им. К.Г. Разумовского

Никишин А.Л.

«___» _____ 2010г

Никишин Д.Л.

РАБОЧАЯ ПРОГРАММА ДИСЦИПЛИНЫ

Основы этологии рыб

**По специальности - 110901.65 «Водные биоресурсы и
аквакультура»**

Степень выпускника – *специалист*

Срок обучения – полный, сокращенный

Форма обучения – ОЧНАЯ, ЗАОЧНАЯ

Москва, 2010

УДК 639.3

Рабочая программа обсуждена на заседании кафедры «Биоэкологии и ихтиологии» Московского государственного университета технологий и управления (протокол №8 от 23 сентября 2010г) и рекомендована к рассмотрению на заседание Ученого Совета институту.

Рабочая программа одобрена и утверждена на заседании Ученого Совета института «Биотехнологий и рыбного хозяйства» Московского государственного университета технологий и управления (протокол №9 от 01 ноября 2010г)

Разработчик РП: *Горбунов А.В.*

Автор (составитель): *к.б.н., доц., Никишин Д.Л.*

;

Рабочая программа дисциплины составлена на основании ГОС ВПО и предназначена для студентов всех форм и видов обучения, по специальности «Водные биоресурсы и аквакультура»

Рецензенты:

д.б.н., проф. Амбросимова Н.А. (АзНИИРХ)

д.б.н., зав. сектором Микодина Е.В. (ВНИРО)

© Никишин Д.Л. Основы этологии рыб: *Рабочая программа для студентов всех форм и видов обучения, по специальности 110901.65 «Водные биоресурсы и аквакультура» / Сер. Рабочая учебно-методическая документация МГУТУ. –М.: МГУТУ, 2010. – 11с. Ред.2. перераб.*

© ГОУ ВПО «Московский государственный университет технологий и управления», 2010.

109004, Москва, Земляной вал, 73.

Институт «БиРХ», кафедра «Биоэкологии и Ихтиологии», 2010.

117452, Москва, ул. Болотниковская, 15. тел: (499) 317-2936, 317-2927

РАБОЧАЯ ПРОГРАММА ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ

1. Цели освоения дисциплины

Целями освоения дисциплины являются:

Получение представлений о типах и видах поведенческих реакций рыб, методах и механизмах возникновения тех или иных реакций, формах поведения рыб. Знания об условных и безусловных рефлексах у рыб, приобретенных поведенческих формах гормональном влиянии на поведение рыб.

Задачами дисциплины являются:

Получение теоретической базы в области этологии рыб. Знания по практическому использованию особенностей поведения рыб, о распределении рыб в рыбоводных водоемах. Освоение принципов применения соответствующих этологических реакций при размножении, нагуле, кормлении и сортировке рыб.

2. В результате освоения дисциплины обучающийся должен:

- Знать:
 - Типы и виды поведенческих реакций и их классификация;
 - Методы и механизмы возникновения тех или иных реакций;
 - Формы поведения рыб, в т.ч. групповые и стайные;
 - Таксисы, влечения и предпочтения тех или иных рыб;
 - Миграции рыб;
 - Условные рефлексы и иные, приобретенные формы поведения рыб;
 - Гормональные влияния на поведения рыб.
- Уметь:
 - Использовать теоретическую базу для практической работы в области ихтиологии;
 - Учитывать и использовать на практике особенности поведения рыб;
 - Применять знания о распределении рыб в рыбоводных водоемах;
 - Применять соответствующие методы кормления и сортировок рыб;
 - Проводить самостоятельные исследования.

Распределение трудоемкости дисциплины

В соответствии с учебным планом:

Наименование дисциплины	общий	Объем занятий в ак. часах							
		всего	лек- ций	лаб. зан.	прак зан.	сам. раб.	к.р.	экз.	зач.
Основы этологии рыб	100	4	4	-	-	96	-	4	-

В том числе по курсам:

4 курс			5 курс			6 курс		
лек	лаб	пр	лек	лаб	пр	лек	лаб	пр
4								

Тематический план теоретических занятий

№	Наименование темы	Ак. часов
1.	Этология – как наука о поведенческих реакциях рыб.	2
2.	Предпочтения и избегания у рыб.	2
	ВСЕГО:	4

Перечень тем для самостоятельного освоения

1. Пассивно-оборонительное поведение.
2. Поведенческие реакции при нересте.
3. Предпочтения и избегания.
4. Поведения, связанные с питанием
5. Поведения, связанные с дыханием.
6. Инстинктивные и приобретенные формы поведения.
7. Этология рыб и спортивное рыболовство.
8. Обустройство экологической среды бассейна (аквариума) для рыб.
9. Плавание и миграции рыб.
10. Территориальное и пассивно-оборонительное поведение рыб.

11. Поведение, связанное с питанием и дыханием.
12. Репродуктивное поведение.
13. Стайное и социальное поведение.
14. Инстинктивные и приобретенные формы поведения.
15. Использование знаний о поведении рыб в рекреационной и научной деятельности.
16. Применение методов принудительного воздействия на поведенческие реакции рыб в хозяйственных (локальных) целях.

СОДЕРЖАНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

Введение

Предмет изучения этологии. Разнообразие типов поведения рыб по причине их многообразия, а также по причине изменения форм поведения на разных стадиях индивидуального развития: эмбрион, личинка, малек, нерестующая особь, особь в межнерестовый период.

Типы поведения рыб:

- 1) мигранты, кочевники, оседлые;
- 2) пелагические, придонные, донные;
- 3) хищники-засадчики, хищники-угонщики, охотники за мелкими организмами;
- 4) фильтраторы, донные собиратели, растительноядные, санитары.

Методика изучения поведения рыб – подводные наблюдения и эксперимент.

Плавание рыб

Механизмы плавания рыб. Классификация скоростей плавания: рывковые-максимальные, критические-стайерские, миграционные-ненутомляющие. Обычные скорости плавания. Относительное и абсолютное выражение скорости плавания. Хорошие, умеренные и слабые пловцы.

Миграции рыб

Пассивные перемещения и направленные миграции. Анадромные и катадромные нерестовые миграции. Миграционные циклы у сельдей, лососей, осетровых, угрей, воблы, акул. Хоминг и стрейнг. Ольфакторное запечатление и «внутренняя карта» рыб как возможные механизмы ориентации рыб.

Территориальное поведение рыб

Привязанность рыб к территории обитания. Охраняемые участки оседлых рыб: кормовые и охотничьи участки, нерестово-гнездовые участки. Агрессивное поведение при охране территории. Убежища и ориентиры .

Пассивно-оборонительное поведение

Пассивно-оборонительные акты поведения: вздрагивание, кинез, паника, адекватные оборонительные реакции на хищников и агрессоров – бегство, маневр, затаивание, уход в убежище, оцетинивание.

Предпочтения и избегания

Положительные и отрицательные таксисы. Преферендумы (предпочтения) и их экспериментальное изучение. Вещества аттрактанты и репелленты. Тропизмы - ориентация расположения тела по отношению к источнику света, силе тяготения, направлению течения, субстрату. Оптомоторная реакция. Реореакция.

Поведение, связанное с питанием и дыханием

Различные типы фуражного (пищедобывательного) поведения в зависимости от пищевого предпочтения. Информативность наблюдений за дыхательными движениями и «кашлем» рыб. Поведение при недостатке кислорода в воде.

Репродуктивное поведение

Нерестовое поведение различной степени сложности. Гнездостроительное поведение у рыб. Забота об икре и личинках.

Стайное и социальное поведение

Типы и причины скоплений рыб. Стайные и одиночные рыбы. Естественное и вынужденное стайное обитание рыб. Иерархические отношения рыб при совместном обитании. Информативность при наблюдении за поведением стаи. Маневры стаи при нападении хищника. Преимущества при стайном обитании рыб.

Инстинктивные и приобретенные формы поведения

Основные инстинкты рыб: самосохранения, утоления голода, удовлетворения полового влечения, заботы о потомстве, миграционный инстинкт, инстинкт собственности, защиты социального статуса. Инстинкт как

сложная форма поведения из врожденных и приобретенных реакций и стереотипов. Приобретенные формы поведения: привыкание к индифферентному раздражителю, условные рефлексy, навыки и динамические стереотипы.

Использование знаний о поведении рыб в хозяйственной деятельности

Различные виды рыбного промысла как использование разных типов поведения рыб. Активные и пассивные орудия лова. Использование приманок, наживок и пугающих факторов. Использование знаний о поведении рыб рыбоводстве и аквариумистике.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная:

1. Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебное пособие. –М.: МГТА, 2003. -86с.
2. Шибаев С.В. Промысловая ихтиология: Учебное пособие для вузов. -М.: Проспект Науки, 2007. -400с.
3. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. –М.: Пищевая промышленность, 1974. -289с.
4. Радаков Д. В. Стадность рыб как экологическое явление. - М.: Наука, 1972. -98с.

Дополнительная:

5. Яржомбек А. А. Скорости и энергетика плавания рыб в экспериментальных условиях, в естественной среде и в зоне орудий лова. -М.: ВНИРО, 1974. - 52с.
6. Яржомбек А. А. Скорость рыб в неподвижной стае //Рыбное хозяйство. Вып.8. М.: ВНИРО, 1971. -С.28-30.
7. Биология и океанография Северного морского пути: Баренцево и Карское моря: Коллективная монография. –М.: Наука, 2007. -323с.
8. Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И. Ихтиология. -М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. -422с.
9. Жуйков А. Ю. Особенности условно-рефлекторной деятельности молоди атлантического лосося в связи с проблемой воспроизводства. -М.: ВНИРО, 1986. - 54 с.

10. Заферман М.Л. Подводные исследования биологических ресурсов океана. -М.: Природа, 1983. -С.63-65.
11. Короткое В. К. Изучение поведения рыб с целью совершенствования орудий и тактики лова // Труды Всесоюзного совещания по воспроизводству рыб. -М.: ВНИРО, 1991. -С.151-152.
12. Малюкина Г. А. Хеморецепция и стайное поведение рыб. // Сб. Вопросы биологии. - М.: Наука, 1967. -С.215-220.
13. Огурцов Г. И. Структура популяций рыб в прудовых биогеоценозах. -М.: Агропромиздат, 1984. -120с.
14. Шубина Т.Н. Пути и скорости движения северяги во время и после нерестовой миграции //Сб. Вопросы ихтиологии. Вып.2. М.: Наука, 1971. -С.48-52.
15. Хайнд Р. Поведение животных. -М.: Мир, 1975. -123с.
16. Честной В. Н. Об оптимальных скоростях траления //Рыбное хозяйство. Вып.9. -М.: ВНИРО, 1961. -С.71-78.

ВОПРОСЫ К ИТОГОВОМУ КОНТРОЛЮ

1. Анадромные миграции- подъем производителей из морей в реки для нереста.
2. Брачные «танцы» рыб.
3. В каких случаях наблюдается агрессивное поведение рыб?
4. В чем выражается агрессивное поведение рыб?
5. В чем выражается температурный преферендум в поведении рыб?
6. В чем заключается нерестовое поведение морских сельдей?
7. Забота об икре, личинках и мальках у рыб.
8. Иерархические отношения в группах рыб.
9. Инстинкты рыб.
10. Как групповое обитание рыб помогает индивидуумам в поиске корма?
11. Как железы внутренней секреции влияют на поведение рыб?
12. Как формируется условный рефлекс рыб?
13. Какие вещества привлекают (аттрактанты) и какие отпугивают рыб (репелленты)?
14. Каннибализм у рыб.
15. Катабромные миграции – скат молоди по рекам в моря.
16. Кинезы в жизни рыб (эмбрионов и взрослых).

17. Классификация рыб по способам добывания пищи.
18. Кто такие «резиденты» и «бродяги» среди рыб?
19. Кто такие хищники-засадчики?
20. Миграции личинок, мальков и производителей угрей.
21. Мобилизационно-паническое поведение рыб при испуге.
22. На чем основан лов рыб на свет?
23. На чем основан лов рыб ужением и блеснением?
24. На чем основан промысел рыб жаберными сетями?
25. На чем основан промысел рыб кошельковыми неводами?
26. На чем основан промысел рыб ловушками?
27. На чем основан промысел рыб ставными неводами?
28. На чем основан промысел рыб тралами?
29. На чем основан промысел рыб электроловными устройствами?
30. На чем основана самокормление рыб?
31. Нерестовое поведение карповых рыб.
32. Нерестовое поведение лососевых рыб.
33. Нерестовое поведение трехиглой колюшки.
34. Нерестовое поведение цихлид.
35. Пассивные и активные миграции рыб.
36. Поведение рыб при внутреннем оплодотворении.
37. Поведение типа «актер-зритель» у рыб.
38. Положительные и отрицательные таксисы в поведении рыб.
39. Почему принято сортировать рыбу по размеру в рыбном хозяйстве?
40. Примеры вертикальных миграций рыб.
41. Приобретенные формы поведения рыб.
42. Проблема защиты рыб от попадания в водозаборы.
43. Проблемы связанные с поведением рыб в прудовом хозяйстве.
44. Расстояние между рыбами в стаях.
45. Роль зрения, обоняния и слуха в добывании пищи у рыб.
46. Способы защиты рыб от попадания в водозабор.
47. Строительство «гнезд» у нерестующих рыб.
48. Таксисы в жизни рыб.
49. Типы организации стай рыб по Радакову.
50. Циклы в жизни рыб.
51. Формы пассивно-оборонительного поведения рыб.
52. Чем отличается стая от случайного скопления рыб.
53. Что происходит со стаяй рыб ночью?
54. Что такое «конечный» температурный преферендум?
55. Что такое «хоминг» рыб?

56. *Что такое оптомоторная реакция в поведении рыб?*
57. *Что такое реореакция в жизни рыб?*
58. *Что такое солевой преферендум?*
59. *Что такое территориальное поведение рыб?*
60. *Элементы поведения эмбриона рыбы в оболочке икринки.*

Никишин Д.Л.

Основы этологии рыб

Рабочая программа для студентов всех форм и видов обучения, по специальности «Водные биоресурсы и аквакультура»

Подписано к печати:

Тираж:

Заказ №:

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ
(образован в 1953г)**

Кафедра биоэкологии и ихтиологии

Модульный обучающий комплекс МГУТУ

Система вузовской учебной документации

Яржомбек А.А.

ОСНОВЫ ЭТОЛОГИИ РЫБ

*Учебно-методическое пособие для студентов
всех форм и видов обучения по специальности
110901 - Водные биоресурсы и аквакультура*

МОДУЛЬ 1



www.mgutm.ru

Москва, 2009

УДК 639.3

© Яржомбек А.А. *Основы этологии рыб: Учебно-практическое пособие. Модуль 1. / Сер. Система вузовской учебной документации. –М.: МГУТУ, 2009. -64с. Изд. 2-е, дополнен*

Обработка материала, компьютерная графика и верстка: Горбунов А.В.

Рассмотрено на заседании кафедры «Биоэкологии и ихтиологии» МГУТУ протокол №7 от 19.04.2009г и рекомендовано в качестве учебно-практического пособия.

Рекомендовано Институтом информатизации образования РАО.

Обучение по дисциплине строится по блочно-модульной системе. Под учебным модулем понимается целостная функциональная система, в которой объединены информационная, исполнительская и контролирующая части.

Сущность модульного обучения заключается в самостоятельном освоении предлагаемых по данной дисциплине функциональных модулей в соответствии с образовательным стандартом и рабочей программой.

Учебно-методическое пособие предназначено для студентов всех форм и видов обучения по специальности 110901 - Водные биоресурсы и аквакультура

Автор (составитель): д.б.н., профессор Яржомбек А.А.

Рецензенты:

д.б.н., проф. Амбросимова Н.А. (АзНИИРХ)

д.б.н., зав. сектором Микодина Е.В. (ВНИРО)

Редактор: Коновалова Л.Ф.

© Московский государственный университет технологий и управления, 2009.

109004, Москва, Земляной вал, 73.

кафедра "Биоэкологии и Ихтиологии", 2009.

117452, Москва, ул. Болотниковская, 15. тел: (499) 317-2936, 317-2927

ПУТЕВОДИТЕЛЬ ПО МОДУЛЬНОЙ СТРУКТУРЕ ДИСЦИПЛИНЫ

ОСНОВЫ ЭТОЛОГИИ РЫБ

Дисциплина включает в себя ряд модулей, подлежащих освоению. Перечень и функциональная структура модулей показана ниже:

Методика модульно-рейтинговой оценки качества подготовки специалистов. Путеводитель по модульной структуре дисциплины. Рабочая программа по освоению дисциплины. Рубежный контроль: РК 1 Методические указания по написанию контрольной работы. Лабораторно-практические работы. Рекомендуемая литература. Обобщающий (итоговый) контроль.	Уч-МП
Классификация форм поведения рыб и их развитие в онтогенезе/ Пассивно-оборонительные формы поведения. Таксисы, влечения, предпочтения/ Территориальное поведение. Пищевое поведение. Агрессивное поведение. Нерестовое поведение и забота о потомстве. Миграция рыб. Условные рефлексы и другие приобретенные формы поведения. Поведение рыб и рыболовство. Групповое и стайное поведение рыб. Гормональные влияния на поведение рыб. Учет особенностей поведения рыб в рыбоводстве и некоторых других областях деятельности. Распределение рыб в рыбоводных водоемах и емкостях. Кормление рыб. Сортировка. Рыбозащита и рыбопропускные сооружения.	Уч-ПП Модуль 1

Где: Уч-МП – учебно-методическое пособие;

Уч-ПП – учебно-практическое пособие.

Ваше текущее местоположение затенено серым цветом.

Выдержка из методики модульно-рейтинговой оценки знаний

Минимальная сумма баллов по всем модулям дисциплины (без итогового контроля) в сумме составляет **60** баллов.

Если студент не набрал минимального количества баллов по какому-либо модулю дисциплины (модуль признан не изученным), то он не допускается к итоговой оценке знаний (экзамену или дифференцированному зачету).

В этом случае студенту назначается дополнительный день, когда он сможет устно или письменно сдать ведущему преподавателю отдельные темы модуля или пройти повторно рубежный контроль. Такая возможность предоставляется студенту только один раз.

Если набранное количество баллов по модулю будет снова меньше минимально возможного, то студент получает по дисциплине оценку «неудовлетворительно» и отчисляется за неуспеваемость.

Если баллов набрано достаточно, то модуль признается изученным и студент допускается к итоговой оценке знаний.

Студент, не сдававший вовремя текущий контроль (за исключением уважительных причин), получает 0 баллов.

По усмотрению преподавателя ему может быть назначен новый срок (в течение до двух недель) с выставлением рейтинга с понижающим коэффициентом в зависимости от срока сдачи от назначенной даты.

Студент получает по дисциплине "зачет", если он набрал не менее **60** баллов по результатам текущего и рубежного контроля. После чего он допускается к итоговому контролю (экзамен или зачет).

После успешного прохождения образовательной программы по дисциплине, сформированной из отдельных модулей, и выполнением всех требований, предусмотренных учебным графиком, данная дисциплина считается освоенной.

СОДЕРЖАНИЕ

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ И ТЕРМИНОВ	6
ТЕМА 1: КЛАССИФИКАЦИЯ ФОРМ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ И ИХ РАЗВИТИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ.....	7
Пассивно-оборонительные формы поведения.....	11
Таксисы, влечения, предпочтения	14
Территориальное поведение	19
Пищевое поведение.....	22
Агрессивное поведение.....	26
Нерестовое поведение и забота о потомстве	28
Миграция рыб.....	31
Условные рефлексы и другие приобретенные формы поведения.....	36
Поведение рыб и рыболовство	38
Групповое и стайное поведение рыб.....	43
Гормональные влияния на поведение рыб.....	47
Учет особенностей поведения рыб в рыбоводстве и некоторых других областях деятельности.....	49
<i>Распределение рыб в рыбоводных водоемах и емкостях.....</i>	<i>49</i>
<i>Кормление рыб.....</i>	<i>50</i>
<i>Сортировка</i>	<i>51</i>
<i>Рыбозащита и рыбопропускные сооружения.....</i>	<i>51</i>
Рекомендуемая литература по теме:	52
Вопросы для самоконтроля:.....	53
ЛАБОРАТОРНЫЕ (ПРАКТИЧЕСКИЕ) ЗАНЯТИЯ	53
ТЕКУЩИЙ КОНТРОЛЬ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ЗНАНИЙ ПО МОДУЛЮ ..	54

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ И ТЕРМИНОВ

Хоминг – точное возвращение рыбы к "родному месту".

Реореакция - стремление рыб плыть навстречу потоку.

Кинез - самая простая двигательная реакция на раздражение.

Таксис - направленное движение, как усложнение кинеза. Подразумевает наличие ориентировки, рецепции, управления направлением движения.

Фототаксис — стремление к свету, источнику света, более освещенной зоне, более светлому объекту.

Фототаксис отрицательный - избегание света, можно рассматривать как стремление к темноте.

Преферендум – область предпочтения рыбы, например, слой воды определенной температуры.

Феромоны – некоторые биогенные соединения - сигнальные вещества, изменяющие поведение рыб.

Реореакция — стремление плыть навстречу течению.

Территориальное поведение - привязанность к той или иной ограниченной территории.

Каннибализм - пожирание особей своего вида.

Хоминг - точное возвращение рыбы в родной приток реки, ручей, озеро, залив, озеро, или ручеек, впадающий в озеро.

Стреинг (см. Хоминг) – возвращение рыбы не точно на родину, а с некоторой ошибкой.

