

С.И. ГЛЕЙЗЕР

РЫБЫ В ЛАБИРИНТЕ

Введение в экспериментальную этологию рыб

**«Дом ученых», Гамбург
2014**

Глейзер Семен Ильич ©2014

Рыбы в лабиринте. Введение в экспериментальную этологию рыб. Дом ученых, Гамбург, 2014.

Dr. Gleizer, Semen. ©2014

Die Fische im Labyrinth. Einführung in die Experimentalfischethologie. Haus der Wissenschaftler, Hamburg, 2014.

IMPRESSUM.

Herausgeber: Haus der Wissenschaftler e.V.

Erich-Ziegel-Ring 66, 22309 Hamburg, Germany.

E-Mail: gleizer2@rambler.ru

ISBN 978-3-936112-71-9.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От автора...	5
ВВЕДЕНИЕ	7
Глава 1. ПОВЕДЕНИЕ И ОРИЕНТАЦИЯ КАК ОБЩЕ- БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА	12
1.1. О роли ориентации в поведении животных	12
1.2. Факторы, определяющие ориентацию	15
1.3. Рыбы как объект ориентационных исследований	18
1.4. Основные направления исследований	27
Глава 2. РАЗРАБОТКА МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЙ	30
2.1. Обоснование экспериментального подхода	30
2.2. Особенности поведения животных в лабиринтах	37
2.3. Биологические основы метода формальной среды	40
2.4. Математические основы метода формальной среды	45
2.5. Методические замечания	67
Глава 3. ФОРМЫ ПРОЯВЛЕНИЯ ОРИЕНТАЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ РЫБ	68
3.1. Поведение в условиях бинарного выбора	68
3.2. Локальная ориентация	83
3.3. Анизотропия поведения	91
3.4. Компасная ориентация	97
3.5. Обсуждение. О взаимодействии различных форм поведения рыб	108
Глава 4. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ В ОРИЕНТАЦИИ РЫБ	116
4.1. Рецепторный аппарат	116
4.2. Анализаторная система	126
4.3. Билатеральная асимметрия тела	139
Глава 5. МОТИВАЦИИ В ПОВЕДЕНИИ РЫБ	154
5.1. Двигательная активность	154
5.2. Ориентировочно-исследовательское поведение	169
5.3. Миграционное состояние	183
Глава 6. КОРРИГИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ В ПОВЕДЕНИИ РЫБ	199
6.1. Время блуждания в формальной среде.	199
6.2. Суточный ритм активности	205
6.3. Градационный эффект	211
Глава 7. ВЛИЯНИЕ ИСКУССТВЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ПОВЕДЕНИЕ РЫБ	222
7.1. Психотропные вещества	222
7.2. Инерциальные перегрузки	230

7.3. Последствие мощного магнитного поля.	232
Глава 8 (специальная). РЕЧНОЙ УГОРЬ В ГЕОМАГНИТНОМ ПОЛЕ	239
8.1. Загадки миграций речного угря.	239
8.2. Геомагнитное поле и его отсутствие (компенсация) в поведении угря	247
8.3. Возрастная изменчивость ориентации.	253
8.4. Обсуждение. Мигрирующие угри в экспериментах других авторов	265
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	273
КРАТКИЕ ВЫВОДЫ	277
ПРИЛОЖЕНИЕ. Основные публикации по теме по годам.	279

От автора

Перед вами, уважаемый читатель, труд, результат многолетних исследований в области экспериментальной биологии. Столкнувшись когда-то с проблемой оперативного вмешательства в организм животного, без чего нельзя было получить, как тогда казалось, новые данные в науке, автор обнаружил, возможно, одно из немногих направлений в биологии, существующее без вмешательства в организм животного. Это направление называлось «этология», или наука о поведении животных. Как впоследствии выяснилось, поведение животных оказалось и самым интересным в биологических исследованиях. Где еще можно было ставить перед животным некие задачи и видеть, как оно их решает? Только в этологии.

Сосредоточившись на этом направлении, начиная с 1968 года, и до начала 1980-х годов, нам с нашими учениками и коллегами удалось собрать значительный объем экспериментальных данных, послуживших исходным материалом для этой книги. Более того, эти материалы планировались в качестве основы докторской диссертации, со сроком ее представления к защите к февралю 1981 года. Но работа так и не была завершена в срок. Жизнь оказалась богаче и сложнее наших планов.

Семейные проблемы, разводы, переезды, приравниваемые к пожарам, непереносимая «бдительность» партийных и компетентных органов, нарушили воплощение в жизнь самых дерзновенных планов. Оказавшись в Москве, автор не терял надежды довести работу до конца, в чем ему тогда немало помогал известный советский ученый, профессор, доктор биологических наук Ю.А.Холодов. Но наступили новые времена: перестройка, падение советской власти, неясность новой жизни, переезд в Германию.

Да, Гамбург осенью 1995 года, когда автор сюда прибыл, был так похож на Калининград осени 1968-го... Тот же климат, та же буйная растительность, та же архитектура, почти те же люди в кругу наших иммигрантов. Сама атмосфера города требовала возврата к незаконченной работе. Но не всё получилось сразу. Много лет ушло на устройство новой жизни, осмысление всего произошедшего, собирание с мыслями, новый критический анализ прежде собранных материалов.

Здесь, в Гамбурге, автору пришлось трижды менять место жительства, с соответствующими переездами, в результате чего какие-то материалы оказались утраченными. Речь идет, прежде всего, о списке цитированной литературы. В тексте, тем не менее, мы оставили упоминания о цитированных источниках, с целью сохранить приоритет их авторов в получении тех или иных результатов, или в высказывании

гипотез и догадок. И, кроме того, указанные источники за прошедшие десятилетия, очевидно, морально устарели, и, вероятно, их точное приведение в списке литературы уже не имело бы смысла. Потому в работе встречаются ссылки, где в скобках упомянуто только имя цитированного автора и год опубликования его работы.

Предлагаемая работа является для автора, прежде всего, возвращением в собственную молодость. Ведь тогда нам было на много лет меньше! Как молоды мы были! И пишущий эти строки не мог отказать себе в удовольствии снова погрузиться в мир рыб, экспериментов с ними, научных публикаций, дискуссий и споров с коллегами и друзьями.

Эта новая работа содержит и многие, ранее еще не опубликованные данные. Они являются результатами многочисленных экспериментов, проведенных некогда автором, его учениками и коллегами. Среди них стоит упомянуть, прежде всего, нашего коллегу и друга В.А.Ходорковского, перечислить других специалистов и тогда еще студентов: В.В.Красюка, А.Е.Спектора, В.В.Фурсова (Лернера), М.Ю.Редкозубову, А.Ю.Мамаева, А.Б.Сокулина, Н.С.Романюка, В.П.Ольховского, Ю.А.Маркова, С.А.Уманского, В.Ф.Бондаренко, И.Р.Синельникова, Л.В.Стеценко, Г.П.Куликову, А.А.Нестерова, Е.И.Кукуева.

Особенно хочется отметить интеллектуальную и организационную помощь моих старших товарищей и коллег, много поспособствовавших в выполнении этой работы: доктора биологических наук В.В.Овчинникова и доктора технических наук А.С.Васильева.

На период нашей совместной работы (семидесятые годы) все они были еще очень молодыми людьми, жителями города Калининграда. И всем им автор выражает благодарность за их посильный вклад в решение вопросов поведения рыб. Моральный долг перед всеми этими людьми явился также доводом в пользу появления этой работы.

Автор выражает глубокую благодарность Е. Клецкину (Гамбург) за неоценимую помощь в компьютерной обработке текста этой книги.

*С.И.Глейзер,
докт. ест. наук (ФРГ), проф. РАЕН (РФ).*

ВВЕДЕНИЕ

Поведение животных – одно из самых интересных, что есть в мире живой природы. В науке это направление называют «этологией». Поведение животных можно наблюдать в природе, где эти объекты исследования предоставлены сами себе. Когда ими занимаются ученые, то это называют «натурными исследованиями». Это своего рода пассивные наблюдения, где нет вмешательства человека в жизнь животных.

Активными наблюдения становятся в лабораторном эксперименте. Здесь исследователи сознательно вмешиваются в процесс поведения, отсекая, отделяя множество влияющих на поведение животного факторов, оставляя один, самый важный для исследователя, фактор влияния. Это и есть лабораторный эксперимент. И потому наука здесь называется экспериментальной этологией. О ней и пойдет речь дальше.

Рыбы и природная среда обитания

Речь пойдет о рыбах. Почему именно рыбы, станет ясно позднее. Здесь важно подчеркнуть, что рыбы, эти обитающие в воде животные, находятся в особых условиях окружающей среды. Вода – плотная среда, где рыбам приходится удерживать себя в потоке воды, как правило, всю жизнь. Нужны им и специальные приспособления для удержания себя по глубине и ширине водоема. Отсюда и многие поведенческие «привычки», как правило, генетически закрепленные. Они позволяют рыбе неплохо чувствовать себя в проходящем мимо потоке воды.

Здесь в первую очередь надо назвать реореакцию – активное передвижение рыбы против встречного потока воды со скоростью, равной скорости потока, и удержание ее, благодаря этому, на одном и том же месте. Компенсация скорости потока активным передвижением, таким образом, позволяет рыбе оставаться неподвижной. Естественно, если она при этом видит какие-либо ориентиры по берегам водоема. Без них рыба теряет ориентацию и быстро сносится потоком вниз по течению. Есть и другая возможность: в некоторых случаях рыбы активно реагируют на встречный поток, идут на него, но движутся в нем быстрее, чем движется сам поток, и преодолевают его. В этом случае говорят о привлекающем рыб влиянии потока воды с небольшой скоростью.

Еще одна важная характеристика – так называемая оптомоторная реакция. Это явление наблюдается, когда рыба находится в неподвижной воде, а на берегу потока, например, лабораторного лотка, или круглого бассейна, равномерно передвигают какие либо ориентиры, чаще всего экраны с хорошо видимыми нарисованными вертикальными полосами. Тогда рыба, будучи обманутой движением боковых ориентиров, начнет сама активно плыть за ними, стараясь удержаться около этих фиктивных ориентиров.

Естественно, все эти эффекты наблюдаются так долго, пока скорости потока небольшие, пока рыба в состоянии их преодолеть. Когда же скорость потока превысит физические возможности рыбы, то поток начнет сносить рыбу вниз по течению. Минимальная скорость, которую рыба уже не в состоянии преодолеть, называют сносящей скоростью. И, разумеется, еще сохраняющаяся способность рыбы активно передвигаться по глубине потока, что определяется регулированием удельного веса тела, главным образом, за счет сжатия или наполнения воздухом плавательного пузыря. Этим характеризуется поведение рыбы в движущемся вокруг них, на протяжении всей их жизни, потоке воды в естественных условиях.

Нас же будет интересовать поведение рыбы в неподвижной воде. То есть, в условиях ее жизни в лабораторных аквариумах. На эту тему нам уже приходилось писать популярную книгу «Необычный аквариум» (издательство «Знание», М., 1988, в соавторстве с В.Д.Плонским). Забегая вперед, нужно отметить, что лабораторные опыты с небольшими по размеру рыбками чем-то напоминают детские настольные игры с оловянными солдатиками: рыбы активно движутся по экспериментальной установке, иногда останавливаясь, чтобы «хорошенько подумать». А потом снова пускаются в путь. А ты сидишь рядом, наблюдаешь, переживаешь за них, записываешь что-то в протокол, и размышляешь. Таковы были самые первые и наивные впечатления от поведенческого эксперимента с рыбами.

Но теперь, видимо, пришло время строгого научного анализа.

Неподвижная водная среда

Тут рыба, свободная от необходимости непрерывно бороться с проходящим потоком воды, проявляет уже совсем другие наклонности. Здесь начинают действовать весьма тонкие механизмы активного поведения, такие, как ориентировочно-исследовательская реакция, явные попытки укрыться куда-либо, предпринимаемые с целью выхода из зо-

ны видимости человеком, использование для достижения этих целей ориентации по местным и глобальным ориентирам. Важное значение приобретает, не всегда видимая и понятная со стороны, способность рыбы активно использовать свои возможности поведения в эксперименте. Нам неизвестно, о чем, какое решение, принимает рыба в каждый данный момент времени. Мы можем судить об этом апостериорно, постфактум, только по результатам завершения ее активного передвижения. Увы, это происходит далеко не всегда. Если рыба напугана, а это часто бывает в эксперименте, то очень вероятно, что она останется на всем протяжении опыта совершенно неподвижной и, таким образом, не покажет нам ничего. Ведь если нет движения рыбы, то нет и никакого эксперимента.

Чтобы добиться его, то есть вынудить рыбу к движению, нужно учитывать и образ жизни данного вида: ночной или дневной, донная это рыба, или обитающая в толще воды, находится ли она в стадии миграции, или же в состоянии нагула, взрослая она, или в одной из стадий молоди. Это всё надо учитывать, чтобы эксперимент мог что-то показать. Забегая вперед, можем отметить, что лучшие результаты можно было ожидать от рыб в совсем юном возрасте - мальков, затем рыб, обитающих в толще воды, а также рыб, находящихся в стадии миграций. Иногда всем этим условиям отвечают рыбы одного и того же вида, в других случаях – это будут разные виды рыб.

Рыбы как объект научного исследования

Традиционная ихтиологическая систематика относит рыб, этот особенный класс животных, к самым первым позвоночным. Здесь всё свежо, всё впервые, здесь реализуются все новые преимущества, каких еще не было у классов предшествовавших, то есть у беспозвоночных. Рыбы иллюстрируют почти полное совершенство, полную приспособленность к жизни в воде. Здесь реализуются все мыслимые возможности обитания: жить у поверхности воды, в ее толще, на дне водоема, и даже в его иле. Жить в быстрых водах потока и в полной неподвижности болот. Совершать суточные, сезонные, и нерестовые миграции. Только они позволяют рыбам пользоваться всеми преимуществами жизни «на много домов», позволяющие им находить идеальные условия для питания, утаивания от хищников, охоты на пищевые объекты, выхода в зоны, подходящие для размножения, семейное и родительское поведение, и все это в разных географических зонах с разными гидрологическими и химическими характеристиками. Рыбы – холодно-

кровные животные, потому они очень зависят от условий окружающей среды. А для исполнения разных жизненных функций им требуются разные температурные условия, разная соленость воды, разный химизм воды, разная освещенность, и так далее. И всё это становится достижимым им только через их регулярные миграции.

Необходимо обратить внимание на строение тела рыб. Оно полностью симметрично с точки зрения лево-правой зеркальной симметрии. Разумеется, эта симметрия тела в реальности неполная, она испытывает отклонения, о которых мы еще будем говорить в дальнейшем. Билатеральная симметрия тела рыб, и шире, всех позвоночных животных, включая человека, берет свое начало еще у беспозвоночных, в предшествующих рыбам классах. Назначение этой симметрии прослеживается эволюционно как приспособление к высоким скоростям движения. Только двухсторонняя симметрия дает преимущества в скорости движения жертвам, убегающим от хищников. Только двусторонняя симметрия тела хищников дает им возможность догонять жертв – объекты питания, чтобы не помереть от голода (Шноль, 1979).

Эволюционно формирование механизмов высоких скоростей в системе «хищник-жертва» вынуждало обоих участников этой формулы вырабатывать все более эффективные способы передвижения. Так оба они, влияя друг на друга, привели скоростные механизмы хищников и жертв почти к полному совершенству. И это совершенство мы видим в строении тела всех почти рыб. Механизмы, обеспечивающие высокие скорости движения в воде, обусловлены, во-первых, сигарообразной формой тела рыб, и, во-вторых, особыми приспособлениями, обеспечивающими телу минимальное трение о воду, а значит и максимально возможные скорости движения. Тому служат и особые формы чешуи, и выделяемая из кожи специальная слизь, покрывающая все тело, и другие специальные приспособления, уменьшающие трение о воду. Здесь, например, можно говорить об особой форме плавников, хвоста, выступающей вперед удлиненной головы, меча у меч-рыбы, отростков челюстей и др.

Доказательством того, что эти механизмы действительно уменьшают трение о воду, служат бионические исследования, где самих рыб, и их модели, прогоняли через аэрогидродинамическую трубу (Овчинников, 1968). И подражание формы модели реальным формам тела рыб действительно уменьшало трение о воду и увеличивало скорость при тех же затратах энергии на протяжку модели в воде. С другой стороны, эксперименты, в которых некогда участвовал и сам автор этих строк, показывают, что повышение концентрации рыбьей слизи в воде прямо снижает вязкость этой воды. Чем дольше находилась одна

и та же рыба в небольшом аквариуме, тем сильнее становилась текучесть этой воды, измеряемая вискозиметром. То есть, рыба скользит действительно уменьшает трение о воду в ближайшем к рыбе объеме воды. А этим и достигается увеличение скорости движения рыб в воде, много большее по сравнению с протягиваемыми моделями в той же воде. Отсюда и экономия расхода энергии, столь характерная для рыб.

Всё это необходимо было учитывать при подготовке и проведении экспериментов, где изучалось поведение рыб. Об этом и пойдет речь в нашей работе.

Глава 1. ПОВЕДЕНИЕ И ОРИЕНТАЦИЯ ЖИВОТНЫХ КАК ОБЩЕБИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА

1.1. О роли ориентации в поведении животных

Биологическая эволюция в биосфере Земли шла в основном в двух направлениях. Ее результатом стало разделение организмов на активные и пассивные. Пассивные организмы – это прикрепленные к почве, воде, прежде всего, это растения. Разумеется, есть и исключения – животные, пассивно прикрепленные к почве дна в воде. Но для нашего случая активные организмы – это движущиеся организмы, которые в целях обеспечения себя кормом, поиска полового партнера, или, в случае опасности, вынужденные убежать или искать укрытия, это известные нам многоклеточные животные организмы.

Способность к активному передвижению – одно из фундаментальных достижений эволюции. Как способ приспособления к увеличенным скоростям, животные приобрели в эволюции и так называемую билатеральность – двустороннюю симметрию тела. Причем это затронуло как хищников, так и их жертв (Шноль, 1979). Отсюда у позвоночных многие из внешних органов симметричны по два: два глаза, два уха, две руки, две ноги и т.д. То же самое касается и внутренних органов животных: два полушария мозга, две почки, двое легких и т.д.

Итак, фундаментальное свойство животных, обеспечивающее им выживание – это скорость их передвижения. Но одной скорости, скажем, убегания, животному – жертве еще не достаточно. Нужно что-то еще. Что же? Нужна обратная связь, точнее говоря, оперативная регистрация и коррекция результата бегства, причем в каждый данный момент времени. Иначе недолго и к хищнику в пасть попасть.

Животное в процессе бегства должно оперативно регистрировать дистанцию от нагоняющего его хищника, сравнивать скорости, свою и врага, угол между траекторией собственного бега и траекторией движения хищника, возможные убежища на пути убегания, расстояния до них, их надежность и т.д. Все это жертве приходится оценивать в весьма короткие промежутки времени, после чего незамедлительно нужно принимать решение: или о дальнейшем бегстве (тогда куда, и как быстро), или о внезапной остановке, в надежде, что хищник проскочит мимо. Эта тактика поведения, как мы видим, состоящая из комплекса сложных действий (оценка сложившейся ситуации, процесс принятия решения, дальнейшее бегство по выбранной траектории), и называется ориентацией в пространстве.

Последнее оказалось достижимо благодаря одновременному развитию всех элементов обратной связи, включающих в себя: органы чувств, анализаторные механизмы, эффекторную систему, управляющую механизмами движения, и регулирующую все перемещения животного. Без их совместного скоординированного действия активное перемещение в пространстве было бы хаотичным, нецелесообразным, и потому потеряло бы свое приспособительное значение. Поэтому, само собой разумеющимся обстоятельством, является предположение о том, что естественный отбор, сделав первый шаг, и дав животному способность активно перемещаться в пространстве, почти одновременно сделал и другой шаг, снабдив каждый животный организм системой обратной связи для контроля этого перемещения, т.е. системой ориентации в пространстве. Сказанное подчеркивает огромную важность приобретения на каких-то ранних стадиях филогенеза способности к ориентации у представителей животного мира.

Таким образом, можно постулировать два важных положения:

- активная ориентация - одно из очень древних приобретений эволюционирующих организмов на Земле;
- способность к активной ориентации, связанной с движением, - неотъемлемое свойство и одна из важнейших характеристик, отличающих в большинстве случаев животные организмы от растительных.

Указанные положения свидетельствуют о правомерности вынесения проблемы активного ориентационного поведения животных в ранг общебиологической проблемы.

Осознание этого неоспоримого факта происходило, к сожалению, не сразу. Нам известна только одна работа (Вилкс, 1968), где проблеме ориентации животных предположительно придается общебиологическое значение. В целом же явления активной ориентации животных остаются одними из наименее изученных в системе знаний о поведении животных. Эта система знаний традиционно подразделяется на следующие три главных направления:

- пищедобывательное поведение;
- половое поведение, включая родительское поведение;
- оборонительное поведение, включая стайное поведение.

Очевидно, что явления ориентации неявно присутствуют в каждом из этих направлений.

Любой поведенческий акт, в соответствии с теорией функциональной системы (Анохин, 1975), содержит в определенных соотношениях следующие элементы:

- мотивация (внутреннее побуждение),

- активное перемещение (поиск),
- завершающая фаза (результат),
- афферентный синтез (обратная связь).

Место ориентации в такой функциональной системе определяется именно как обратная связь внутри звена активного перемещения в пространстве.

Ориентация, как элемент функциональной системы поведенческого акта, представляет собой подсистему, содержащую следующие элементы:

- процессы рецепции (восприятия) в органах чувств сигналов от внешних раздражителей,
- процессы принятия решений в анализаторах центральной нервной системы (ЦНС), включая деятельность отделов головного мозга,
- локомоторная активность, проявляющаяся в элементах двигательного поведения.

Отметим, что здесь следует отличать локомоторную активность как составляющую системы ориентации, от активного перемещения животного в пространстве как самостоятельного элемента функциональной системы поведения.

Система элементов ориентации определяет собой и три уровня её изучения:

- уровень процессов в рецепторах,
- уровень процессов в анализаторах ЦНС,
- уровень локомоции, т.е. уровень реагирования целостной системы организма.

Необходимо учитывать, что каждый последующий уровень изучения ориентации априорно включает в себя процессы предыдущих уровней. Поэтому наиболее элементарные явления могут изучаться на уровне отдельных рецепторов и органов чувств, а наиболее сложные ориентационные явления интегрируются на уровне целостной системы, каковой является двигательное поведение животного.