Пролактин — гормон, влияющий на переориентацию осморегуляторных систем рыбы.

Тиреотропин — гормон, стимулирующий развитие секреторной ткани щитовидной железы.

ТЕМА 1: Классификация форм поведения рыб и их развитие в онтогенезе

Поведение животных основано на нервной деятельности — работе центральной нервной системы. В ходе онтогенеза сама нервная система развивается и совершенствуется, прежде всего, в ранние периоды жизни. При развитии рыбы от эмбриона до взрослой особи происходит огромное увеличение массы и числа клеток головного и спинного мозга.

В отличие от человека, по мере роста рыбы в постэмбриональный период число клеток, составляющих мозг, постоянно увеличивается. Иначе и быть не может — рыба очень сильно увеличивается в размерах. С ростом мозга увеличиваются его возможности, и усложняется поведение рыб. Однако основную роль в развитии поведения играют внешняя среда и усложнение связей среды и организма в ходе онтогенеза.

Наиболее простые, фактически физиологические двигательные реакции становятся все более сложными и целесообразными, то есть появляются адаптивные (приспособительные) формы поведения.

Уже у эмбриона в икринке имеется некоторое очень простое поведение, которое по мере развития становится все более разнообразным. Самая элементарная двигательная реакция на внешнее раздражение — сокращение мускулатуры туловища и хвоста подвижного эмбриона.

В оболочке икринки эмбрион реагирует на химические и механические раздражения подвижностью свободного хвостового конца тела, глазных мышц, ресничек. Эмбрион никуда не может уплыть из оболочки, но он может вызвать перемешивание перивителлиновой жидкости и ее обмен с окружающей средой через оболочку.

Быстрее диффундируют наружу продукты метаболизма, по-видимому, раздражающие рецепторы и нервные окончания эмбриона. Это, прежде всего угольная кислота и аммиак, но может быть, раздражителями являются и другие метаболиты — аминокислоты, мочевины, молочная кислота и др. При движении эмбриона улучшаются условия дыхания.

На конечных этапах эмбрионального периода движения вызывают более равномерное действие на внутреннюю поверхность оболочки ферментов желез вылупления. Сами движения хвоста в конечном итоге приводят к разрыву утонченной и разрыхленной оболочки.

Сильные, активные эмбрионы выходят хвостом вперед, а слабые, малоподвижные «прожигают» оболочку в области головы, где находятся железы, выделяющие ферменты, которые растворяют оболочку.

Самая простая двигательная реакция на раздражение называется *кинез*. У эмбриона движения туловища — это простые дугообразные изгибы то в одну, то в другую сторону, но они не вызывают поступательного движения.

К моменту вылупления уже формируется волнообразное движение туловищно-хвостового отдела с распространением локомоторной волны от головы к хвосту, что вызывает поступательное движение головой вперед.

Личинка имеет возможность двигаться в пространстве. Часто это неориентированное движение в ответ на раздражение — химическое воздействие, колебание среды, касание, резкое изменение освещенности.

Личинки делают "пробежки-свечки" различной продолжительности, чередуемые с отдыхом. Эти движения тем чаще, энергичнее и продолжительнее, чем сильнее раздражители. Если ничто не раздражает, личинка движется очень мало.

В результате, таких кинезов, без какого-либо направленного перемещения личинки скапливаются в зоне, наиболее благоприятной для обитания. Вышесказанное относится и к малькам, и даже к взрослым рыбам, хотя их реакции на внешние раздражители более целесообразны.

Разновидностью кинеза можно считать *мобилизационно паническую оборонительную реакцию* мелких стайных рыб — верховки, атерины, хамсы.

При этой реакции на сильный испуг, вызванный появлением хищника в непосредственной близости от стаи, при резких и сильных звуковых или зрительных раздражениях члены стаи начинают двигаться со всей возможной скоростью в самых различных направлениях (Рис. 1).

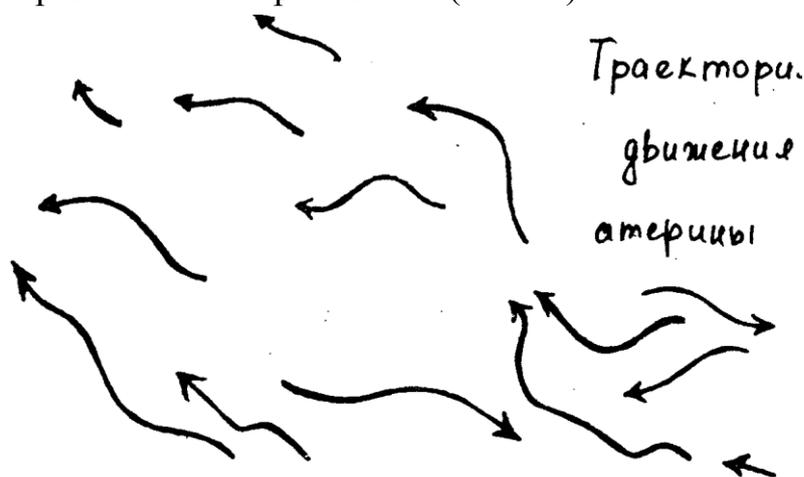


Рис. 1 Траектория беспорядочного движения в стае атерины (по кино съемке).

Такое хаотическое движение оказывается целесообразным, так как дезориентирует нападающего хищника, не дает ему возможности сосредоточить погоню на одной особи, которая, без сомнения, быстро стала бы жертвой.

Панические реакции на неожиданный раздражитель являются реакциями мобилизационными, они обычно помогают при появлении опасности, далее движение становится более экономным и дозированным.

Мобилизационную реакцию могут вызвать не только неожиданные абиотические явления и нападения хищников, но и социальные акты — например, агрессивные выпады особи, охраняющей территорию, полового

соперника.

Более сбалансированное поведение, следующее за мобилизационной панической реакцией, В. В. Выскребенцев и Н. В. Савченко [1973] назвали «реакцией адаптационного баланса», но эти реакции совсем другого, более высокого ранга, и они, хотя и следуют за мобилизационной реакцией, не являются ее эволюционным последствием, развитием.

Усложнением кинеза является направленное движение — *таксис*. Такое движение подразумевает наличие ориентировки, рецепции, управления направлением движения. Наиболее известным является *фототаксис* — стремление к свету, источнику света, более освещенной зоне, более светлому объекту.

Фототаксисом обладают личинки многих фитофильных рыб. Они стремятся к свету, одновременно оказываясь в зоне более благоприятного кислородного режима.

Так называемый отрицательный фототаксис, то есть избегание света, можно рассматривать как стремление к темноте — он характерен для многих личинок литофильных и псаммофильных рыб, прежде всего лососевидных. Их личинки развиваются в галечно-песчаном грунте и, оказавшись вне грунта, активно в него внедряются, особенно хорошо это проявляется у личинок кижуча.

К темноте стремятся также многие взрослые рыбы, особенно при испуге. Примером могут служить многие карповые — карп, плотва, подкаменщики, а также налимы, горбыли и многие другие рыбы. Совершенно очевидно, что стремление к темноте связано с укрытиями и убежищами.

Из других таксисов рыб весьма четко проявляется стремление к грунту донных рыб, стремление личинок и мелких мальков цихлидовых рыб, прячущихся в ротовой и жаберной полости родителей, к темным пятнам и областям контрастной окраски, что сигнализирует о наличии убежища-родителя.

Убежище. Реакция убежища и затаивания определенно связана с остановкой после бегства панического типа.

Убежищем могут служить различные природные объекты — скопление водных растений, щели между камнями, пространство под корягами, неровности дна, сам грунт.

Убежищем для стайных рыб являются сами стаи, для молоди некоторых рыб — стрекающие кишечнополостных: северные медузы — цианеи для молоди тресковых, жгучие ризостомы — для мальков морских карасей на Черном море, актинии — для морских клоунов и фиерасферов.

Обычно рыбы в качестве убежищ используют естественные образования, но известны виды делающие норы в грунте. Такая форма поведения, несомненно, происходит от самозакапывания. Зарываются в песок песчанки камбалы, звездочеты. Однако песок не сохраняет форму и осыпается, а в иле нора может сохраняться.

Место постоянного обитания, или убежища, обеспечивает рыбе многие преимущества, связанные прежде всего с тем, что, в поведении появляются привычные, а по этому быстрые и эффективные динамические стереотипы, позволяющие легче избегать хищников и добывать корм.

Кроме мест постоянного обитания, к которым они привязаны, многие рыбы временно выбирают себе места для нереста, ухода за икрой и ранними стадиями личинок. Обычно привязанность к месту постоянного или временного обитания дополняется сложным комплексом целесообразного поведения, связанным с охраной убежища, нерестилища или домашнего участка.

Охрана территории всегда выражается в агрессивном поведении по отношению к конкурентам - обычно особям своего вида. Однако агрессивное поведение имеет несомненную связь с питанием и пищедобывательным поведением.

Пищевое поведение, безусловно, связано с врожденным влечением (таксисом) к объектам, которые могут служить пищей. Однако стереотип схватывания и заглатывания пищи иногда проявляется столь рано, что его следует считать отдельным и изначальным.

У одного из видов бычков обнаружено эмбриональное питание путем заглатывания неких псевдофекалий, извергаемых зачаточным пищеварительным трактом и состоящих из желтка.

Связь агрессивного поведения у рыб со стереотипом питания обусловлена тем, что операционная деятельность рыбы почти исключительно ограничена возможностями челюстного аппарата.

В этом смысле рыбы отличаются от животных, имеющих рога, копыта, жала и прочие функциональные элементы, которыми можно активно повредить противника. У некоторых рыб, правда, имеются колючки и шипы, иногда даже ядовитые, но это исключительно органы пассивной обороны.

Агрессивные действия рыб — это обычно разнообразные толчки и реже — укусы. В ряде случаев агрессия ограничивается демонстративной угрозой со специфическими телодвижениями и изменением окраски.

Охрана территории и агрессивность имеют место как при отстаивании убежища (реализация самосохранения), так и при охране охотничьего участка (реализация обеспечения питанием), но, кроме того, и при половом поведении — брачных танцах, турнирных стычках, охране икры и потомства (реализация самовоспроизведения). Эти три мотивировки поведения — страх, голод и любовь — являются основными стволами развития форм поведения

Сложные формы поведения могут быть результатом синтеза более простых форм поведения, происходящих от трех основных стволов (Рис. 2).

Естественно, что формы поведения, связанные с размножением, появляются после полового созревания в нерестовой период, но арсенал поведенческих элементов может быть взят из стереотипов поведения в ранние периоды жизни.

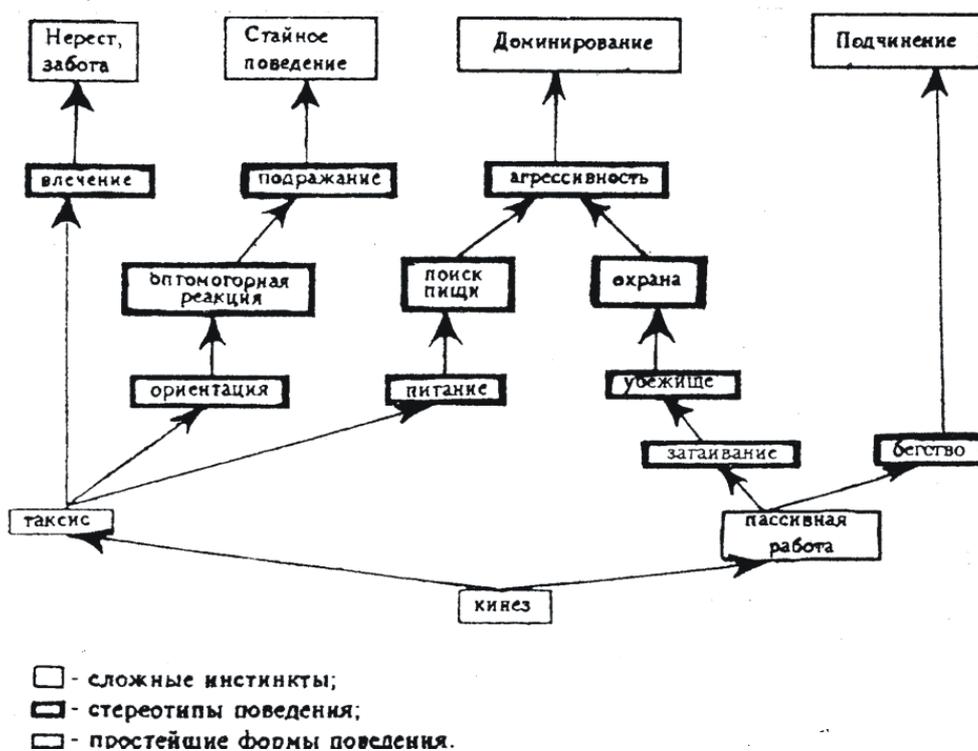


Рис. 2 Схема развития форм поведения в онтогенезе.

Молодь лососевых рыб осуществляет при некоторых условиях охрану территории и агрессивность. Эти же элементы используются во время нереста. То же можно сказать и о бычках, лабиринтовых рыбах, морских собачках, цихлидах.

Рыбам, которым не свойственно агрессивное поведение в мальковый период, демонстрируют простое поведение и во время нереста – например карп, сельдь.

Пассивно-оборонительные формы поведения

Пассивно-оборонительные формы поведения проявляются при воздействиях, пугающих рыб или причиняющих им неприятные ощущения (Таблица 1).

Эти воздействия могут быть следствием абиотических факторов — перемены температуры воды, сильного изменения освещенности, неожиданных звуков, электрического воздействия, раздражающих или дурно пахнущих веществ. Могут вызвать пассивно-оборонительное поведение и биотические факторы — нападение хищника, агрессивно настроенной особи.

Пассивно-оборонительные реакции заключаются в кинезах, то есть ненаправленном движении, бегстве, различных избегающих маневрах,

затаивании, уходе в убежище. Пассивно-оборонительные действия возможны как для одиночных, так и для стайных рыб.

Таблица 1

Формы пассивно-оборонительного поведения рыб

Виды поведенческих реакций	Обстоятельства	Рыбы
Бурная беспорядочная активность	Пугающие стимулы появление хищника, внезапные звуки, тень, свет, удар тока	Все виды рыб, особенно стайные – хамса, атерина, песчанки, верховка
Маневры (веерообразный, Ф – образный, круговой)	Нападение и преследование хищника	Мелкие стайные рыбы
Постепенный уход	Постоянно раздражающий фактор – плохое качество воды, запах, недостаток кислорода, шум	Все виды рыб
Застаивание после побежки в случайном укрытии	нападение хищника, упорное преследование	одиночные дойные рыбы — колюшки, бычки, карповые, — не охраняющие территорию
Спокойный уход в известное убежище	появление хищника или преследователя	донные рыбы, охраняющие территорию, — форель, собачки, зеленухи, бычки, подкаменщики
Использование в качестве убежища опасных животных — медуз, актиний, голотурий, акул	постоянное обитание	Молодь тресковых, морских окунеобразных, фиерасфер, рыбы-клоуны, прилипалы, лоцманы
Использование колючек и ядовитых шипов	нападение хищника	колюшки, скаты, скорпены, звездочеты, дракончики и др.
Использование выделяемых в воду ядов	появление хищника	некоторые виды морских языков
Использование электрических разрядов	нападение или тревога	различные виды электрических рыб

Разным видам рыб свойственны одни и не свойственны другие формы поведения. Затаивание, использование убежищ характерно для придонных рыб, согласованные маневры — для стайных пелагических рыб.

Однако первичная реакция на сильный пугающий стимул имеет очень распространенный характер и может даже считаться универсальной — это одна из форм кинеза, мобилизационно — паническая реакция. Она возникает почти мгновенно и выражается в быстром хаотическом движении.

Одиночная рыба движется зигзагами, стайные рыбы могут двигаться по замкнутым траекториям, оставаясь в объеме, занимаемом стаей. В соответствии с максимальной частотой сокращений туловищной мускулатуры (15-30 раз в секунду) максимальная скорость плавания при мобилизационно панической реакции бывает 10-20 длин тела в секунду.

В некоторые моменты, обычно при смене направления движения при мощном, быстром изгибе тела, рыба может двигаться короткое время еще быстрее — до 40, а по некоторым данным Выскребенцев, Савченко, 1973, до 60 длин тела в секунду.

Бурная беспорядочная активность уменьшает эффективность внезапного нападения хищников (рыб, рыбоядных птиц, зверей).

Далее следуют адаптивные, адекватные ситуациям формы поведения, характерные для данного вида, — направленный уход, стайный маневр. При вялом броске хищника стая рыб сначала рассыпается веером и снова соединяется в стаю.

При энергичном броске хищника в объем, занимаемый стаей, рыбы обычно осуществляют так называемый Ф-образный маневр — стая расступается и снова соединяется позади хищника [Радаков, 1972].

При попытках хищной крупной рыбы преследовать мелких рыб они используют свою способность более быстро двигаться по меньшей окружности, чем крупная рыба [Яржомбек, 1974].

Стайные рыбы стремятся не отбиваться от стаи, которая является как бы их убежищем. Одиночные рыбы и рыбы, отбившиеся от стаи, ищут другие убежища.

Мелкие пелагические рыбы могут после нескольких рывков затаиться под блестящей поверхностью воды, чему способствует их специфическая серебристая окраска. Они также пытаются дезориентировать хищника, многократно выпрыгивая из воды.

Крайним выражением такой оборонительной реакции является полет летучих рыб, которые, разогнавшись, выскакивают из воды, расправляют плавники и могут планировать над водой до нескольких десятков метров, удаляясь от преследователя.

Придонные рыбы при настойчивом преследовании могут с разгона забиваться в ил — например, колюшки, карповые. Многие камбаловые, оторвавшись от преследования, особыми вибрирующими движениями закапываются в песок. Временным убежищем могут служить водоросли, камни,

коряги.

Многие оседло живущие виды рыб имеют постоянные убежища, где они скрываются в случае опасности. Это рыбы, живущие у дна, поблизости от субстрата с развитой поверхностью. Естественные и искусственные рифы всегда заселены специфическими видами, тяготеющими к укрытиям.

В Черном море это скорпены, каменные окуни, зеленушки, морские собачки, горбыли; на Балтике — бычки-рогатки; в дальневосточных морях — терпуги, бычки; в тропических морях — огромное разнообразие рифовых рыб. Некоторые виды рыб в убежищах проводят все светлое время суток, а в сумерках и ночью активно охотятся.

Особым видом пассивной обороны является использование колючеперости, которая нередко дополняется наличием ядовитых желез. Растопыренные колючки, жесткие плавниковые лучи, жаберные крышки увеличивают внешние размеры рыб, и при помощи них наносятся травмы хищникам при попытке проглотить.

Растопыривают колючки различные виды колюшковых — трехиглая, девятииглая, тринадцатиглая; оттопыривают колючие жаберные крышки бычки-рогатки, скорпены, звездочеты, дракончики.

Рыба-хирург выпускает острые шипы на хвостовом стебле, делают резкие движения различные виды колючих скатов. Рыба-еж раздувается и растопыривает колючки, заглатывая огромное количество воды.

Бегство или затаивание происходит, когда пугающий объект переходит порог реагирования, степень приближения к рыбе. Пороговое расстояние меняется в зависимости от обстоятельств.

Личинки обычно реагируют на прикосновение или сильный гидравлический стимул. По мере роста расстояние реагирования увеличивается как абсолютно, так и относительно.

К объекту, не вызывающему тревоги, происходит привыкание. Рыбы приучаются брать корм из рук, не избегать прикосновений. Отвлекающие занятия, такие как противостояние потоку, нерестовое поведение, могут уменьшить расстояние реагирования.

Активный лов и охота делают рыб более пугливыми.

Таксисы, влечения, предпочтения

Противоположностью реакциям, связанным с избеганием (бегство, затаивание), являются реакции на привлекающие факторы. Однако отрицательная реакция на один фактор и положительная — на другой могут возникать одновременно, когда рыба стремится избежать отрицательного воздействия и оказаться в зоне действия положительных факторов. Тем не менее, в ряде случаев фактор привлечения оказывается ведущим в формировании поведения рыб.

Таксисы — это движение в сторону предпочтительного значения фактора: большей или меньшей освещенности, более высокой или более низкой температуры, большего или меньшего содержания в воде какого-либо растворенного вещества, в сторону каких-либо зрительных образов, источников звуков.

В зависимости от того, движется ли рыба в сторону усиления значения фактора или уменьшения, принято различать положительный или отрицательный таксис. Понятие об отрицательном или положительном таксисе используется прежде всего для определения реакции на свет.

Стремление к большей освещенности или источнику света называют положительным фототаксисом, а стремление в сторону меньшей освещенности или от источника света — отрицательным фототаксисом, что можно рассматривать как стремление к темноте (Таблица 2).

Таблица 2

Фототаксис у некоторых рыб

Положительный	Отрицательный
<i>Личинки</i>	
карповые (каarp, толстолобики, амурь, лещ, плотва), щуки, судаки, окунь, морской окунь, сельди, сиви	лососевые (семга, стальноголовый лосось, радужная форель, кумжа, ручьевая форель, горбуша, кета и др., дальневосточные лососи, гольцы), горчаки
<i>Взрослые</i>	
сайра, макрелешука, каспийские кильки, тюлька, хамса черноморская, шпрот	горбыль, налим, угорь

И отрицательный, и положительный фототаксисы успешно используются в рыболовстве — при ловле на свет, при ловле специальными ловушками, при поиске рыб во время подводной охоты.

Большинство факторов имеет область предпочтения — преферендум. Особенно хорошо исследованы термопреферендумы рыб — температуры, которые ими предпочитают. Рыбы, долгое время обитающие при какой-либо температуре, предпочитают ее некоторое время.

Например, если их выдержать месяц при температуре зимовки, то они предпочитают холодную воду даже при наличии широкого выбора, а если их приучить к теплой воде, то они предпочитают теплую.

Однако рыба, находящаяся в условиях градиента, то есть перепада температуры, например, в длинном лотке, один конец которого захлаживается, а другой нагревается, или в водоеме с разными температурными зонами в течение нескольких дней, перемещается в зону конечного преферендума —

температуры, в которой она, в конце концов, приживается.

Механизм выбора таков, что рыба перемещается в пределах температур, которые не вызывают у нее отрицательных ощущений, и дольше задерживается в области предпочитаемых. За короткое время градиент в 15°C для обычных наших рыб непроходим.

Пересадка (в пределах температурной толерантности вида) в воду, отличающуюся на 15-20°C, ведет к шоку и гибели. Лососевые рыбы имеют и зимой и летом один и тот же термопреферендум, который для разных видов и разных возрастов находится в области 12-17°C. Обычно с возрастом предпочитаемая температура понижается на несколько градусов.

Многие виды рыб наших пресноводных водоемов имеют две предпочитаемые температуры: одну для зимнего времени — 2-3°C, другую для летнего — 21-29°C. Это установлено для карповых рыб — плотвы, карпа, леща, карася, а также для окуня. С увеличением размера их летняя предпочитаемая температура значительно понижается (Таблица 3).

Таблица 3

Предпочитаемые температуры некоторых рыб

Рыба и ее характеристика	Термопреферендум (°C)
Треска половозрелая	9,0
Семга (личинки)	12,0
Горбуша (мальки)	12,0
Кета (мальки)	14,0
Нерка (мальки)	11,0
Чавыча (мальки)	14,0
Кижуч (мальки)	14,5
Сиг проходной (мальки)	11-15
Радужная форель (личинки)	16-17
-"- (мальки)	14-15
-"- (половозрелая)	11-14
Кумжа (сеголетки)	16-19
-"- (половозрелая),	12-14
Песядь (мальки)	17,0
Колюшка трехиглая (мальки и половозрелые)	16-17
Окунь речной (мальки и взрослые зимой)	
-"- (летом)	5,0
Карп (мальки зимой)	2,0
-"- (летом)	30,0
Серебряный карась (мальки и взрослые зимой)	2-3
"- (мальки летом)	28-30
Лещ (мальки и половозрелые зимой)	24-27
-"- (мальки летом)	2,0

Синец, плотва (мальки и взрослые зимой)	27,0
-"- (половозрелые летом и взрослые зимой)	2,0
-"- (летом)	27,0
Тиляпия половозрелая	28-29
Белый амур (личинки)	30,0
Угорь европейский (в пресной воде)	18-25
Угорь японский («-«)	25
	30

В ряде экспериментов удавалось наблюдать весной и осенью предпочтение некоторых кроме суточных, «демисезонных» температур — 5-8°C. Предпочитаемые температуры бореальных и арктических рыб ниже, чем у рыб умеренной зоны, а у тропических — выше.

Следует иметь в виду, что сведения, получаемые в экспериментальных условиях в термоградиентных лотках далеко не всегда применимы к естественному поведению рыб в природных водоемах.

Рыбы не всегда строго придерживаются предпочитаемых температур. Если испугнуть рыб, находящихся в комфортных температурных условиях, то они, спасаясь бегством в области с другими температурами, их можно выманить из зоны термопреферендума наличием корма.

В естественном водоеме, особенно в глубоком, слабопроточном, — например, в пруду, озере, море — всегда или почти всегда имеется температурная вертикальная стратификация.

Летом вода у поверхности теплее, чем в глубине, зимой стратификация обратная: на глубине находится вода с температурой наибольшей плотности — около 4°C, выше — более холодная. Между этими слоями обычно находится слой «температурного скачка».

Разница температур в водоеме летом нередко достигает 10°C, а то и больше. Для многих рыб такие температурные перепады не являются преградой для суточных вертикальных миграций.

Подводные наблюдения за поведением молоди кижуча в больших сетчатых садках, установленных в карельских озерах в летнее время, показали, что в течение шести суток рыбы демонстрируют конечный преферендум в области 13-14°C, а еще через трое-четверо суток у них устанавливается суточный ритм вертикальных миграций.

В полночь они скапливаются на глубине 8- 11 м, где температура 7-10°C. С рассветом, в 7 часов, они находятся на глубине 2-7 м при 15-18°C. В полдень и до 16 часов их можно видеть в широком диапазоне глубин и температур — от поверхности до 12 м (6-18°C). К закату (19 часов) все рыбы опускаются в область низких температур.

Значительные вертикальные суточные миграции в широком диапазоне температур наблюдаются у озерной молоди лосося-норки. Суточные вертикальные миграции можно наблюдать у дальневосточных лососей в море.

В Охотском море ночью лососи поднимаются к поверхности в область температур 5-10°C, где их можно ловить плавными сетями. Днем они опускаются на 20-30 м глубже, где температура может приближаться к 0°C. В это время их можно ловить крючковыми снастями соответствующей длины.

Вместе с лососями вертикальные миграции совершают алепизавры — крупные светящиеся анчоусы. Эти миграции, по-видимому, связаны с кормом и хищниками — акулами. В тропических водах большие суточные вертикальные миграции в широких температурных пределах совершают пелагические мелкие светящиеся анчоусы.

На вертикальное распределение рыб могут влиять некоторые переменные факторы — например, волнение. В тихую погоду укля держится на поверхности озера, а при шторме опускается на несколько метров в глубину.

Солевое предпочтение изучалось на проходных и эвригаллиных рыбах. Оно изменяется в соответствии с «настройкой» осморегулярной системы на обитание в пресной или соленой воде. Личинки и мальки проходных лососей и рыбы, возвращающиеся на нерест после нагула в море, предпочитают пресную воду, а мальки в пократном состоянии — соленую.

Обратное явление, по-видимому, имеет место у угрей, которые заходят в пресноводные водоемы из моря для нагула. К слабосоленой воде (до 6-8 ‰) пресноводные рыбы относятся терпимо даже на мальковых стадиях развития. Многие морские рыбы вполне терпимо относятся к распреснению морской воды вдвое и даже более раз.

Хорошо известно привлечение и отпугивание рыб различными растворенными в воде веществами. Некоторые вещества являются составными компонентами пищи. Они сами по себе вкусны, или хорошо пахнут, или являются сигналом к пищевой реакции — поиску корма.

К таким веществам относятся низкомолекулярные органические соединения — сахара, аминокислоты, нуклеотиды, бетаины, продукты окисления жиров, пептиды и др. Некоторые биогенные соединения являются так называемыми феромонами, то есть сигнальными веществами, изменяющими поведение рыб.

Химическая природа феромонов рыб по большей части не исследована, так как они выделяются из тела рыб в мизерных количествах. Феромон, вызывающий реакцию испуга у многих карповых, имеет, по-видимому, белковую природу и выделяется при поражении кожи [Малюкина, 1967]. При внесении этого фактора в воду наблюдаются мобилизационно паническое поведение, уход, затаивание и прочие оборонительные действия. Природа других феромонов неясна.

Обычно пользуются в экспериментах водой, в которой содержались мальки, личинки, родители, самки, самцы, половозрелые, текущие или в каком-либо ином физиологическом состоянии рыбы. Феромоны являются выделениями кожи, жабр, мочеполовой системы, возможно, кишечника.

Выделения овулировавших самок тилапии привлекают как самцов — так

и самок того же вида, вызывают их репродуктивное поведение. Такие же факты известны о поведении других видов рыб — сельдей, корюшек. Привлекать и стимулировать нерестовое поведение могут не только выделения самок, но и выделения самцов, например, выделения семенников.

Нередко выделения самок привлекают только самцов, а выделения самцов — только самок. В ряде случаев привлекающие выделения не являются секретами мочеполовой сферы, а выделяются специальными железами. Например, выделения особых головных желез — арапаймы — привлекают личинок.

Наблюдается и обратное, когда выделения личинок привлекают родителей. Нередко рыбы привлекают друг друга (особи своего вида) кожными выделениями, слизью. Но в ряде случаев запах особей своего вида вызывает избегание и уход или даже агрессивность.

Очень рано, еще во время личиночного периода, у рыб появляются так называемая оптомоторная реакция и реореакция. Оптомоторная реакция проявляется в стремлении двигаться вместе с движущимися ориентирами.

Например, если мимо рыбы движется ткань с поперечными полосами или сетное полотно, рыба увлекается вместе с ними, увлекает ее и движущаяся стая. Очевидно, стайное поведение происходит от оптомоторной реакции и является ее развитием.

Разновидность оптомоторной реакции — стремление удерживаться в потоке возле ориентиров, противодействуя сносу течением. Вообще рыбы, в частности пелагические, очень «дорожат» ориентирами. Буйки, плотики, суда, рифы способствуют концентрации рыб. Скопления рыб наблюдаются даже в районе заякоренного каната. Это используется для успеха удобного лова в море.

Развитием оптомоторной реакции является, по-видимому, реореакция — стремление плыть навстречу течению. У некоторых рыб реореакция осуществляется не только на свету, но и в полной темноте, то есть без участия зрения, а с использованием сейсмодатчиков органов.

Территориальное поведение

Территориальным поведением называют привязанность к той или иной ограниченной территории. Часто эту территорию защищают от других рыб. Рыба длительное время живет на избранной территории, и, если ее насильно выселить, она стремится возвратиться обратно.

Территориальное поведение наблюдается как у молодежи, так и у половозрелых особей. Оно может быть связано с обеспечением пищей, охотничьими угодьями, убежищами или с нерестилищами.

Лучше всего исследовано территориальное поведение лососевых рыб, но

многое известно также о территориальном поведении некоторых обитателей прибрежий и рифов, более доступных наблюдениям, а также о поведении рыб, которых содержат в аквариумах. Одним из наиболее исследованных в этом отношении видов является трехиглая колюшка.

Во многих популяциях территориальное поведение рыб не является обязательным. Подходящей территории не всегда хватает для всех особей. Не нашедшие свободного участка особи могут вести «бродячий» образ жизни. Такое явление наблюдается у многих рифовых рыб в морях, у аю в реках Японии, у молоди лососей в речках Дальнего Востока.

Примером является исследование М. Пакке и Н. Пила [1978] молоди кижуча в реке Салмон в Британской Колумбии. Они обнаружили на перекатах типичных территориальных «резидентов», а на плесах — типичных «бродяг». «Резиденты» 76 % своего времени находились в покое на своих участках, 3 % — посвящали свободному плаванию, 13 % — питанию, 5 % времени были заняты стычками с соседями на границах охраняемых участков. «Бродяги» все время находились в движении, причем 2-10 % времени их занимали стычки и столько же питание.

Энергии на движение тратят больше, естественно, «бродячие» особи, чем оседлые.

У мальков семги территориальное поведение появляется по достижении длины 6,5 см [Symons, Heland, 1978], когда рыба переходит на большие глубины обитания (более 30 см) с крупными камнями и скоростью течения 50-60 см/сек. Их охраняемая территория имеет площадь порядка 1 м². Однако охраняемая территория может иметь и большую площадь. В экспериментальных условиях показано, что чем больше корма, тем меньше охраняемая территория и частота стычек с соседями.

Лососевые в ручьях питаются в основном сносом — пищевыми объектами, которые несет поток. Они потребляют также рыбу, которую проще подстеречь в засаде — у камней, коряг и прочих укрытий. Однако укрытия необходимы и самим лососям, так как за ними также охотятся рыбоядные птицы, звери и более крупные рыбы.

Например, важнейшими врагами молоди семги в реках Кольского полуострова являются щуки и чайки. В форелевых речках количество форелей пропорционально количеству убежищ.

Территориальное поведение, связанное с питанием и убежищами, известно не только для животной и хищных рыб, но также для растительной, которые охраняют свои «уголья», обеспечивающие пропитание.

Близкие к корюшкам аю охраняют участки каменистого дна, где они питаются в основном обрастаниями. Травоядные рыбы-кролики, или сиганусы, охраняют участки морской травы. Такие охраняемые участки имеют площадь в несколько квадратных метров.

У пресноводной пунгтунии длиной 12 см центром домашнего участка

был камень размером 19х28 см. В основном рыбка держалась на площади приблизительно 1,5 м², но посещала и общую площадь – около 20 м² (Рис. 3). Ее можно было наблюдать на этом участке летом и осенью.

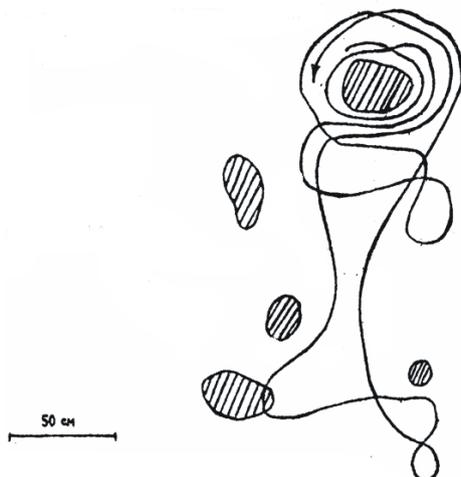


Рис. 3 Траектория движения пунктунии на охраняемом участке (заштрихованы камни; размер рыбы 12 см.)

Помацентровые рифовые рыбы в течение всего года охраняют территорию порядка 4 м в поперечнике. Они менее агрессивны к ближайшим соседям, которых «знают в лицо», чем к незнакомым рыбам. При гибели «резидента» его участок занимает один из «бродяг».

При перенаселении рыбы могут пользоваться общей территорией, образуя на ней иерархическое сообщество. Главной рыбой обычно является наиболее крупная и драчливая. Рыбы в сложившемся сообществе знают и помнят друг друга, их иерархический ранг обычно установлен, но может поменяться в результате, например, болезни одной из особей.

Домашние участки имеются у щук. Их размеры, естественно, различны у щук разной величины. Щурят-сеголетков можно обнаружить в метре друг от друга. Крупные щуки контролируют гораздо большие участки. Домашние участки американских щук — маскинонгов в озерных протоках имеют длину 300-800 метров.

В озерах это площади порядка 300 м в поперечнике. Домашние участки щук могут перекрываться. Как регулируются соседские отношения щук, пока неизвестно, хотя ясно, что более мелкие особи становятся добычей более крупных. Щуки, перенесенные со своих домашних участков в другие места, стремятся вернуться, находя дорогу, прежде всего, по запаху. Они движутся к дому со средней скоростью 1 км в сутки.

Наличие убежищ на домашнем участке весьма существенно, и керамические или бамбуковые трубки в водоемах и бассейнах для выращивания угрей сильно сокращают каннибализм и позволяют многократно увеличить плотность посадки рыб. Убежищами могут служить не только предметы, но и живые организмы — актинии, звезды, медузы, акулы.

Некоторые рыбы придерживаются привычных участков, но не охраняют

их от других особей — например, карп, лещ, плотва, пескарь. Привязанность к территории бывает связана также с нерестовым периодом.

Некоторые не территориальные рыбы становятся территориальными в нерестовый период. Примерами являются колюшки, некоторые цихлиды, бычки и многие другие.

Чаще нерестовым «резидентом» является самец, который выбирает территорию, сооружает гнездо, привлекает самку, но иногда на территории хозяйничает пара рыб.

Пищевое поведение

подавляющее большинство рыб питается животным кормом, гораздо меньшее число видов — растительностью и детритом. При питании водными растениями рыба (амур, сиганус, кефаль и др.) хватается его челюстями («губами») и отрывает, делая резкое движение всем телом.

Некоторые растительноядные рыбы питаются фитопланктоном — например, белый толстолобик, некоторые сельдеобразные. Способ питания фитопланктофагов и некоторых зоопланктофагов сходен — фильтрация.

Рыба, широко раскрыв рот и как бы зафиксировав его, с умеренной скоростью плавает в скоплении планктона. При взгляде спереди в этом случае хорошо видно, что жаберный аппарат представляет собой прекрасно сконструированную планктонную сеть.

При питании зоопланктоном возможно и хватание планктонных организмов поодиночке. Это характерно для мелких и малоротых планктофагов — например, колюшки, сигов, корюшек, плотвы, окуня.

Типичными фильтраторами являются толстолобики, веслонос, анчоусы, гигантская и китовая акулы.

Достаточно крупный зоопланктон (дафнии, циклопы, калянус), а также нектонные кормовые организмы (мизиды, креветки, криль, равноногие раки и др.) подвижны, активно избегают поедания рыбами, поэтому требуют прицеливания, броска, а порой и погони.

Тактика питания рыбы в этом случае заключается в том, чтобы приблизиться к кормовому организму почти вплотную и втянуть его в ротовую полость путем резкого увеличения объема ротовой полости.

Стереотип пищедобывательного поведения может меняться. Хамса переходит от охоты, схватывания отдельных организмов к фильтрации, плаванию с широко раскрытым ртом при концентрации коловраток (0,4 мм) более 0,4 мг/л, науплиев ракообразных (0,7 мм) — более 1 мг/л, акарции (1 мм) — более 2 мг/л. Более крупные особи хамсы переходят на фильтрацию при меньшей плотности планктона. Фильтрация мелких форм планктона происходит с одинаковой интенсивностью и днем, и ночью (Булгакова, 1993).

Хищничество, то есть питание рыбами и другими крупными и подвижными объектами, может иметь различную тактику у разных видов хищных рыб. Подвижные хищники догоняют свою добычу, засадчики хватают приблизившуюся жертву.

Существует и некоторый промежуточный тип охоты, применяемый, например, щукой, которая пытается очень медленно приблизиться к жертве на близкое расстояние (2-20 см), а затем сделать молниеносный рывок с одновременным всасыванием. Бдительность жертвы притупляется почти полной неподвижностью щуки — она движется в это время при помощи грудных плавников.

Речные окуни при охоте в одиночку могут приближаться к жертвам небольшими рывками с остановками, а после приближения на достаточно короткую дистанцию следует атака. Приблизительно так же, как щука, нападает на жертву баракуда. Она неподвижно висит в толще воды, малозаметная благодаря пелагической окраске, медленно приближается к жертве, а затем молниеносно бросается.

Одиночные быстрые хищники — судаки, жерехи, ставриды — нападают на жертву весьма прямолинейно, используя преимущество в скорости. Если жертвы мелкие стайные рыбы, то хищник стремится отбить от стаи одиночную рыбу, прежде всего больную, которая отстает от стаи при общем маневре.

Судьба отставшей от стаи рыбки в открытой воде обычно решается весьма быстро. Стайные хищники — тунцы, ставриды, окуни, скумбрии — нападают на стаи мелкой рыбы, или внезапно врезаясь в толщу стаи и полностью дезорганизуя защитные маневры стаи как единого целого, или окружая стаю, быстро двигаясь по ее периферии, а затем, после дезорганизации, врываются поодиночке и массой в толщу стаи.

Огромную роль в охоте хищников играет зрение. При этом хищные рыбы, пользуются преимуществом своего зрения по сравнению с мелкими жертвами. Оно проявляется прежде всего в сумерки. В это время стаи мелких рыб распадаются, так как совместный маневр требует хорошей видимости. Сумерки вечерние и предрассветные — это время «жора» и «клева»: мелкие рыбы беспрепятственно потребляют планктон и нектон, а хищники — мелкую рыбу.

Приведенные на Рис. 4 данные показывают, что наиболее эффективное выедание жертв в экспериментальных условиях наблюдается при освещенности ниже 10 люксов («подвальная освещенность»), но не ниже 0,0004 люкса (практически полная темнота).

Конечно, имеются хищники, наиболее эффективно питающиеся именно в полной темноте (сом, налим, угорь и др.), но в этом случае они пользуются не зрением, а осязанием, обонянием и сейсмочувствительными органами.

При броске на жертву хищник принимает стартовую зигзагообразную позицию или находится в выпрямленном состоянии. Планктофаги предпочитают подниматься к жертве снизу под углом приблизительно 54° к

вертикали. В этом случае организм проецируется на достаточно темный фон водной поверхности, отражающий глубину, а не на «окно» видимости неба.



Рис. 4. Выедание кормовых организмов разными видами рыб в зависимости от освещенности

Темные предметы — скалы, рифы, буи — рыбы используют для лучшего видения. Бросок хищника направлен приблизительно на центр контура жертвы, упреждение при погоне может иметь только случайный характер.

Донные хищники-засадчики способны долгое время находиться почти в полной неподвижности. Почти незаметны даже движения глаз за окружающими объектами, дыхательные движения могут на время прекращаться.

Притаившаяся скорпена выглядит совершенно безжизненной, какой-то пыльной, несвежей. Многие засадчики имеют на теле наросты, возбуждающие исследовательскую активность жертв. Некоторые имеют даже специальные «удочки» вблизи пасти или прямо к ней.

Коллеблющаяся «наживка» привлекает жертву прямо в рот морских чертей, звездочетов и других малоподвижных хищников. Одна из тропических цихлид вообще изображает снулую — принимает блеклую окраску и падает на дно на бок. Угри и мурены затаиваются в норах и укрытиях и оттуда зорко следят за приближающимися жертвами, делая мгновенные, как змея, выпады.

При питании личинок рыб, особенно при первом питании, происходит заглатывание, по-видимому, всех объектов подходящего размера — как подвижных, так и неподвижных.