Таким образом, мы приходим к следующему положению. Наиболее полно явления ориентации проявляются на уровне целостного организма, поскольку в этом случае имеет место интеграция отдельных элементов ориентационной системы, а именно рецепции, процессов принятия решения, и локомоции, как реализации решения, принятого в ЦНС, по поступившей от рецепторов первичной информации об обстановке в окружающем животное пространстве.

1.2. Факторы, определяющие ориентацию

Будучи неразрывно связанной с локомоторной активностью животного, ориентация определяется рядом факторов, и выступает сама по себе проявлением сложных взаимодействий организма и среды. Самая общая классификация предполагает разделение всех факторов на внешние, являющиеся составляющими состояния окружающей среды, и внутренние, связанные с физиологическим состоянием и особенностями морфологии самого животного. В реальных случаях мы имеем дело с одновременным влиянием множества внутренних и внешних факторов, которые, образуя сложную структуру, определяют тот или иной характер поведения. Необходимо также иметь в виду следующее обстоятельство. Влияние различных факторов на поведение животных изучается наукой достаточно давно. Здесь же важно отметить принципиальное несовпадение структуры факторов, определяющих поведение как законченную целостную систему событий, и структуры факторов, определяющих ориентацию животных в пространстве.

С учетом сказанного, может быть предложена следующая классификация факторов, определяющих ориентационное поведение животных.

Внешние факторы:

- нейтральные – их наличие или отсутствие прямо не влияет на ориентацию, но может воздействовать на другие физиологические характеристики состояния организма;

- корригирующие (Холодов, 1967) – их влияние на ориентацию сказывается косвенно, через воздействие на состояние организма, в т.ч. на режим и параметры работы рецепторов и анализаторных центров;

- ориентирующие – служащие непосредственными стимулами для ориентации при локомоторной деятельности животного.

Отметим, что все указанные факторы могут включаться в условно-рефлекторные связи; в этом смысле они выступают как раздражители при изучении поведенческих реакций животного.

В советские годы в изучении ориентации животных прочно укоренился, так сказать, утилитарно бионический взгляд, когда под факторами ориентации понимались исключительно ориентирующие внешние факторы. При этом в значительной мере игнорировалась как сложность самого организма, так и сложность его взаимоотношений с окружающей средой. И если факторы нейтральные и корригирующие являются в большинстве случаев и обычными физиологическими раздражителями, то факторы ориентирующие явно стоят особняком. В физиол-

огическом смысле они, как правило, не являются безусловными раздражителями, так как в жизненном цикле животного они присутствуют в виде постоянно наличествующего фона. Однако восприимчивость к ним легко проверяется в условно-рефлекторном опыте. Важнейшей характеристикой ориентирующих факторов является их направленность или градиентность: именно эта черта делает их применимыми для целей ориентации.

Необходимо также иметь в виду, что границы между нейтральными, корригирующими и ориентирующими факторами являются весьма нечеткими и подвижными. Один и тот же фактор, скажем, температура воды, может в определенных пределах быть нейтральным и не влиять на ориентацию, но влиять на другие особенности поведения. Например, на интенсивность двигательной активности; быть корригирующим и влиять на чувствительность тех или иных рецепторов, скажем, обонятельных, в результате чего животное может переключиться с использования зрительной системы ориентации на обонятельную. И, наконец, быть ориентирующим фактором, в случае наличия градиента температуры, в результате чего животное получает возможность выбора, то есть непосредственно ориентироваться по данному фактору среды.

Здесь же отметим еще одно обстоятельство. К внешним факторам окружающего пространства, влияющим на ориентацию, необходимо причислить еще и такой важный фактор, как время. Фактор времени тоже может быть нейтральным, корригирующим или даже ориентирующим фактором.

В физиологии ВНД (высшей нервной деятельности) широкое распространение получили исследования по выработке условных рефлексов на время, отсроченные реакции и т. п. Что касается возможности использования времени как ориентирующего фактора, то необходимо иметь в виду такую важную черту фактора времени как его направленность. Свидетельством способности животных ориентироваться во времени служат данные И.С.Бериташвили (1974) и Л.В.Крушинского (1977) по изучению мозговых способностей животных к экстраполяции. На основе этих данных авторы приходят к ряду важных выводов, в том числе и о наличии элементарной рассудочной деятельности у позвоночных.

В этой связи способность ориентироваться во времени выступает как интегральная характеристика развития рассудочных способностей животных в филогенезе. Можно предположить, что рассудочные способности измеряются длительностью ориентации во времени, которая,

в свою очередь, будет определяться как глубиной оперативной памяти, так и временем экстраполяции.

Можно предположить, что глубина ориентации во времени минимальна у низших позвоночных и максимальна у человека. Глубина ориентации во времени также меняется и с ростом организма. Так, человек в младенчестве ощущает себя вне времени; у ребенка каждая минута длится необычайно долго, связь вещей во времени почти незаметна. В свою очередь, человек зрелого и пожилого возраста чрезвычайно остро воспринимает течение времени, его направленность и причинную связь событий в нем, т.е. прекрасно ориентируется по фактору времени. По данным некоторых исследований, взрослый человек ощущает себя реально во времени в среднем не более чем на пять лет назад и на пять лет вперед.

Все остальное он осознает, вспоминает, планирует, однако, как уже, или еще, нечто абстрактное, не актуальное.

Возвращаясь к животным, можно констатировать, что во всех случаях их ориентации в пространстве, имеет место также скрытая ориентация во времени, которая выражается всего лишь одной характеристикой – интервалом осознания себя среди событий: от недавнего прошлого до ближайшего будущего. Таким образом, мы можем допустить целостность факторов пространства-времени в процессах ориентации животных.

Внутренние факторы:

- морфофизиологические – определяют потенциальные возможности ориентации, в т.ч. устройство и исходные характеристики рецепторов, совершенство анализаторных механизмов ЦНС, особенности строения и функции эффекторных (двигательных) систем;

- мотивационные – определяют саму необходимость поиска, силу побуждения, а также направленность ориентационной активности животного.

Вопрос о внутренних факторах, влияющих на ориентацию, в значительной мере перекрывается вопросом о внутренних факторах поведения. Последнее довольно подробно изучается рядом авторов (Хайнд, 1975; и др.) и потому мы не будем на нем останавливаться. Здесь важно подчеркнуть то обстоятельство, что внутренние факторы оказываются, по существу, неотделимы от самого исследуемого животного и от совершаемых им действий. В силу этого, действие таких морфофизиологических факторов, в принципе, выражается в характеристиках самого поведения, т.е. в нашем случае, ориентации.

Итак, мы определили всего пять типов факторов, определяющих ориентацию животного. Из них два типа внутренних факторов характеризуют собой явление ориентации как бы изнутри, а три типа внешних факторов – обеспечивают приспособленность данного биологического организма к внешней среде, в которой, и относительно которой, ориентация имеет место.

Таким образом, становится ясным, что задача изучения биологических основ ориентационного поведения состоит в анализе влияния внутренних факторов с одновременным учетом наличия и влияния факторов внешних.

1.3. Рыбы как объект ориентационных исследований

По мнению Б.П.Мантейфеля (1970), в эволюционном развитии животного мира наиболее быстро усложнялись именно межвидовые биологические связи, что неизбежно влекло за собой и усложнение способов и механизмов ориентации. Это связывается, в первую очередь, с обострением пищевого и оборонительного поведения. В целом же, приходит к выводу указанный автор, значение высшей нервной деятельности в процессе филогенеза «бурно возрастает».

Рыбы – наиболее древние и примитивно организованные животные в ряду позвоночных. Они обитают в плотной среде – воде. Из сказанного вытекают следующие обстоятельства, определяющие специфику исследований в данном ключе рыб, для которых характерна:

- наибольшая среди позвоночных зависимость от абиотических факторов среды (Холодов, 1967), а значит, и наибольшая перспективность выбора рыб как объекта ориентационных экспериментов;

- наименьшая в ряду позвоночных приспособленность к биотическим факторам среды, а значит, и наименьшая зависимость от голода и наличия пищевых организмов, равно как и от наличия хищников.

Из-за сильной зависимости рыб от условий внешней среды проследуется и необычайно широкое распространение среди них кормовых, суточных, сезонных, и нерестовых миграций через значительные водные пространства. Там способности рыб к ориентации наиболее востребованы, а значит, и легче могут быть регистрируемы.

Таким образом, можно прийти к заключению, что для целей изучения ориентации и навигации представители класса рыб являются наиболее удачные и перспективные объекты экспериментов. И, как это ни парадоксально, наименее изученные, по сравнению, скажем, с птицами. По изучению ориентации птиц имеется целый Координацион-

ный Совет при Президиуме РАН, который, похоже, озабочен только проблемой отпугивания птиц от аэродромов. По ориентации птиц собираются тематические конференции и симпозиумы. В отношении же рыб такая централизованная политика в отечественной науке отсутствует, имеются лишь небольшие группы исследователей в разных институтах и вузах страны.

Ориентация рыб как научная проблема еще не выделена из круга общих проблем ихтиологии, которая решается преимущественно в практических рыбохозяйственных аспектах. Необходимость изучения ориентации рыб как фундаментальной биологической проблемы давно назрела. Нужно было бы поднять уровень и организацию этих исследований в России хотя бы до уровня изучения таковой у птиц.

Возвращаясь к морфологии рыб, следует учитывать следующее обстоятельство. Строение головного мозга рыб таково, что мозговые концы анализаторных систем не имеют между собой непосредственных связей и расположены в разных его частях. Мозг рыб не имеет еще и зачатков корковых структур, что определяет интерес к изучению поведения и ориентации рыб с точки зрения эволюции (Праздникова, 1970). Передний мозг у рыб является обонятельным центром, средний мозг – зрительным, мозжечок является центром анализа звуковых и механических раздражителей.

Сказанное определяет собой также и методическую перспективность исследований рыб как объекта изучения поведения и ориентации, так сказать, в «чистом виде». На целесообразность изучения механизмов поведения, прежде всего у низших позвоночных организмов, указывал и Реми Шовен, когда писал о необходимости избавиться от дополнительного влияния на результаты поведенческих экспериментов «тех программ, которые эволюция вложила впоследствии в их (животных) мозговые извилины» (Шовен, 1972). Характеризуя анализаторные возможности рыб, Н.В. Праздникова указывала, что у рыб не возникают рефлексы второго порядка и ассоциативные временные связи, кроме того, весьма ограничен уровень обобщения при формировании разделяющих признаков в пределах одного анализатора (1970).

В сравнении с другими позвоночными, рыбы, так же как земноводные и пресмыкающиеся, не способны объединять разномодальные стимулы, предъявленные вместе, в новый самостоятельный раздражитель. Только у птиц и млекопитающих отдельные стимулы, подаваемые вместе, постепенно теряют свое сигнальное значение и происходит синтез компонентов в новый самостоятельный раздражитель (Праздникова, 1970).

Вместе с тем, сказанное не дает оснований считать высшую нервную деятельность рыб уж очень примитивной. В ее функционировании имеются определенные закономерности, сходные с таковыми у высших позвоночных (Праздникова, 1958). Результаты ряда исследований указывают, что параметры выработки простых условных рефлексов практически одинаковы у всех позвоночных. Что касается опытов по пространственному различению в лабиринте, то в них не выявлялось никаких межвидовых различий, начиная от рыб и кончая лошадьми и обезьянами (Шовен, 1972).

Н.В.Праздникова указывает на способность рыб к образованию условных связей на крайне незначительные воздействия внешней среды, и даже приходит, на первый взгляд, к парадоксальному выводу, что способности рыб анализировать внешний мир по ряду показателей превосходят анализаторные способности высших позвоночных. Однако далее она приходит к выводу, что «сходный результат приспособления животного к окружающим условиям внешней среды достигается нервными центрами с различным уровнем сложности их строения. Вместе с тем, сходные результаты не дают оснований для утверждения о едином механизме, единой сложности процессов, обеспечивающих это сходство. Мы видим, что синтетическая деятельность высших мозговых отделов рыб ограничивается лишь замыканием условных связей непосредственно с центрами безусловной деятельности» (1970). Все это необходимо учитывать при изучении процессов высшей нервной деятельности рыб и, в том числе, их поведения и ориентации.

Говоря о роли поведенческих особенностей, одной из которых является способность к ориентации в пространстве, в экологии и эволюции животных, Б.П.Мантейфель указывает, что «до настоящего времени этим очень важным вопросам уделяется незаслуженно мало внимания. Это относится особенно к морским и пресноводным животным, наблюдения за поведением которых, их ориентацией в пространстве и во времени, за их образом жизни весьма затруднены» (Мантейфель, 1970).

Нам представляется целесообразной классификация ряда биологических проблем, предложенная Д.С. Павловым (1974). Он определяет всего четыре группы эволюционных и экологических проблем, которые могут решаться при изучении поведения рыб. Рассмотрим их подробнее.

Оценка степени активности животного как результата эволюционного процесса. Особенности поведения животного есть результат его исторического приспособления к среде и определяются историей его развития (Мантейфель, 1970). Все признаки вида, как поведенче-

ские, так и морфологические, образуют своего рода адаптивный комплекс (Хайнд, 1975) и, собственно, в нем находит свое выражение уровень, достигнутый видом в процессе эволюции (Смирнов, 1967). Однако, как указывает Хайнд (1975), любой вопрос о приспособительном значении поведения является также вопросом о роли поведения в эволюции, в том числе и в самом видообразовании.

С течением времени биосфера усложняется. При этом, усложняются межвидовые и внутривидовые отношения, нарастает общая напряженность отношений и происходит их постоянное усложнение (Шмальгаузен, 1939; Завадский, 1958). При изменении внешних сил, животное, как указывал А.Н.Северцов (1922), отвечает на него быстрым изменением своего поведения и, в очень большом числе случаев, может быстро приспособиться к новым условиям. Отсюда, подчеркивал А.Н.Северцов, понятно все громадное значение поведения как фактора приспособления. Наконец, на роль изучения поведения и ориентации животных при установлении общих закономерностей эволюции указывал в своих работах еще Чарльз Дарвин (ссылка по: Мантейфель, 1970).

Оборонительно-пищевые отношения и положение вида в водных биоценозах. Межвидовые отношения, которыми являются оборонительно-пищевые отношения, определяются поведением, состоящим в значительной мере из ненаследственных (приобретенных) реакций, что обеспечивает животным адаптации (практически, речь здесь идет об индивидуальном обучении каждой особи в отдельности) в ходе онтогенеза. Эти ненаследственные реакции являются, так сказать, лабильным поведением, которое само по себе является результатом эволюционного процесса и появляется в полной мере только в ряду позвоночных. Появление ненаследственного поведения связывается опять-таки с усложнением межвидовых биотических взаимосвязей в ходе исторического развития фауны Земли (Мантейгель, 1970).

Таким образом, начиная именно с рыб, лабильная (приобретенная лично каждым животным в его жизни) часть поведения приобретает особое значение в оборонительно-пищевых отношениях. При этом возрастает роль анализаторных систем и органов чувств (Андряшев, 1955; Протасов, 1978) в регуляции такого поведения. Большое значение имеет и многофункциональность органов, при которой одни и те же органы могут выполнять разные функции, обуславливая и различное поведение животного (Мантейфель, 1970). Там же автор указывает, что особенности поведения и, в частности, локомоции, значительно

шире, чем особенности их морфологии, следовательно, эти свойства могут быть поняты только с учетом их экологической характеристики.

Расселение, миграции и стайное поведение рыб. В явлениях расселения, миграций, и стайного поведения роль способности рыб к ориентации выступает совершенно очевидной (Протасов, 1978; Павлов, 1977). Отсюда вытекает важность таких исследований. Несомненно, что решение этих фундаментальных проблем биологии рыб невозможно без исследований их ориентации. Ориентация рыб здесь является прямым инструментом, способом адаптации к абиотической среде, каковыми в большинстве случаев служат явления расселения и миграций рыб. Территориальная разобщенность нерестилищ и районов нагула и разные, в каждый момент времени требуемые физико-химические условия среды, которые необходимы на разных этапах жизненного цикла, вызвали появление многочисленных и регулярных миграций, как молоди, так и половозрелых рыб многих видов. В процессе миграций интенсивно осуществляется ориентационная деятельность, порой принимающая свои высшие формы в виде навигации. Для реализации миграционного поведения рыбами используются различные ориентирующие физико-химические факторы внешней среды, в т. ч.: течения, температура, соленость, химизм воды, солнце и звезды, рельеф дна, естественные электрические и магнитные поля, а также, вероятно, и сила Кориолиса, возникающая в результате суточного вращения Земли.

Большинство исследователей традиционно изучает именно эти аспекты проблемы, решая в экспериментах частные вопросы рецепции и предпочтений в условиях градиента каждого данного абиотического фактора. Очевидно, здесь необходим комплексный подход к решению проблемы.

Классификация рыб на основе эколого-морфологических особенностей плавания и стереотипа поведения. Исследования по ориентации рыб, несомненно, могут внести свой вклад в решение ряда проблем ихтиологической систематики. Так, Хайнд (1975) пишет, что совершенствование видоспецифичных движений животных часто является результатом изменения их «ориентационной составляющей». В целом, роль поведенческих признаков в характеристике вида уже ни у кого не вызывает сомнений и, в ряде случаев, эти признаки могут служить первым свидетельством о таксономической самостоятельности (раздельности) видов. Имеются свидетельства того, что животные различного филогенетического уровня заметно различаются и по сложно-

сти своего поведения, следовательно, поведенческие признаки можно использовать для уточнения систематики видов. Однако при этом возникает задача выбора таких признаков поведения, которые были бы достаточно постоянными внутри данной группы и варьировали бы между различными группами.

В этой связи, можно сослаться на такой пример. До сих пор идут дискуссии по вопросу единства или различия двух родственных видов, известных в ихтиологической систематике отдельно как европейские угри, и как американские угри. Различия в морфологии, наблюдаемые у представителей обеих групп, очень нечеткие и не признаются рядом авторов убедительными. Необходимы, возможно, специально организованные поведенческие эксперименты для получения ясного ответа на этот вопрос. Можно предположить, что различие между группами может проявиться в характеристиках их ориентации. Это различие еще ждет своих первооткрывателей.

Таковы, вкратце, эколого-эволюционные проблемы, в решении которых существенный вклад вносят исследования по поведению и ориентации рыб.

Переходя к практическим аспектам исследований по ориентации рыб, необходимо выделить две основные группы проблем: рыбохозяйственные и бионические. Остановимся подробнее на этих проблемах.

Мировое рыбное хозяйство дает человечеству почти 20% животных белков, однако в общем объеме пищевой продукции морепродукты дают не более одного процента (Моисеев, 1978). Интенсивное развитие рыбного хозяйства требует решения целого комплекса различных биологических, технологических, технических, экономических и политических проблем. Однако здесь важно подчеркнуть значение биологических исследований. «Без развития этого направления ихтиологической науки – раздела о поведении рыб – человек не сможет использовать достаточно объемных ресурсов многих морских пелагических рыб», писал известный специалист в области рыбного хозяйства профессор П.А.Моисеев. Задача, таким образом, возникает в направлении разработки способов управления поведением рыб.

Еще в 1953 году известный специалист в этой области, проф. В.В.Васнецов, говорил, что для того, чтобы овладеть явлением, с целью предвидеть его и управлять им, нужно знать закономерности, которым подчиняется это явление, то есть, иметь теорию этого явления (цит. по: Мантейфель, 1970). Однако исследования в области поведения и ориентации рыб развиваются слабо, что влечет за собой неполноту наших знаний по этим вопросам и, в конечном счете, приносит большой ущерб народному хозяйству, указывал Б.П.Мантейфель.

Д.С.Павлов отмечал (1977), что сохранение естественного воспроизводства многих промысловых видов рыб невозможно без разработки научных основ управления их поведением.

Исследования по управлению поведением рыб ведутся по пяти основным направлениям (Мантейфель, 1970). Перечислим их.

Обеспечение промышленного рыболовства. Работы в этом направлении ведутся в трех аспектах: поиск и разведка промысловых скоплений рыбы, взаимодействие косяка рыбы с орудиями лова, создание новых орудий лова. Детальная разработка этих вопросов велась в основном В.Р.Протасовым и его сотрудниками. Подробный обзор результатов исследований приведен в монографии «Поведение рыб. Механизмы ориентации рыб и их использование в рыболовстве» (Протасов, 1978). Главный вывод из этих исследований заключается в том, что знание закономерностей поведения и ориентации рыб является основным в биологическом обеспечении рыбного промысла.

В исследованиях по ориентации в процессе промышленного отлова рыб возникали вопросы, которые до настоящего времени остаются открытыми:

- реакции рыб на естественные раздражители;
- роль ориентировочно-исследовательских и оборонительных реакций на орудия лова:
- роль ограничения пространства и приведение в действие «экстремального резерва поведения»;
- определение границ ориентационных возможностей для создания условий ориентации.

Решение этих вопросов возможно, по-видимому, только с применением точных лабораторных методов.

Обеспечение рыбоводства. Сюда входит, прежде всего, разработка методов «обучения» молоди, выпускаемой с рыбоводных заводов в естественные водоемы, с целью приобретения ею набора необходимых для жизни рефлексов: пищевых, ориентационных, оборонительных (Мантейфель, 1970). Работы в этом направлении почти неизвестны. Однако с учетом расширяющихся масштабов строительства и ввода в эксплуатацию все новых рыборазводных хозяйств, значение исследований по «обучению» молоди и методам его контроля будет возрастать.

Управление поведением рыб в зонах гидротехнических сооружений. Следствием широкого гидростроительства на реках явился искусственный разрыв естественных миграционных путей к нерестилищам в

верховьях рек. Возникла задача обеспечения рыбопропуска производителей рыб через тело плотины путем строительства специальных пропускных сооружений: каналов, туннелей и т.п.. На целесообразность использования при этом особенностей поведения и ориентации рыб указывает целый ряд авторов (Мантейфель, Поддубный, Малеванчик, Павлов, Пахоруков).

В исследованиях возникают такие, требующие решения, вопросы:

- ориентация и предпочтения в условиях выбора;
- границы ориентационных возможностей и возможности создания дополнительных ориентиров;
- влияние факторов, сопутствующих при прохождении рыбой рыбопропускного сооружения, на способность к их ориентации в пространстве.