Малоподвижные кормовые объекты обычно закапываются в грунт, замаскированы или защищены — жгучие, колючие, обладают раковиной и т. п. Замаскированные объекты — хирономиды, личинки поденок, ручейников, сидячие формы ракообразных, морские тараканы, водяные ослики, черви — отыскиваются при помощи зрения.

Обследование рыбой дна производится достаточно методично, чтобы этот процесс не считать беспорядочным и случайным. В процессе поиска используется память, что помогает не повторять маршрутов. Захват кормовых

организмов с грунта происходит путем засасывания. При этом часто организм попадает в ротовую область вместе с некоторым количеством грунта — ила, песка, детрита.

Взятый организм повреждается во рту или в глотке сминанием и нередко выплевывается. Таким образом, пища отделяется от грунта и поедается в более чистом виде. Моллюски и ракообразные с жестким панцирем могут после раздавливания глоточными зубами выплевываться несколько раз и лишаются части защитного покрова.

Скрытый в грунте объект может быть обнаружен различными дистанционными рецепторами (обонянием), а в некоторых случаях по электрическому полю, образуемому при работе дыхательной мускулатуры. Электрорецепторы играют особенно важную роль в поиске зарывшихся организмов у скатов и других пластинчатожаберных.

Привлекают рыб, как уже было сказано, вкусовые и пахнущие вещества. Часто хищных рыб привлекают звуки. Это касается, прежде всего, акул, которые положительно реагируют на колебания с частотой 1-100 герц, образуемые при плавании рыб, их общении и при трепетании пойманной рыбы.

Акула, приблизившись к жертве, нередко сначала обследует ее, двигаясь по сужающимся кругам, она может заглатывать жертву целиком или по кускам, вцепившись зубами и делая резкие движения телом.

Существуют другие особенные способы питания рыб и рыбообразных: миноги могут сосать кровь других рыб, миксины вбуравливаются в тело жертв, рыбы-чистильщики снимают паразитов с кожи и даже жабр других рыб. При этом чистильщики демонстрируют особым поведением мирность своих намерений. Имеются рыбы, специализирующиеся на питании чешуей и даже прикидывающиеся при этом чистильщиками.

Поисковая пищедобывательная активность рыб в основном формирует их подвижность. Подвижность же, в свою очередь, определяет уловы рыб пассивными орудиями лова – ставными сетями и ловушками.

Поэтому в качестве показателя подвижности рыб иногда используется отношение уловов ставными сетями к уловам тралами и неводами. Этот показатель закономерно растет для леща от мая к июлю, а затем понижается. Показатель подвижности для судака растет от мая к сентябрю.

Каннибализм, или пожирание особей своего вида, может быть нормальным явлением или вынужденным событием. Некоторые популяции окуней замкнутых водоемов существуют только благодаря каннибализму.

Половозрелые крупные окуни питаются неполовозрелыми мелкими особями, которые используют планктон водоема. Широко распространен каннибализм среди щук, — как мальков, так и взрослых. Совершенно очевидно, что за исключением периода нереста у них нет никаких табу в отношении своих более мелких собратьев.

Широко распространен каннибализм у живородящих карпозубых — гуппи, меченосцев и др. Новорожденную молодь поедает обычно не

собственная родительница, а другие самки, не занятые в данный момент родами. Биологический смысл этого явления, возможно, в естественном отборе более подвижных мальков.

Некоторые исследователи усматривают элемент отбора во всех видах каннибализма. Однако часто он встречается только в искусственных рыбоводных емкостях при высокой плотности, какой никогда не бывает в естественной среде.

Большой урон товарному угреводству наносит поедание угрями друг друга в бассейнах. Жертвами становятся, прежде всего, больные и раненые особи. Увеличение числа убежищ уменьшает каннибализм.

Проблемы возникают при выращивании личинок и мальков красного морского карася (нападение), камбал (обкусывание плавников), желтохвоста (погоня и кусание), осетровых (заглатывание хвоста товарищей). Чаще всего более крупные мальки нападают на более мелких прежде всего потому, что обладают большими скоростными возможностями.

Морские караси длиной 9-15 мм нападают на особей длиной 5-9 мм. Следы укусов у мелких личинок камбал более обычны, чем у крупных. Сортировка уменьшает каннибализм, особенно в группе слабых.

При формировании популяции желтохвостов длиной 14-18 мм каннибализм был редок, а при размерах 10-18,5 мм потери от каннибализма составляли 5-6 % в сутки.

Агрессивное поведение

Агрессивное поведение имеет целью прогнать неуютную особь своего или чужого вида, чтобы защитить охраняемый участок территории, обеспечивающий пропитание, убежище или нерестилище. Поэтому агрессивность характерна для оседлых, как правило, донных рыб со сложным поведением.

Не наблюдается агрессивности у карпа и других карповых рыб, у сельдей, ставрид, тунцов и других стайных мирных и хищных рыб, обитающих в пелагиали и вблизи дна.

При конкуренции за корм или при нересте у таких неагрессивных видов одна особь может получить преимущество перед другой в силу большего размера или скорости, но агрессивных актов не наблюдается.

Агрессивность выражается в толчках, укусах, приносящих вред или неприятные ощущения, а также в демонстративных угрожающих действиях и позах. Агрессивные действия могут быть направлены против соседа, соперника или врага. Стычки с соседями и соперниками, когда наблюдается противостояние или драка, называются еще агонистическими формами поведения.

Наиболее обычны агонистические действия особей, охраняющих кормную территорию от особей своего вида. Это, как правило, рыбы или ювенильные (например, мальки лососевых), или находящиеся в межнерестовом состоянии. Встретившись на границе участка, соперники обычно поворачиваются боком, чтобы показать какие-нибудь обычно имеющиеся контрастные пятна.

Среди разных видов рифовых окунеобразных распространен «киссинг» (целование), когда рыбы сближаются с угрожающе раскрытыми ртами. Враждебные действия мурен и барракуд могут выражаться в выпадах и укусах, они даже могут набрасываться на человека.

Следует отличать агрессивное действие от пищевого поведения. Нападающая пиранья или акула имеет целью утолить голод, а не прогнать.

Агрессивность может выражаться в издавании рыбами угрожающих звуков, которые, естественно, легче услышать с помощью специальной аппаратуры, чем «невооруженным ухом». Это различные скрипы, стуки и кудактанья, значение которых понятно прежде всего особям своего вида.

Агрессивные действия в период ухаживания обычно направлены против самцов своего вида и наблюдаются только у самцов. Они могут быть спровоцированы помещением в аквариум зеркала или изображения самца. При этом необязательно полностью имитировать все подробности внешнего вида соперника, достаточно изобразить его сигнальные, наиболее характерные черты.

Агрессивность готовых к нересту самцов колюшки вызывают модели, окрашенные сверху в голубой, а снизу в красный цвет. Форма модели, наличие глаз, плавников значительной роли не играют. Самец колюшки, защищающий гнездо, бросается на любой предмет, даже на палку.

При совместном использовании территории ограниченным числом особей одного вида (от двух до десяти) образуется иерархия с доминированием и подчиненностью. В таком сообществе рыбы помнят друг друга и при встрече не выясняют ранг каждый раз: доминирующая особь демонстрирует агрессивность, а подчиненная ретируется или принимает подчиненную позу. Подчиненные радужные форели становятся вверх головой в углу аквариума, петушки бледнеют и складывают плавники, ротаны быстро уплывают и затаиваются.

Угрозы широко распространены в стаях акул. Акулы специфическим образом выгибаются, как перед укусом. Турнирные действия самцов некоторых аквариумных рыб весьма грациозны и живописны: макроподы, увидев друг друга, ярко окрашиваются, растопыривают непарные плавники, становятся боком друг к другу, головой к хвосту и дрожат. Турнир выигрывает, по-видимому, тот, кто дольше «выдерживает марку».

Нечто подобное наблюдается у харациновых кардиналов. Упорные поединки наблюдаются у бойцовых рыбок. Они часто заканчиваются серьезными ранениями соперников. Цихлидовые рыбы при встрече с

соперником растопыривают плавники и жаберные крышки, спинороги колотят себя плавниками по бокам.

Следует сказать, что при совместном содержании большого числа рыб, например форелей, тилапий, агонистические акты пропадают или ослабевают, поведение становится как у стайных «эквипотенциальных» рыб. При содержании в аквариуме или лотке нескольких десятков таких агрессивных рыб, как форели, молодь лососей, ротаны, макроподы, агонистические действия, как правило, не наблюдаются.

В естественной среде подчиненная особь при агрессии доминантной обычно уходит на некоторое расстояние. Агрессивная особь время от времени без видимых причин проявляет свое превосходство. Соседствующие особи получают территории также в соответствии со своими силами.

Более мощная и настойчивая особь обладает обширным и удобным участком, более слабая при стычке отступает к центру участка, где ее упорство увеличивается, а напор агрессора снижается

Нерестовое поведение и забота о потомстве

Нерест имеет целью оплодотворение икринок сперматозоидами самцов. При внешнем оплодотворении — икра и сперма должны быть выметаны одновременно в непосредственной близости.

При внутреннем оплодотворении — сперма вводится в полость тела самки при помощи совокупительного органа самца, который развивается из анального и брюшных плавников или даже мочевого пузыря.

Нерестовое поведение может иметь у разных видов рыб разную степень сложности. В наиболее простом случае самки и самцы собираются в одном месте, имеющем для них привлекательность. Выделение феромонов стимулирует их созревание и одновременное выметывание половых продуктов.

Так происходит нерест океанических сельдей, при котором вода бывает мутной от спермы, а субстраты густо облеплены клейкой икрой. Успех нереста в этом случае обеспечивается также и тем, что в морской воде спермии существуют довольно долго.

Калифорнийские атериновые рыбки грунионы нерестятся на пляжах при максимальном приливе, зарываясь в песок в момент максимального заплеска волны. Приблизительно так же происходит нерест мойвы.

Несколько сложнее нерестовое поведение некоторых карповых рыб. Самцы голянов в речках Кольского полуострова собираются стайками на быстрых и очень мелких галечных перекатах. Самки заплывают в такую стаю и «выстреливают» порцию икры. Одновременно самцы выпускают облачко спермы. Оплодотворенная икра заносится течением под камни и там прилипает.

У карпов наблюдается уже некоторое индивидуальное действие, хотя за

одной самкой могут гоняться несколько самцов. По-видимому, такое преследование и нападение с боков вызывает у нее икрометание.

У некоторых карповых, например, у вьюнов, наблюдается дальнейшее усложнение нерестового поведения — в частности, обвив самцом самки. Очень специализированное поведение наблюдается у горчаков, которые откладывают икру в полость двустворчатых моллюсков.

У лососевых рыб встречаются все переходы от простого нереста ленков до рытья нерестовых гнезд лососями. У дальневосточных лососей самка после откладки икры держится у нерестового бугра. Если это и не является охраной икры, то способствует сохранению бугра от вторичного перекапывания другими самками.

Необходимым условием одновременного созревания и успешного нереста рыб является наличие определенных для каждого вида действий, наличие нерестового субстрата, определенного температурного режима.

Большое разнообразие нерестового поведения встречается в отряде окунеобразных. Наиболее сложное поведение у бычков, которые приклеивают икру к нижней поверхности камней, очищая их предварительно от обрастаний. Самец защищает кладку и способствует ее аэрации.

Различные формы нерестового поведения наблюдаются у тропических цихлид — одни из них откладывают икру в расчищенную на песчаном дне ямку, другие после этого подбирают икру в ротовую полость и носят ее не только до выклева личинок, но и некоторое время после выклева. В это время цихлиды перестают питаться.

Самцы некоторых лабиринтовых рыб строят гнездо из пузырьков воздуха, стабилизированных особой слизью, которая образуется у них в это время в ротовой полости. Они во время нерестового периода крайне агрессивны по отношению к другим самцам и исполняют специфические ритуальные движения перед самками, приглашая их к нересту. У скалярий об икре, отложенной на лист растения, заботятся оба родителя.

Самцы колюшек сооружают гнездо из обрывков водорослей, которые приносят, держа во рту, и склеивают особыми выделениями своих мочеточников. Определенный стереотип брачного поведения вызывает адекватную реакцию у самок. По-видимому, реакция на то или иное поведение врожденная.

Если брачное поведение самца значительно отличается от «ожидаемой нормы», то самка не отвечает на приглашение и нереста не происходит. Интересным примером является исследование брачного поведения морфологически различных особей трехиглой колюшки.

Во многих популяциях, в том числе на Белом море и на Камчатке, встречаются особи с полным набором костяных пластинок на боках («трахурус») и с неполным набором («семиарматус» и «лейурус»). Кроме всего прочего, эти расы отличаются разным отношением к морской воде. Между этими группами обнаружены различия в брачном поведении самцов, которые

обычно являются препятствием к скрещиванию.

Брачное поведение самца колюшки состоит из трех фаз (Таблица 4): приглашение, ведение к гнезду, заход в гнездо и нерест. Если две первые фазы прошли успешно, то и третья, как правило, заканчивается нормально.

На первых двух фазах может произойти уход самки, которая ожидает иного поведения самца — зигзагообразного или прямолинейного плавания, наличия или отсутствия покусывания и так далее.

Таблица 4

Поведение самцов колюшки при нересте (по Зюганову, 1988)

Морфа	Формы поведения		
	приглашение	введение	икрометание
Трахурус (Камчатка)	20-30 сек без укусов, прямолинейное плавание	без вставочной фазы* ведет по прямой впереди самки	показывает вход в гнездо глотанием
Лейурус (Камчатка)	50-70 сек, кусает, плавает синусоидально	Есть вставка, ведет самку по синусоиде, плывет ниже самки	показывает вход в гнездо глотанием

*Уход к гнезду и возвращение.

Внутреннее оплодотворение наблюдается у карпозубых, некоторых морских окуней, сомовых и акуловых рыб. Естественно, такое оплодотворение возможно только при положительной реакции самки на самца. Поэтому спариванию предшествует некоторый ритуал. Хорошо изучено половое поведение самцов гуппи. Самцы и самки живут одной стайкой.

Самки значительно крупнее самцов, но скромно окрашены. Самцы мелкие, ярко окрашенные, с блестящими зелеными и красными зонами на теле, с яркими черными пятнами, у них удлинённые спинные и хвостовые плавники, которые самцы могут растопыривать.

Ритуальные движения самца гуппи разнообразны, они включают в себя плавание вокруг самки, приближение к ней, преграждение ей дороги, демонстрацию своей красоты с принятием сигмоидной позы, дрожание, быстрое покусывание и, наконец, попытки спаривания.

Происхождение сложных форм нерестового и родительского поведения идет от более простых актов, имеющих в своей основе стереотипы питания, дыхания, доминирования и подчинения.

Например, строительство шапок пенных гнезд лабиринтовых рыб имеет своим началом дыхательное поведение. Лабиринтовые рыбы обитают в водоемах, где не редок недостаток кислорода.

Для дыхания они хватают ртом воздух, держат пузырьки воздуха во рту и

таким образом аэрируют воду в ротовой полости, где у них имеется специальный дыхательный орган — «лабиринт», давший название всей группе рыб. Увеличение клейкости слизи ротовой полости делает пузырьки более стойкими, а их агрегаты более долговечными. Такие шапки пены оказываются удобным местом для инкубации икры.

Подготовка субстрата для откладки икры в наиболее простом виде — это очистка грунта, камней, растительности от иловых наслоений и обрастаний. Усложнение «очистного» поведения привело в ряде случаев к довольно сложному строительству у некоторых бычков, колюшек и других рыб.

Самцы многих стайных рыб во время нереста становятся «резидентами». Пример тому — самцы колюшки в пресноводных водоемах, смарида в Черном море, абудурдуфы в коралловых областях океана.

Зрелый самец, раньше уживавшийся в эквипотенциальной или иерархической стае, выбирает нерестовый участок, подготавливает его, становится агрессивным ко всем рыбам, кроме готовых к нересту самок.

У лососей гнездовую яму роет самка. У гнезда во время нереста, как правило, находится несколько самцов. Нерестовое поведение состоит из ряда поведенческих актов, которые могут многократно повторяться в связанных последовательностях.

У самки наблюдаются заходы и выходы из гнезда, толчки партнеров, зевки, щелчки, проходы под самцом, глотательные движения, у самцов — агрессивные выпады доминантных особей, дрожание, проходы над самкой, бок о бок с самкой.

При благоприятных условиях происходит вымет половых продуктов самкой и одним из самцов и засыпание самкой нерестового бугра.

Миграция рыб

Перемещения рыб в пространстве могут быть активными и пассивными. Пассивные перемещения происходят под действием течений, когда рыба движется вместе с массой воды. В таком случае она не противодействует сносу, руководствуясь внешними ориентирами, или это противодействие слабее сноса. Кроме того, рыба может пассивно опускаться под действием силы тяжести.

Пассивным движением можно также считать оттеснение рыб различными факторами — температурным градиентом, соленостью, загрязнением, шумами. Такие пассивные перемещения часто называют пассивными миграциями. Однако некоторые авторы вообще не считают пассивный снос миграцией [Jones, 1968].

Вне зависимости от того, считать ли пассивные перемещения рыб миграциями, они играют в их жизни важную роль. Это касается прежде всего катадромных и анадромных проходных рыб — лососевых, осетровых, проходных сельдей, угрей и других.

Мальки лососевых рыб пассивно сносятся реками в море, но их поведение способствует такому сносу. Это явление называется скатом в море и является ответственным этапом в их жизни. Скат может происходить в разном возрасте. Горбуша скатывается в море очень рано, иногда еще до полного рассасывания желточного мешка.

Успешному скату горбуши способствует система врожденных таксисов. Днем личинки стремятся в темноту и к субстрату — дну, камням. Поэтому днем они укрыты во временных убежищах. С наступлением темноты их геотаксис ослабевает, они выходят из укрытий в толщу воды и сносятся течением.

Утром рыбки снова опускаются ко дну и прячутся. Кета скатывается более подростой — это уже мелкие подвижные мальки 3-4 см длиной. Они уже достаточно подвижны и могут избегать хищников, их скат можно наблюдать и днем, хотя они сносятся течением хвостом вперед.

Кижуч, нерка, сима, чавыча, а также представители благородных лососей и голец скатываются в море, прожив в реке год и более. Скату предшествует сильное изменение организма, которое называют смолтификацией (смолт — покотник лосося по-английски).

Смолтификация у лососей внешне выражается в серебрении — пропадают темные пятна русловой окраски, тело становится более прогонистым, в корне меняется осморегуляторная система. Поведение также сильно меняется.

Прежде всего, рыба становится более беспокойной и подвижной. Мальки семги, например, перестают охранять домашние участки, теряют агрессивность по отношению друг к другу и образуют стаи. Они перестают держаться у дна и затаиваться у камней.

При испуге они не прячутся в укрытия, не затаиваются, а стайкой уплывают за пределы видимости, причем вниз по течению, а не вверх, как прежде. Хотя в поведении покотников семги не заметно целеустремленного движения вниз, к морю, они довольно быстро оказываются в устье реки. Так происходит скат дальневосточных лососей, обитателей ручьев и речек (кижуч, чавыча, сима).

Озерные популяции нерки и кижуча имеют иные повадки. Им при скате приходится преодолевать привычки обитания в пелагиали озера. Молодь нерки 1, 2, а то и 3 года живет в озере, летом придерживаясь поверхностных слоев, а зимой опускаясь в гипolimнион.

Обычно скат начинается с наступлением темноты. Мальки постепенно скапливаются перед истоком речки, вытекающей из озера. От этого скопления постепенно отделяются стаи и с небольшой скоростью движутся вниз. Вход в реку из озера продолжается все темное время суток.

Молодь проходных осетровых рыб живет в руслах больших рек — Волги, Урала, Куры, Аракса и других. Их скат по течению связан, прежде всего, с возрастом двигательной активности и подъемом в толщу водной массы, где

они движутся вместе с водой к морю.

Угри нерестятся в открытом море, а их личинки - лептоцефалы разносятся морскими течениями за тысячи километров от места нереста родителей к берегам материков и островов, где они, пройдя метаморфоз, превращаются в мальков и поселяются в пресноводных водоемах, для нагула, в которых они поднимаются, уже активно двигаясь против течения.

Производители проходных сельдей Каспия, Балтики, Черного моря для метания икры поднимаются по рекам, их икра, а затем личинки пассивно скатываются в море, где происходит их дальнейшее развитие.

Икра и личинки рыб, нерестящихся в море, например морских окуней, также пассивно разносятся течениями на большие расстояния. При круговых течениях и циркуляциях рыбы могут совершать круговые пассивные перемещения очень большой протяженности. Такие круговые перемещения совершают дальневосточные лососи в северной части Тихого океана (Рис. 5).

Примеры пас



Рис. 5 Схема нагула и плавания в северной части Тихого океана тихоокеанских и североамериканских дальневосточных лососей (пунктирная линия — граница встречаемости американских рыб, точечная — азиатских рыб).

Джонс называет миграциями активные перемещения рыб в места, в которых они уже однажды бывали и которые запомнили, прежде всего, по запаху. В ранние периоды жизни происходит так называемое ольфакторное запечатление, то есть, запоминание запаха места, где прошел некоторый период жизни.

Точность возвращения лососей в родной приток реки, ручей, озеро, залив озера, ручеек, впадающий в озеро, нередко бывает поразительной. Такое возвращение к родному месту называется хомингом.