Защита молоди рыб от попадания в водозаборы. В различных водозаборах в масштабе страны ежегодно гибнет больше молоди рыб, чем ее выращивается и выпускается с рыбоводных заводов (Павлов, 1979). Для решения этой проблемы предполагается широко использовать знания о поведении и ориентации молоди рыб в период их пассивных покатных миграций (Мантейфель, Павлов, Пахоруков, Малеванчик).

В исследованиях предполагается разработка мероприятий, могущих восстановить условия ориентации для обеспечения ухода молоди рыб от опасных зон оголовка водозабора (Павлов 1977), и мероприятия, наоборот, по подавлению всякой возможности к активной ориентации с целью принудительного отвода рыбы с помощью специально сформированных струй потока воды (Малеванчик, 1978).

При этом возникают следующие вопросы по ориентационным способностям рыб:

- какие ориентиры необходимы для молоди рыб, чтобы уйти от опасной зоны водозабора;
- имеется ли особое покатное физиологическое состояние молоди, или же ее скат в реках определяется обычным ухудшением условий ориентации в ночное и сумеречное время; и как в этом случае изменяются способности молоди к ориентации;
- каково последствие сноса молоди рыб потоком воды в случае ее принудительного отвода в плане времени восстановления нормы ориентации в пространстве.

Без решения этих вопросов, мероприятия по рыбозащите будут, по-видимому, малообоснованными.

Управление миграционными путями. Ликвидация ущерба, причиняемого гидростроительством и водозаборными сооружениями, возможна на пути изменения миграционных путей, причем как производителей, так и молоди рыб (Мантейфель 1970; Поддубный, 1978). При этом предполагаются мероприятия, связанные как с созданием физических препятствий на старых миграционных путях, так и с искусственным ухудшением, или улучшением, условий ориентации на различных участках старых и новых миграционных путей. Важность ориентационных исследований для задач управления миграционными путями представляется вполне очевидной.

Таковы рыбохозяйственные аспекты изучения поведения рыб.

Бионические аспекты связаны с перспективами создания новых навигационных технических систем для морского флота. При этом, имеется в виду трехстадийная система биологических исследований, а именно: изучение факта, фактора, и механизма ориентации и навигации рыб, а также стадии математического и технического моделирования биологических прототипов (см. сборники: Бионика, 1965, Вопросы бионики, 1967, Проблемы бионики, 1973).

Необходимость биологических исследований механизмов навигации рыб обуславливается в настоящее время разработками роботов третьего поколения - так называемых интегральных роботов, предназначенных для подводных работ, автоматических исследований морского дна, а также для высадки и автономной работы в условиях других планет. Считается необходимым обеспечить интегральные роботы системами ближней ориентации и дальней навигации с использованием глобальных ориентиров (Полонников, Николаев, 1977). Подобные исследования ориентации рыб уже планируются и в чисто океанологических работах. Более того, даже вузовские учебники по курсу бионики называют одной из важнейших задач бионики решение проблемы ориентации и навигации мигрирующих угрей. В этой связи, на наш взгляд, необходимо планировать исследования по ориентации и навигации рыб в следующих аспектах:

- отбор видового и возрастного состава рыб как объектов, перспективных для ориентационных исследований;
- обнаружение факта и основных закономерностей изменения ориентации в зависимости от изменения факторного состава окружающей среды, включая широтные, долготные эксперименты с исключением (компенсацией) отдельных ориентирующих факторов среды;

- локализация системы чувствительных рецепторных органов в нейрофизиологическом эксперименте и изучение характеристик чувствительности рецепторов к выявленному ориентирующему раздражителю;

- построение математических моделей системы ориентации и навигации с учетом выявленных параметрических характеристик рецепторных систем;

- построение технических моделей и их испытания в условиях, приближенных к натурным.

1.4. Основные направления исследований

Вышеизложенные соображения приводят нас к постановке следующих основных направлений работы.

Характеристика предмета исследований. Ориентационное поведение является одним из наиболее древних эволюционных достижений; по времени его появление следует относить к периоду разделения животных и растительных организмов в первичной биосфере Земли. По своему функциональному значению оно явилось приспособлением к переходу организмов на активные способы перемещения в пространстве. В системном аспекте ориентация есть способ осуществления оперативной обратной связи при перемещении животного в пространстве. Будучи одной из составляющих целостного поведенческого акта, ориентация, по-видимому, возникла в эволюции раньше целостного поведения и, вероятно, в простейших формах явилась неизбежным этапом в формировании последнего. Способность к активной ориентации, непосредственно сказывающейся в поведении, может считаться одной из наиболее общих характеристик, которыми различаются животные и растительные организмы.

Ориентация, как биологическое явление, реализуется в одновременной работе всех трех систем организма: рецепторной, аналитической и эффекторной систем. Понимание явлений ориентации животных необходимо для решения ряда эколого-эволюционных проблем и нужд практической деятельности.

Характеристика объекта исследования. Рыбы – наиболее древние в ряду низших позвоночных, при этом они являются тем классом животных, у которых впервые преобладают не наследственные, а приобретенные в онтогенезе (то есть, каждой особью в отдельности) поведенческие реакции и их «личное» обучение. Плотная среда обитания

предполагает сохранение прочных связей с окружающей средой. Среди позвоночных рыбы в наибольшей степени зависят от состояния окружающей среды; это выражается в наилучшем приспособлении к абиотическим факторам среды. Следствием этого явления служит территориальная разобщенность нерестилищ и пастбищ, что в свою очередь влечет за собой появление регулярных тысячекилометровых миграций через океан. Способности к ориентации и навигации мигрирующих животных при этом реализуются в полной мере. В связи с этим, рыбы служат излюбленным объектом также и бионических исследований. Кроме того, рыбы являются объектом весьма важного с хозяйственной точки зрения рыбного промысла, решение многих задач которого упирается в выявление специфики ориентации рыб.

Характеристика факторов среды. Ориентация, как составляющая системы более общего явления - поведения, определяется комплексом факторов внутренней и внешней среды. Факторы внутренней среды подразделяются на морфофизиологические, определяющие потенциальные возможности животного к ориентации, и мотивационные, определяющие как необходимость, так и вероятность ориентации в процессе поведенческого акта. Факторы внешней среды подразделяются: на нейтральные, то есть влияющие на другие характеристики состояния животного и прямо не влияющие на его ориентацию; корригирующие, то есть, влияющие на работу ориентационных систем в плане их работоспособности, включения и выключения; и ориентирующие, имеющие некий градиент, или направленность, которые могут прямо использоваться животным в качестве ориентира.

Характеристика экспериментальных методов. Поскольку ориентационная система состоит из трех подсистем: рецепторной, анализаторной и эффекторной, то ее изучение возможно соответственно на трех уровнях: рецепторном, анализаторном и эффекторном. На первом уровне, рецепторном, применимы почти исключительно нейрофизиологические методы. На анализаторном – возможно применение обычных методов изучения физиологии ВНД. И только на эффекторном уровне возможно применение методов, связанных с деятельностью целостной системы. Эта деятельность уже включает в себя результаты всех состоявшихся процессов на рецепторном и анализаторном уровнях. Последнее обуславливает преимущество работы на этом третьем, эффекторном уровне, для целей изучения ориентации, и обосновывает необходимость разработки специальных экспериментальных методов. Укажем здесь на тенденцию в развитии науки: *почти каждое новое иссле-*

дование начинается с разработки специальных методов, заведомо соответствующих цели и задачам данного исследования.

Таковы теоретические положения, к которым мы приходим в результате анализа проблем поведения и ориентации. Из них вытекают положения, которые необходимо обосновать экспериментально. В частности, необходимо было получить ответы на следующие вопросы.

1. В каких формах проявляется ориентация рыб.

2. Какое влияние на поведение и ориентацию рыб имеют внутренние и внешние факторы, в том числе: морфофизиологические; мотивационные; корригирующие; ориентирующие. Для получения ответов на перечисленные вопросы необходимы были обоснования и некоторая предварительная разработка соответствующих экспериментальных методов.

Перечисленные вопросы и явились задачами наших исследований. Теоретическая часть работы была выполнена автором книги. В экспериментальной части работы были использованы собственные данные автора, равно как и данные его коллег, последователей и учеников.

Глава 2. РАЗРАБОТКА МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Обоснование экспериментального подхода

Эффективность изучения особенностей ориентации животных в значительной степени зависит от исходных методологических установок (Мантейфель, 1970). Выше были сформулированы основные требования к экспериментальному методу, который был бы адекватным поставленным задачам. Там мы пришли к выводу о необходимости анализа ориентации на уровне целостной системы. Функционирование такой целостной системы включает в себя работу рецепторного, анализаторного и эффекторного механизмов. Р.Хайнд (1970) по этому поводу указывал, что применение физиологических методов для исследования рецепторно-анализаторных систем может приводить к ошибкам, очевидным с поведенческой точки зрения. Физиологический метод, несомненно, более точен в оценке чувствительности органов чувств к агентам внешней среды, но при этом нельзя быть уверенным, что изменение этого агента повлияет на поведение целостной системы.

В этой связи представляется целесообразной характеристика всех раздражителей, данная в свое время Г.Ф.Плехановым (1965). Он делит раздражители на прямые, выявляющие ориентировочный рефлекс, и реализующиеся в поведении животного, и субпороговые, которые могут быть определены по изменению (сдвигу) физиологических функций. К похожим раздражителям можно отнести и так называемые корригирующие раздражители (Холодов, 1965). Субпороговые раздражители, вероятно, можно выявить только с помощью условно-рефлекторных и электрофизиологических методов. Очевидно, что интенсивность субпорогового раздражения будет много ниже, чем интенсивность раздражения, вызывающая ориентацию животного. Приведем такой показательный пример. В опытах Л.К.Малинина, В.В.Лапкина и Г.И.Рукавицина (1976) по изучению электрической чувствительности рыб, были выявлены следующие пороги раздражения:

а) порог чувствительности, изучался методом условных рефлексов, ответной реакцией считалось изменение сердечного ритма. Таким образом был определен порог чувствительности к электротоку, с величиной, равной $0,75 \text{ мка/см}^2$;

б) порог отпугивания, изучался поведенческим методом, т. е. на уровне целостной системы, безусловно-рефлекторно, на основе регистрации привлечения и отпугивания рыб в крестообразной установке лабиринтного типа. И величина порога оказалась равной 38 мка/см^2 . То есть разница получилась в два порядка.

Эти данные говорят о том, что, несмотря на весьма высокую чувствительность рыб к данному агенту среды, для его превращения в ориентирующий раздражитель необходимо увеличение интенсивности агента почти в 50 раз. Поэтому при анализе поведения рыбы приходится четко различать ее способность идентифицировать раздражители, с одной стороны, и ее способность ориентироваться относительно них в пространстве, с другой стороны (Хайнд, 1975). О том же писал и Дикграаф еще в 1964 году. Он, в частности, указывал, что электрофизиологические исследования представляют доказательства эффективности раздражения для собственно одного единичного рецептора, оставляя открытым вопрос, могут ли эти раздражения быть использованы в поведенческих реакциях. Вынести решение об использовании рецепторных возможностей, т. е. об их биологическом значении, писал Дикграаф, возможно только на основании поведенческого эксперимента. Более того, часто само развитие рецепторных способностей оценивается по результатам того или иного вида двигательной активности, с учетом сенсомоторной координации (Хайнд, 1975), т. е. ориентации в нашем понимании.

Таким образом, резюмируя работы ряда авторов, мы приходим к следующему выводу. Изучение ориентации наиболее целесообразно проводить на уровне целостной системы, то есть на уровне анализа двигательного поведения животных. При изучении последнего необходимо учитывать две стороны явления: локомоцию и ориентацию. Причем, первая регистрируется непосредственно, вторая – косвенно, по результатам изменения первой. Изучение поведения (в узком смысле регистрации двигательных перемещений животного) поэтому должно явиться методической основой для изучения ориентации.

При разработке экспериментального подхода, основанного на такой методической базе, возникают новые нерешенные проблемы. Все исследования поведения животных, по выражению Я. Дембовского (1959), естественно обречены на односторонность, ибо «внутренний мир животного, мир его мыслей и чувств нам недоступен и никакой метод не дает нам возможности понять его непосредственно». То есть, исследователю остается лишь наблюдать внешние проявления поведения и по ним судить о том, что и как воспринимает животное (Дембовский, 1959; Хайнд, 1975). Анализируя тактику исследования поведения, Хайнд (1975) указывал, что контроль и, очевидно, классификация всех вариантов поведения составляет самостоятельную проблему и потому предостерегал исследователей от попыток делать преждевременные обобщения. Ближайшей целью таких исследований он называл

создание *«точных методов анализа поведения в самых различных поведенческих ситуациях»*.

Поэтому одной из первых задач, поставленных перед нашими исследованиями, явилась задача создания именно такого точного метода анализа двигательного поведения животного в различных ситуациях. Двигательное поведение животного в новой обстановке, каковой по сути и будет обстановка любого поведенческого эксперимента, следует априорно рассматривать как «поисковое».

В основе представлений о поисковом поведении лежат представления И.П.Павлова о рефлексе цели. В своей известной работе «Рефлекс цели», доложенной на Третьем съезде по педагогике в 1916 году, И.П.Павлов говорил, что рефлекс цели состоит из отдельных рефлексов, большая часть которых представляет собой положительно-двигательные рефлексы, имеющие своей целью захватить, усвоить новые, благоприятные для жизни данного организма, условия (цит. по: И.П.Павлов, 1973). Поисковое поведение, в основе которого лежит определенная мотивация, или доминантное состояние организма, иногда называют аппетентным (Крэг, 1918, цит. по; Слоним, 1967; Шовен, 1972). При этом предполагается, что поисковое поведение состоит из двух частей: двигательного поведения и завершающего акта. Считается, что оно также является типичным для вида, но его двигательная часть, по Крэгу, гораздо более пластична, изменчива и лучше приспособлена к окружающей ситуации, чем более простые и совершенно стандартные завершающие акты (Слоним, 1967). В дальнейшем нас будет интересовать именно двигательная часть поискового поведения.

В состоянии поискового поведения животное находится при очень высокой возбудимости нервной системы, что позволяет ему реализовывать безусловно-рефлекторную деятельность в совершенно необычной (неадекватной) для этого обстановке (Слоним, 1967). Важнейшим элементом поискового поведения является наличие соответствующего состояния нервной системы, именуемого разными авторами мотивацией, доминантой, побуждением, образом искового и т.п. В настоящей работе мы будем пользоваться термином «мотивация». Под мотивацией понимается афферентный синтез в анализаторной системе, или процесс принятия решения. Он базируется на оценке доминирующей в данный момент потребности организма на основе деятельности гормональной системы и желез внутренней секреции с одной стороны, и ориентировочно-исследовательской реакции на сигналы о состоянии внешней среды, с другой стороны. Адаптивная ценность поведения, по мнению Л.Н.Трут (1978), определяется именно этим тремя функциями нервной системы. Хайнд отмечает (1975), что поисковое поведение в

значительной степени состоит из сканирования окружающей среды, которое продолжается до тех пор, пока животное не столкнется с определенным набором раздражителей, соответствующих искомой «цели», при достижении которой может состояться и завершающий акт. В процессе развития во времени поискового поведения возможен также последовательный поиск различных целей, их нахождение, и выполнение соответствующих завершающих актов. Иными словами, поиск связан не только с изменениями поведения, но и с изменениями реактивности животного, которые непосредственно в поведении не проявляются. Последнее явление лежит в основе обучения животного «методом проб и ошибок», когда, согласно Торпу (Хайнд, 1975), в результате подкрепления образуются ассоциации между раздражителями или ситуацией и независимым двигательным актом. Весьма важным, на наш взгляд, моментом служит то обстоятельство, что сама новая ситуация, в которую попадает животное, может послужить самостоятельным подкреплением в поисковом поведении. Так, Дембовский (1959) пишет, что, в отсутствие какого-либо определенного внешнего раздражителя, сама новая обстановка опыта может играть роль внешнего раздражителя, который можно назвать «ситуационным» раздражителем. Р.Хайнд (1975) по этому поводу замечает, что ситуации, которые сами по себе могут служить подкреплением, определены естественным отбором, что указывает на важность изучения *неподкрепляемого поведения* животных в различных экспериментальных условиях. Возможны, однако, и другие варианты спонтанного подкрепления такого неподкрепляемого поведения. По данным Биндры (цит. по: Хайнд, 1975), выполнение ранее сформировавшихся реакций может само приобрести значение подкрепления, что называют "функциональной автономией" реакций. В целом, Р.Хайнд делает вывод о том, что вместо традиционных пищевых и оборонительных подкреплений, можно использовать в качестве подкрепления сами по себе изменения окружающей обстановки. В этих условиях у животного происходит так называемое «латентное обучение» в данной ситуации. Согласно Р.Хайнду, латентное обучение есть обучение характерным признакам ситуации, а дальнейшее его использование для достижения каких-либо целей служит основой для последующего обучения методов проб и ошибок. По Р.Шовену (1972), латентное обучение само по себе не мотивировано ни одной из основных потребностей и включает своего рода «перенос опыта», так что животное может воспользоваться этим опытом в разных состояниях мотивации. Поведение, которое лежит в основе процессов латентного обучения, называют ориентировочно-исследовательским. Оказавшись в незнакомой обстановке (Хайнд, 1975), животное будет как бы «бесцельно», не на-

правленно передвигаться, исследуя все, что его окружает. Такое исследовательское поведение направлено лишь на ликвидацию «рассогласования», несоответствия между нервной моделью знакомой ситуации и последствиями восприятия необычной новой ситуации. Однако, основное отличие такого «бесцельного» блуждания от целенаправленного поискового поведения заключается в том, что ликвидация несоответствия происходит не из-за изменения раздражителей, воздействующих на животное, а вследствие перестройки самой «нервной модели» знакомой ситуации. Таким образом, новые раздражители осваиваются и, в конце концов, перестают быть новыми (там же).

Необходимо также отметить то важное обстоятельство, что исследовательское поведение служит важной составляющей явления более общего плана, каковым выступает поисковое поведение.

Когда животное не в состоянии завершить какую-то последовательность поведенческих реакций из-за физических препятствий или отсутствия соответствующих раздражителей, его поисковое поведение может включать в себя элементы исследовательского поведения, поведения по типу совершения проб и ошибок. Это означает, что животное начинает использовать формы поведения, которые могут привести его к ситуации, позволяющей завершить начатую цепь реакций (Хайнд, 1975).

Поисковое поведение, которое подкрепляется только ситуационным раздражителем, в конце концов, приводит к привыканию животного к данной ситуации. Являясь своеобразным типом обучения (Шовен, 1972), привыкание избавляет животное от необходимости реагировать на раздражитель (в данном случае ситуационный), не имеющий для него никакого значения. В условиях привыкания функциональное истощение животного совершенно исключено, а сам процесс привыкания к ситуации происходит сравнительно медленно (там же). В результате можно ожидать, что двигательное поведение животного полностью прекратится.

Таковы, кратко, процессы поведения животного, помещаемого в новые для него условия экспериментальной установки. Эти процессы следует учитывать при анализе явлений ориентации, которые изучаются на фоне двигательного поискового поведения. Эксперименты в контролируемой обстановке лабораторных установок являются пока основными в исследованиях физиологов, а задача экспериментатора заключается в том, чтобы сделать их максимально правильными (Праздникова, 1970). При этом, целесообразно, по-видимому, ставить перед экспериментом достаточно узкие задачи, пытаться выяснить

принципы, действующие в какой-то специфической области науки о поведении (Хайнд, 1975).

По мнению А.Слонима (1967), поисковое поведение может быть разделено на определенные состояния, переход которых из одного в другое осуществляется в нисходящем порядке: от более пластичного изменчивого, общего, к более частному, стандартному. На наш взгляд, особый интерес представляют именно первые стадии развертывания во времени поискового поведения. Далее возникает вопрос, как проводить описание поведения, т.е. что конкретно необходимо регистрировать в эксперименте. Наиболее удобным способом регистрации поведения считается метод описания поведения по его последствиям (Хайнд, 1975), при этом оценка поведения делается сугубо по тем результатам, к которым оно привело животное. Этот метод имеет преимущественное применение при изучении поискового поведения и ориентации животных по отношению к окружающим предметам (там же). Указываются следующие преимущества метода: с его помощью удается получить краткое описание множества двигательных актов, каждый из которых сам по себе изменчив; он позволяет описывать элементы поведения по объективно определяемым изменениям, и потому данный метод свободен от неточностей простого наблюдения. Третьим преимуществом метода описания по последствиям считается тот факт, что он привлекает внимание к основным свойствам поведения, которые могут быть скрыты от внешнего наблюдения, например, к ориентации относительно окружающих объектов, или к реактивности на внешние стимулы. Кроме того, высказывается мнение, что описание по последствиям часто совершенно необходимо для полного описания поведения (Хайнд, 1975).

С учетом последнего соображения, поведение подвергается «каталогизации» и хронометражу (Слоним, 1967), которые выступают важнейшими элементами изучения самого поведения. В результате в руки исследователя попадают протоколы экспериментов, называемые иногда "этограммами" (Слоним, 1966), анализ которых неизбежно приводит к абстрагированию (Хайнд, 1975), и, добавим, к построению математических моделей, более или менее адекватно описывающих особенности поведения в условиях проведенного эксперимента. При этом возникает необходимость стандартизации примененного экспериментального метода для того, чтобы иметь возможность проводить сравнения различных способностей животных. Один и тот же тест редко бывает одинаково пригоден для далеких друг от друга видов. Поэтому Р.Хайнд (1975) предлагает проводить сравнительные исследования с применением одинаковых тестов в ограниченном диапазоне какого-то

одного класса животных. Последнее явилось дополнительным аргументом для выбора объектом наших исследований представителей одного класса, в данном случае класса рыб.

При выборе схемы экспериментальной установки необходимо было учитывать также и следующие возможные попутные эффекты:

а) тигмотропизм – в опытах на крысах и мышах (Дембовский, 1959) было показано, что животные, если имеется возможность, всегда передвигаются вдоль стен (правило левой или правой руки), что, видимо, следует связывать с какой-то формой оборонительного поведения; это же явление наблюдается и у рыб (Yellyman, 1977);

б) критическое ограничение пространства – в опытах на рыбах (Выскребенцев, 1970) было показано, что при определенном ограничении пространства у рыб возникают так называемые мобилизационные реакции, в основе которых, по-видимому, лежит классический рефлекс свободы (И.П. Павлов), возбуждающий соответствующее поисковое поведение;

в) развороты в ограниченном пространстве – рыбы легко разворачиваются в ограниченном пространстве: по данным Д.С.Павлова (1974), они с помощью хвостового плавника могут совершать повороты на 90^0 всего лишь за один взмах хвоста.