Изучение хоминга лососей проводилось неоднократно для определения возврата рыб, выращиваемых на рыбоводных заводах. Иногда рыбы возвращаются не точно на родину, а с некоторой ошибкой. Это рассеяние называется стрейнг.

В ряде случаев стрейнг можно объяснить стадным инстинктом, подражательным поведением, когда рыба идет вместе с другими, идущими на нерест. Рыбы с меньшей степенью привязанности могут оказаться не в своей нерестовой реке и даже на другом материке — например, не на Камчатке, а на

Аляске.

Находясь в океане за тысячи миль от тех мест, где уже можно «вынюхать» струю, идущую от родной реки, тоже нужно как-то ориентироваться, выбирать какое-то направление. Для объяснения такой поразительной ориентировки в океане выдвигаются различные теории, но все они еще нуждаются в обосновании.

Для того чтобы знать путь «обратно», нужно знать, в какой стороне находится «дом» и, хотя бы приблизительно, как далеко до него. Это тем более трудно — лососи могут сделать в океане один, два и более огромных круга. Поэтому все теории ориентирования рыб при дальних миграциях предполагают, что они используют внешние ориентиры и обладают долговременной памятью.

В качестве ориентиров, наверно, им служат солнце, звезды, магнитное поле Земли. Задача усложняется еще и тем, что светила движутся по небосводу и картина неба имеет сезонные изменения. Поэтому, для того чтобы без расчетов сориентироваться, увидев к примеру, Большую Медведицу, нужно иметь «эндогенные часы» и карту небосвода. С такими предположениями трудно согласиться, но и без них невозможно разумно объяснить хоминг лососей, угрей и других мигрантов.

В большей близости от нерестилищ, поблизости от устьев рек стратегия поиска «дома» более понятна. Это движение к источнику, запечатленного памятью запаха, и вдобавок вверх по течению реки.

Нерестовые миграции рыб вверх по рекам могут быть и очень короткими, и очень протяженными. По Волге до Камы поднимались прежде белорыбица и белуга, высоко вверх по Амуру — кета, по реке Камчатке — нерка. Даже маленькая колюшка в некоторых реках Камчатки проплывает, а лучше сказать — проползает по самой береговой линии реки, где течение почти не чувствуется, несколько десятков километров.

Некоторые регулярные миграции различной протяженности связаны не с размножением, а с питанием. В этом случае происходит перемещение между зоной, богатой пищей, и зоной, так сказать, более способствующей пищеварению, — более спокойной жизни. В этом случае оба направления миграции следует считать активным. Ежесуточные миграции протяженностью несколько десятков километров совершают некоторые тунцы и другие подвижные рыбы.

Особым видом миграций являются вертикальные миграции, связанные с питанием. В Тихом океане и Охотском море лососи ночью поднимаются к поверхности и хорошо ловятся ярусами и сетями, а днем уходят на глубину до 50 м.

Ночная миграция к поверхности определенно кормовая, вслед за кормом — мелкими головоногими и крылоногими моллюсками, ракообразными и другими. Дневная миграция вглубь, возможно, тоже связана с миграцией корма, но имеет и другие цели. Более протяженные вертикальные перемещения

наблюдаются у мелких тропических планктофагов — светящихся анчоусов. Эти миграции связаны как с питанием, так и с регулярным порционным нерестом.

Скорость миграционного перемещения рыб обычно невелика по сравнению с максимально возможной. Если рыбы, как правило, способны делать рывки со скоростью 15-20 длин тела в секунду, то миграции происходят со скоростью (относительно воды) не более 3, а чаще приблизительно 1 длины в секунду. При таких скоростях расход энергии в расчете на единицу расстояния минимальный — приблизительно вдвое больше в расчете на единицу массы, чем при неподвижности.

Разумеется, скорость при миграции неравномерная. Рыбы могут ускорять и замедлять движение, искать правильное направление, останавливаться и даже возвращаться. Камчадалы в прежние времена, желая приостановить ход лососей и отдохнуть от рыбалки, помещали в воду у забойки мешок со скотским навозом. Семга, входя в большие северные реки, может останавливаться и зимовать в реке.

Вообще же миграционный инстинкт очень силен. Рыбы, не жалея сил, преодолевают стремнины, мели, пороги, даже небольшие водопады. Они с разгону бросаются на решетчатые заграждения. Чтобы подсчитать проходящую рыбоучетное заграждение рыбу, в нем достаточно сделать отверстие шириной всего в 10-15 см, рыба перестает бояться узкостей и близости наблюдателя.

Сведения о скоростях и путях миграций получают по-разному. Самый старый способ — это определение времени появления рыб в уловах на нижнем течении и выше по течению. Много сведений о миграциях рыб получено с применением мечения.

Кроме мечения рыб обрезанием плавников, прикреплением меток, помещением меток в тело используются метки для непосредственного слежения. Самое простое — это поплавки на длинных лесках, которые могут прикрепляться, разумеется, к достаточно крупным рыбам. Таким образом Г. Галактионов [1975] прослеживал пути катадромных миграций угрей в Куршском заливе Балтики, а Т. Шубина [1971] — движение осетровых в Волге.

Наиболее современный метод изучения миграций рыб связан с использованием меток, несущих ультразвуковой излучатель, положение которого в пространстве можно проследить с берега или судна. Такие метки или подвешиваются к телу, или помещаются в желудок рыбы. Миниатюризация оборудования позволяет исследовать в настоящее время не только крупных рыб, но и небольших — весом до 200 грамм.

Условные рефлексы и другие приобретенные формы поведения

Приобретенные формы поведения обычно противопоставляются врожденным реакциям, хотя резкая граница между такими формами поведения может быть проведена далеко не всегда, так, как врожденная реакция в своем первоначальном, примитивном виде может выработаться еще в эмбриональный период [Хайнд, 1975].

Сложные комплексы длительно мотивированного поведения, именуемые обычно инстинктами, содержат в себе элементы, в которых несомненна роль врожденных реакций, но также несомненны и приобретенные формы поведения.

Принято называть инстинкт самосохранения, который присущ практически всему периоду жизни, хотя и в различной степени. Этот инстинкт выражается в различных формах оборонительного поведения, прежде всего, пассивно-оборонительного.

Проходным рыбам свойствен миграционный инстинкт — система поведенческих актов, способствующая пассивным и активным миграциям. Для всех рыб характерен пищедобывательный инстинкт, хотя выражаться он может в очень разных формах поведения.

Собственнический инстинкт, выражающийся в охране территории и убежищ, отстаивании единоличного права на полового партнера, известен далеко не для всех видов, половой — для всех, но выражение его очень различно.

Комплексы простых поведенческих актов, имеющие определенную последовательность и целеустремленность, иногда называют динамическими стереотипами — например, определенный ряд поступков при добывании дискретной порции пищи, уход в убежище, устройство гнезда, уход за охраняемой икрой. В динамическом стереотипе также сочетаются врожденные и приобретенные формы поведения.

Приобретенные формы поведения — это результат приспособления организма к меняющимся условиям окружающей среды. Они позволяют приобретать целесообразные, экономящие время стандартные реакции. Кроме того, они лабильны, то есть могут быть переделаны или утеряны за ненадобностью.

Различные рыбообразные имеют разную сложность и развитие нервной системы, поэтому механизмы образования приобретенных форм поведения у них различны.

Например, приобретенные реакции у миног, хотя и образуются при 3-10 сочетаниях условного и безусловного раздражителей, не вырабатываются при временном интервале между ними. То есть они основаны на стойкой сенсбилизации рецепторных и нервных образований, а не на образовании

связей между центрами условного и безусловного раздражителей.

Обучение пластинчатожаберных и костистых рыб основано на настоящих условных рефлексах. Скорость выработки простых условных рефлексов у рыб примерно такая же, как и у прочих позвоночных, — от 3 до 30 сочетаний. Но далеко не всякий рефлекс может быть выработан.

Наиболее хорошо изучены пищевые и оборонительные двигательные рефлексы. Оборонительные рефлексы в лабораторных условиях изучают, как правило, в челночных камерах — прямоугольных аквариумах с неполной перегородкой, позволяющей переходить из одной половины камеры в другую.

В качестве условного раздражителя чаще всего используют электрическую лампочку или источник звука определенной частоты. В качестве безусловного раздражителя используют обычно электрический ток от сети или аккумулятора с напряжением 1-30 вольт, подаваемый через плоские электроды. Ток выключают, как только рыба перейдет в другой отсек, а если рыба не уходит, то через определенное время — например, через 30 секунд.

Определяется число сочетаний, когда рыба выполняет задание в 50 и в 100 % случаев при достаточно большом числе экспериментов.

Пищевые рефлексы обычно вырабатываются на какое-либо действие рыбы путем поощрения выдачей порции корма. Условным раздражителем служит зажигаемый свет, издаваемый звук, появляющееся изображение и т. п. При этом, рыба должна подойти к кормушке, надавить на рычаг, дернуть за бусинку и т. д.

Легче выработать «экологически адекватный» рефлекс, чем заставить рыбу делать что-либо ей не свойственное. Например, легче заставить ушастого окуня в ответ на условный раздражитель хватать ртом трубочку, из которой выдавливается кормовая паста, чем подбрасывать снизу поплавок.

Легко выработать у вьюна реакцию ухода в другой отсек, но не удастся заставить его двигаться, пока действует условный и даже безусловный раздражитель, — такое движение не свойственно данному виду, для которого характерно затаивание после рывка.

Настойчивые попытки заставить вьюна постоянно двигаться по кольцевому каналу приводят к тому, что он перестает двигаться и только вздрагивает от ударов тока.

Следует сказать, что «способности» рыб оказываются очень различными. То, что удастся с одними экземплярами, не удастся с другими. А. Жуйков (1986), исследуя выработку оборонительных рефлексов у молоди семги, выращиваемой на рыбноводном заводе, разделил рыб на четыре группы.

У части рыб вообще не удалось выработать двигательный оборонительный рефлекс за 150 опытов, у другой части рефлекс выработался очень быстро, третья и четвертая группы подопытных рыб получили навык безошибочно избегать удара током при промежуточном числе зажигания лампы.

Исследования показали, что рыбы, легко обучающиеся, значительно

лучше избегают хищников, а плохо обучающиеся обречены.

После выпуска лососят с рыбоводного завода по прошествии времени, достаточного для прохождения жесткой селекции при обитании вместе с хищниками (рыбами и птицами), обучаемость оставшихся в живых оказывается гораздо выше, чем у исходного материала, так как «неспособные» становятся пищей хищников.

Самой простой формой обучения является привыкание к индифферентному раздражителю. Если при первой демонстрации пугающего стимула, например удара по воде, стенке аквариума, возникает оборонительная реакция, то при многократном повторении реакция на него постепенно ослабевает и, наконец, совершенно прекращается.

Рыбы привыкают к разнообразным стимулам. Они привыкают жить в условиях индустриальных шумов, периодической сработки уровня воды, зрительного контакта с хищником, отгороженным стеклом. Таким же образом может затормозиться выработанный условный рефлекс.

При многократном предъявлении условного раздражителя без подкрепления безусловным условный рефлекс пропадает, но по прошествии некоторого времени «обман» забывается и рефлекс может самопроизвольно возникнуть снова.

При выработке условных рефлексов у рыб могут возникать явления суммации и дифференцировки. Примером суммации являются многочисленные эксперименты, когда рефлекс, выработанный на одну звуковую частоту или на один цвет источника света, проявлялся при предъявлении и других звуковых частот или цветов.

Дифференциация возникает при наличии разрешающей способности рецепторных органов рыб: если на одну частоту давать пищевое подкрепление, а на другую болевое, то возникает дифференцировка.

У рыб удается выработать рефлексы второго порядка, то есть подкрепление дается после включения источника света только в случае предшествования ему звукового раздражителя. Реакция в этом случае наблюдается прямо на звук без ожидания света.

В выработке цепных рефлексов рыбы уступают высшим животным. Например, у детей можно наблюдать рефлексы до шестого порядка.

Поведение рыб и рыболовство

Промышленный и любительский лов рыбы основан на использовании поведенческих актов рыб. Хотя нередко лов основан на эмпирике — ловят там, «где ловится», и тем способом, который оказывается результативным.

Подходящее место и способ лова определяются обычно путем проб и ошибок, использования накопленного опыта. В настоящее время пытаются

обосновывать рыболовство на научных данных, получаемых при лабораторных экспериментах и подводных наблюдениях. Связь различных способов лова с поведением рыб приведена ниже (Таблица 5).

Таблица 5

Классификация способов лова по используемым поведенческим актам

Способ	Облавливаемые виды	Принцип лова	Поведение рыб
Ставные невода, вентера и др..	мигранты, скопления бродячих рыб	создание преграды, направление в ловушку	отыскивание прохода в преграде, стремление к цели
Ловушки	одиночные и стайные бродячие ночные хищники	камера с постепенно сужающимся входом	попадание в ловушку при обследовании дна
Ставные сети, плавные сети, путанки	мигранты, оседлые рыбы	запутывание рыбы в условиях плохой видимости	стремление пройти сквозь преграду, не внушающую опасения
Кошелькование	значительные скопления пелагических рыб	обметывание и замыкание скоплений	приверженность к стае, спокойствие в составе стаи
Активные фильтрующие орудия — тралы, невода, снюрреводы	отдельные и стайные, донные, придонные и пелагические рыбы	спугивание рыб крайними элементами орудия лова — клячами, подборами, сгон в кутцовую часть	пассивно-оборонительное поведение
Электрифицированные орудия лова	донные и зарослевые рыбы	использование анодной реакции для загона в сеть, обездвиживание	электротаксис, анодная реакция
Лов на свет	пелагические стайные рыбы — сайра, тюлька, хамса, шпрот	привлечение и концентрация рыб в зоне орудия лова	положительный фототаксис
Ужение и блеснение	одиночные и стайные, донные, придонные и пелагические хищники и питающиеся крупными беспозвоночными	привлечение и провоцирование пищедобывательного поведения, используя крючковые снасти	пищевое поведение

Ставные невода — значительные по размерам сооружения, состоят из ловушки и направляющего крыла. Их устанавливают на постоянных путях миграций массовых промысловых рыб — лососей, сельдей, сардин, ставриды, скумбрии, тунцов и других, могут ставиться также в районе периодических, например ежесуточных, кормовых миграций рыб. Используются ставные ловушки небольшой величины, такие как вентера, мережи, морды и т. п.

Направляющее крыло является необходимым элементом большинства ловушек. Крыло устанавливается так, чтобы перегородить путь рыбам. Рыбы следуют вдоль крыла, ища в нем проход. Достаточно долгое следование заставляет их привыкать к сетному полотну и двигаться в непосредственной близости от него. Благодаря этому рыбы довольно легко заходят в узкие горловины ловушек.

Иногда ловушки ставят на немигрирующих, оседлых рыб, чаще всего донных ночных хищников, таких как налим и сом. В этом случае улов составляют рыбы, которые активно разыскивают корм, обследуя пространство, не пугаются подводных предметов и узкостей. Иногда улов удастся увеличить использованием приманок.

Наплавные жаберные сети, путанки, используют в различных случаях. Их ставят на путях миграций лососей и сельдей в море. В этом случае рыба запутывается в сетях ночью в условиях плохой видимости. Жаберные сети используются также в заросших водоемах.

Необходимым условием попадания рыб в такие сети является их движение. Если рыба не движется, то нет и улова. Максимум попадания рыб в сети наблюдается вечером и в предутренние часы при пищевой активности. Путанки используются также при более активном лове.

Место, где может быть рыба, обметывается сетью, рыбу выгоняют из зарослей, коряжистых участков и других укрытий в сети. Плохая видимость жаберных сетей в воде увеличивает их уловистость. Сети обычно красят в неяркие зеленоватые, голубоватые, буроватые тона.

При лове кошельковым неводом обметывается обнаруженное скопление или его часть. Приходится решать проблемы, связанные с попытками косяка рыбы уйти в глубину под нижнюю подбору и в незамкнутую часть сетного кольца. Различные экспериментальные приемы направлены против такого маневра косяка.

Замечено, что рыбы пугаются освещения снизу, поэтому прикрепляют к нижней подборе светильники. Косяк нередко направляется в не замкнутую еще кошельковым неводом часть пространства, где нет шумов, и пытается выскользнуть — чтобы это предотвратить, используют генераторы звука, отпугивающие рыб.

Активные фильтрующие орудия лова типа тралов, снюрреводов, закидных неводов спугивают рыбу подборами, распорными досками, клячами, веревками, крыльями к кутцовой части, где они могут быть заловлены. Следует

заметить, что скорость траления, как правило, невелика — примерно 3 узла, то есть 1,5 м/сек. Такая скорость гораздо ниже максимальной скорости плавания рыб.

Для многих рыб эта скорость не является утомляющей при часовом времени траления. Рыба может долго двигаться перед тралом и даже внутри него. Поймать ее удастся благодаря тому, что рыбе видны только отдельные детали орудия лова, а не все орудие.

Донные рыбы, поднявшись со дна, оказываются в трале. Крылья также сгоняют их к жерлу, поэтому их часто делают из крупноячейной дели, сквозь которую могла бы уйти и крупная рыба. Рыба следует за сетным полотном внутри, а иногда и с внешней стороны трала благодаря оптомоторной реакции и инстинкту следования.

Нередко рыба сама заходит в трал. Выход из трала затруднен в самой его глубине, где становится тесно, где рыбу прижимает к дели и она получает травмы и выход откуда требует уже значительных усилий, так как нужно двигаться с большой скоростью долгое время и она теряет силы. Кроме того, рыбе «не известно», какие ее действия ведут к освобождению.

Наблюдения показывают, что первые опыты лова в промысловом районе бывают очень эффективными, но затем уловистость тралов снижается в результате выработки у ряда экземпляров рыб динамических стереотипов избегания и выхода из трала. Такие особи играют роль лидеров для неопытных рыб. Уловы снижаются еще до явного уменьшения численности [Коротков, 1991]. Перспективными считаются разработки способов и устройств для загона рыбы в глубь трала или для ее электрического обездвиживания.

Настоящие электроловильные устройства обычно малогабаритные и рассчитаны на лов одиночных рыб электрифицированным саксом.

Ужение рыбы широко известно любителям. В промысле ужение используется на достаточно крупных рыб типа тунцов. Другие виды крючкового промысла, например, постановка ярусов, требуют или привлекательной для рыбы насадки, или имитации.

Интересные сведения о поведении рыб в зоне действия подводных наблюдательных аппаратов и тралов приводит М. Л. Заферман [1983]. Установлено при непосредственном наблюдении, что рыб не пугают ультразвуковые импульсы рыбопоисковых эхолотов.

Наиболее сильно их пугают гидродинамические явления, вызывающие колебания звуковой частоты и перепады давления. Эти явления пропорциональны размерам и скорости перемещения подводных наблюдательных аппаратов. Рыба разбегается из зоны наблюдений опускаемого на тресе гидростата при резких рывках, вызванных качкой судна.

При медленном движении автономного наблюдательного аппарата типа «Север» подавляющее большинство видов, за исключением некоторых пелагических, сохраняют естественную структуру и плотность скоплений, пока аппарат не приблизится на 1-2 метра, что гораздо меньше дальности

возможного наблюдения. Это дает возможность оценивать количество рыб в промысловом районе.

Параллельные наблюдения и оценка путем тралений позволили установить, что при траловом лове в улове оказывается 9-45 % рыб, находящихся в зоне траления. Эти исследования касаются важных промысловых видов — трески, морского окуня, черного палтуса, камбалы-ерша, тупорылого макруруса, сельди, креветки и некоторых других

Активный уход рыб из трала известен благодаря многочисленным наблюдениям с буксируемых и автономных средств, наблюдениям подводников с верхней подборы трала, результатам, полученным с помощью фотоавтоматов. В трал обычно не попадает значительная часть наиболее мелких и наиболее крупных рыб.

Скоростные возможности мелких рыб не позволяют им следовать к устью трала, они проваливаются сквозь крупную ячейку крыльев трала и отстают от подбор. Крупные рыбы сгоняются к устью, но способны плыть со скоростью траления и даже активно уходить вперед по ходу траления, средние же оказываются в трале (Рис. 6).

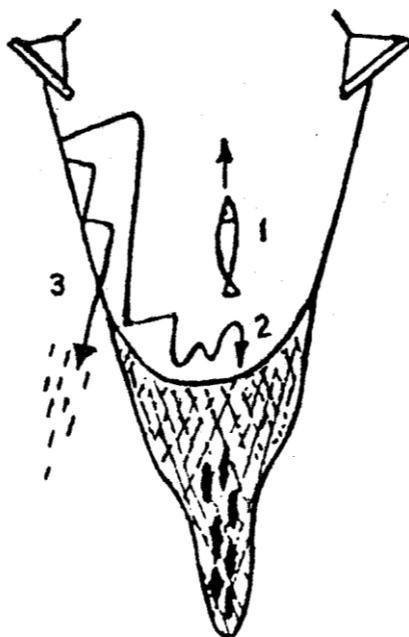


Рис. 6 перемещение рыб относительно трала (по М. Заферману, 1983):

- 1 – уход крупных рыб, передвигающихся быстрее трала;
- 2 – траектория залавливаемых рыб;
- 3 – проскок мелких рыб.

Не всегда максимальная скорость траления обеспечивает высокую уловистость трала при ловле донных рыб, например, камбалы. В. Н. Честной [1961] показал, что при низких температурах воды камбала в водах Камчатки ловится лучше при некоторых умеренных скоростях траления.

При более высоких скоростях она не успевает подняться со дна и проходит под нижней подборой, которая движется на некотором расстоянии от дна.

Успех ловли ставными сетями зависит от степени подвижности рыб. В промышленном рыболовстве принят даже коэффициент двигательной активности, представляющий собой отношение улова порядка сети к концентрации рыбы в водоеме, рассчитанной из тралового улова. Зимой и весной этот коэффициент очень низок, так как рыба малоподвижна, а летом он повышается.

Групповое и стайное поведение рыб

Рыбы могут создавать скопления по разным причинам. Попадание рыб в улов фильтрующего, ставного или крючкового орудия лова еще не означает, что они были в составе одной стаи. Наличие нескольких рыб в поле зрения наблюдателя тоже может быть случайным.

Рыб может сконцентрировать какое-либо препятствие — например, водопад, сеть, плотина. Они могут быть привлечены общим стимулом — кормом, светом, звуком, запахом. В таких скоплениях, несмотря на их вынужденный характер, наблюдаются особые элементы поведения, так как поведение окружающих рыб является сигналом для отдельных особей. Однако рыбы могут держаться вместе благодаря взаимному влечению.

Обычно это касается особей одного вида в следующих случаях:

1. *нерестовые группы*: самец + самка, самка + несколько самцов, много самцов и самок;
2. *семейные группы*: пара родителей + молодежь, родитель + молодежь;
3. *группа, обитающая на одной территории*, — особи одного вида или разных видов;
4. *«бродячие» или мигрирующие группы* из особей одного или нескольких видов.

Есть различные определения групп, стай, косяков, но, разумеется, дело не в названии, а в сути явления с точки зрения расшифровки поведенческих аспектов.

Если группа рыб сформирована не случайно, то между особями наблюдается взаимное притяжение, стремление не удаляться от коллектива и двигаться вместе с ним.

Обычно совместное обитание стайных рыб обеспечивает большую безопасность в случае нападения хищников, выгоды при поиске скоплений пищевых организмов, облегчения ориентации, энергетический выигрыш при миграциях.

Большие и достаточно плотные скопления рыб одного вида и близкого

промыслового размера обеспечивают массовый эффективный промысел крупномасштабными орудиями лова, такими как тралы, кошельковые неводы, ставные орудия лова. Они являются главными объектами поиска промысловой разведки с применением самолетов, эхолотов, подводных обитаемых аппаратов.

Прежде всего, это скопления пелагических рыб планктофагов и хищников — сельди, сардины, мойвы, песчанки, ставриды, скумбрии, анчоуса, бекаса, тунца, желтохвоста и других рыб, стайное обитание которых является нормой и которые в одиночку не живут.

Величины таких скоплений могут быть огромны, размер их может измеряться километрами, а численность миллиардами. В таких скоплениях рыбы имеют визуальный и гидродинамический контакт только с ближайшими соседями, которые для них являются и ориентирами, и защитой, и источником информации.

Механизм поведения всей массы рыб складывается из поведения отдельных особей и их взаимного влияния. При облове крупномасштабными активными орудиями лова косяки рассматриваются как одно подвижное тело, которое меняет форму, подвержено отпугивающим и привлекающим стимулам, имеет инерцию, может распадаться на части и даже вообще рассредоточиваться.

Скорость передвижения косяка, естественно, приблизительно такая же, как у каждой составляющей его особи. В результате взаимного влияния особей и реакции типа «лидер-ведомый» и «актер-зритель» информация может передаваться по стае, усиливаясь или затухая.

Главную роль в синхронизации скорости и направления перемещения особей, составляющих стаю, играет зрение, но синхронизация первой реакции на стимул (например, мобилизационно паническая реакция, Ф-образный маневр, резкое изменение направления движения) происходит при гидродинамической стимуляции сейсмодатчиков каналов боковой линии.

Ночью при исчезновении зрительного контакта между рыбами стаи обычно распадаются, пропадает согласованность действий, поляризация (направление движения особей в одну сторону).

Наблюдения в иллюминаторы подводной лодки «Северянка» показали, что океаническая сельдь по ночам как бы «ложится спать» в толще воды. В это время особи ориентированы хаотически, могут находиться головой вниз или брюхом вверх.

Расстояние, на котором происходит визуальное реагирование друг на друга, и общий маневр, например следование в ту же сторону, куда остальная стая, зависят от прозрачности воды и размеров рыб.

В опытах Д. В. Радакова [1972] отделенная от стаи верховка переставала следовать за стаями, находясь от нее на расстоянии более 90 см, а на расстоянии менее 45 см участвовала во всех общих маневрах стаи.

Линейное расстояние между рыбами в стае тем больше, чем крупнее рыба: в стайках личинок и мальков — 1-5 см, в стаях крупных рыб оно может

увеличиваться до расстояния, измеряемого метрами.

Плотность рыб в стаях меняется в зависимости от состояния стаи, она увеличивается с ростом скорости и целенаправленности движения. Плотность питающейся стаи некрупной рыбы обычно порядка 1 шт./м² при неторопливом движении — несколько длин тела друг от друга, при общем рывке во время испуга плотность возрастает и возможен даже непосредственный контакт рыб.

Анализ движения рыб в большой стае показал, что они образуют внутри себя временные группы по 10-12 особей, объединенных общим маневром. Маневр такой группы может вызывать подражание окружающих и следование. Такое явление называется системой «актер — зритель». Актеры могут увлечь зрителей, если их достаточно много и действия их однотипны. Увлечь стаю может одинаковое действие 1/4 всей стаи. Если актеров менее 1/8 численности, они сами быстро успокаиваются по примеру окружающих.

Преимущества согласованных действий стаи могут иметь место при агрегатном, пятнистом распределении кормовых организмов — планктона, криля, мелкой рыбы и т. п. Один край стаи, натолкнувшись на скопление кормовых организмов, сигнализирует своим поведением всей стае.

В не очень больших стаях — до нескольких сотен особей — заметно несомненное влечение рыб друг к другу, особенно проявляющееся при нападении хищника. Вопреки бытующему мнению в стаях нет вожака, «косяшника».

Особи в стае экvipотенциальны, то есть равнозначны, нет элементов доминирования и борьбы. Однако какие-то рыбы могут служить лидерами, актерами, примерами для подражания. Например, от сбившейся в кучу в углу бассейна стаи молоди карпа в результате испуга время от времени отрываются на 10-30 см отдельные «разведчики», которые обычно быстро возвращаются обратно в общую стаю. Но вслед за ними этот маневр повторяют другие особи.

На массиве стаи образуется как бы выступ выходящих и возвращающихся особей, выступ удлиняется, и вся стая может, как бы перетечь в другое место. Сформировавшаяся стая может быть устойчива весьма долго, во всяком случае, много месяцев. Удавалось проследить стаю карпов, ушедших из сетчатого садка в заливе Балтийского моря, в течение не менее полугода.

Стайное поведение карпов во время питания непривычным кормом тоже очень показательно. Если рыбам, привыкшим питаться сухим гранулированным кормом серого цвета, дать мелко нарезанный сыр, то они, привлеченные запахом, быстро соберутся и остановятся в 10-30 см, но будут остерегаться брать из-за непривычного белого цвета.

Время от времени отдельные «разведчики» будут делать быстрые броски в сторону корма и возвращаться обратно. Некоторые броски будут сопровождаться взятием и выплевыванием корма. Стая постепенно как бы накапливает коллективный опыт, и через некоторое время начинается общая кормежка.

Довольно очевидно, что чужой опыт в какой-то мере усваивается рыбами.

Например, простая демонстрация хищника — щуки, чайки — мало эффективна для выработки оборонительного поведения, наблюдения за нападениями усваиваются стайей.

Если некоторые рыбы могут жить как в стае, так и в одиночку — например, карпы, караси, лещи, некоторые рифовые рыбы, — то ряд видов существует только в виде стай.

Настоящие стайные рыбы чувствуют себя вне стаи дискомфортно: ведут себя беспокойно или, наоборот, впадают в полную апатию, перестают питаться, демонстрируют стрессовое состояние — в частности, увеличивают частоту дыхательных движений и потребление кислорода.

По данным Нисивата [1979], насыщение и прекращение питания у макрели при численности до 5 рыб наступает после потребления корма в количестве 2-3 % от массы тела, а если рыб более 10, насыщение наступает при потреблении корма в количестве 9 % от массы.

Стайное поведение рыб может нарушаться при ухудшении состояния здоровья, условий существования (загрязнение среды, понижение содержания кислорода и т. д.). Такие изменения поведения используют для мониторинга качества воды.

Среди придонных и рифовых рыб наблюдаются стаи, состоящие из двух и более видов. Обычно это «бродяги», которым не досталось подходящих домашних участков. Их объединение может доставлять одностороннюю или взаимную выгоду партнерам по стае.

Так, растительоядные «бродячие» рыбы-хирурги образуют общие стаи с некрупными хищными эупомоцентрусами. Такая стая меньше подвергается агрессии территориальных особей этих же видов. Хирурги получают возможность щипать траву, а эупомоцентрусы хватают живность, которую спугивают хирурги.

Смешанные стаи рифовых рыб наблюдали японские ихтиологи-аквалангисты К. Гусияма и К. Мураками [1979]. Они обнаруживали стаи, состоящие из двух и более видов, причем эти виды встречались в определенных сочетаниях, а размеры обычно бывали сходными.

Стаи, состоящие из рыб одного вида, также, как правило, бывают одноразмерными. Особенно это относится к быстро перемещающимся стаям, где рыбы сортируются по размерам из-за различий в доступных скоростях плавания.

Оседлые стаи рыб могут состоять из рыб разных размеров. При этом лидерами в стаях не всегда являются наиболее крупные особи. Что же касается агонистических отношений, которые обычно характерны для оседлых скоплений рыб, то в них доминируют, как правило, более крупные особи.

Структура стаи указывает на ее функцию [Радаков, 1972]:

1. *ходовая стая* — рыбы поляризованы, все плывут в одну сторону;
2. *стая с круговым обзором в состоянии покоя* — рыбы малоподвижны, ориентированы беспорядочно, что и обеспечивает круговой сторожевой

- обзор;
3. *оборонительная стая* — сильно уплотненная, поляризованная, расположение рыб зависит от положения и движения нападающего хищника;
 4. *питающаяся стая планктофагов* — ориентация типа круговой обороны, но движения быстры и неравномерны, с нацеливаниями и бросками;
 5. *питающаяся стая хищников* — рыбы нередко ориентированы головами в сторону окруженных жертв или образуют вокруг них «карусель».

Гормональные влияния на поведение рыб

Поведение является результатом нервной деятельности, но находится под мощным и даже руководящим влиянием гормональной системы. Проявление тех или иных инстинктивных форм поведения зависит от того, какие гормоны повлияли на организм в данное время.

Рассмотрим влияние гормональной системы на смену форм поведения у проходных рыб со сложным нерестовым поведением и заботой о потомстве. К таким рыбам относится, например, колюшка, относительно которой и составил В. Хоар [1969] предлагаемую схему, но она же может быть применена к лососевым рыбам (Рис. 7).

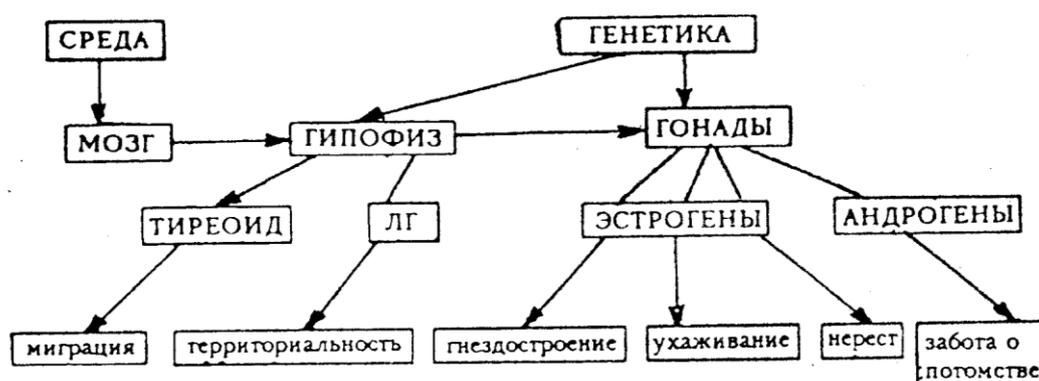


Рис. 7 Схема управления поведением колюшки через гормональную систему

Всякие поведенческие акты являются реакцией на факторы внешней среды, и в то же время набор поведенческих актов, свойственных данному виду, некоторым образом записан в генетическом коде.

Если рыбе не свойственно агонистическое поведение, то оно не может быть вызвано никакими внешними или гормональными стимулами. Не мигрирующая в норме рыба не может быть склонена к миграции, и так далее.

Внешние воздействия через органы чувств воздействуют на соответствующие отделы центральной нервной системы, работа которой заключается не только в формировании мгновенных поведенческих ответов, но

и в стимулировании соответствующих желез внутренней секреции.

По мере роста рыбы созревают ее гормональные системы, изменяется, ее поведение. В некоторый момент предсексуального, ювенильного периода развития в гипофизе молоди проходных рыб созревают клетки, выделяющие **пролактин** — гормон, влияющий на переориентацию осморегуляторных систем рыбы. Предпочтение пресной воды сменяется предпочтением воды с большим содержанием соли, что и является одной из предпосылок к скату в море.

Одновременно с пролактином начинает секретироваться **тиреотропин** — гормон, стимулирующий развитие секреторной ткани щитовидной железы, которая выделяет **тироксин**. При воздействии тироксина происходят серьезные изменения в организме и в поведении, они выражаются в повышении двигательной активности.

У проходных рыб под действием тироксина возникает миграция в море, а у туводных рыб может происходить широкое расселение молоди с нерестовых участков. По достижении размеров и возраста, когда близится половое созревание, в гипофизе синтезируется ряд **гонадотропинов**, стимулирующих созревание генеративной ткани и половых клеток.

Один из гормонов **лютеинизирующий** — при введении его в организм территориальных рыб у них возникает территориальное поведение. Оно может быть вызвано у молоди и взрослых особей лососей, у созревающих колюшек, у взрослых цихлид и др.

Действие лютеинизирующего гормона на близкие к созреванию гонады вызывает развитие в них интерстициальной ткани, синтезирующей половые гормоны андрогены и эстрогены, которые вызывают специфические внешние изменения (брачный наряд) и характерное преднерестовое поведение — сначала гнездостроение у самцов колюшек и самок лососей, а затем ухаживание, характерное для самцов всех видов рыб.

Агрессивность свойственна не только самцам. Она непременный элемент территориального поведения. Поэтому агрессивность у рыб можно вызвать инъекциями лютеотропина.

Под действием же андрогенов происходит собственно нерест — откладка икры и выделение молок, сопровождаемые характерным для вида ритуалом, а также забота о потомстве, которая может иметь более или менее сложный характер — от охраны гнезда, обмахивания плавниками развивающейся икры до трогательной заботы и ухода за личинками и мальками.

Кроме вышеназванных гормонов на поведение рыб оказывают влияние и другие гормоны с выраженным физиологическим действием. Прежде всего, это нейропептиды, вырабатываемые в различных тканях. Они оказывают кроме физиологического еще и побочное действие, которое нас в данном случае больше интересует.

Такие нейропептиды гипофиза, которые стимулируют деятельность подчиненных желез внутренней секреции, — тиреолиберин (глицил-гистидил-

пролин), аденокортикотропин, вызывающий стимуляцию желез, секретирующих стресс-гормоны, люлиберин, вызывающий выделение гонадотропинов, — имеют побочным действием повышение агрессивности.

Другие нейрогормоны понижают агрессивность. Наиболее понятно действие холе-цистокинина — нейропептида, вырабатываемого пищеварительной системой. Он способствует пищеварению, вызывает состояние покоя и умиротворенности.

Эти исследования проведены на млекопитающих, но нет сомнений, что таково же действие этих веществ и на рыб.

Учет особенностей поведения рыб в рыбоводстве и некоторых других областях деятельности

Распределение рыб в рыбоводных водоемах и емкостях

При экстенсивном ведении хозяйства, очень низких плотностях рыб вопросов, связанных с распределением рыб, не возникает. Если продукция пруда составляет 2-3 ц/га, то средняя плотность рыб 0,2-0,3 кг/м² в конце сезона и в несколько десятков раз меньше в начале сезона — это очень маленькие плотности, особенно если учесть, что рыбы расположены в выростных и нагульных водоемах неравномерно, возникают вопросы в связи с тем, где находятся рыбы, как велики их перемещения. Об этом вообще почти ничего не известно.

При более интенсивном ведении хозяйства с продукцией 10-20 ц/га и более, когда основная часть продукции определяется кормлением, вопросы, связанные с поведением, возникают в связи с кормлением, распространением заболеваний и сортировкой при обловах.

Исследование структуры локальных уловов в достаточно больших прудах показало, что в них образуются группировки рыб с достаточно стабильной локализацией. При донном спуске воды и вместе с ней рыбы отдельные группировки скатываются в рыбоуловитель вместе, что позволяет в значительной мере отсортировать толстолобиков от карпов, а карпов разделить по размерам, упитанности и болезням, в частности, отделить рыб с воспалением плавательного пузыря [Огурцов, 1984].

Проблемы при облове спускных прудов связаны с тем, что довольно значительная часть рыбы может не уходить при спуске воды, а, стремясь против тока воды, оставаться в канавах, где ее собирать довольно трудно.

Используется ряд приемов для облегчения облова. Рыбу выдерживают в припущенном маловодном пруду в условиях недостатка кислорода и продолжают спуск «приморенной» рыбы, которая менее сопротивляется сносу.

При возможности устраивают «струю» от рыбоспускного устройства, на

которую рыба идет в результате реореакции. Известны попытки выпугивания рыбы к спускному сооружению с применением репеллентов, в частности, компонентов эвкалиптового масла. Изобретен, но не получил применения электрогон.

Нормы посадки в рыбоводные бассейны пока разрабатываются эмпирически — выбираются те плотности, при которых получаются наилучшие рыбохозяйственные показатели. При рассмотрении этих норм обращает на себя внимание наличие «паразитных» объемов, не занятых рыбой. Такие «пустоты» имеются и в зимовальных бассейнах, и в зимовальных прудах.

Представляется, что здесь имеются определенные неиспользованные резервы. Нередко при удлиненной форме бассейна рыба держится у притока в виде стаи, а большая часть бассейна оказывается без рыбы.

Кормление рыб

Очень важно, чтобы корм, данный рыбам, был весь съеден и не находился в воде долго, так как в этом случае он теряет питательные качества и распадается.

При ручном кормлении форели контроль поедаемости пищи легко вести по поведению рыбы — форель при питании поднимается к поверхности и активно хватает корм. При насыщении форель уходит в глубину.

В аквариуме, неглубоком бассейне и в мелком пруду с чистой водой можно контролировать питание карпа. При большой плотности посадки в садках и бассейнах карп, так же как и форель, активно всей массой поднимается к поверхности и при насыщении уходит в глубину.

В карповых прудах вода бывает обычно мутной, а рыбы по большей части берут корм со дна. Это связано с тем, что при достаточном просторе у карпов сохраняется частично пропадающая в бассейнах и садках оборонительная реакция, поэтому они более скрытны.

В прудах по той же причине кормят рыбу в основном по расчетной норме. Соответствие дачи корма и аппетита рыб достигается применением самокормушек, например типа «Рефлекс», которые позволяют рыбе брать столько корма, сколько хочется.

Специальных приемов обучения пользованию кормушками не требуется. Рыбы самостоятельно обучаются надавливать на рычаг в течение 1-5 суток.

Рыбы хорошо запоминают месторасположение кормушки, кормового столика, вообще места, где происходит кормление, время обычного кормления, звуки, сопровождающие кормление. Магнитофонная запись подводных звуков, издаваемых прудовыми карпами при кормлении, стимулирует пищепоисковое поведение.

Пищевое поведение рыб нарушается в результате испуга — например, длительного облова пруда или бассейна. Рыбы в течение нескольких дней могут быть более пугливы и недоверчивы, меньше есть.

Непугающие повреждающие факторы меньше влияют на пищевую активность. Приморенные до «обморока» гипоксии карпы начинают питаться через несколько минут после того, как придут в себя.

Сортировка

Поведенческие реакции рыб могут быть использованы для сортировки рыб по размеру. Сортировка бывает полезна, а то и необходима при выращивании форели в индустриальных хозяйствах. Некоторая часть форелей настолько обгоняет других в росте, что начинает хищничать.

Для сортировки используются ящики с перегородкой из гладких стержней или трубок, ширина между которыми регулируется: мелкая рыба уходит в другой отсек, а крупная остается.

Сортировка может быть ускорена, если сильно осветить один отсек и затемнить другой. В этом случае делу помогает стремление рыбы к убежищу, или так называемый отрицательный фототаксис.

Рыбозащита и рыбопропускные сооружения

Значительное место в рыбохозяйственных исследованиях и строительстве занимают рыбозащитные и рыбопропускные сооружения.

Рыбозащита необходима в водозаборных сооружениях (полив, водопровод, водозаборы для нужд предприятий).

Используются устройства и сооружения на базе гидродинамических явлений с использованием оптомоторной реакции и на основе отпугивания. Отпугивать пытаются в основном звуками низкой частоты.

При использовании оптомоторной реакции рыб место, где начинается интенсивное движение воды к водоразбору, снабжается отчетливыми ориентирами — например, полосатыми стенками, источниками света. Это облегчает рыбе выход из зоны водоразбора.