Перечисленные соображения приводят нас к выводу о целесообразности и правомерности применения в качестве экспериментальной камеры одной из установок лабиринтного типа. По мнению Я.Дембовского (1959), экспериментальный лабиринт не является для многих животных ничем принципиально новым. В естественных условиях многие животные и, в частности, рыбы, часто вынуждены пробираться между разными предметами и запоминать более или менее извилистые пути. В значительной мере сказанное справедливо для одного из основных объектов настоящих исследований - представителей семейства речных угрей. Лабиринт, пишет Я.Дембовский, позволяет усложнить задачу в любой степени, а также позволяет точно и объективно определить способности животного. В нем можно регистрировать каждое его движение, определить вид и степень совершаемых ошибок, измерять скорость обучения, регистрировать продолжительность пробега и выражать все это в цифрах, что очень облегчает оценку и сравнение (там же).

По этим причинам метод лабиринта был выбран нами в качестве основного экспериментального метода.

2. 2. Особенности поведения животных в лабиринтах

Исследования поведения животных в лабиринтах имеют уже более чем полувековую историю. Подробное её изложение имеется в известной работе Яна Дембовского «Психология животных», вышедшей в русском переводе в 1959 году.

Появление этого специфического метода Дембовский связывает с работами британского ученого Смолла. Смолл будто бы сконструировал первый лабиринт по образцу известного в начале XX века аттракциона лабиринта в парке Хемптон-Корт в Лондоне, и ярко описанному в художественной литературе (см. например, книгу «Трое в лодке (не считая собаки)» Джером К. Джерома, вышедшую в 1889 году).

Метод лабиринта был по достоинству оценён исследователями поведения животных. Появилось множество конструкций и модификаций различных лабиринтов, в том числе: круговые, квадратные, Т-образные, У-образные и т.п. (Дембовский, 1959). Оказалось, что метод лабиринта легко применим, и разные его конструкции дают сравнимые и достаточно достоверные результаты.

Методически, в лабиринт всегда помещалось одиночное животное, вначале в пусковую камеру, откуда оно должно было пройти по извилистым путям и найти дорогу либо к выходу, либо к другому подкрепляющему раздражителю (чаще всего пищевому). При этом, удавалось изучать различные особенности поведения животных, в т.ч. при голодании, при повреждении нервов и мозга, влияние гормонов и витаминов на скорость и точность пробега, память, скорость обучения в разных условиях, и т.п. В целом, как утверждает Ян Дембовский, не подлежит сомнению, что метод лабиринта является одним из лучших зоопсихологических методов, не имеющим себе равного в отношении разнообразия разрешимых с его помощью проблем. Проведя исчерпывающий анализ известных на тот момент работ по изучению поведения животных в различных лабиринтах, Дембовский делает следующие важные для нас выводы:

а) животные от природы наделены богаче, чем это необходимо им в обычных жизненных ситуациях;

б) поведение животных в лабиринте является мотивированным;

в) ни одно чувство не является необходимым для овладения лабиринтом; выключение одного из них приводит к тому, что начинают функционировать другие, компенсирующие нехватку информации, органы чувств, прежде напрямую не связанные с реакцией;

г) нет ни одного чувства, которое в определенных условиях не могло бы стать доминирующим средством ориентации.

В другом месте своей, ставшей классической работы, Дембовский делает замечание, что обучение в лабиринте основано на общей ориентации, а не на запоминании отдельных поворотов, т.к. трасса пробега к одной цели у одного и того же животного всегда была разной. В лабиринте сложной формы обычно имеет место явление спонтанного чередования поворотов направо и налево. Исследователи Сазерленд, Гленцер и Монтгомери (цит. по: Хайнд, 1975) связывают это явление с ориентировочно-исследовательской активностью животного, а Баллачи и Бюзл (цит. по: Дембовский, 1959) полагают, что здесь имеет место обычная центростремительная сила, которая удерживает животное от отклонения от направления обычного прямолинейного движения. В подтверждение последнего объяснения приводятся данные разных опытов, в том числе опытов Эванса (цит. по: Дембовский, 1959), где такие высокоорганизованные животные как крысы с большим трудом (после 36-175 сочетаний) могли освоить простую последовательность поворотов направо – налево. Центростремительная сила объясняет и так называемую кинестетическую реакцию, определяющую в ряде случаев передвижение животного в лабиринте.

Итак, попадая в лабиринт, животное активно передвигается по нему, имея в качестве цели «образ искомого», определяемого соответствующей мотивацией, и в качестве средства достижения этой цели – разнообразные способности к ориентации в лабиринте. Само поисковое поведение в лабиринте, в зависимости от конкретной мотивации, может, на наш взгляд, принимать три формы своего проявления: ориентировочно-исследовательское, адаптационное, и оборонительное, которыми и исчерпываются все варианты возможных целей, и которые могут сочетаться в различных комбинациях друг с другом в пространстве и во времени. Такое подразделение простых реакций на внешние раздражители предложено Е.Н.Соколовым (1958); по мнению Р.Хайнда (1975) эти реакции частично перекрываются.

Развивая эти идеи, мы предполагаем, что поисковое поведение в лабиринте, в зависимости от конкретной мотивации в центральной нервной системе (ЦНС), может принимать также три основные формы:

а) ориентировочно-исследовательское поведение, поиск новых раздражителей, ознакомление и освоение новой территории и, как правило, избегание тупиков лабиринта;

б) адаптационное поведение, как правило, случайное блуждание по всем коридорам лабиринта;

в) оборонительное поведение, страх и часто затаивание, при движении – стремление найти выход из лабиринта, избегание новых кори-

доров, предпочтение уже знакомых коридоров, частое появление в тупиках и, в особенности, около стартовой камеры.

При этом, очевидно, возможны следующие формы ориентации:

а) кинестетическая, с сохранением прямолинейного направления движения (т.е. инерциальная); *б) тигмотактическая*, с сохранением постоянного контакта с одной из стен (движение только по одной стенке, правило левой или правой руки); *в) ориентация в условиях выбора*, в т.ч. явное предпочтение либо новых, либо уже знакомых коридоров; *г) ориентация на стартовую камеру*; *д) ориентация на тупики лабиринта*; *е) компасная ориентация*, то есть, ориентация на внешние относительно лабиринта раздражители.

Из перечисленных шести форм, только инерциальная и компасная ориентации прямо никак не связаны с лабиринтом; остальные четыре определяют именно ориентацию в лабиринте; в связи с чем, в дальнейшем будем называть эти формы ориентации общим термином «локальная ориентация».

Изучению поведения рыб в лабиринтах посвящены весьма немногочисленные работы. Имеются данные о способности рыб к обучению в лабиринтах. Так, Торп указывает (цит. по: Шовен, 1972) на наличие латентного обучения у лососей, пытающихся найти выход из лабиринта. Б.П.Мантейфель (1970) обращает внимание на возможность обучения у некоторых пресноводных рыб на модели ставного невода, являющиеся по сути одним из вариантов конструкции лабиринтного типа. Шовен (1972) пишет о задержках в 3-5 секунд при решении рыбами задач выбора в лабиринте. По данным Л. Г. Воронина (Хайнд, 1975) для формирования условного рефлекса у рыб (карася) и обезьян (шимпанзе) требуется почти одинаковое число сочетаний, причем у рыб угасание рефлекса и дифференцировка раздражителей происходит медленнее, чем у обезьян. Как показал Биттерман (1958, цит. по: Праздников, 1970), в опытах по обучению в лабиринте рыбы оказались неспособны переносить опыт с одной задачи на другую. В частности, решение задачи по дифференцированию яркостей никак не облегчало рыбам решение последующей задачи по дифференцированию формы, что свидетельствовало о меньшей лабильности нервных процессов у рыб по сравнению с млекопитающими. Поэтому, можно было ожидать, что если для обучения крыс в лабиринте коридорного типа в среднем требуется 15,5 опытов (Дембовский, 1959), то для обучения рыб потребуется гораздо большее число опытов. По данным Уоррена (цит. по: Хайнд, 1975), у позвоночных наблюдается некоторое возрастание способности к обучению, но из них только млекопитающие оп-

ределенно превосходят беспозвоночных (муравьев) по способности к обучению в лабиринте.

Таким образом, мы приходим к выводу о незначительной роли процессов обучения у рыб в их поведении при одноразовом попадании в лабиринт. А значит, их поведение в лабиринте будет практически в «чистом виде» демонстрировать нам их ориентационные способности, не связанные с каким либо обучением.

2.3. Биологические основы метода формальной среды

В предыдущем разделе мы рассмотрели основные особенности применения метода лабиринта в изучении различных форм поведения животных, и пришли к выводу, что для поставленных перед нашими исследованиями задач этот метод является наиболее приемлемым. Остается только выбрать конкретную конструкцию лабиринта и приступить непосредственно к экспериментам. Анализ всех имеющихся типов – схем лабиринта показал, что для наших целей изучения ориентации ни один из них не является подходящим. Причиной этому оказалось то обстоятельство, что метод лабиринта применялся другими исследователями по традиции исключительно для решения задач обучения. А для изучения ориентации обычно применялся совсем другой метод – метод «круглой клетки» для птиц и «круглого бассейна» в случае рыб. Однако экспериментальные методы, построенные по принципу «круглого бассейна» являются очевидным шагом назад по сравнению с лабиринтными. Они, в частности, дают подопытному объекту одновременно излишне много вариантов выбора, причем вариантов неодинаковых по вероятности выбора.

Основным преимуществом лабиринтного метода, на наш взгляд, является известная формализация пространства, окружающего животное. Анализ этой особенности привел нас к формулированию понятия «формальная среда» (1971), для построения которой мы используем четыре важных принципа:

а) Принудительность выбора – заключается в создании искусственных ограничений пространства, окружающего животное. Они заставляют его в принудительном порядке решать задачу выбора и принимать решение о дальнейшем пути своего движения, исходя из строго ограниченного числа вариантов;

б) Бинарность выбора – это требование применяемого в психологии метода «да – нет», который используется для определения порогов чувствительности сенсорных систем (Бардин, 1976). Бинарность

выбора является также условием минимизации разнообразия ответов организма на внешние стимулы. При большем числе вариантов выбора абсолютное значение вероятностей ответов на каждого из них будет довольно малым и различным (Марзокко, Бертрем, 1965). Наоборот, при минимизации числа вариантов возможного выбора, их вероятность резко возрастает, а ответы организма становятся четко различимыми. В нашем случае, в условиях принудительного выбора, надо предоставить движущемуся по лабиринту животному только два совершенно равноправных направления, например, налево и направо; таким образом, будет учитываться то обстоятельство, что рыбы, как и все позвоночные, обладают двусторонней симметрией тела и имеют симметрично расположенные органы чувств. Отсюда вытекает необходимость наличия для выбора только двух симметрично расположенных, налево и направо, разрешенных направлений для движения. Следовательно, сама морфология тела рыб предписывает нам именно бинарность, т.е. парность возможных решений в точке выбора, которые были бы равноправны с точки зрения симметрии. Точка выбора, поэтому, очевидным образом приобретает очертания У-образного узла, образованного симметричным раздвоением коридора на два других.

в) Множественность выбора – принятие решения в У-образном узле может происходить по случайному закону; предпочтение одного из поворотов должно быть подтверждено статистически. Последнее может быть реализовано двумя путями: либо частым повтором испытаний в одном и том же узле, либо использованием системы У-образных узлов, взаимно переходящих друг в друга. Последний вариант представляется более предпочтительным, т.к. исключает дополнительные вмешательства экспериментатора в процесс эксперимента. Такой эксперимент, будучи однажды запущенным, далее сам собой повторяется вновь и вновь, какое-то время предлагая движущейся рыбе одни и те же стандартные задачи выбора. При этом система У-образных узлов образует некое новое формальное пространство лабиринтного типа со своими особенностями, которые также необходимо будет учитывать. Основным преимуществом такой системы будет возможность на одной особи за короткое время получить большой массив экспериментальной информации (в двоичной форме) о решении одной рыбой множества задач выбора. Отметим, что отдельные особи за один час свободного движения в такой установке могли до 1000 раз решать задачи выбора, возникающие перед ними в каждом узле лабиринта по ходу их движения. Таким образом, в одном опыте с одним подопытным объектом может быть обеспечена множественность задач выбора, важная для получения статистических оценок явления,

г) Пространственная изотропия выбора - данное условие определяется спецификой поставленных задач изучения пространственной ориентации. Последняя предполагает наличие круговой симметрии разрешенных направлений, что реализуется также и в традиционных методах «круглой клетки» и «круглого бассейна». Недостатком метода «круглого бассейна» является, на наш взгляд, реализующаяся в нем ситуация «открытого поля». Здесь животное будет двигаться непредсказуемым образом вплоть до подхода к внешнему контуру бассейна, около которого начинают проявляться тигмотактические реакции обхода стенки бассейна. Регистрация такого поведения мало что дает для целей анализа ориентации, т.к. в каждой точке пути животное имеет неопределенно много вариантов выбора дальнейшего пути следования с неизвестной априорной вероятностью. В то время как в случае бинарности выбора его априорная вероятность (математическое ожидание) приближается к 0,5 (то есть 50%).

Отметим, что бинарность выбора не только значительно упрощает рыбе решение задачи выбора, но также упрощает и нам, исследователям, регистрацию последствий этого выбора, что немало важно для эффективности принятой методики эксперимента.

Пространственная изотропия выбора предполагает наличие совершенно одинаковых точек, где ставится задача выбора, которые были бы равномерно распределены по площади некоторого ограниченно-го экспериментального объема.

Реализация всех четырех принципов привела нас к понятию «*формальная среда*», впервые сформулированному нами в 1971 году.

Основной идеей применения метода «формальной среды» (метода ФС) служит его противопоставление методу «круглого бассейна». В круглом бассейне все поведение рыбы состоит из двух компонентов: поведения собственно в открытом поле, плюс краевые эффекты движения рыбы вдоль боковых стен бассейна. В отличие от него, в условиях «формальной среды» все поведение объекта в принудительном порядке происходит в виде исключительно одних краевых эффектов движения вдоль стен. Более того, вся «формальная среда» составляется из одних только стенок и образованных ими узких коридоров. Исследование ориентации в условиях подобного искусственного пространства ведется на фоне таких краевых эффектов.

Практическое решение идея «формальной среды» получила в специально разработанной нами конструкции дихотомического лабиринта. Она была разработана нами (совместно с В.А.Ходорковским) еще в конце 1968 года (заявка на изобретение №1302686/28-13 от 11 февраля 1969 года). Такая конструкция позднее была признана изобре-

тением (авторское свидетельство № 300147, УДК 639.3.05 (088.8)). Схема использованного нами дихотомического лабиринта, применяемого для формализации среды, приведена на рис.2.1.

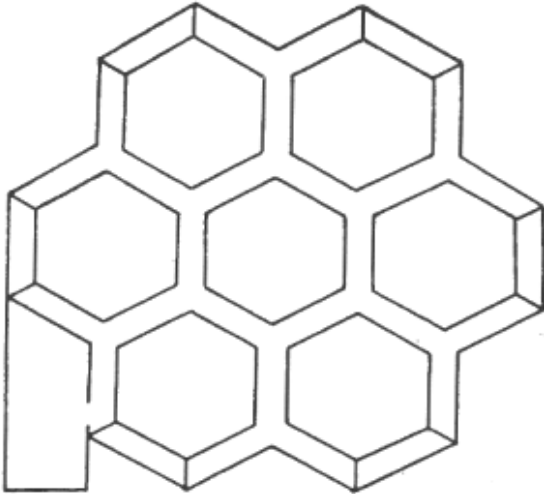


Рис. 2.1. Схема лабиринта

Все коридоры лабиринта имели соответствующие порядковые номера. Сама регистрация поведения в лабиринте заключалась в фиксации каждого коридора (точнее его номера) при прохождении его рыбой, и занесением в протокол опыта одного лишь номера коридора. Протокол опыта представлял собой, таким образом, одну лишь последовательность номеров коридоров. Эта запись полностью отражала последовательность прохождения самих коридоров лабиринта движущейся рыбой, то есть, собственно говоря, траекторию ее пути. Иными словами, в методе формальной среды был реализован способ регистрации поведения, известный как способ изучения «по последствиям» (см. выше). При этом регистрации подвергались только сами последствия решения каждой данной задачи выбора, возникающей перед рыбой при её движении в лабиринте. Важнейшим признаком формализации пространства явилось искусственное введение его дискретности. Как уже говорилось, эта дискретность облегчает принятие решения рыбе, сводя все многообразие вариантов выбора только к двум равным, причем пространственно симметричным вариантам. Это также облегчало регистрацию результатов такого выбора, сводя все бесконечное множество точек выбора в случае «круглого бассейна» до строго ограниченного и контролируемого числа точек выбора в случае «формальной среды». Дискретность формального пространства позволяла также, ес-

ли и не прямо получить дискретность параметров воздействующего внешнего фактора, то предоставляла возможность сделать это косвенным путем.

В реальных условиях параметры внешнего раздражителя изменяются непрерывно в каждой следующей точке пространства, изменяясь при этом на неопределенно малую величину. В условиях «открытого поля» реакция животного на этот фактор будет также постепенно изменяться от точки к точке, вслед за изменением параметров раздражителя. Уловить эти малые колебания реакции в эксперименте представляет собой чрезвычайно сложную задачу. В условиях же «формальной среды» животное лишено возможности плавно, постепенно, изменять свое поведение вслед за непрерывным изменением параметров самого раздражителя. При движении в узком коридоре лабиринта у животного накапливается «рассогласование» между изменяющимся постепенно внешним раздражителем и физической невозможностью для животного соответствующим образом на это реагировать. И только при подходе к точке выбора – к узлу лабиринта – накопившееся «рассогласование» снимается сразу на всю величину изменившегося параметра раздражителя, то есть скачком, и одновременно. А поскольку в узле одновременно возникает и новая задача выбора, то скачкообразная ликвидация «рассогласования» здесь сильно и определенно влияет на процесс следующего принятия решения, детерминируя, в конечном счете, и его результат, связанный с выбором одного из двух симметричных путей, разрешенных для дальнейшего передвижения. Таким образом, дискретность пространства сама по себе приводит к дискретности реакций на различные внешние факторы, что делает их доступными для наблюдения и анализа.

Другой характерной чертой «формального пространства» является его внутренняя замкнутость. Система переходящих друг в друга коридоров позволяет в принципе реализовать «бесконечное» блуждание, т.к. все коридоры геометрически одинаковы, переходы в них осуществляются под одними и теми же углами, и животное практически ничем не может отличить их друг от друга, кроме как по измененным характеристикам подаваемого внешнего раздражителя. Помещенное однажды в лабиринт, животное, в данном случае рыба, как показывает опыт, может «бесконечно» по нему передвигаться, регулярно решая возникающие на пути задачи выбора в процессе поискового поведения, которое в какой-то момент сменяется привыканием. Привыкание в свою очередь принимает две формы или две временные стадии: случайное блуждание и полная остановка. Таким образом, до наступления стадии привыкания, животное в принципе имеет возможность «беско-

нечного» передвижения в формальной среде без какого либо вмешательства извне.

Как показали предварительные эксперименты, рыбы (одиночные молодые угри) могли, без какого либо подкрепления, передвигаться по лабиринту в течение одного часа до полной остановки. За это время одна рыба проходила до тысячи проходов, оставаясь при этом неповрежденной и пригодной для участия в последующих экспериментах. Эта тысяча проходов соответствовала одной тысяче решений задач выбора, именуемых в настоящей работе «наблюдениями». Таким образом, одна рыба могла производить до тысячи элементарных опытов в час, что означало для нас получение стольких же единиц двоичной информации. Такие элементарные передвижения рыб по лабиринту явились в настоящей работе предметом регистрации, и именно они заносились во все протоколы проведенных экспериментов.

2.4. Математические основы метода формальной среды

Формальная среда, реализуемая дихотомическим лабиринтом, имеет определенную метрику, которая может быть соответствующим образом задана при использовании методов гексагональной геометрии и теории графов. Множество описаний поведения животного в формальной среде в принципе доступно изучению методами теории множеств, теории информации, математической логики и даже математической лингвистики. Однако, в основе методов анализа поведения в формальной среде нами был положен так называемый вероятностный подход. Его применение для построения математических моделей поведения животных в лабиринте подробно обсуждено в работе Ф. Марзокко и Ф.Бартрема (1965), посвященной статистическим моделям поведения. Вероятностный подход является наиболее применимым в нашем случае, поскольку формальная среда предполагает заранее известными (априорно заданными) вероятности всех возможных вариантов поведения в лабиринте при случайном блуждании. Отличия экспериментальных частот от вероятностей случайного блуждания (математического ожидания) могут быть выражены весовыми коэффициентами, характеризующими влияния различных факторов.

Формальная среда (ФС) представляет собой совокупность элементарных ячеек формального пространства, а именно узлов, и обладает, таким образом, своеобразной «доменной» структурой. Поскольку эти ячейки-узлы обладают симметрией в плоскости, постольку в них могут быть наперед заданы вероятности случайного блуждания.

Введем некоторые новые определения.

Определение 1. Проходом в ФС будем называть появление блуждающей точки в каком-либо одном коридоре лабиринта, обладающим соответствующим номером. Проход в ФС является скалярной величиной.

Определение 2. Переходом в ФС будем называть пару соседних проходов, объединяемых фактом выбора блуждающей точкой каждого следующего соседнего прохода. Переход в ФС является векторной величиной.

Определение 3. Узлами в ФС будем называть геометрическое место точки выбора. Узлы образованы тремя геометрически одинаковыми проходами, расположенными под углами 120° друг к другу.

Определение 4. Территорией ФС будем называть конкретную совокупность узлов, образующих лабиринт, применяемый в данном исследовании. В настоящей работе использовалась ФС, составленная из 12 геометрически одинаковых узлов.

Определение 5. Траекторией блуждания в ФС будем называть последовательность проходов (или переходов) в качестве событий, происходящих во времени.

Отметим, что пространственные размеры траектории сильно ограничены пределами территории формальной среды. Вследствие этого, мы полагаем, что наиболее интересные явления будут наблюдаться именно во временной последовательности событий.

Далее следует установить некоторые взаимоотношения между выявленными элементами формальной среды.

Лемма 1. В каждом узле ФС возможны 3 варианта появления блуждающей точки, или 3 прохода.

Лемма 2. Вероятности всех проходов в узле равны.
Доказательства обеих лемм, очевидно, вытекают из геометрии ФС.

Лемма 3. В каждом узле ФС возможны 6 вариантов выбора или 6 разных переходов блуждающей точки.

Доказательство: любой переход в узле по определению 2 является парой соседних проходов. Поскольку переход является векторной величиной, то каждая пара соседних проходов образует два взаимно противоположных перехода. Согласно лемме 1 в узле возможны три прохода, которые могут образовать три разные пары проходов. Следовательно, всего в узле могут быть 6 разных переходов.

Лемма 4. Вероятности всех переходов в узле равны.

Доказательство: согласно лемме 2 вероятности всех проходов равны. Эти проходы попарно образуют переходы. Очевидно, что вероятности взаимно противоположных переходов равны, т.к. эти переходы составлены одной и той же парой проходов, для которых леммой 2 уже установлен факт равенства вероятностей. Переходы же, составленные разными парами проходов, будут иметь равные вероятности уже в силу геометрической изотропии каждого узла. Таким образом, будем считать доказанным равенство вероятностей всех переходов в узле.

Лемма 5. На территории ФС возможны 24 прохода.

Доказательство: по определению 4 территория ФС составлена из 12 узлов. Согласно лемме I в каждом узле возможны 3 прохода, что должно дать для всей территории 36 проходов. Однако сама территория ограничена тупиками. Для внутренних областей территории ФС каждый проход участвует в образовании двух соседних узлов; во внешней зоне тупиков каждый проход участвует в образовании только одного узла. В силу сказанного, общее число проходов на территории ФС будет складываться из общего количества узлов, умноженного на три прохода в каждом узле, за вычетом общего количества тупиков, которые для ближних узлов дают только по одному проходу:

$$N_{\text{пр}} = 3N_{\text{взл}} - N_{\text{т}} \quad (2.1)$$

где $N_{\text{пр}}$ – число проходов, $N_{\text{взл}}$ – число узлов, и $N_{\text{т}}$ – число тупиков.

Поскольку тупиков всего 12, то

$$N_{\text{пр}} = (12 \times 3) - 12 = 24$$

что и требовалось доказать.

Лемма 6. Вероятности всех проходов, кроме тупиков, по территории ФС равны.

Доказательство: согласно лемме 3 вероятности всех проходов в каждом узле равны между собой. По определению 4 для территории ФС постулируется 12 геометрически одинаковых узлов. Отсюда следует, что вероятности проходов для всей территории ФС равны между собой.

Замечание к лемме. Лемма 6 имеет одно существенное ограничение. Она справедлива на всей территории ФС, кроме зоны тупиков. В зоне тупиков, в силу замечания, сделанного в доказательстве в силу леммы 5, вероятность каждого тупика равна половине вероятности прохода в смысле леммы 6. Это позволяет выделить в ФС концентрические зоны, состоящие из проходов. Так, мы выделяем:

- а) центральную зону - 6 проходов;
- б) промежуточную зону – 6 проходов;
- в) внешнюю зону тупиков - 12 проходов.

Для проходов зон а) и б) будет справедлива лемма 6. Для проходов тупиковой зоны будет справедливо высказанное положение об их вероятности, равной половине вероятности проходов других зон. Однако суммы вероятностей проходов каждой зоны будут одинаковы. Это позволяет сформулировать специальную теорему.

Теорема 1. Вероятности концентрических зон на территории ФС равны.

Доказательство: обозначим вероятности проходов в зонах: $P_{ц}$ - центральной зоны; $P_{п}$ - промежуточной зоны; $P_{т}$ - зоны тупиков. Тогда будет иметь место следующее равенство в силу леммы 6 и замечания к ней:

$$P_{ц} = P_{п} = 2P_{т} \quad (2.2)$$

Сумма вероятностей проходов в каждой зоне составит полную систему событий для каждой из них. Чтобы ее получить, необходимо вероятность каждого прохода умножить на число проходов в зоне. Тогда будем иметь следующие соотношения:

$$\begin{aligned} \sum_6 P_{ц} &= 6P_{ц} ; \\ \sum_6 P_{п} &= 6P_{п} ; \\ \sum_{12} P_{т} &= 12P_{т} . \end{aligned} \quad (2.3)$$

Уравнения (2.3) означают, что, если вероятности отдельных переходов в разных зонах могут быть различными, то суммы вероятностей по зонам будут равны. Отсюда с помощью подстановки (2.2) в (2.3) мы получаем равенство:

$$\sum_{\Pi}^6 P_{\Pi} = \sum_{\Pi}^6 P_{\Pi} = \sum_{T}^{12} P_T \quad (2.4)$$

что и требовалось доказать.

Лемма 7. На территории ФС возможны 72 перехода.

Доказательство: по определению 4 ФС составлена из 12 узлов. Согласно лемме 3 в каждом узле возможны 6 разных переходов. Для всей территории ФС это дает 72 возможных перехода.

Теорема 2. Вероятности всех переходов по территории ФС равны.

Доказательство: в силу леммы 4 вероятности всех переходов в каждом узле равны. ФС составлена из одинаковых узлов, что позволяет считать равными вероятности всех переходов по территории ФС.

Отметим еще одно существенное обстоятельство. В ФС существует 6 концентрических поясов переходов между тремя концентрическими зонами переходов:

- пояс (1 - 1) - внутри зоны тупиков;
 - пояс (1 - 2) - между зоной тупиков и промежуточной зоной;
 - пояс (2 - 3) - между промежуточной и центральной зонами;
 - пояс (3 - 3) - внутри центральной зоны;
 - пояс (3 - 2) - между центральной и промежуточной зонами;
 - пояс (2 - 1) - между промежуточной зоной и зоной тупиков.
- Установим вероятностные соотношения между ними.

Лемма 8. В каждом концентрическом поясе имеется 12 переходов.

Доказательство: проводится отдельно для каждого пояса.

(1-1). Данный пояс включает переходы внутри зоны тупиков. Тупиков всего 12; они образуют всего 6 пар переходов. Каждая пара переходов даёт один прямой переход и один ему обратный. Таким образом, 6 пар переходов дают всего 12 переходов.

(1-2). Переходы в этом поясе происходят в узлах, прилегающих к зоне тупиков. В каждом узле возможны только два перехода из зоны тупиков в промежуточную зону, поскольку каждые два тупика замыкаются на один проход промежуточной зоны. Всего на границах между 6

зонами имеется 6 узлов, следовательно, между зоной тупиков и промежуточной зоной имеется 12 переходов.

(2-3). Переходы в данном поясе происходят в связи с тем, что каждый проход промежуточной зоны замыкается на два прохода центральной зоны. Следовательно, каждый проход промежуточной зоны является началом двух разных переходов пояса (2-3). Всего переходов в промежуточной зоне 6, следовательно, в поясе (2-3) будет иметься 12 переходов.

(3-3). Центральная зона состоит из 6-ти переходов; движение по часовой стрелке дает 6 переходов; движение против нее дает также 6 противоположно направленных переходов. Всего, следовательно, в поясе (3-3) имеется 12 переходов.

Для поясов (3-2) и (2-1) будут справедливы доказательства, приведенные для поясов (2-3) и (1-2). Переходы в поясах (3-2) и (2-1) будут противоположно направленными относительно переходов в поясах (2-3) и (1-2). Следовательно, можно утверждать, что пояса (3-2) и (2-1) также содержат по 12 переходов. Таким образом, будем считать доказанным, что в каждом концентрическом поясе имеется по 12 переходов.

Лемма 9. Вероятности переходов внутри концентрических поясов равны.

Доказательство вытекает из теоремы 2 и леммы 8.

Теорема 3. Вероятности концентрических поясов равны.

Доказательство: согласно теореме 2 вероятности всех переходов в ФС равны. Лемма 8 доказывает равномерное распределение всех переходов по 6-ти концентрическим поясам. Вероятности поясов будут складываться из вероятностей составляющих их переходов. Поскольку в каждом поясе содержится одинаковое количество переходов, то полученные по поясам суммы вероятностей будут также одинаковыми. Следовательно, вероятности попадания блуждающей точки в любой из 6-ти концентрических поясов будут равными.

Проведенный анализ закономерностей случайного блуждания в условиях формальной среды выявил две элементарные единицы описания процесса блуждания: *проходы* и *переходы*. Напомним, что переход является векторной величиной. Анализ, приведенный выше, показал, что понятие перехода, в отличие от прохода, лучше описывает процесс блуждания, и не только потому, что переход имеет направленность и связывает вместе так сказать «микро-причину» и «микро-следствие», но и потому, что переходы не зависят от краевых эффектов ФС, свя-

занных с тупиками. Все, что говорилось выше о переходах, было справедливо для всех локальных участков формальной среды.

Теперь сформулируем наиболее важную в данном контексте теорему.

Теорема 4. Проходы и переходы равномерно распределены по территории ФС.

Доказательство: структура ФС исчерпывается совокупностью ее элементарных ячеек-узлов, согласно определению 4. Каждый узел, в свою очередь, согласно определениям 1 и 2, содержит симметрично расположенных 3 прохода и 6 переходов. Внутри узла, таким образом, равномерное распределение проходов и переходов действительно имеет место. Переходя к территории ФС, следует напомнить, что из скольких бы целых ячеек - узлов она ни была составлена, в каждой из них будет соблюдаться равномерность распределения проходов и переходов. Добавим также, что согласно теореме 2, вероятности всех переходов равны, а по лемме 6 вероятности всех проходов, кроме тупиков, также будут равны между собой.

Из теоремы 4 следует одно, очень важное следствие. Если из всех проходов, или переходов, выбрать некоторые на них, которые будут определенным образом ориентированы в плоскости, то их распределение по территории ФС будет также равномерным. Например, переходы, ориентированные к центру симметрии данного вида ФС, будут равномерно распределены по ФС вокруг этого центра. Такие переходы образуют собой один из концентрических поясов переходов.

По выявленным закономерностям случайного блуждания в ФС были построены математические модели такого блуждания. Далее рассматривается ряд таких вероятностных моделей, которые являются необходимым этапом в познании поведения исследуемых живых объектов.

Модель 1. Бинарный выбор. Возможность осуществления бинарного выбора является одним из основополагающих принципов построения формальной среды. В вероятностном аспекте эта возможность предполагает равенство вероятностей каждого из вариантов бинарного выбора. Рассмотрим какой-либо отдельный узел ФС. По лемме 3 он описывается 6-ю переходами, которые являются различно сгруппированными парами из трех проходов. Обозначим описание этих проходов через A_1 , A_2 , A_3 . Тогда для узла как точки бинарного выбора будут иметь место следующие логические уравнения:

$$A_1 \rightarrow A_2 \vee A_3;$$

$$\begin{aligned} A_2 &\rightarrow A_3 \vee A_1; \\ A_3 &\rightarrow A_1 \vee A_2, \end{aligned} \quad (2.5)$$

где знак \vee обозначает логическую операцию выбора "или". Согласно лемме 4 вероятности всех переходов в узле равны, т.е. вместо (2.5) будут иметь место равенства:

$$P_{12} = P_{13}; \quad P_{23} = P_{21} \quad P_{31} = P_{32}. \quad (2.6)$$

Если теми же индексами A_1, A_2, A_3 обозначить соответствующие трем проходам эмпирические частоты, то бинарный выбор в узле будет описываться уравнениями (2.7):

$$\begin{aligned} A_2 + A_3 &= 1; \\ A_3 + A_1 &= 1; \\ A_1 + A_2 &= 1. \end{aligned} \quad (2.7)$$

Каждое из уравнений (2.7) может считаться математической моделью бинарного выбора.

Преобразуем эти уравнения. Для этого представим эмпирическую частоту A_i как произведение вероятности P_i и некоторого весового коэффициента g_i :

$$A_i = P_i g_i \quad (2.8)$$

Тогда любое уравнение вида (2.7) может быть преобразовано в виде:

$$P_i g_i + P_k g_k = 1 \quad (2.9)$$

Теперь вспомним, что вероятности обоих вариантов выбора равны, что показано выражениями (2.6), следовательно:

$$P_i = P_k \quad (2.10)$$

Более того, каждое из выражений (2.6) описывает полную вероятностную систему событий для отдельного бинарного выбора, для которого имеет место одно из уравнений (2.5). Поэтому будут справедливы следующие соотношения:

$$\begin{aligned} P_{12} + P_{13} &= 1; & P_{12} &= P_{13} = 0,5 \\ P_{23} + P_{21} &= 1; & P_{23} &= P_{21} = 0,5 \\ P_{31} + P_{32} &= 1; & P_{31} &= P_{32} = 0,5 \end{aligned} \quad (2.11)$$

Тогда выражение (2.9), с учетом (2.10) и (2.11), приобретает вид:

$$P_i(g_i + g_k) = 1,$$

или

$$g_i + g_k = 2. \quad (2.12)$$

Смысл уравнения (2.12) заключается в следующем. Частоты A_i в условиях случайного блуждания и случайного выбора в узле не отличаются от своих вероятностей P_i . Тогда весовые коэффициенты будут равны единице каждый, а их сумма будет соответствовать (2.12).

В случае отличия частот от вероятностей сумма частот сохранит условие полной системы событий (2.7), а их весовые коэффициенты согласно (2.8) будут уже отличаться от единицы в большую и меньшую стороны. Сумма весовых коэффициентов при этом сохранит значение 2, поскольку при выводе уравнения (2.12) мы не пользовались каким-либо допущением о равенстве или различии эмпирических частот и вероятностей.

Анализируя возможную причину отличия частоты от вероятности случайного блуждания, мы приходим к выводу о необходимости постулировать в каждом данном случае влияние какого-то внешнего фактора на бинарный выбор в узле. Учет влияния этого фактора может быть произведен только через весовые коэффициенты g . Тогда уравнение (2.12) можно называть уравнением факторных весов. Вместе с уравнением вида (2.7), оно будет описывать бинарный выбор в узле. В связи с этим, математической моделью бинарного выбора будем называть следующие уравнения:

$$\sum_{n=i,k} A_n = 1 \quad (2.7)$$

$$\sum_{n=i,k} g_n = 2. \quad (2.12)$$

Модель 2. Симметричный выбор. Условие симметрии всех переходов является также одним из важнейших при построении формальной среды. При случайном блуждании в симметричной относительно лево-правых поворотов ФС, движущаяся точка одинаково часто должна поворачивать налево и направо, т.е. её поведение в этом смысле будет обладать симметрией.

Лемма 10. В каждом узле возможны 3 левых и 3 правых перехода (поворота).

Доказательство: каждому левому переходу соответствует правый, ему противоположно направленный, и наоборот.

Лемма 11. Вероятности левых и правых переходов в узле равны.
Доказательство: вытекает из лемм 3, 4 и 10.

Теорема 5. Левые и правые переходы равномерно распределены по территории ФС.

Доказательство: поскольку, согласно лемме 10, левые и правые переходы равномерно распределены в каждом узле, а узлы, по определению, равномерно распределены по территории ФС, то в силу этого, равномерность распределения левых и правых переходов будет сохраняться и для всей территории ФС в целом.

Теорема 6. Вероятности левых и правых переходов для всей территории ФС равны.

Доказательство: вероятности левых и правых переходов равны для случая узла согласно лемме 11. Согласно теореме 5, левые и правые переходы равномерно распределены по территории ФС, следовательно, их вероятности в целом для ФС будут также равны.

Установив основные взаимоотношения между левыми и правыми переходами, перейдем теперь к построению соответствующей модели. Во-первых, отметим, что, согласно теореме 5, будет справедливо вероятностное соотношение:

$$\sum_{n=i,k} P_n = 1 \quad (2.13)$$

и, соответственно,

$$P_i = P_k = 0,5. \quad (2.14)$$

Для эмпирических частот в нормированном виде будет выполняться выражение:

$$\sum_{n=i,k} A_n = 1, \quad (2.15)$$

где, в общем случае,

$$A_i \neq A_k. \quad (2.16)$$

С учетом представления эмпирической частоты как произведения вероятности и весового коэффициента (2.8), выражение (2.15) запишется в виде:

$$\sum_{n=i,k} P_n g_n = 1$$

где, с учетом (2.12), выполняется равенство:

$$\sum_{n=i,k} g_n = 2. \quad (2.17)$$

Уравнения (2.15) и (2.17) будут представлять собой математическую модель симметричного выбора в формальной среде.

Модель 3. Информативный выбор. Случайно блуждающая в ФС точка не делает различий между проходами новыми и однажды уже пройденными. В этом смысле те и другие проходы для блуждающей точки одинаково «информативны», чего вряд ли можно ожидать в случае поведения живого организма. Для оценки степени информативности выбора мы используем понятие замкнутости траектории.

Определение 6. Траектория, последний проход которой совпадает с первым, называется замкнутой.

В случае более протяженных траекторий для оценки информативности используется замкнутый отрезок траектории.

Необходимость использования замкнутых траекторий обуславливается следующим. В поведении живого организма предпочтение новых, или уже однажды пройденных, проходов выявляется далеко не сразу. Необходимо какое-то время для окончательного формирования того или иного предпочтения. Поэтому возникает необходимость выделения более или менее протяженного участка траектории для последующего анализа. С другой стороны, если взять для анализа всю протяженность траектории, то возникает другая проблема. Эта проблема заключается в том, что информативность выбора может со временем заметно угасать и оценка его по всей траектории может не дать объективных сведений об истинной степени информативности. Возникает, поэтому, задача выделения некоторой естественной границы участка траектории для оценки степени информативности поведения. Такой естественной границей мы приняли момент первого возвращения движущегося животного к месту первоначального выпуска в лабиринте – к пусковой камере. Поведение, по-видимому, и после этого момента продолжает быть информативным; нас, однако, интересовало на дан-

ном этапе выявление только степени информативности. Выявление её изменчивости во времени представляет известные методические трудности и станет, вероятно, предметом дальнейших разработок метода ФС.

В применении к случайно блуждающей точке граница отрезка траектории устанавливалась по первому (случайному) попаданию точки в исходный проход, с которого началось блуждание. То есть, траектория для оценки информативности берется также замкнутой.

Теорема 7. В замкнутой траектории случайного блуждания количество новых проходов не превышает количества проходов, однажды уже пройденных.

Доказательство: одним из вариантов случайного блуждания точки является ее движение по прямой линии. В условиях ФС это движение будет сопровождаться чередованием поворотов налево и направо, затем разворот в тупике, и возвращение назад тем же путем к месту выпуска. Проходы до разворота в тупике будут все подряд вновь проходимыми, а после разворота – уже однажды пройденными. Их количества будут, таким образом, совпадать.

Теорема 7 доказана нами для частного случая. Ее доказательства для общего случая на сегодня нет, хотя интуитивно утверждение теоремы выглядит почти очевидным и не нуждается в доказательстве. По нашему заданию математик Н.А.Сахарова в 1974 году проверила эту теорему, задавая траекторию случайного блуждания с помощью датчика случайных чисел на ЭВМ. Оказалось, что для 10-ти вариантов пути (10-ти разных замкнутых траекторий случайного блуждания) среднее количество новых проходов среди всех пройденных составило величину 49,8%, то есть около половины. Это означает, что информативность случайного блуждания точки близка к 50% процентам. Проведенное исследование, таким образом, подтвердило утверждение теоремы 7.

Интересно здесь отметить, что в кандидатской диссертации нашего последователя, А.В.Чурмасова (1983), также было проведено математическое исследование распределения вероятностей в различных моделях блуждания в этой же схеме лабиринта. Его результаты подтвердили наши данные.

Введем следующие новые обозначения:

t - длина замкнутой территории;

h - количество первично проходимых проходов.

f - количество вторично проходимых проходов.

Тогда

$$h + f = t.$$

Преобразуем это равенство, поделив обе его части на t :

$$h/t + f/t = 1. \quad (2.18)$$

Введем обозначения: H_n , где H_h - частота первично проходимых, и H_f - частота вторично проходимых проходов:

$$H_h = h/t; \quad H_f = f/t \quad (2.19)$$

Тогда, подставив (2.19) в уравнение (2.18), получим:

$$\sum_{n=h,f} H_n = 1 \quad (2.20)$$

В условиях случайного блуждания, согласно теореме 7, будет справедливо:

$$\sum_{n=h,f} P_n = 1 \quad (2.21)$$

и

$$P_h = P_f = 0,5. \quad (2.22)$$

Отметим, что в общем случае:

$$h \neq f \quad \text{и} \quad H_h \neq H_f. \quad (2.23)$$

Тогда возможно ввести предположение, что каждая

$$H_i = P_i g_i \quad (2.24)$$

где g_i - весовой коэффициент, отражающий влияние некоего неизвестного фактора, влияющего на случайное блуждание, и делающего его неслучайным.

С учетом (2.22) и (2.24) уравнение (2.20) принимает вид:

$$\sum_{n=h,f} g_n = 2 \quad (2.25)$$

Уравнения (2.20) и (2.25) будем называть математической моделью информативного выбора.

Определение 7. Информативностью поведения называется частота новых проходов в замкнутой траектории.

Информативность поведения обозначается индексом N_h и вычисляется по формулам (2.19).

Модель 4. Локальная ориентация. Под локальной ориентацией в ФС будем понимать комплекс явлений, связанных с предпочтением, либо избеганием, каких-либо локальных областей ФС. В настоящей работе рассматривается наиболее простой случай локальной ориентации, связанный с возможным различием рыбами концентрических поясов лабиринта. Как известно из теоремы 3, вероятности всех 6-ти поясов равны, иными словами, в условиях случайного блуждания эмпирические частоты поясов должны быть равны между собой и совпадать с вероятностями.

Обозначим $a_{i,j}$ частоты концентрических поясов, где индексы i,j принимают значения: 1,2,3. Тогда полная система событий выразится уравнением:

$$\sum_{i,j=1,2,3}^6 a_{i,j} = 1 \quad (2.26)$$

При случайном блуждании точки полная система событий выразится соотношением вероятностей:

$$\sum_{i,j=1,2,3}^6 P_{i,j} = 1 \quad (2.27)$$

где все $P_{i,j}$ равны между собой согласно теореме 3. Отличия каждой частоты $a_{i,j}$ от соответствующей $P_{i,j}$ выражаются значением весового коэффициента:

$$a_{i,j} = P_{i,j} g_{i,j}. \quad (2.28)$$

Значения весовых коэффициентов, отличающиеся от единицы, будут свидетельствовать о наличии предпочтений или избеганий определенных концентрических поясов. Подставив (2.28) в (2.26) с учетом формулы (2.27), получим:

$$P_{i,j} \sum g_{i,j} = 1 \quad \text{и} \quad \sum_{i,j=1,2,3}^6 g_{i,j} = 6 \quad (2.29)$$

Уравнения (2.26) и (2.29) будем называть математической моделью, описывающую локальную ориентацию в условиях формальной среды.