При использовании гидродинамических явлений движение воды к водоразбору делают криволинейным, что заставляет предметы и рыбу отжиматься к внешнему краю потока.

Большие средства вкладываются в рыбопропускные сооружения при плотинах. Пути следования рыб к плотинам и места концентрации перед плотинами имеют особенности, которые необходимо учитывать при проектировании строительства рыбопропускных сооружений.

Отсекание мальков в потоке, ведущем к водозабору, довольно эффективно осуществляется путем расположения наискось к течению линии вертикальных пластин. Хотя расстояние между пластинами вполне проходимо для рыб, они отпугиваются как на свету, так и в темноте вихревой зоной, образуемой перед пластинами.

Отжимание рыб от дна к поверхности достигается «пузырьковой завесой». «Факел» воздушных пузырьков из перфорированной трубы на дне реки наклоняется течением, и рыба поднимается по его склону к направляющему или улавливающему сооружению.

Реореакция, то есть стремление рыб плыть навстречу потоку используется для привлечения к устью ступенчатого рыбохода, лифта или канала в обход плотины. Рядом с устьем канала выводится струя контрастно быстрого потока. Она привлекает рыб к устью рыбохода и существенно увеличивает его эффективность.

Рекомендуемая литература по теме:

- 1) Яржомбек А.А. Основы этологии рыб: Учебное пособие. –М.: МГТА, 2003. -86с.
- 1) Яржомбек А. А. Скорости и энергетика плавания рыб в экспериментальных условиях, в естественной среде и в зоне орудий лова. -М.: ВНИРО, 1974. - 52с.
- 2) Яржомбек А. А. Скорость рыб в неподвижной стае //Рыбное хозяйство. Вып.8. М.: ВНИРО, 1971. -С.28-30.
- 3) Биология и океанография Северного морского пути: Баренцево и Карское моря: Коллективная монография. –М.: Наука, 2007. -323с.
- 4) Шибаев С.В. Промысловая ихтиология: Учебное пособие для вузов. -М.: Проспект Науки, 2007. -400с.
- 5) Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И. Ихтиология. -М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. -422с.
- 6) Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. –М.: Пищевая промышленность, 1974. -289с.
- 7) Жуйков А. Ю. Особенности условно-рефлекторной деятельности молоди атлантического лосося в связи с проблемой воспроизводства. -М.: ВНИРО, 1986. - 54 с.
- 8) Заферман М.Л. Подводные исследования биологических ресурсов океана. -М.: Природа, 1983. -С.63-65.
- 9) Короткое В. К. Изучение поведения рыб с целью совершенствования орудий и тактики лова // Труды Всесоюзного совещания по воспроизводству рыб. -М.: ВНИРО, 1991. -С.151-152.
- 10) Малюкина Г. А. Хеморецепция и стайное поведение рыб. // Сб. Вопросы биологии. - М.: Наука, 1967. -С.215-220.
- 11) Огурцов Г. И. Структура популяций рыб в прудовых биогеоценозах. -М.: Агропромиздат, 1984. -120с.
- 12) Радаков Д. В. Стадность рыб как экологическое явление. - М.: Наука, 1972. -98с.
- 13) Шубина Т.Н. Пути и скорости движения северяги во время и после

нерестовой миграции //Сб. Вопросы ихтиологии. Вып.2. М.: Наука, 1971. - С.48-52.

14) Хайнд Р. Поведение животных. -М.: Мир, 1975. -123с.

15) Честной В. Н. Об оптимальных скоростях траления //Рыбное хозяйство. Вып.9. -М.: ВНИРО, 1961. -С.71-78.

Вопросы для самоконтроля:

1. Как мальки и эмбрионы реагируют на раздражители?
2. Чем объясняется поведение мелких стайных рыб при нападении хищника?
3. Что такое таксис?
4. Что может служить убежищем для рыб?
5. Какие формы поведения рыб вам известны?
6. В чем заключается пассивно-оборонительная реакция?
7. Что такое таксисы?
8. Что такое термопреферендум? Его определение и значение.
9. Как феромоны влияют на поведение рыб?
10. Что понимается под территориальным поведением рыб?
11. В чем особенности пищевого поведения хищников?
12. С какими причинами связано агрессивное поведение рыб? Чем оно выражено?
13. Как осуществляется нерест у разных видов рыб?
14. Как разные виды рыб заботятся о потомстве?
15. Как ведут себя рыбы во время миграции?
16. Какие виды рефлексов имеются у рыб?
17. Какими орудиями пользуются для лова рыбы? По какому принципу действуют эти орудия?
18. По каким причинам рыбы собираются в группы?
19. Как гормоны влияют на поведение рыб?
20. Как используются данные о поведении рыб при донном спуске воды и кормлении рыбы?
21. Что понимается под рыбозащитой?

ЛАБОРАТОРНЫЕ (ПРАКТИЧЕСКИЕ) ЗАНЯТИЯ

Выполняется самостоятельная теоретическая подготовка к выполнению следующих лабораторно-практических работ с преподавателем в аудиториях кафедры:

п/п	Наименование лабораторных работ
1.	Пассивно-оборонительное поведение
2.	Предпочтения и избегания
3.	Поведение связанное с питанием и дыханием
4.	Инстинктивные и приобретенные формы поведения

Обучаемый должен знать основные понятия и определения изучаемой дисциплины.

ТЕКУЩИЙ КОНТРОЛЬ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ЗНАНИЙ ПО МОДУЛЮ

Выберите в качестве ответа на поставленный вопрос один из предлагаемых вариантов.

1) Как эмбрион реагирует на раздражение?	
a) Уплывет	
b) Вращает плавниками	
c) Сокращается мускулатура туловища и хвоста	
d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
2) Какой частью тела вперед выходят сильные и активные эмбрионы?	
a) Головой	
b) Боком	
c) Хвостом	
d) Им не приходится вылезать, оболочка тает вокруг них	
e) Нет верного ответа	
3) Как называется самая простая двигательная реакция?	
a) Активная работа	
b) Пассивная работа	
c) Таксис	

d) Кинез	
e) Нет верного ответа	
4) Сколько мотивов поведения являются основными стволами развития форм поведения?	
a) 1	
b) 2	
c) 3	
d) 4	
e) 5	
5) Какова средняя скорость (длин тела в секунду) рыбы при мобилизационно панической реакции?	
a) До 80	
b) До 40	
c) 25-35	
d) 10-20	
e) 5	
6) Какой маневр осуществляет стая рыб при энергичном нападении хищника?	
a) U-образный	
b) V-образный	
c) S-образный	
d) Ф-образный	
e) Нет верного ответа	
7) По достижению какой длины у мальков семги появляется территориальное поведение?	
a) 2,5 см	
b) 4,5 см	
c) 6,5 см	
d) 8,5 см	
e) 10,5 см	
8) Каким способом питается толстолобик?	
a) Щипанием растительности	
b) Фильтрацией	
c) Охотой	
d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
9) Каким способом питается кефаль?	
a) Щипанием растительности	

b) Фильтрацией	
c) Охотой	
d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
10) Каким способом питается судак?	
a) Щипанием растительности	
b) Фильтрацией	
c) Охотой	
d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
11) Что играет огромную роль в охоте хищников?	
a) Осязание	
b) Обоняние	
c) Слух	
d) Зрение	
e) Шестое чувство	
12) Из скольких фаз состоит брачное поведение самца колюшки?	
a) 1	
b) 2	
c) 3	
d) 4	
e) 5	
13) Какие рыбы строят воздушные шапки для инкубации икры?	
a) Лососи	
b) Колюшки	
c) Лабиринтовые рыбы	
d) Скалярии	
e) Гуппии	
14) Самки каких рыб сами роют себе гнездовую ямку?	
a) Лососи	
b) Колюшки	
c) Лабиринтовые рыбы	
d) Скалярии	
e) Гуппии	
15) Какие рыбы являются живородящими?	
a) Лососи	
b) Колюшки	

c) Лабиринтовые рыбы	
d) Скалярии	
e) Гуппии	
16) Какая рыба скатывается из реки в море до полного растворения желточного мешка?	
a) Кета	
b) Семга	
c) Нерка	
d) Сима	
e) Горбуша	
17) Какая рыба скатывается из реки в море, достигнув длины 3-4 см?	
a) Кета	
b) Семга	
c) Нерка	
d) Сима	
e) Горбуша	
18) Мальки какой рыбы перед скатом собираются в стайки?	
a) Кета	
b) Семга	
c) Нерка	
d) Сима	
e) Горбуша	
19) На какую глубину днем может уйти лосось в Тихом океане и Охотском море?	
a) До 25 м	
b) До 50 м	
c) До 75 м	
d) До 100 м	
e) До 125 м	
20) С какой скоростью (относительно воды) происходят миграции?	
a) 40 длин тела в сек.	
b) 15-20 длин тела в сек.	
c) 5 длин тела в сек.	
d) 3 длины тела в сек.	
e) Приблизительно 1 длина тела в сек.	
21) Каким образом Г. Галактионов прослеживал пути миграций угрей в Куршском заливе Балтики?	

a) Метил рыб обрезанием плавников	
b) Прикреплял метки	
c) Ставил сети выше и ниже по течению	
d) Прикреплял к рыбам поплавки на длинных лесках	
e) Помещал метки в тело рыбы	
22) Чему способствовала миниатюризация в изучении миграции рыб?	
a) Изучению мелких рыб	
b) Изучению крупных рыб	
c) Изучению не только крупных, но и мелких рыб	
d) Ничему не способствовало	
e) Ухудшению выловов	
23) На сколько групп Жуйков разделил рыб при исследовании выработки оборонительных рефлексов у молоди семги?	
a) 1	
b) 2	
c) 3	
d) 4	
e) 5	
24) Рефлексы какого порядка удастся выработать у рыб?	
a) 1	
b) 2	
c) 4	
d) 6	
e) 7	
25) По какому принципу действуют кошельковые неводы?	
a) Запутывание рыбы в условиях плохой видимости	
b) Камера с постепенно сужающимся входом	
c) Обметывание и замыкание скоплений	
d) Спугивание рыб крайними элементами орудий лова, сгон в кутцовую часть	
e) Привлечение и концентрация рыб в зоне орудия лова	
26) По какому принципу действует трал?	
a) Запутывание рыбы в условиях плохой видимости	
b) Камера с постепенно сужающимся входом	
c) Обметывание и замыкание скоплений	
d) Спугивание рыб крайними элементами орудий лова, сгон в кутцовую часть	

e) Привлечение и концентрация рыб в зоне орудия лова	
27) По какому принципу действуют ставные сети?	
a) Запутывание рыбы в условиях плохой видимости	
b) Камера с постепенно сужающимся входом	
c) Обметывание и замыкание скоплений	
d) Спугивание рыб крайними элементами орудий лова, сгон в кутцовую часть	
e) Привлечение и концентрация рыб в зоне орудия лова	
28) По какому принципу действуют ловушки?	
a) Запутывание рыбы в условиях плохой видимости	
b) Камера с постепенно сужающимся входом	
c) Обметывание и замыкание скоплений	
d) Спугивание рыб крайними элементами орудий лова, сгон в кутцовую часть	
e) Привлечение и концентрация рыб в зоне орудия лова	
29) Что является необходимым условием попадания рыб в жаберные сети?	
a) Полная неподвижность рыб	
b) Большие размеры рыб	
c) Подвижность рыб	
d) Маленькие размеры рыб	
e) Нет верного ответа	
30) Какова скорость траления?	
a) ~ 1 узел	
b) ~ 2 узла	
c) ~ 3 узла	
d) ~ 4 узла	
e) ~ 5 узлов	
31) Сколько % рыб, находящихся в зоне траления, оказывается поймано?	
a) 1-9	
b) 9-45	
c) 50-60	
d) 65-79	
e) 80-100	
32) Рыба каких размеров доминирует в уловах трала?	
a) Мелкая рыба	
b) Крупная рыба	
c) Рыба средних размеров	

d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
33) Как плотность стаи зависит от размеров рыбы?	
a) Чем меньше рыба, тем меньше плотность	
b) Чем больше рыба, тем больше плотность	
c) Чем меньше рыба, тем больше плотность	
d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
34) Какая часть стаи должна участвовать в маневре, чтобы ее примеру последовали остальные?	
a) 1/2	
b) 1/4	
c) 1/6	
d) 1/8	
e) 1/10	
35) Как меняется количество поедаемой стайной рыбой еды, если ее (рыбу) отделить от стаи?	
a) Количество поедаемой пищи увеличивается	
b) Количество поедаемой пищи не меняется	
c) Количество поедаемой пищи уменьшается	
d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
36) Как выглядит оборонительная стая?	
a) рыбы нередко ориентированы головами в сторону окруженных жертв или образуют вокруг них «карусель».	
b) рыбы малоподвижны, ориентированы беспорядочно, что и обеспечивает круговой сторожевой обзор;	
c) рыбы поляризованы, все плывут в одну сторону;	
d) сильно уплотненная, поляризованная, расположение рыб зависит от положения и движения нападающего хищника;	
e) ориентация типа круговой обороны, но движения быстры и неравномерны, с нацеливаниями и бросками;	
37) Как выглядит ходовая стая?	
a) рыбы нередко ориентированы головами в сторону окруженных жертв или образуют вокруг них «карусель».	
b) рыбы малоподвижны, ориентированы беспорядочно,	

что и обеспечивает круговой сторожевой обзор;	
с) рыбы поляризованы, все плывут в одну сторону;	
д) сильно уплотненная, поляризованная, расположение рыб зависит от положения и движения нападающего хищника;	
е) ориентация типа круговой обороны, но движения быстры и неравномерны, с нацеливаниями и бросками;	
38) Как выглядит стая планктонофагов?	
а) рыбы нередко ориентированы головами в сторону окруженных жертв или образуют вокруг них «карусель».	
б) рыбы малоподвижны, ориентированы беспорядочно, что и обеспечивает круговой сторожевой обзор;	
с) рыбы поляризованы, все плывут в одну сторону;	
д) сильно уплотненная, поляризованная, расположение рыб зависит от положения и движения нападающего хищника;	
е) ориентация типа круговой обороны, но движения быстры и неравномерны, с нацеливаниями и бросками;	
39) Какой гормон влияет на переориентацию осморегуляторных систем рыбы?	
а) Пролактин	
б) Тиреотропин	
с) Тироксин	
д) Атропин	
е) Нет верного ответа	
40) Какой гормон стимулирует развитие секретной ткани щитовидной железы?	
а) Пролактин	
б) Тиреотропин	
с) Тироксин	
д) Атропин	
е) Нет верного ответа	
41) Введением какого гормона можно вызвать агрессивность у рыб?	
а) Атропин	
б) Тироксин	
с) Лютеотропин	
д) Адренокортикотропин	
е) Нейропептид	

42) Как при насыщении ведет себя форель?	
a) Поднимается к поверхности	
b) Начинает выпрыгивать из воды	
c) Уходит в глубину	
d) Ее поведение не меняется	
e) Нет верного ответа	
43) Как быстро рыба обучается пользованию самокормушками?	
a) Рыба не может сама научиться пользоваться самокормушкой	
b) 1-5 суток	
c) 1 неделя	
d) 2 недели	
e) 1 месяц	
44) Что может нарушить пищевое поведение рыб?	
a) Брачный период	
b) Скука	
c) Испуг	
d) Ничего не может нарушить пищевое поведение рыб	
e) Нет верного ответа	
45) Как происходит отсекание мальков от водозаборов?	
a) Место, где начинается интенсивное движение воды к водоразбору, снабжается отчетливыми ориентирами	
b) Путем расположения наискось к течению линии вертикальных пластин	
c) Движение воды к водоразбору делают криволинейным	
d) Верны только а и с	
e) Нет верного ответа	

Яржомбек А.А.
Основы этологии рыб
Учебно-методическое пособие
Модуль 1

Подписано к печати:
Тираж:
Заказ №:

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 1

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Анадромные миграции- подъем производителей из морей в реки для нереста
- 2 Брачные «танцы» рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 2

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 В каких случаях наблюдается агрессивное поведение рыб
- 2 В чем выражается агрессивное поведение рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 3

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 В чем выражается температурный преферendum в поведении рыб
- 2 В чем заключается нерестовое поведение морских сельдей

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 4

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

-
- 1 Забота об икре, личинках и мальках у рыб
 - 2 Иерархические отношения в группах рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 5

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

-
- 1 Инстинкты рыб
 - 2 Как групповое обитание рыб помогает индивидуумам в поиске корма

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 6

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

-
- 1 Как железы внутренней секреции влияют на поведение рыб
 - 2 Как формируется условный рефлекс рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агенство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 7

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Какие вещества привлекают (аттрактанты) и какие отпугивают рыб (репелленты)
- 2 Каннибализм у рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агенство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 8

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Катабромные миграции – скат молоди по рекам в моря
- 2 Кинезы в жизни рыб (эмбрионов и взрослых)

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агенство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 9

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Классификация рыб по способам добывания пищи
- 2 Кто такие «резиденты» и «бродяги» среди рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 10

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Кто такие хищники-засадчики
- 2 Миграции личинок, мальков и производителей угрей

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 11

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Мобилизационно-паническое поведение рыб при испуге
- 2 На чем основан лов рыб на свет

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 12

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 На чем основан лов рыб ужением и блеснением
- 2 На чем основан промысел рыб жаберными сетями

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 13

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 На чем основан промысел рыб кошельковыми неводами
- 2 На чем основан промысел рыб ловушками

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 14

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 На чем основан промысел рыб ставными неводами
- 2 На чем основан промысел рыб тралами

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 15

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 На чем основан промысел рыб электроловными устройствами
- 2 На чем основана самокормление рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 16

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Нерестовое поведение карповых рыб
- 2 Нерестовое поведение лососевых рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.

Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 17

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Нерестовое поведение трехиглой колюшки
- 2 Нерестовое поведение цихлид

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.

Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ ТЕХНОЛОГИЧЕСКАЯ АКАДЕМИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 18

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Пассивные и активные миграции рыб
- 2 Поведение рыб при внутреннем оплодотворении

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.

Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 19

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Повеление типа «актер-зритель» у рыб
- 2 Положительные и отрицательные таксисы в поведении рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 20

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Почему принято сортировать рыбу по размеру в рыбном хозяйстве
- 2 Примеры вертикальных миграций рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 21

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Приобретенные формы поведения рыб
- 2 Проблема защиты рыб от попадания в водозаборы

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 22

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Проблемы связанные с поведением рыб в прудовом хозяйстве
- 2 Расстояние между рыбами в стаях

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 23

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Роль зрения , обоняния и слуха в добывании пищи у рыб
- 2 Способы защиты рыб от попадания в водозабор

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 24

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Строительство «гнезд» у нерестующих рыб
- 2 Таксисы в жизни рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агенство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 25

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

-
- 1 Типы организации стай рыб по Радакову
 - 2 Убежища в жизни рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агенство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 26

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

-
- 1 Формы пассивно-оборонительного поведения рыб
 - 2 Чем отличается стая от случайного скопления рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агенство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 27

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

-
- 1 Что происходит со стаей рыб ночью
 - 2 Что такое «конечный» температурный преферендум

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 28

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Что такое «хoming» рыб
- 2 Что такое оптомоторная реакция в поведении рыб

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 29

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Что такое реореакция в жизни рыб
- 2 Что такое солевой преферендум

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

Федеральное агентство по образованию
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЙ БИЛЕТ № 30

по дисциплине Основы этологии рыб
для студентов 2,4,6 курса, специальность 110901 факультета ТМ

- 1 Что такое территориальное поведение рыб
- 2 Элементы поведения эмбриона рыбы в оболочке икринки

Билет рассмотрен и утвержден на заседании кафедры " 15 " января 2007 г.
Заведующий кафедрой _____

МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ КОНТРОЛЬНОЙ РАБОТЫ

В контрольных работах ответы должны сопровождаться схемами и рисунками. Переводить рисунки и схемы их учебников через копировальную бумагу недопустимо.

В тетради в клетку следует писать через строку. Страницы работы должны быть с полями и пронумерованы, вопросы четко выделены, подчеркнуты. Необходимо указать номер варианта, номера контрольных вопросов, а в скобках их порядковые номера. В конце работы приводится использованная литература, ставится дата и подпись.

Контрольная работа должна содержать ответы на 5 вопросов. Вопросы своего варианта студент выбирает из прилагаемой таблицы по своему шифру.

Две последние цифры шифра составляют номер варианта. Если шифр однозначный, то впереди ставится "0".

Вопросы к контрольной работе:

1. Элементы поведения эмбриона рыбы в оболочке икринки.
2. Кинезы в жизни рыб (эмбрионов и взрослых).
3. Мобилизационно-паническое поведение рыб при испуге.
4. Таксисы в жизни рыб.
5. Положительные и отрицательные таксисы в поведении рыб.
6. Убежища в жизни рыб.
7. Формы пассивно-оборонительного поведения рыб.
8. В чем выражается температурный преферендум в поведении рыб?
9. Что такое «конечный» температурный преферендум?
10. Что такое солевой преферендум?
11. Какие вещества привлекают (аттрактанты) и какие отпугивают рыб (репелленты)?
12. Что такое оптомоторная реакция в поведении рыб?
13. Что такое реоревкция в жизни рыб?
14. Что такое территориальное поведение рыб?
15. Кто такие «резиденты» и «бродяги» среди рыб?
16. Классификация рыб по способам добывания пищи.
17. Кто такие хищники-засадчики?
18. Роль зрения, обоняния и слуха в добывании пищи у рыб.
19. Каннибализм у рыб.
20. Как групповое обитание рыб помогает индивидуумам в поиске корма?
21. В чем выражается агрессивное поведение рыб?
22. В каких случаях наблюдается агрессивное поведение рыб?
23. Иерархические отношения в группах рыб.
24. В чем заключается нерестовое поведение морских сельдей?
25. Нерестовое поведение карповых рыб.
26. Нерестовое поведение лососевых рыб.
27. Нерестовое поведение трехиглой колюшки.
28. Нерестовое поведение цихлид.