Однако, практически целесообразно пользоваться другой, более упрощенной моделью данного процесса. К ней мы приходим после следующих рассуждений.

Теорема 8. Эмпирические частоты переходов через промежуточную зону равны.

Доказательство: промежуточная зона обладает определенным свойством, отличающим её от центральной зоны и зоны тупиков. Она выражается в пространственном расчленении проходов, составляющих зону. Благодаря такому расчленению устанавливается жесткий запрет на возможность непрерывного, более чем на один проход, нахождения в зоне. Случайно блуждающая точка, или активно передвигающийся в поисковом поведении животный организм, совершив переход из зоны тупиков в промежуточный пояс, с неизбежностью совершит и последующий переход, из промежуточной зоны в центральную. Данное явление может быть выражено в тождественном равенстве эмпирических частот (а не только вероятностей) концентрических поясов, связанных с промежуточной зоной:

$$a_{1-2} \equiv a_{2-3} \quad (2.30)$$

и, аналогично,

$$a_{3-2} \equiv a_{2-1} \quad (2.31)$$

Далее, необходимо доказать, что справедливы равенства:

$$a_{2-3} = a_{3-2} \quad \text{и} \quad a_{1-2} = a_{2-1} \quad (2.32)$$

Докажем справедливость первого из них, поскольку второе, если будет доказано первое, и с учетом (2.30) и (2.31), будет выполняться автоматически.

Если точка, или живой организм, совершив один переход (2-3), попала в центральную зону, то выйти из нее она не может больше чем один раз. Если она за некоторое время попала в пояс (3-3) n раз, то выходов из пояса за это время будет не меньше чем $(n - 1)$ раз и не больше, чем n раз. Случай $(n - 1)$ раз иногда будет иметь место, когда сама траектория заканчивается в поясе (3-3). Тогда будет справедливо равенство частот переходов (2-3) и обратных переходов (3-2). То есть:

$$a_{2-3} = a_{3-2}$$

что и требовалось доказать. Теорема 8 будет, таким образом, полностью доказанной.

На основании нее можем утверждать, что

$$a_{1-2} = a_{2-3} = a_{3-2} = a_{2-1}. \quad (2.33)$$

Обозначим, поэтому любой переход через промежуточную зону символом (2 - 2), а его частоту примем равной:

$$a_{2-2} = 1/4 (a_{1-2} + a_{2-3} + a_{3-2} + a_{2-1}). \quad (2.34)$$

Соответственно, поэтому вероятность перехода через промежуточную зону будет равна:

$$P_{2-2} = P_{1-1} = P_{3-3} \quad (2.35)$$

Постулируем полную систему событий для полученных трех концентрических поясов ФС:

$$\sum_{i=1-1}^{3-3} P_{i-i} = 1 \quad (2.36)$$

и

$$\sum_{i=1-1}^{3-3} a_{i-i} = 1. \quad (2.37)$$

Тогда уравнение весовых коэффициентов (2.29) преобразуется к виду:

$$\sum_{i=1-1}^{3-3} g_{i-i} = 3 \quad (2.38)$$

Уравнения (2.37) и (2.38) будут описывать математическую модель локальной ориентации в ФС. Их отличие от уравнений (2.26) и (2.29) заключается в большей простоте: шесть переменных с помощью теоремы 8 были сведены до 3-х, без ущерба для полноты описания процесса.

Модель 5. Анизотропный выбор. Симметрия формальной среды делает возможным установление условий ее изотропии в плоскости. Изотропия в формальной среде возможна только вдоль трех осей симметрии, расположенных под углами 120° друг к другу. Это связано с тем обстоятельством, что в каждом узле сходятся три коридора, по которым возможны три прохода под углами 120° друг к другу. Все проходы в ФС, таким образом, параллельны только трем осям симметрии

в плоскости, относительно которых должна быть изотропия. Докажем для этого специальную теорему.

Теорема 9. Сумма вероятностей проходов, параллельных осям изотропии (симметрии) равны.

Доказательство. Согласно лемме 2, вероятности проходов в каждом узле равны. Поскольку ФС состоит только из таких узлов, то вероятности проходов будут равны и по всей территории ФС (кроме тупиков, для которых справедливо замечание к лемме 6, устанавливающее половинные значения вероятностей). ФС обладает круговой симметрией, из чего следует полная равноправность между собой всех трех осей изотропии. Поскольку, согласно лемме 5, на территории ФС возможно 24 прохода, то из условия круговой симметрии ФС следует, что они должны быть равномерно распределены по группам, параллельным осям симметрии. Следовательно, вдоль каждой оси расположено по 8 проходов. Поскольку вероятности всех нетупиковых проходов одинаковы, то и их суммы будут одинаковыми. Что касается тупиков, то следует отметить, что в силу опять-таки круговой симметрии ФС, вдоль каждой оси изотропии ориентировано по одинаковому количеству тупиков, а именно по 4. Суммы их вероятностей будут равны между собой. Следовательно, в целом, суммы вероятностей всех проходов, тупиковых и нетупиковых, параллельных трем осям симметрии изотропии ФС, будут также равны между собой, что и требовалось доказать.

Определение 8. Изотропным называется поведение, удовлетворяющее теореме 9.

Лемма 12. Случайное блуждание точки в ФС является изотропным в смысле определения 8.

Доказательство. Оно очевидно вытекает из теоремы 9, т.к. любое распределение вероятностей предполагается полученным из анализа закономерностей случайного блуждания точки в ФС.

Определение 9. Анизотропным называется поведение, при котором суммы вероятностей проходов, параллельных трем осям изотропии, не равны между собой.

Модель анизотропного выбора будет описываться следующими уравнениями. Если обозначить частоты появлений на трех осях через a_i , где i принимает значение: 1,2,3, то полная система событий запишется в виде:

$$\sum_{i=1}^3 a_i = 1 \quad (2.39)$$

Отметим, что в случае анизотропии поведения будет иметь место неравенство:

$$a_1 \neq a_2 \neq a_3.$$

В случае изотропии поведения уравнение (2.39) сведется к простой сумме вероятностей:

$$\sum_{i=1}^3 P_i = 1 \quad (2.40)$$

Отличия эмпирических частот от вероятностей учтем в виде весового коэффициента g_i :

$$a_i = P_i g_i \quad (2.41)$$

Тогда подстановка (2.41) в (2.39) даст выражение

$$\sum_{i=1}^3 g_i = 3. \quad (2.42)$$

Уравнения (2.39) и (2.42) будем называть математической моделью анизотропного выбора. В случае отсутствия последнего, все g_i будут тождественно равны единице. Их отклонение от единицы будет измерять реакцию системы на влияние внешнего фактора и, следовательно, регистрировать это влияние. Отметим, что модель анизотропного выбора чувствительна только к пространственно изотропным внешним факторам, имеющим характеристики, не меняющиеся внутри группы проходов, параллельных данной оси, и, наоборот, скачком меняющиеся при переходе к проходам, принадлежащим двум другим осям.

Модель 6. Компасная ориентация. Описываемые ниже модели призваны отображать явления компасной ориентации или, как ее еще называют, ориентации по странам света. Установим предварительно некоторые общие для них закономерности случайного блуждания в формальной среде.

Определение 10. Направлениями по странам света называются лучи, начинающиеся в центре симметрии ФС и проходящие через плоскость ФС параллельно некоторым проходам.

Теорема 10. В ФС возможны шесть направлений по странам света. Доказательство: проведем луч из центра симметрии ФС таким образом, чтобы он прошел через какой-то конкретный проход. По определению 3 этот проход граничит в узле с двумя другими, расположенными к нему под углами 120° . В силу круговой симметрии ФС на ее территории всегда найдутся два других прохода, лежащих под этими же углами к данному, через которые, однако, можно будет провести два других луча. Полученные три луча будут лежать под углами 120° друг к другу. Проходы, через которые мы провели три луча, допускают, однако, движение и в противоположную сторону, что позволит провести дополнительно еще три луча под углами 120° друг к другу. Суммарная картина даст всего 6 лучей, лежащих под углами 60° друг к другу в плоскости ФС. Доказательство теоремы возможно и другим путем. Если расчленим все оси, параллельно которым соблюдается условие изотропии, то получим также 6 направлений, лежащих под углами 60° в плоскости ФС

Замечания к теореме 10. Круговая симметрия ФС строится на 6-ти направлениях по странам света.

Мы приходим, таким образом, к следующему выводу. Все проходы параллельны трем осям изотропии. С учетом направления движения все проходы будут параллельны 6 направлениям круговой симметрии. Само направление движения в проходе учитывается соответствующим переходом. Тогда можно говорить о том, что все переходы (вернее результаты осуществляемого в них выбора) параллельны только 6 направлениям по странам света.

Теорема 11. Суммы вероятностей переходов, распределенных по шести направлениям по странам света, равны.

Доказательство: согласно теореме 2, вероятности всех переходов в ФС равны. С учетом круговой симметрии разделение всех переходов на 6 групп, в соответствии с их параллельностью 6-ти направлениям по странам света, даст одинаковую численность этих групп по 12 в каждой. Следовательно, суммы вероятностей по каждой группе будут складываться из 12-ти одинаковых величин. Отсюда вытекает и равенство между собой 6-ти сумм вероятностей по 6-ти группам.

Математическая модель будет описываться следующими уравнениями. Полная система событий при случайном блуждании будет:

$$\sum_{i=1}^6 P_i = 1, \quad (2.43)$$

где все $P_i = \text{const}$, а при реальном поведении сумма частот равна:

$$\sum_{i=1}^6 a_i = 1. \quad (2.44)$$

Введение весовых коэффициентов по формуле:

$$a_i = P_i g_i \quad (2.45)$$

позволяет получить для них уравнение вида:

$$\sum_{i=1}^6 g_i = 6. \quad (2.46)$$

Уравнения (2.44) и (2.46) будем называть математической моделью компасной ориентации по странам света.

Модель 7. Азимутальная ориентация. Под азимутальной ориентацией будем понимать частный случай компасной ориентации, в общем виде описываемой моделью 6. Азимутальная ориентация предполагает выбор из 6-ти возможных направлений только одного предпочитаемого направления (азимута).

Определение 11. Силой ориентации называется величина относительного контраста между двумя частотами сравниваемых направлений.

Под контрастом, согласно работе (Гласс, Стенли, 1976), понимается обычная разность сравниваемых частот. В случае азимутальной ориентации сравнению подлежит пара противоположных направлений по странам света. Тогда, обозначим индексом R_a силу азимутальной ориентации:

$$R_a = 1/p (a_i - a_j) \quad (2.47)$$

где i и j - индексы сравниваемых направлений. С учетом (2.45) выражение (2.47) записывается в виде:

$$R_a = (g_i - g_j) \quad (2.48)$$

где i и j - индексы сравниваемых направлений. Величина R_a является безразмерной и измеряется в интервале:

$$0 \leq |R_a| \leq 2.$$

Уравнения (2.47) и (2.48) будем называть частной математической моделью азимутальной ориентации по странам света.

Сила ориентации по всем сравниваемым парам противоположных направлений будет вычисляться как средний контраст между ними. В связи с этим, возникает необходимость конструирования общей модели азимутальной ориентации. Для ее получения просуммируем по всем парам и усредним полученные частные значения силы ориентации:

$$\overline{R_a} = (1/3p) \sum (a_i - a_j). \quad (2.49)$$

С учетом подстановки (2.45) выражение (2.49) преобразуется и виду:

$$\overline{R_a} = (1/3) \sum (g_i - g_j) \quad (2.50)$$

Уравнения (2.49) и (2.50) будем называть общей математической моделью азимутальной ориентации по странам света. Величина общей силы ориентации $\overline{R_a}$, также как и R_a , будет находиться в пределах:

$$0 \leq |\overline{R_a}| \leq 2.$$

Модель 8. Осевая ориентация. Под осевой ориентацией будем понимать явление, в некотором смысле противоположное явлению азимутальной ориентации. А именно, случай одновременного выбора двух прямо противоположных направлений по странам света. В этом случае силу осевой ориентации приходится измерять по относительному контрасту между двумя сравниваемыми осями. Обозначим индексом R_o силу осевой ориентации. Тогда она будет вычисляться по формуле:

$$R_o = (1/2p) [(a_i + a_j) - (a_n + a_m)] \quad (2.51)$$

где i и j , а также n и m - обозначения пар противоположных направлений, составляющих две сравниваемые оси ориентации.

Уравнение (2.51) преобразуем с учетом (2.45). Тогда оно запишется через факторные веса в виде:

$$R_o = (1/2) [(g_i + g_j) - (g_n + g_m)]. \quad (2.52)$$

Уравнения (2.51) и (2.52) будем называть частной математической моделью осевой ориентации по странам света. Как и прежде, R_0 изменяется в пределах:

$$0 \leq |R_0| \leq 2.$$

Для получения общей математической модели необходимо вычисление среднего контраста между всеми частными контрастами. Тогда

$$\bar{R}_0 = (1/6p) \sum [(a_i + a_j) - (a_n + a_m)] \quad (2.53)$$

и, после подстановки $a_i = pg_i$, получим:

$$\bar{R}_0 = (1/6) \sum [(g_i + g_j) - (g_n + g_m)] \quad (2.54)$$

Уравнения (2.53) и (2.54) будем называть общей моделью осевой ориентации по странам света.

Модель 9. Периодическая ориентация. Под периодической ориентацией в ФС будем называть чередующийся выбор и избегание соседних направлений по странам света, или, иными словами, выбор трех несоседних направлений. Сила периодической ориентации будет измеряться относительным контрастом между суммой частот одновременно выбираемых и избегаемых направлений. Обозначим R_n силу периодической ориентации. Тогда

$$R_n = (1/3p) \sum |a_i - a_j| \quad (2.55)$$

где i, j - индексы частот противоположных направлений. После подстановки $a_i = pg_i$ получим выражение

$$R_n = (1/3) \sum |g_i - g_j|. \quad (2.56)$$

Уравнения (2.55) в (2.56) будем называть математической моделью периодической ориентации по странам света. Для случая периодической ориентации частная модель совпадает с общей, т.е.:

$$R_n = \bar{R}_n \quad (2.57)$$

Как и в других случаях, сила ориентации может изменяться в пределах:

$$0 \leq |R_n| \leq 2.$$

Замечание в моделях 7,8,9. Физический смысл показателя силы ориентация сводится к оценке отклонения (контраста) данной частоты выбора от ее вероятного значения, выраженного в долях единицы, или же, после умножения на 100, в процентах от значения, даваемого вероятностными закономерностями ФС. Сила ориентации, равная нулю, будет означать отсутствие ориентации. Наоборот, равенство силы ориентации двум, будет означать предельную выраженность ориентации в двигательном поведении объекта.

Другие модели блуждания. Для формальной среды вырабатываются также модели блуждания, не связанные собственно, с явлениями ориентации, однако описывающие те или иные характеристики двигательного поведения.

Наиболее важной среди них моделью является модель изменения характеристик поведения во времени.

Модель 10 Временная модель. Для живого объекта особенно характерным является изменчивость его поведения во времени.

Определение 12. Фактором времени будем считать временную протяженность (длительность) траектории блуждания в ФС.

Определение 13. Градации фактора времени будем вводить, производя разбиение траектории блуждания на последовательный ряд малых и равных отрезков пути в ФС.

2.5. Методические замечания

Все разработанные выше модели поведения предполагают равные, или очень близкие, вероятности случаев (частот) появления в точках лабиринта, или случаев (частот) выбора пути на развилке, в условиях случайного блуждания. Это так и происходит, если по лабиринту двигается случайным образом заданная некая точка, траектория которой задается с помощью компьютера датчиком случайных чисел.

Реальное поведение живого объекта, в нашем случае рыбы, может, как совпадать со случайным движением точки, так и не совпадать. При совпадении траектории движения с таковой для случайной точки, можно говорить о наблюдаемом факте случайного (бесцельного) блуждания объекта – рыбы – по лабиринту. Таковые факты действительно часто наблюдались в эксперименте, и они так и истолковывались – как бесцельное случайное блуждание живого объекта. Но еще более важное значение имели наблюдаемые в эксперименте факты, когда движение рыб по лабиринту было неслучайным, а значит, преследовало некую, очевидно, конкретную цель.

Задачей наших исследований было выявление этих фактов, их анализ статистическими методами, и далее их биологического объяснения и истолкования. Реально требовалось сравнить каждый экспериментально наблюдаемый факт с уже известным из вышеприведенной математической теории фактом аналогичного, но случайного, блуждания точки. Статистически значимое отличие первого от второго давало нам основание говорить о наблюдаемом неслучайном движении живого объекта – рыбы – в лабиринте.

В работе в основном использовалось сравнение статистических различий между математическим ожиданием и реально наблюдаемым движением рыбы, с вычислением надежности различий по t - критерию Стьюдента. Другие вычисления проводились, исходя из попарного сравнения средних групповых частот появлений рыб на тех или иных направлениях движения в лабиринте.

Глава 3. ФОРМЫ ПРОЯВЛЕНИЯ ОРИЕНТАЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ РЫБ

3.1. Поведение в условиях бинарного выбора

Как уже говорилось, в настоящей работе, среди других, рассматривается самый простой, бинарный, то есть двоичный, выбор. Ориентация в условиях бинарного выбора является одной из наиболее простых и доступных форм ориентации позвоночных. Это происходит, поскольку условия выбора являются адекватными билатерально-симметричному строению тела животного, расположению парных органов чувств и парности различных отделов головного мозга.

Ориентация в условиях такого выбора предполагает, во-первых, возможность различения двух симметричных пространственных образов, возникающих одновременно слева и справа по ходу движения животного, и, во-вторых, в качестве результата, предпочтительный выбор одного из них. Последнее выступает в качестве итога, завершения процесса ориентации, что позволяет исследователю осуществлять наблюдение за самим процессом по его последствиям. Возможность ориентации в условиях бинарного выбора является первым этапом в изучении более сложных ориентационных явлений. Если подопытное животное, в нашем случае представители класса рыб, успешно справляется с задачей такой ориентации, то, следовательно, можно рассчитывать на обнаружение и еще более сложных и совершенных форм ориентации в дальнейшем его исследовании.

Условия бинарного выбора являются сравнительно простой задачей ориентации, которая может быть поставлена перед исследуемым объектом. Полная сумма событий в этой задаче исчисляется суммой вероятностей всех вариантов поведения животного, которых в данном случае может быть только два. Условие бинарности определяет равенство вероятностей обоих вариантов результата ориентации, то есть

$$P_i = P_j = 0,5. \quad (2.11)$$

Условие множественности выбора обобщает указанное соотношение на n случаев ориентации, причем всегда должно выполняться соотношение

$$(1/n) \sum_1^n P_i = (1/n) \sum_j^n P_j = 0,5 \quad (3.1)$$

Уравнение (3.1) может истолковываться как вероятностное уравнение бинарного выбора в формальной среде. Согласно модели 1, опи-

сывающей процессы бинарного выбора, любые эмпирические (экспериментальные) данные можно представить в виде:

$$a_i = P_i g_i \quad \text{и} \quad a_j = P_j g_j. \quad (3.2)$$

Отличие частот a_i и a_j друг от друга, в силу равенства вероятностей P_i и P_j , будет связано с отличием друг от друга весовых коэффициентов g_i и g_j . В случае отсутствия ориентации будет иметь место случайный выбор обоих вариантов образов, который при достаточном множестве элементарных случаев бинарного выбора приведет к равенству:

$$a_i = a_j \quad (3.3)$$

Отсюда, для случая отсутствия ориентации, будет иметь место и равенство весовых коэффициентов, определяющих вес каждого из двух вариантов выбора:

$$g_i = g_j = 1 \quad (3.4)$$

В другом случае, при неравенстве эмпирических частот

$$a_i \neq a_j, \quad (3.5)$$

будет иметь место также и неравенство весовых коэффициентов

$$g_i \neq g_j \quad (3.6)$$

при сохранении, согласно модели 1, равенства их суммы величине 2.

Разные значения весовых коэффициентов, отличающиеся в большую или меньшую сторону от единицы, которая служит математическим ожиданием обоих весовых коэффициентов, будут означать разный вес предложенных симметричных образов для принятия решения животным о предпочтительности того или иного образа из двух возможных. Таким образом, неравные друг другу весовые коэффициенты будут характеризовать как степень влияния среды с условиями бинарного выбора, так и силу реакции на нее, проявляющуюся в поведении животного. Неравенство весовых коэффициентов будем измерять величиной их разности по формуле:

$$\Delta g = g_i - g_j \quad (3.7)$$

Величина Δg означает контраст весов, или «влияний» пространственно симметричных условий выбора, и используется далее в качестве величины силы ориентации в условиях бинарного выбора. Сила ориентации Δg может принимать значение полного нуля, когда весовые коэффициенты равны между собой, следовательно, равны и частоты выбора каждого из симметричных образов. Данный случай соответствует отсутствию в таком опыте ориентации. Равенство величины Δg единице означает, что контраст между весовыми коэффициентами, или влияниями, достиг уровня математического ожидания или вероятного значения каждого из них при случайном блуждании. Дело в том, что при случайном блуждании влияние каждого из образов оценивается, согласно модели 1, в единицу, или в 100%. Если имеет место какая-то ориентация, то одно из влияний становится больше 100%, другое – меньше. Отсюда ясно, что максимально достижимое значение сила ориентации будет принимать при постоянном выборе одного из двух симметричных образов. При этом влияние одного образа будет равно 0, а другого – 200%, что в сумме даст 200% или величину 2, в полном соответствии с уравнениями (2.7) и (2.12), описывающими модель бинарного выбора. Таким образом, сила ориентации в условиях бинарного выбора может принимать значения в интервале:

$$0 \leq |\Delta g| \leq 2 \quad (3.8)$$

Это соображение избавляет нас от необходимости загружать текст многочисленными экспериментально полученными частотами, давая возможность представить одни только результаты уже проведенного анализа этих частот.

Задачей экспериментального исследования данного раздела явилось получение ответа на два основных вопроса:

а) могут ли рыбы ориентироваться в условиях бинарного выбора, создаваемого в формальной среде;

б) каковы особенности проявления их ориентации.

Эксперименты проводились с рыбами следующих видов: европейский угорь, балтийский рыбец, азовская хамса, трехиглая колюшка. Угорь и рыбец изучались в стадии их молоди. Хамса и колюшка исследовались в их взрослом и миграционном состоянии. В исследовании изучалась ориентация по факторам, имеющим наибольшее и наименьшее значения для жизнедеятельности рыб данного вида и данного возраста.

Известно, что для ранней молоди почти всех видов рыб, свет играет одну из наиболее важных ролей. С другой стороны, для этой же

молоди рыб, вряд ли, важную роль играют ориентирующие факторы общепланетного характера, скажем, сила Кориолиса или естественное геомагнитное поле, называемые здесь «суммарными геофизическими факторами». Исследование ставило перед собой цель провести сравнительный анализ влияния именно таких важных и равно значимых факторов на ориентацию рыб.

Бинарный выбор и поведение в условиях разной освещенности.

Для изучения ориентации были выбраны два вида рыб в состоянии с противоположным характером реакции на свет. Известно, что во время миграций в весенний и осенний периоды азовская хамса обладает положительной фотореакцией (Протасов, 1978; Красюк, 1977). Положительная реакция означает в данном случае привлечение рыб к источнику света. С другой стороны, отрицательной фотореакцией обладают многие виды рыб в различных мальковых и во взрослых стадиях развития (Протасов, 1968). К таковым относится, в частности, и молодь балтийского рыба. Она и была использована в экспериментах настоящего раздела.

Размеры рыб колебались в пределах 50-80 мм, что соответствовало стадии так называемых сеголеток. В экспериментах рыбы запускались в лабиринт, каждая по отдельности, где наблюдались в течение стандартного времени (обычно 10 или 15 минут). Результаты наблюдений усреднялись по группе особей, участвовавших в однотипных опытах.

Первичный материал по поведению азовской хамсы был собран в экспедиции под руководством В.В.Красюка в Керченском проливе Азовского моря осенью 1973 года. Материал по балтийскому рыба был получен в лаборатории, где принимал участие дипломник В.П.Ольховский, летом 1974 года. В экспериментах использовалось верхнее вертикальное освещение, создававшее на поверхности воды равномерную освещенность. Её значение в экспериментах с хамсой равнялось 100 лк, в экспериментах с рыбаком – 20 лк.

В каждый проход лабиринта сверху устанавливались цветные светофильтры типа СФ1 – СФ6. В каждом эксперименте одновременно использовались только три цвета светофильтров, равномерно распределенные по площади лабиринта. Освещенность под светофильтрами выравнивалась с помощью дополнительных ослабляющих прозрачных светофильтров. Контроль освещенности производился с помощью люксметра Ю-16.

Таблица 3.1. Ориентация хамсы в условиях длинноволнового освещения

N п/п	Кол-во рыб	Кол-во опытов	Условие цвет адаптации	Условия бинарного выбора (знак V озна- чает «или»)	Сила ориента- ции и выбор цвета	Значения критерия Стьюдента		Надежность
						Эмпирические <i>t</i>	Стандартные <i>tst</i>	
1	13	367	красный	жел. V оранж.	0,09; желт.	1,85	2,2- 3,1- 4,3	0,80
2	13	488	желтый	оран. V красн.	0,19; оранж.	3,17	2,2- 3,1- 4,3	0,99
3	13	345	оранжевый	желт. V красн.	0,29; желт.	3,61	2,2- 3,1- 4,3	0,99

Были получены следующие основные результаты. Особи азовской хамсы показали определенную возможность к ориентации в условиях бинарного выбора освещенности различного спектрального состава. Эта возможность реализовывалась хамсой, в частности, в условиях длинноволнового спектра освещения (красно-оранжево-желтая часть спектра). Результаты указанных экспериментов приведены в табл. 3.1.

Из табл. 3.1. следует, что ориентация в эксперименте имела место с силой от 9 до 29%. Направление ориентации было связано с выбором относительно наиболее яркого для зрения хамсы желтого цвета освещения. По данным В.Р.Протасова (1968) азовская хамса способна различать цвета освещения. Однако кривая относительной спектральной чувствительности сетчатки глаза хамсы имеет ярко выраженный спад в длинноволновой части спектра. Следовательно, по сравнению с желтым цветом освещения, оранжевый и красный цвета воспринимаются хамсой одновременно и как более темные. В связи с этим, вполне объяснимым является характер ориентации хамсы в данных опытах на желтый участок спектра освещения. Потому выбор, обусловленный данной закономерностью спектральной чувствительности сетчатки глаза, мы называем далее «выбором условно более яркого цвета освещения».

Сила ориентации здесь тем больше, чем больше контраст между предлагаемыми вариантами условий освещения.

В отношении других рыб, уже с отрицательным типом фотореакции (рыбца), были получены данные, в целом подтверждающие выявленные особенности, с той лишь разницей, что направление ориентации было противоположным по сравнению с таковым для рыб с положительным типом фотореакции.

Отрицательный характер фотореакции проявляется, в частности, в том, что участки спектра, которые воспринимались сетчаткой одновременно и как более темные, рыбы с этим типом реакции предпочитали одинаково часто, что может быть связано с мотивацией ухода в более темные зоны. Напомним, что все вопросы причинной обусловленности направления ориентации подробно рассмотрены в последующих главах настоящей работы. Здесь же важно подчеркнуть, что указанное явление влекло за собой и почти полное отсутствие ориентации внутри участков спектра, которые рыбы одинаково часто предпочитали как «темные». В таблице 3.2 приведены результаты исследований ориентации рыб в условиях сравнительно темных образов бинарного выбора при различных условиях цветовой адаптации.

Таблица 3.2. Ориентация рыба в условиях длинноволнового освещения

N п/п	Кол- во рыб	Кол-во опытов	Условие цвет адаптации	Условия бинарного выбора	Сила ориентации и выбор	Значения критерия Стьюдента		Надежность
						Эмпирич. t	Стандартные t_{st}	
1	15	439	фиолетовый	красн. V оранж.	0,05; отсут.	1,34	2,1- 3,0- 4,1	не дост.
2	14	384	синий	красн. V оранж.	0,01; отсут.	0,21	2,2- 3,0- 4,2	не дост.
3	20	522	зеленый	оранж. V красн.	0,02; отсут.	0,06	2,1- 2,9- 3,9	не дост.
4	20	552	желтый	оран. V красн.	0,06; оранж.	2,33	2,1- 2,9- 3,9	0,95

По данным табл. 3.2 ориентация в условиях красно - оранжевого освещения практически отсутствовала при почти всех вариантах цветовой адаптации.

Только в одном случае, при адаптации к условно наиболее яркому желтому цвету, достоверно имела место ориентация, направление которой было связано с выбором более ближнего из двух относительно темных цветов, а именно оранжевого цвета освещения. При остальных условиях адаптации, спектры которых были достаточно удалены от оранжево – красного спектров освещения, ориентация практически отсутствовала. Сила ориентации не превышала 1-5%, что практически соответствовало случайному блужданию.

При адаптации рыб к участку спектра, близко расположенному к обоим предлагаемым для бинарного выбора, рыбы с отрицательным типом фотореакции четко показали ориентацию на условно более темные для них участки спектра. Результаты экспериментов приведены в таблице 3. 3.

При адаптации к красному цвету, рыбы ориентировались на условно более темный цвет из двух предложенных – желтого и оранжевого; очевидно, более темным был воспринят оранжевый цвет.

При адаптации к оранжевому цвету, ориентация рыб также была направлена на выбор условно более темного – красного цвета освещения. Выявленная закономерность, очевидно, связана с падением кривой спектральной чувствительности сетчатки глаза рыба от желтого цвета к красному. В результате этого рыбец воспринимает красный и оранжевый цвета как более темные по сравнению с желтым.

Ориентация по странам света. В условиях отсутствия астрономических и гидрологических ориентиров все направления по странам света являются теоретически равноправными, при условии движения животного в геометрически изотропном пространстве формальной среды. В экспериментах это, однако, наблюдается далеко не всегда. Рыбы, в указанных условиях, как правило, продолжают предпочитать одни компасные направления и избегать другие (Milles, 1968; Овчинников, Галактионов, Полонников, Ершов, 1971).

В свое время мы предположили (1971), что данное явление связано с влиянием каких-то внешних факторов неастрономической и негидрологической природы. По всей вероятности, появление этих факторов в ориентации разных видов рыб следует связывать с общепланетными физическими явлениями, в связи с чем, мы объединили эти факторы под общим названием «суммарного геофизического фактора».

Таблица 3.3. Ориентация рыба в условиях адаптации к длинноволновому освещению

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во опытов	Условие цвет адаптации	Условия бинарного выбора	Сила ориентации и выбор	Значения критерия Стьюдента		Надежность
						Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	20	703	красный	оран. V желт.	0,27; оранже.	5,26	2,1- 2,9- 3,9	0,99
2	20	745	оранжевый	красн. V желт.	0,24; красн.	4,73	2,1- 2,9- 3,9	0,99

Влияние такого гипотетического суммарного геофизического фактора изучалось нами на двух видах рыб: трехиглой колюшке и европейском угре.

В сборе материала по ориентации колюшки, который был получен в 1978 году, участвовали наши сотрудники В.В.Фурсов, В.Ф.Бондаренко и С.А.Уманский. Материал по ориентации угря включает в себя данные автора, полученные в 1969 году, включая некоторые первичные данные, собранные В. А.Ходорковским в 1971 году.

Во всех экспериментах лабиринт устанавливался в одно и то же положение относительно географического меридиана; при этом положении разрешенными для движения оказывались следующие компасные направления: 0° , 60° , 120° , 180° , 240° , 300° . В экспериментах создавалось однородное вертикальное освещение над всей площадью лабиринта. Отсутствие местных влияний со стороны металлических предметов контролировалось с помощью магнитной стрелки компаса во всем пространстве помещения, где проводились эксперименты.

Исследование ставило перед собой цель выявить возможное влияние «суммарного геофизического фактора» на ориентацию рыб в условиях бинарного выбора. Проведенные эксперименты сразу же показали наличие такого влияния в большем количестве случаев. При обработке материала мы сравнивали ориентацию рыб при их движении во встречных направлениях через одни и те же узлы лабиринта, что позволяло оценить ориентацию с разных сторон. В таблице 3.4 приведены результаты изучения ориентации трехиглой колюшки.

Таблица 3.4. Ориентация трехиглой колюшки под действием суммарного геофизического фактора.

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во опытов	Исходное направление перед бинарным выбором	Условия бинарного выбора	Сила ориентации и выбор	Значения критерия Стьюдента		Надежность
						Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	7	105	60°	180°V 300°	0,43; 180⁰	3,64	2,4- 3,7- 6,0	0,95
2	7	132	180°	60°V 300°	-0,14; нет	0,94	2,4- 3,7- 6,0	Не достоверно
3	7	86	300°	180°V 60°	-0,30; 180⁰	2,31	2,4- 3,7- 6,0	0,94

В связи с тем, что три направления: 60° , 180° , 300° , образуют полностью одну из двух групп одинаково ориентированных узлов лабиринта, данные таблицы 3.4 описывают полную систему событий в этой группе узлов. Следствием этого обстоятельства будет тот факт, что максимальная из трех возможных случаев величина силы ориентации будет всегда равна сумме двух других. Сумма всех трех значений сил ориентации, взятых с соответствующими знаками, тождественно равна нулю.

Переходя непосредственно к результатам экспериментов, необходимо обратить внимание на наблюдаемую в результатах сильно выраженную ориентацию, во всех случаях связанную с выбором направления 180° (юг), практически вне связи с исходным направлением движения. Биологический смысл такого выбора состоит в том, что молодь колюшки в период исследований находилась в пассивном миграционном состоянии. Нуждаясь в продвижении в прибрежную зону Балтийского моря, она пассивно сносилась водами реки Забава (Калининградская область) в северном направлении. Ориентация этих рыб на юг, казалось бы, в прямо противоположном направлении, была истолкована как активный выбор рыбами наиболее быстрых встречных потоков воды в реке для скорейшего пассивного снесения их потоком в северном направлении – к морю. Таким образом, для трехиглой колюшки (ее молоди) была показана ориентация на юг (180°) под действием суммарного геофизического фактора.

Для европейского угря (также молоди) аналогично было показано влияние этого фактора на ориентацию рыб в условиях бинарного выбора. В таблице 3.5 приведены результаты исследований ориентации угря: пункты 1-3 представляют собой данные автора; пункты 4-6 являются обработкой первичных данных, собранных В.А.Ходорковским (1975).

Таблица 3.5. Ориентация европейского угря в условиях бинарного выбора под действием суммарного геофизического фактора.

№ п/п	Кол-во особей	Кол-во опытов	Исходное направление	Условия бинарного выбора	Сила ориентации и выбор	Значения критерия Стьюдента		Надежность
						Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	130	3578	0°	240° V 120°	0,03; нет	0,59	2,2- 3,2- 4,6	Не дост.
2	130	3266	240°	0° V 120°	0,13; 0°	3,01	2,2- 3,2- 4,6	0,95
3	130	3162	120°	0° V 240°	0,09; 0°	2,13	2,2- 3,2- 4,6	0,94
4	22	877	60°	300° V 180°	0,13; 300°	3,73	2,1- 2,8- 3,8	0,99
5	22	882	180°	300° V 60°	0,14; 300°	3,67	2,1- 2,8- 3,8	0,99
6	22	1002	300°	180° V 60°	0,01; нет	0,42	2,1- 2,8- 3,8	Не дост.

Исследование ориентации европейского угря, в целом, подтверждает закономерности, выявленные в предыдущих экспериментах с трехиглой колюшкой. Ориентация угря под действием суммарного геофизического фактора практически во всех случаях имела место. Направление ориентации в первом случае было связано с выбором компасного направления на север, что связывается с характерной ориентацией рыб в новом неизвестном для них водоеме в направлении север – юг (Поддубный, 1969). Во втором случае ориентация лабиринта позволяла рыбам осуществить выбор собственного предпочитаемого направления – это было направление 300° . Этот выбор предположительно связывался с их ориентацией по странам света в поиске нужного им в данный момент направления движения.

Таким образом, для систематически далеких друг от друга видов рыб, угря и колюшки, была показана ориентация в условиях бинарного выбора под действием суммарного геофизического фактора. Особенностью влияния этого фактора на ориентацию рыб является выбор подопытными рыбами одного и того же компасного направления, с какой бы стороны они ни подходили к нему в лабиринте.

В целом, общим выводом данного раздела может служить следующее соображение. Представители класса рыб оказались способны к ориентации в условиях бинарного выбора. Ориентирующими факторами при этом могут быть как факторы, играющие важную роль в повседневной жизнедеятельности рыб (спектральный состав освещения), так и факторы, играющие, по-видимому, незначительную роль для данного периода онтогенеза (стадия молоди), к каковым следует относить суммарный геофизический фактор.

Сравнение значений силы ориентации по этим факторам не позволяет сделать вывод об их относительно различном значении для жизнедеятельности рыб данных видов в данном возрасте. Рыбы в наших экспериментах практически одинаково хорошо ориентировались как по световому, так и по суммарному геофизическому фактору.

3.2. Локальная ориентация

Под локальной ориентацией понимается определенный процесс, связанный с использованием в качестве ориентиров каких-либо местных особенностей, характерных только для данной обстановки, куда в данный момент попал объект. Способность любого животного к локальной ориентации предполагает: наличие определенной степени его знакомства с обстановкой; выявление каких-то её особенностей в качестве ориентиров; использование этих локальных ориентиров для достижения определенных целей. Эти цели, в свою очередь, определяются соответствующей мотивацией поведения.

Способность рыб ориентироваться в различных жизненных ситуациях, не вызывает сомнений. В большинстве случаев факты такого рода вполне укладываются в понятие локальной ориентации. Однако ее изучение в экспериментальных условиях встречает определенные трудности методического характера, поскольку априорно неизвестно, как, в какой форме, будет проявляться подобная ориентация при помещении рыбы в лабиринт, и какие характеристики поведения можно будет трактовать в качестве показателей локальной ориентации. Необходимо, следовательно, провести определенную стандартизацию экспериментальных задач, предлагаемых для решения рыбам, с целью получения сравнимых результатов. В качестве такой стандартной задачи мы использовали задачу локальной ориентации по поясам лабиринта. Само понятие локальной ориентации используется здесь как довольно условное. Его условность объясняется, прежде всего, тем, что локальной изучаемая форма ориентации определяется по результатам своего действия, а не по способам и факторам, которые могли бы быть использованы ориентирующей рыбой при ее движении в лабиринте. Иными словами, ориентация здесь понимается в качестве локальной, если локальной оказывается цель наблюдаемого ориентационного поведения.

Какие же цели может преследовать животное, движущееся в лабиринте? Очевидно, что цели будут определяться соответствующей мотивацией, возбуждением в центральной нервной системе (ЦНС). Однако наблюдению будут доступны, повторяем, только итоги всего этого сложного процесса поведения и ориентации. Анализируя возможные и наблюдаемые цели ориентации в лабиринте, нельзя не прийти к выводу, что доступных для внешнего наблюдения целей может быть только три. А именно: изучение лабиринта (реакция на новизну, рефлекс «что такое?»); попытки покинуть лабиринт (оборонительная реакция); безразличное к нему отношение (адаптационная реакция). По-ви-

димому, только эти локальные цели могут преследовать рыбы в процессе своей локальной ориентации в лабиринте.

Как показали исследования, наиболее сильно у рыб выражено оборонительное поведение, связанное с попытками покинуть лабиринт. Мы изучили статистику поведения особей европейского угря при их одиночном поведении в лабиринте. Эксперименты проводились в 6-ти разных по времени промежутках, причем в каждом эксперименте изучалась свежая партия рыб. Перед исследованием вначале был поставлен вопрос: запоминают ли рыбы проход лабиринта, откуда началось их движение, и, следовательно, может ли он служить местным ориентиром для рыб. Для этого была проанализирована статистика выходов рыб из промежуточной зоны лабиринта во внешнюю зону тупиков (см. замечание к лемме 6, раздел 2.4). Промежуточная зона состоит из 6-ти проходов, симметрично расположенных вокруг геометрического центра лабиринта. Только один из них ведет из центральной зоны прямо к пусковой камере – месту запуска рыбы в лабиринт. При случайном блуждании, как мы показали выше, вероятности всех 6-ти проходов равны. Проведенные эксперименты показали, что поведение многих рыб в подобной ситуации не подчиняется вероятностному закону случайного блуждания.

При анализе протоколов наблюдений, у каждой из 130 особей определялся конкретный переход из промежуточной зоны в зону тупиков, который максимально предпочитался ею по сравнению с другими переходами той же зоны. Всего по конструкции лабиринта было предусмотрено 6 вариантов такого перехода. Разумеется, далеко не все особи предпочитали тот единственный переход (№1), который ведет прямо к месту первоначального запуска. В табл.3.6 представлено распределение особей по признаку предпочтения ими одного из переходов из промежуточной зоны (2 - 2) лабиринта в зону тупиков (1 - 1). Напомним, что математическое ожидание каждого перехода равно 16,7%.

Таблица 3.6. Распределение (в %) особей по признаку предпочтения одного из переходов из промежуточной зоны (2 - 1) лабиринта в зону тупиков (1 - 1)

№ эксперимента	Номера переходов из промежуточной зоны в зону тупиков					
	№1	№2	№3	№4	№5	№6
1	36,8	15,8	10,5	10,5	15,8	15,8
2	38,5	19,2	3,8	7,7	19,2	15,4
3	54,3	4,5	0	0	4,5	36,4
4	15,0	20,0	10,0	0	40,0	15,0
5	45,8	8,3	12,5	12,5	8,3	8,3
6	54,5	0	9,0	0	9,0	27,3
Среднее распределение	40,8	11,2	7,5	5,0	16,0	19,6

Как это видно из таблицы, в среднем более 40% всех особей выбирали переход 1, ведущий в пусковую камеру, прямо к месту первоначального запуска.

Следовательно, факты локальной ориентации на место запуска действительно имеют место. Она проявляется в среднем у 40% особей. Данный вывод достоверен с высокой надежностью. Интересно сравнить выбор перехода, ведущему к месту запуска (№ 1), с посещаемостью противоположного перехода (№ 4). Сравнение дает эмпирическое значение t-критерия Стьюдента, равное 5,53, при стандартном его значении t_{st} , равном 4,0 для надежности 99%. Сравнение же посещаемости перехода № 1 с другим наиболее посещаемым переходом № 6, соседним с пусковой камерой, дает эмпирическое значение t-критерия Стьюдента, равное 3,49, при стандартном его значении t_{st} , равном 2,6 для надежности 99%.

Итак, общий вывод проведенного исследования заключается в том, что в среднем у 40% особей наблюдается локальная ориентация на место первоначального запуска. Это можно истолковывать как проявление оборонительного поведения, связанного с запоминанием места запуска и попыткой покинуть лабиринт именно через него.

Более обобщенно, локальная ориентация в лабиринте может быть изучена на основе использования предложенной выше соответствующей модели (модель 4). Уравнение (2.38) на уровне весовых коэффициентов описывает полную систему событий в формальной среде, состоящей из трех концентрических поясов переходов:

$$\sum_{i=1-1}^{3-3} g_{i-i} = 3. \quad (3.9)$$

Под локальной ориентацией в этом случае понимается как выбор, так и избегание одного из трех концентрических поясов. Явления выбора, или избегания, в полной мере учитываются значениями коэффициентов g_{i-i} , которые в этих случаях принимают значения, отличные от единицы. Нам, однако, не будет интересовать вся система событий: для целей изучения ориентации достаточно рассмотреть явления на границе соседних концентрических поясов. Таких границ будет две: между поясами (1 - 1) и (2 - 2), а также между поясами (2 - 2) и (3 - 3). Локальная ориентация, в связи с этим, будет иметь место именно на границе поясов. Вернемся к понятию силы ориентации. Ее измеряем разностью весовых коэффициентов граничащих поясов.