29. Строительство "гнезд" у нерестующих рыб.
30. Брачные "танцы" рыб.
31. Поведение рыб при внутреннем оплодотворении.
32. Забота об икре, личинках и мальках у рыб.
33. Пассивные и активные миграции рыб.
34. Катабромные миграции – скат молоди по рекам в моря.
35. Анадромные миграции- подъем производителей из морей в реки для нереста.
36. Миграции личинок, мальков и производителей угрей.
37. Что такое «хоминг» рыб?
38. Примеры вертикальных миграций рыб.
39. Инстинкты рыб.
40. Приобретенные формы поведения рыб.
41. Как формируется условный рефлекс рыб?
42. На чем основан промысел рыб ставными неводами?
43. На чем основан промысел рыб ловушками?
44. На чем основан промысел рыб жаберными сетями?
45. На чем основан промысел рыб кошельковыми неводами?
46. На чем основан промысел рыб тралами?
47. На чем основан промысел рыб электроловными устройствами?
48. На чем основан лов рыб на свет?
49. На чем основан лов рыб ужением и блеснением?
50. Чем отличается стая от случайного скопления рыб?
51. Что происходит со стаяй рыб ночью?
52. Расстояние между рыбами в стаях.
53. Повеление типа "актер-зритель" у рыб.
54. Типы организации стай рыб по Радакову.
55. Как железы внутренней секреции влияют на поведение рыб?
56. Проблемы, связанные с поведением рыб в прудовом хозяйстве.
57. Почему принято сортировать рыбу по размеру в рыбном хозяйстве?
58. На чем основано самокормление рыб?
59. Проблема защиты рыб от попадания в водозаборы.
60. Способы защиты рыб от попадания в водозабор.

Варианты контрольных работ:

Последняя цифра шифра	Предпоследняя цифра шифра									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	9, 17, 24, 43, 59	4, 23, 25, 34, 53	11, 22, 26, 36, 54	7, 17, 27, 35, 55	13, 20, 28, 34, 56	1, 14, 29, 34, 52	15, 21, 30, 44, 56	8, 23, 31, 42, 55	17, 19, 32, 40, 50	6, 18, 25, 41, 60
1	10, 19, 32, 42, 52	11, 20, 26, 35, 46	3, 21, 27, 37, 46	16, 22, 28, 34, 50	17, 23, 26, 35, 51	7, 22, 24, 35, 53	10, 21, 31, 43, 53	5, 20, 26, 46, 52	10, 17, 29, 45, 54	7, 18, 30, 43, 60
2	14, 19, 31, 41, 56	3, 30, 32, 37, 52	16, 22, 32, 34, 57	4, 21, 29, 36, 57	9, 18, 28, 38, 54	5, 19, 27, 36, 52	11, 20, 26, 42, 50	7, 21, 25, 41, 53	16, 22, 41, 53, 25	5, 23, 29, 42, 54
3	17, 23, 25, 40, 57	16, 22, 24, 38, 46	3, 21, 31, 35, 52	4, 20, 32, 39, 53	5, 19, 30, 36, 52	17, 21, 26, 37, 59	7, 18, 27, 41, 53	16, 33, 28, 40, 54	2, 20, 29, 42, 66	14, 19, 24, 41, 56
4	1, 18, 24, 39, 51	4, 17, 25, 39, 54	3, 22, 27, 38, 52	2, 21, 26, 40, 50	1, 22, 29, 39, 55	17, 23, 28, 38, 45	7, 22, 31, 40, 51	15, 21, 30, 39, 52	11, 23, 32, 41, 54	10, 19, 26, 40, 53
5	8, 21, 26, 38, 46	17, 19, 27, 40, 56	6, 23, 28, 39, 54	15, 21, 24, 41, 48	4, 18, 25, 40, 53	13, 20, 24, 39, 52	2, 17, 32, 39, 55	11, 22, 31, 56, 38	4, 23, 30, 40, 56	5, 17, 29, 39, 58
6	1, 9, 18, 37, 49	2, 10, 22, 41, 16	3, 11, 23, 40, 51	4, 12, 18, 42, 52	5, 13, 31, 41, 46	6, 14, 32, 40, 54	7, 15, 27, 38, 56	8, 16, 23, 35, 55	2, 17, 20, 39, 51	3, 18, 22, 36, 52
7	2, 10, 20, 36, 53	3, 11, 29, 42, 54	1, 15, 30, 41, 60	4, 16, 31, 43, 56	6, 17, 32, 42, 47	5, 9, 21, 41, 48	8, 10, 22, 37, 49	7, 11, 19, 34, 59	6, 10, 18, 36, 51	5, 13, 17, 38, 52
8	4, 9, 20, 35, 46	1, 10, 30, 43, 53	3, 11, 31, 42, 52	2, 9, 15, 45, 57	8, 10, 16, 43, 53	7, 11, 18, 42, 52	6, 13, 19, 36, 53	5, 10, 22, 37, 54	4, 15, 19, 34, 55	7, 9, 18, 35, 56
9	3, 10, 17, 34, 57	4, 11, 23, 44, 60	6, 15, 22, 46, 59	7, 13, 22, 40, 50	2, 12, 16, 50, 54	1, 15, 17, 43, 52	2, 16, 32, 34, 46	8, 9, 18, 36, 50	5, 10, 17, 35, 52	6, 10, 20, 34, 53

ЛИТЕРАТУРА:

- 1) Жуйков А. Ю. Особенности условно-рефлекторной деятельности молоди атлантического лосося в связи с проблемой воспроизводства //Автореферат канд. дисс. -М., 1986. - 54 с.
- 2) Заферман М.Л. Подводные исследования биологических ресурсов океана //Природа. - 1983.- N II. - С. 63-65.
- 3) Короткое В. К. Изучение поведения рыб с целью совершенствования орудий и тактики лова //Труды Всесоюзного совещания по воспроизводству рыб. М., 1991. - С. 151-152.
- 4) Малюкина Г. А. Хеморецепция и стайное поведение рыб //Вопросы биологии.- М.: Наука, 1967. - С. 215-220.
- 5) Огурцов Г. И. Структура популяций рыб в прудовых биогеоценозах. -М.: Агропромиадат, 1984. - 120 с.
- 6) Радаков Д. В. Стадность рыб как экологическое явление. - М.: Наука, 1972. -100 с.
- 7) Шубина Т.Н. Пути и скорости движения севрюги во время нерестовой и после нерестовой миграции //Вопросы ихтиологии.-1971.- Т.21.- Вып.2. - С. 48-52. Хайнд Р. Поведение животных. -М.: Мир, 1975. - 1123 с. Честной В. Н. Об оптимальных скоростях траления //Рыбное хозяйство. - 1961.- Вып.9. - С. 71-78. Яржомбек А. А. О циркуляционном маневре рыб //Рыбное хозяйство.-1975.- N 12. - С. 38-39.
- 8) Яржомбек А. А. Природа скоростей рыб //Там же. N 9.-С. 26-27. . Яржомбек А. А. Скорости и энергетика плавания рыб в экспериментальных условиях, в естественной среде и в зоне орудий лова. -М.: ВНИРО, 1974. - 52 с.
- 9) Яржомбек А. А. Скорость рыб в неподвижной стае //Рыбное хозяйство. -1974.- № 8. - С. 28-30.

Обобщающий (итоговый) контроль

Примерные вопросы ИТОГОВОГО (обобщающего контроля) по факту освоения дисциплины:

1. Анадромные миграции- подъем производителей из морей в реки для нереста
2. Брачные «танцы» рыб
3. В каких случаях наблюдается агрессивное поведение рыб
4. В чем выражается агрессивное поведение рыб
5. В чем выражается температурный преферендум в поведении рыб
6. В чем заключается нерестовое поведение морских сельдей
7. Забота об икре, личинках и мальках у рыб
8. Иерархические отношения в группах рыб
9. Инстинкты рыб
10. Как групповое обитание рыб помогает индивидуумам в поиске корма
11. Как железы внутренней секреции влияют на поведение рыб
12. Как формируется условный рефлекс рыб
13. Какие вещества привлекают (аттрактанты) и какие отпугивают рыб (репелленты)
14. Каннибализм у рыб
15. Катабромные миграции – скат молоди по рекам в моря
16. Кинезы в жизни рыб (эмбрионов и взрослых)
17. Классификация рыб по способам добывания пищи
18. Кто такие «резиденты» и «бродяги» среди рыб
19. Кто такие хищники-засадчики
20. Миграции личинок, мальков и производителей угрей
21. Мобилизационно-паническое поведение рыб при испуге
22. На чем основан лов рыб на свет
23. На чем основан лов рыб ужением и блеснением
24. На чем основан промысел рыб жаберными сетями
25. На чем основан промысел рыб кошельковыми неводами
26. На чем основан промысел рыб ловушками
27. На чем основан промысел рыб ставными неводами
28. На чем основан промысел рыб тралами
29. На чем основан промысел рыб электроловными устройствами
30. На чем основана самокормление рыб
31. Нерестовое поведение карповых рыб
32. Нерестовое поведение лососевых рыб
33. Нерестовое поведение трехиглой колюшки

34. Нерестовое поведение цихлид
35. Пассивные и активные миграции рыб
36. Поведение рыб при внутреннем оплодотворении
37. Поведение типа «актер-зритель» у рыб
38. Положительные и отрицательные таксисы в поведении рыб
39. Почему принято сортировать рыбу по размеру в рыбном хозяйстве
40. Примеры вертикальных миграций рыб
41. Приобретенные формы поведения рыб
42. Проблема защиты рыб от попадания в водозаборы
43. Проблемы связанные с поведением рыб в прудовом хозяйстве
44. Расстояние между рыбами в стаях
45. Роль зрения, обоняния и слуха в добывании пищи у рыб
46. Способы защиты рыб от попадания в водозабор
47. Строительство «гнезд» у нерестующих рыб
48. Таксисы в жизни рыб
49. Типы организации стай рыб по Радакову
50. Убежища в жизни рыб
51. Формы пассивно-оборонительного поведения рыб
52. Чем отличается стая от случайного скопления рыб
53. Что происходит со стаей рыб ночью
54. Что такое «конечный» температурный преферендум
55. Что такое «хоминг» рыб
56. Что такое оптомоторная реакция в поведении рыб
57. Что такое реореакция в жизни рыб
58. Что такое солевой преферендум
59. Что такое территориальное поведение рыб
60. Элементы поведения эмбриона рыбы в оболочке икринки

Тестовые вопросы по курсу «Основы этологии рыб»

1) Как эмбрион реагирует на раздражение?	
a) Уплывет	
b) Вращает плавниками	
c) Сокращается мускулатура туловища и хвоста	
d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
2) Какой частью тела вперед выходят сильные и активные эмбрионы?	
a) Головой	
b) Боком	
c) Хвостом	
d) Им не приходится вылезать, оболочка тает вокруг них	
e) Нет верного ответа	
3) Как называется самая простая двигательная реакция?	
a) Активная работа	
b) Пассивная работа	
c) Таксис	
d) Кинез	
e) Нет верного ответа	
4) Сколько мотивов поведения являются основными стволами развития форм поведения?	
a) 1	
b) 2	
c) 3	
d) 4	
e) 5	
5) Какова средняя скорость (длин тела в секунду) рыбы при мобилизационно панической реакции?	
a) До 80	
b) До 40	
c) 25-35	
d) 10-20	
e) 5	
6) Какой маневр осуществляет стая рыб при энергичном нападении хищника?	
a) U-образный	
b) V-образный	
c) S-образный	
d) Ф-образный	
e) Нет верного ответа	
7) По достижению какой длины у мальков семги появляется территориальное поведение?	
a) 2,5 см	
b) 4,5 см	
c) 6,5 см	
d) 8,5 см	
e) 10,5 см	
8) Каким способом питается толстолобик?	
a) Щипанием растительности	
b) Фильтрацией	
c) Охотой	

d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
9) Каким способом питается кефаль?	
a) Щипанием растительности	
b) Фильтрацией	
c) Охотой	
d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
10) Каким способом питается судак?	
a) Щипанием растительности	
b) Фильтрацией	
c) Охотой	
d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
11) Что играет огромную роль в охоте хищников?	
a) Осязание	
b) Обоняние	
c) Слух	
d) Зрение	
e) Шестое чувство	
12) Из скольких фаз состоит брачное поведение самца колюшки?	
a) 1	
b) 2	
c) 3	
d) 4	
e) 5	
13) Какие рыбы строят воздушные шапки для инкубации икры?	
a) Лососи	
b) Колюшки	
c) Лабиринтовые рыбы	
d) Скалярии	
e) Гуппии	
14) Самки каких рыб сами роют себе гнездовую ямку?	
a) Лососи	
b) Колюшки	
c) Лабиринтовые рыбы	
d) Скалярии	
e) Гуппии	
15) Какие рыбы являются живородящими?	
a) Лососи	
b) Колюшки	
c) Лабиринтовые рыбы	
d) Скалярии	
e) Гуппии	
16) Какая рыба скатывается из реки в море до полного растворения желточного мешка?	
a) Кета	
b) Семга	
c) Нерка	
d) Сима	
e) Горбуша	

17) Какая рыба скатывается из реки в море, достигнув длины 3-4 см?	
a) Кета	
b) Семга	
c) Нерка	
d) Сима	
e) Горбуша	
18) Мальки какой рыбы перед скатом собираются в стайки?	
a) Кета	
b) Семга	
c) Нерка	
d) Сима	
e) Горбуша	
19) На какую глубину днем может уйти лосось в Тихом океане и Охотском море?	
a) До 25 м	
b) До 50 м	
c) До 75 м	
d) До 100 м	
e) До 125 м	
20) С какой скоростью (относительно воды) происходят миграции?	
a) 40 длин тела в сек.	
b) 15-20 длин тела в сек.	
c) 5 длин тела в сек.	
d) 3 длины тела в сек.	
e) Приблизительно 1 длина тела в сек.	
21) Каким образом Г. Галактионов прослеживал пути миграций угрей в Куршском заливе Балтики?	
a) Метил рыб обрезанием плавников	
b) Прикреплял метки	
c) Ставил сети выше и ниже по течению	
d) Прикреплял к рыбам поплавки на длинных лесках	
e) Помещал метки в тело рыбы	
22) Чему способствовала миниатюризация в изучении миграции рыб?	
a) Изучению мелких рыб	
b) Изучению крупных рыб	
c) Изучению не только крупных, но и мелких рыб	
d) Ничему не способствовало	
e) Ухудшению выловов	
23) На сколько групп Жуйков разделил рыб при исследовании выработки оборонительных рефлексов у молоди семги?	
a) 1	
b) 2	
c) 3	
d) 4	
e) 5	
24) Рефлексы какого порядка удается выработать у рыб?	
a) 1	
b) 2	
c) 4	
d) 6	
e) 7	

25) По какому принципу действуют кошельковые неводы?	
a) Запутывание рыбы в условиях плохой видимости	
b) Камера с постепенно сужающимся входом	
c) Обметывание и замыкание скоплений	
d) Спугивание рыб крайними элементами орудий лова, сгон в кутцовую часть	
e) Привлечение и концентрация рыб в зоне орудия лова	
26) По какому принципу действует трал?	
a) Запутывание рыбы в условиях плохой видимости	
b) Камера с постепенно сужающимся входом	
c) Обметывание и замыкание скоплений	
d) Спугивание рыб крайними элементами орудий лова, сгон в кутцовую часть	
e) Привлечение и концентрация рыб в зоне орудия лова	
27) По какому принципу действуют ставные сети?	
a) Запутывание рыбы в условиях плохой видимости	
b) Камера с постепенно сужающимся входом	
c) Обметывание и замыкание скоплений	
d) Спугивание рыб крайними элементами орудий лова, сгон в кутцовую часть	
e) Привлечение и концентрация рыб в зоне орудия лова	
28) По какому принципу действуют ловушки?	
a) Запутывание рыбы в условиях плохой видимости	
b) Камера с постепенно сужающимся входом	
c) Обметывание и замыкание скоплений	
d) Спугивание рыб крайними элементами орудий лова, сгон в кутцовую часть	
e) Привлечение и концентрация рыб в зоне орудия лова	
29) Что является необходимым условием попадания рыб в жаберные сети?	
a) Полная неподвижность рыб	
b) Большие размеры рыб	
c) Подвижность рыб	
d) Маленькие размеры рыб	
e) Нет верного ответа	
30) Какова скорость траления?	
a) ~ 1 узел	
b) ~ 2 узла	
c) ~ 3 узла	
d) ~ 4 узла	
e) ~ 5 узлов	
31) Сколько % рыб, находящихся в зоне траления, оказывается поймано?	
a) 1-9	
b) 9-45	
c) 50-60	
d) 65-79	
e) 80-100	
32) Рыба каких размеров доминирует в уловах трала?	
a) Мелкая рыба	
b) Крупная рыба	
c) Рыба средних размеров	
d) Все ответы верны	

e) Нет верного ответа	
33) Как плотность стаи зависит от размеров рыбы?	
a) Чем меньше рыба, тем меньше плотность	
b) Чем больше рыба, тем больше плотность	
c) Чем меньше рыба, тем больше плотность	
d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
34) Какая часть стаи должна участвовать в маневре, чтобы ее примеру последовали остальные?	
a) 1/2	
b) 1/4	
c) 1/6	
d) 1/8	
e) 1/10	
35) Как меняется количество поедаемой стайной рыбой еды, если ее (рыбу) отделить от стаи?	
a) Количество поедаемой пищи увеличивается	
b) Количество поедаемой пищи не меняется	
c) Количество поедаемой пищи уменьшается	
d) Все ответы верны	
e) Нет верного ответа	
36) Как выглядит оборонительная стая?	
a) рыбы нередко ориентированы головами в сторону окруженных жертв или образуют вокруг них «карусель».	
b) рыбы малоподвижны, ориентированы беспорядочно, что и обеспечивает круговой сторожевой обзор;	
c) рыбы поляризованы, все плывут в одну сторону;	
d) сильно уплотненная, поляризованная, расположение рыб зависит от положения и движения нападающего хищника;	
e) ориентация типа круговой обороны, но движения быстры и неравномерны, с нацеливаниями и бросками;	
37) Как выглядит ходовая стая?	
a) рыбы нередко ориентированы головами в сторону окруженных жертв или образуют вокруг них «карусель».	
b) рыбы малоподвижны, ориентированы беспорядочно, что и обеспечивает круговой сторожевой обзор;	
c) рыбы поляризованы, все плывут в одну сторону;	
d) сильно уплотненная, поляризованная, расположение рыб зависит от положения и движения нападающего хищника;	
e) ориентация типа круговой обороны, но движения быстры и неравномерны, с нацеливаниями и бросками;	
38) Как выглядит стая планктонофагов?	
a) рыбы нередко ориентированы головами в сторону окруженных жертв или образуют вокруг них «карусель».	
b) рыбы малоподвижны, ориентированы беспорядочно, что и обеспечивает круговой сторожевой обзор;	
c) рыбы поляризованы, все плывут в одну сторону;	
d) сильно уплотненная, поляризованная, расположение рыб зависит от положения и движения нападающего хищника;	
e) ориентация типа круговой обороны, но движения быстры и неравномерны, с нацеливаниями и бросками;	
39) Какой гормон влияет на переориентацию осморегуляторных систем рыбы?	

a) Пролактин	
b) Тиреотропин	
c) Тироксин	
d) Атропин	
e) Нет верного ответа	
40) Какой гормон стимулирует развитие секретной ткани щитовидной железы?	
a) Пролактин	
b) Тиреотропин	
c) Тироксин	
d) Атропин	
e) Нет верного ответа	
41) Введением какого гормона можно вызвать агрессивность у рыб?	
a) Атропин	
b) Тироксин	
c) Лютеотропин	
d) Адренкортикотропин	
e) Нейропептид	
42) Как при насыщении ведет себя форель?	
a) Поднимается к поверхности	
b) Начинает выпрыгивать из воды	
c) Уходит в глубину	
d) Ее поведение не меняется	
e) Нет верного ответа	
43) Как быстро рыба обучается пользованию самокормушками?	
a) Рыба не может сама научиться пользоваться самокормушкой	
b) 1-5 суток	
c) 1 неделя	
d) 2 недели	
e) 1 месяц	
44) Что может нарушить пищевое поведение рыб?	
a) Брачный период	
b) Скука	
c) Испуг	
d) Ничего не может нарушить пищевое поведение рыб	
e) Нет верного ответа	
45) Как происходит отсекание мальков от водозаборов?	
a) Место, где начинается интенсивное движение воды к водоразбору, снабжается отчетливыми ориентирами	
b) Путем расположения наискось к течению линии вертикальных пластин	
c) Движение воды к водоразбору делают криволинейным	
d) Верны только а и с	
e) Нет верного ответа	

ПАСПОРТ НА УЧЕБНО-МЕТЕРИАЛЬНУЮ БАЗУ

№	Наименование	Тип, марка	Кол-во	Наименование лаб работы
1	Плакаты		23	на всех лекциях