То есть можно записать, что

$$\Delta g_{(1-1)-(2-2)} = g_{1-1} - g_{2-2}, \quad (3.10)$$

$$\Delta g_{(2-2)-(3-3)} = g_{2-2} - g_{3-3}. \quad (3.11)$$

Отметим, что понятие выбора между поясами (1 - 1) и (3 - 3) не имеет физического смысла, так как эти пояса не имеют общей границы, и потому мы не рассматриваем величину

$$\Delta g_{(1-1)-(3-3)} = g_{1-1} - g_{3-3} \quad (3.12)$$

в качестве значения силы ориентации.

Проведенные исследования показали большое разнообразие явлений локальной ориентации. Оказалось, что большинство рыб проявляет локальную ориентацию в смысле модели 4, причем в целом эта ориентация в большей мере направлена на предпочтение пояса тупиков (1 - 1), нежели в обратную сторону. Иными словами, в поведении рыб в лабиринте локальная ориентация действительно имеет место. Она направлена на достижение определенной цели - ухода из лабиринта, то есть служит средством обеспечения оборонительного поведения. Для иллюстрации рассмотрим ориентацию молодежи европейского угря (таблица 3.7).

Напомним, что сумма частот выбора всех трех поясов равна 1 (2.37), а вероятности самих поясов равны между собой (2.35). Следовательно, математическое ожидание частоты каждого пояса равно 0,333. В экспериментах, тем не менее, наблюдалась четкая направленность движения от центрального пояса (3-3) к промежуточному (2-2), а от него далее к внешнему поясу тупиков (1-1). Это означает, что рыбы, в целом, стремились покинуть лабиринт. Сила этого стремления измеряется величиной силы ориентации.

Последняя может принимать у разных рыб в разных состояниях мотивации весьма большие значения. Так, в одном из экспериментов изучалась локальная ориентация трехиглой колюшки (таблица 3.8). Для нее были получены следующие значения силы ориентации.

Таблица 3.7. Локальная ориентация особой европейского утра

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во наблюдений	Выбор между поясами	Частоты сравниваемых поясов		Сила ориентации и выбор	Значения критерия Стьюдента		Надежность
							Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	130	11106	(1-1) V(2-2)	0,414	0,324	0,24; (1-1)	2,6- 4,0- 6,9	0,95	
2	130	9694	(2-2) V(3-3)	0,324	0,278	0,15; (2-2)	2,6- 4,0- 6,9	0,95	

Таблица 3.8. Локальная ориентация особой трехиглой коллошки

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во наблюдений	Выбор между поясами	Частоты сравниваемых поясов		Сила ориентации и выбор	Значения критерия Стьюдента		Надежность
							Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	6	96	(1-1) V(2-2)	0,462	0,274	0,51; (1-1)	2,6- 4,0- 6,9	0,95	
2	6	94	(2-2) V(3-3)	0,274	0,263	0,04; нет	2,6- 4,0- 6,9	Не дост.	

Сила ориентации при выборе между промежуточным поясом и поясом тупиков здесь достигала значений 0,51 и была направлена, опять таки, в сторону пояса тупиков.

Для рассмотренных случаев локальной ориентации рыб, важно сделать следующие замечания. Первое. Рыбы каким-то образом отличают свое попадание в тупик от попадания в любой другой проход лабиринта. Второе. Расположение тупиков в лабиринте в какой-то форме запоминается рыбами, поскольку налицо их явное стремление возвратиться назад, в пояс тупиков. Третье. Рыбы выделяют тупики из всего многообразия различных проходов в лабиринте и явно предпочитают их, что понимается как оборонительное поведение. Четвертое. Целью этого поведения и, следовательно, направлением ориентации в нем, служит попытка выхода из лабиринта.

Отметим также, что в экспериментах наблюдались и другие варианты направленности локальной ориентации. Для отдельных особей, например, весьма характерным являлся выбор пояса (3-3), то есть, ориентация была направлена внутрь лабиринта, и являлась в этом случае показателем, средством обеспечения ориентировочно-исследовательской деятельности рыб. Эти вопросы будут подробнее рассмотрены в других главах настоящей работы.

Во многих экспериментах наблюдался также и факт явного отсутствия локальной ориентации. Это явление выражалось в примерном равенстве частот выбора концентрических поясов лабиринта. Приведем пример такого поведения в лабиринте.

Как можно видеть из табл. 3.9, явного выбора какого либо пояса здесь не обнаруживается, а распределение частот практически показывает случайное блуждание. Отметим, что отсутствие локальной ориентации здесь следует понимать только в смысле описания этого явления моделью 4. Разумеется, в принципе могут существовать другие формы локальной ориентации, не учитываемые здесь при построении модели, и потому не проявившиеся в данном подходе к эксперименту. Здесь нам важно подчеркнуть именно отсутствие той локальной ориентации, которая обеспечивает перемещение рыбы по концентрическим поясам, ориентации, у которой может быть только два направления: в центр лабиринта (выбор пояса (3-3)), или же на уход из него (выбор пояса (1-1)).

Таким образом, в рамках модели 4, эксперименты подтверждают возможность проявления рыбами всех трех вариантов локальной ориентации. Она может быть направлена на выход из лабиринта, на поиск чего-то внутри него, а также, иногда может практически не проявляться.

Таблица 3.9. Отсутствие локальной ориентации у особей трехиглой колюшки

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во наблюдений	Выбор между поясами	Частоты сравнимых поясов		Сила ориентации и выбор	Значения критерия Стьюдента		Надежность
				0,339	0,310		Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	7	86	(1-1)V(2-2)	0,339	0,310	0,09; нет	0,50	2,4-3,7-6,0	не дост.
2	7	88	(2-2)V(3-3)	0,310	0,351	0,12; нет	0,71	2,4-3,7-6,0	не дост.

В последнем случае поведение рыб подчиняется закону случайного блуждания в применении к концентрическим поясам лабиринта.

3.3. Анизотропия поведения

Явления локальной ориентации, очевидно, далеко не исчерпывают всего многообразия ориентационных процессов, происходящих при движении рыб в лабиринте. Должны быть, возможно, и какие-то моменты ориентации, связанные с факторами среды вне лабиринта и, следовательно, инвариантные к различным поступательным и вращательным перемещениям лабиринта в горизонтальной плоскости. Другими словами, в поведении рыб в лабиринте может быть скрыта некоторая характеристика, которая сохраняет свое значение при симметричных разворотах лабиринта. Наличие такой характеристики, при ее обнаружении, свидетельствовало бы о проявлении ориентации нового уровня, а именно ориентации рыб по каким-то внешним, возможно, глобальным ориентирам. Такая характеристика в поведении была впервые обнаружена в нашей лаборатории в экспериментах 1969 года у особей европейского угря, и трактовалась впоследствии в качестве анизотропии поведения в изотропной среде. Остановимся на ней подробнее.

Как уже говорилось, все проходы лабиринта параллельны только трем осям симметрии в плоскости. Это означает, что чисто геометрически, собственно говоря, нет разницы между этими осями. То есть, симметричные развороты лабиринта в плоскости на углы, кратные 120° , а точнее, даже на 60° , никак не изменяют расположение самого лабиринта в окружающем пространстве. Для таких симметричных разворотов самой экспериментальной установки некоторые направления, разрешенные для движения, остаются теми же самыми. Рассмотрение формальной среды лабиринта в качестве совокупности проходов, принадлежащих (параллельных) трем осям симметрии в плоскости, позволяет считать данный вид среды изотропным относительно трех осей симметрии. Изотропная среда, в свою очередь, предполагает изотропию случайного блуждания точки, что уже было показано выше, в виде доказательства теоремы 9. Предположение об изотропии поведения в изотропной среде было сформулировано нами еще в 1972 году. На данном этапе для его описания используется модель 5 (см. главу 2).

Самое интересное начинается тогда, когда изотропия поведения вдруг нарушается. Нарушение изотропии поведения приводит к возникновению нового явления - анизотропии в поведении. Это начинает

выражаться в достоверном предпочтении одной из осей симметрии по сравнению с двумя другими. Что это может означать? Анизотропия поведения выступает явно как некая обобщенная и интегральная реакция в ответ на действие факторов, обычно внешних к условиям формальной среды. Такая реакция в полной мере сохраняется и при симметричных разворотах лабиринта на углы, кратные 60° , т.е. до полной замены одной оси симметрии на другую, соседнюю. В основе реакции анизотропии, по всей вероятности, лежит некоторая интегральная реакция рыб на суммарный геофизический фактор. К такому мнению приходят и другие исследователи, получившие в своих экспериментах аналогичную картину анизотропии в поведении рыб (Овчинников, Галактионов, 1971).

Основной целью такого поведения является, очевидно, ориентация рыб по странам света. Описание его с помощью соответствующей математической модели (модель 5, глава 2) позволяет также выразить эту ориентацию в явном виде с помощью измерения величины силы ориентации. Так, если модель изотропного выбора в весовых коэффициентах вполне описывается уравнением (2.42);

$$\sum_{i=1}^3 g_i = 3,$$

то анизотропный выбор приведет к появлению отличных от нуля величин

$$\begin{aligned} \Delta g_{1-2} &= |g_1 - g_2|; \\ \Delta g_{2-3} &= |g_2 - g_3|; \\ \Delta g_{1-3} &= |g_1 - g_3|, \end{aligned} \quad (3.13)$$

которые и будут измерять соответствующие силы ориентации при выборе между каждой парой симметричных осей в лабиринте.

Задачей экспериментального исследования явилось выявление возможной анизотропии поведения в лабиринте у представителей разных видов рыб.

Основные закономерности формирования анизотропных реакций у рыб были изучены нами много ранее (1971), на примере анизотропной реакции особей молоди угря в ответ на действие естественного геомагнитного поля (таблица 3.10). В частности, анизотропия поведения молоди европейского угря принимала в условиях отсутствия астрономических и гидрологических ориентиров следующий вид:

Таблица 3.10. Анизотропия поведения молоди европейского угря

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во наблюдений	Ось исходного положения	Выбор из двух осей	Сила ориентации и выбор	Значения критерия Стьюдента		Надежность
						Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	24	1310	(0° -180°)	(60° -240°) V (120° -300°)	0,05; (60⁰-240⁰)	2,49	2,1-2,8-3,8	0,95
2	24	1411	(60° -240°)	(120° -300°) V (0° -180°)	0,03; нет	1,39	2,1- 2,8-3,8	Не дост.
3	24	1349	(120° -300°)	(60° -240°) V (0° -180°)	0,07; (60⁰-240⁰)	4,68	2,1- 2,8- 3,8	0,999

Как следует из приведенных данных, молодь европейского угря проявляла анизотропию (ориентацию по странам света) в своем поведении в лабиринте. Характерно, что средняя сила ориентации при выборе осей не превышала всего 7 %, несмотря на исключительно высокую надежность этого явления. Для угря было впоследствии показано обусловленность явления анизотропии наличием влияния со стороны естественного геомагнитного поля, о чем будем говорить подробно ниже.

В основе явления анизотропии, как будет показано ниже, лежит осевая ориентация по странам света. Ее графическое представление в виде диаграммы приводится на следующем рисунке.

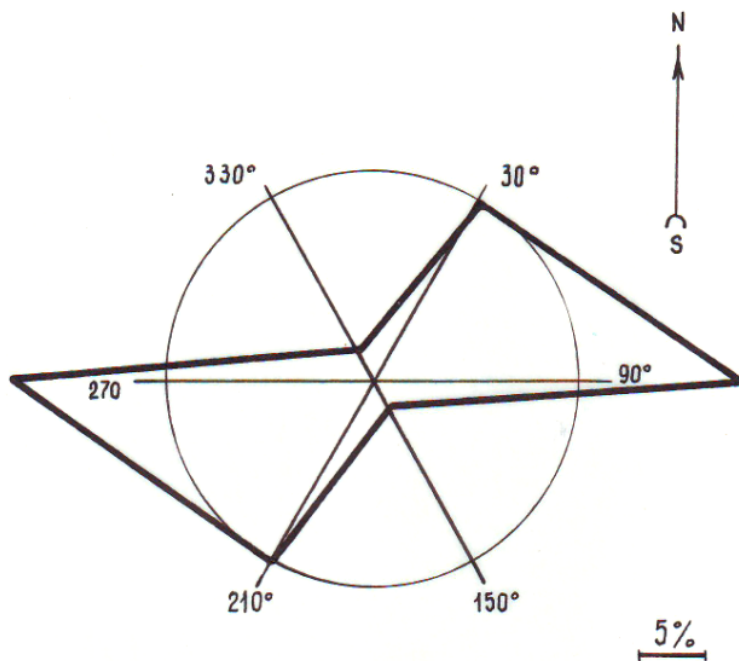


Рис. 3.1. Диаграмма анизотропии поведения (осевой ориентации) по странам света молоди европейского угря.

Аналогичную картину наблюдал В.В.Красюк в 1973 году, изучавший поведение мигрирующей азовской хамсы. В приведенной ниже таблице (табл. 3.11) представлены результаты обработки полученных его группой исходных данных.

Таблица 3.11. Анизотропия поведения азовской хамсы

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во наблюдений	Ось исходного положения	Выбор из двух осей	Сила ориентации и выбор оси	Значения критерия Стьюдента		Надежность
						Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	10	338	(0° - 180°)	(60° - 240°) V (120° - 300°)	0,19; (60° - 240°)	3,32	2,4-3,3-4,8	0,99
2	10	362	(60° - 240°)	(120° - 300°) V (0° - 180°)	0,12; (120° - 300°)	1,91	2,3-3,3-4,8	0,9
3	10	300	(120° - 300°)	(60° - 240°) V (0° - 180°)	0,07; (60° - 240°)	1,97	2,3-3,3-4,8	0,9

Таблица 3.12. Анизотропия поведения молоди русского осетра

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во наблюдений	Ось исходного положения	Выбор из двух осей	Сила ориентации и выбор оси	Значения критерия Стьюдента		Надежность
						Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	22	1921	(0° - 180°)	(60° - 240°) V (120° - 300°)	0,09; (60° - 240°)	2,89	2,1-2,8-3,8	0,99
2	22	2208	(60° - 240°)	(120° - 300°) V (0° - 180°)	0,05; нет	0,95	2,1- 2,8- 3,8	Не дост.
3	22	2011	(120° - 300°)	(60° - 240°) V (0° - 180°)	0,14; (60° - 240°)	2,20	2,1- 2,8- 3,8	0,95

Для объяснения анизотропии в поведении хамсы было предположено наличие влияния со стороны суммарного геофизического фактора, предположительно включающего в себя естественное геомагнитное поле и силу Кориолиса. Характерно, что сила ориентации хамсы достигала значений 19%, что, видимо, следовало связывать с особенностями ее миграционного состояния.

Проведенные в нашей лаборатории в 1978 году Ю.А.Марковым, аналогичные исследования молоди русского осетра, также подтвердили возможность анизотропной реакции рыб в ответ на действие суммарного геофизического фактора. В нижеследующей таблице (табл. 3.12) приведены результаты проведенных экспериментов.

Как следует из приведенной таблицы, молодь осетра также оказалась способной к анизотропному выбору. В условиях выбора одной из трех изотропных осей симметрии она выбирала именно ось (60^0-240^0).

Таким образом, исследования показали факт довольно широкого распространения явления анизотропии поведения у систематически далеких видов рыб: угря, хамсы и осетра. Единственное, что их могло объединять, это такое обстоятельство, что на определенных этапах онтогенеза все они являются активными мигрантами, а значит, объективно нуждаются в некотором глобальном факторе ориентации. В момент постановки экспериментов, однако, в миграционном состоянии находилась только азовская хамса, с чем, видимо, и было связано наблюдаемое у нее наибольшее значение величины силы ориентации.

Переходя к вопросу о предназначении анизотропного поведения у рыб, следует подчеркнуть, что анизотропный выбор является одной из форм проявления ориентации по странам света. В следующих разделах будут разобраны некоторые причины, приводящие к появлению анизотропии поведения у рыб при их движении в изотропной среде. Здесь же следует подчеркнуть, что анизотропия поведения является интегральной формой реагирования на факт наличия, или отсутствия, глобальных ориентирующих факторов. Анизотропная реакция сама по себе еще не определяет направления ориентации. Но, в силу высоких априорных вероятностей, регистрируемая частота появления объекта на осях симметрии лабиринта является исключительно удобным первичным интегральным показателем присутствия в поведении рыб явлений, связанных в той или иной форме с глобальной ориентацией.

3.4. Компасная ориентация

Наиболее полно картина реагирования рыб на наличие глобальных ориентиров раскрывается при изучении явлений компасной ориентации. Такое изучение должно было дать ответы на следующие вопросы: могут ли рыбы в отсутствии обычных астрономических и гидрологических ориентиров различать страны света; каковы особенности этого различения; насколько эти способности распространены в классе рыб.

Все эти вопросы были поставлены перед экспериментами, результаты которых приводятся в настоящем разделе. В задачи раздела пока не входила идентификация глобальных ориентиров, объединяемых понятием «суммарного геофизического фактора». Целью этого этапа исследований явилось получение принципиального ответа на вопросы о возможности ориентации по странам света разных видов рыб.

Примененный в работе экспериментальный метод строго ограничивал общее количество направлений по странам света, разрешенных для движения в горизонтальной плоскости. Как уже говорилось, этим достигалась наибольшая определенность (в силу больших априорных вероятностей выбора) результатов анализа процесса компасной ориентации. Разрешенных направлений по странам света допускалось всего 6: это были направления 0° , 60° , 120° , 180° , 240° , 300° . В главе второй уже было показано, что переходы, соответствующие выбору каждого из 6-ти направлений, равномерно покрывают всю территорию формальной среды, а вероятности каждого из 6-ти направлений равны (см. теорему 2). Это означает, что при случайном блуждании эмпирические частоты 6-ти направлений будут близки, или даже равны, а их разности будут относительно малы и статистически недостоверны. В целом, процессы компасной ориентации, связанные с распределением 6-ти эмпирических частот, описываются математической моделью 6 (см. раздел 2.4).

Оценка силы компасной ориентации требует специального обоснования. В целом, для оценки различий 6-ти экспериментальных частот, видимо, наиболее применимы методы множественных сравнений Тьюки и Шеффе, которые предполагают вычисление контрастов – разностей частот, с соответствующей оценкой их достоверности. Всего для 6 частот возможными были 15 контрастов, т.е. определенным образом 15 нормированных разностей этих частот. Кроме того, методы множественных сравнений требуют также и вычисления контрастов между различными комбинациями, составленными из нескольких частот, что добавляет еще не менее 16 вариантов различно вычисляемых

контрастов по внутри групповому сравнению одного и того же набора из 6 эмпирических частот. Такая сложная оценка распределения будет, по-видимому, наиболее полной. Надо полагать, что для настоящего исследования, в соответствии с его задачами, полная оценка всех вариантов контрастов между частотами и группами частот не является так уж необходимой. Поставленная задача изучения компасной ориентации по эмпирическому набору шести частот позволяет, после предварительного биологического анализа, значительно сузить задачу оценки ориентации и сократить количество необходимых вычислительных процедур до нескольких основных, проведение которых далее позволит выделить контрасты, имеющие биологический смысл силы ориентации. Проведение подобного анализа дало возможность выделить три типа контрастов, имеющих определенный биологический смысл. Перечислим их.

Первый: разность между частотой одного из имеющихся шести направлений и частотой альтернативного ему (противоположного) направления.

Второй: разность между суммарной частотой двух взаимнопротивоположных направлений и суммарной частотой каждой из двух других пар взаимнопротивоположных направлений.

Третий: разность между суммарной частотой трех несоседних направлений и суммарной частотой трех их альтернативных направлений.

Выделенные типы контрастов легли в основу разработки соответствующих математических моделей компасной ориентации (модели 7, 8 и 9, см. раздел 2.4). Явления ориентации, описываемые этими моделями, были, таким образом, условно классифицированы соответственно как *азимутальные, осевые и периодические*.

Впервые такая условная классификация явлений компасной ориентации рыб была предложена нами в 1977 году. Предложенный подход существенно ограничивал неизбежное в таких исследованиях многообразие явлений до небольшого их числа, имеющего биологический смысл ориентации. Так, если в эксперименте позиция лабиринта в пространстве разрешала движение по направлениям по странам света: 0° , 60° , 120° , 180° , 240° , 300° , то получаемые в результате проведения эксперимента 6 эмпирических частот могли содержать следующие сведения о характере компасной ориентации (таблица 3.13).

Таблица 3.13. Полный перечень вариантов проявления компасной ориентации, формула вычисления ее вида, и общая характеристика

№ п /п	Сопоставление эмпирических частот	Формула вычисления силы ориентации	Характеристика ориентации	
			Тип по усл. классификации	Направление ориентации
1	$a(0^\circ) > a(180^\circ)$	$\frac{a(0^\circ) - a(180^\circ)}{1/2 [a(0^\circ) + a(180^\circ)]}$	Азимутальная	0°
2	$a(60^\circ) > a(240^\circ)$	$\frac{a(60^\circ) - a(240^\circ)}{1/2 [a(60^\circ) + a(240^\circ)]}$	Азимутальная	60°
3	$a(120^\circ) > a(300^\circ)$	$\frac{a(120^\circ) - a(300^\circ)}{1/2 [a(180^\circ) + a(300^\circ)]}$	Азимутальная	120°
4	$a(180^\circ) > a(0^\circ)$	$\frac{a(180^\circ) - a(0^\circ)}{1/2 [a(180^\circ) + a(0^\circ)]}$	Азимутальная	180°
5	$a(240^\circ) > a(60^\circ)$	$\frac{a(240^\circ) - a(60^\circ)}{1/2 [a(240^\circ) + a(60^\circ)]}$	Азимутальная	240°
6	$a(300^\circ) > a(120^\circ)$	$\frac{a(300^\circ) - a(120^\circ)}{1/2 [a(300^\circ) + a(120^\circ)]}$	Азимутальная	300°
7	$a(0^\circ - 180^\circ) > a(60^\circ - 240^\circ)$	$\frac{a(0^\circ - 180^\circ) - a(60^\circ - 240^\circ)}{1/2 [a(0^\circ - 180^\circ) + a(60^\circ - 240^\circ)]}$	Осевая	$0^\circ - 180^\circ$
8	$a(60^\circ - 240^\circ) > a(0^\circ - 180^\circ)$	$\frac{a(60^\circ - 240^\circ) - a(0^\circ - 180^\circ)}{1/2 [a(60^\circ - 240^\circ) + a(0^\circ - 180^\circ)]}$	Осевая	$60^\circ - 240^\circ$
9	$a(0^\circ - 180^\circ) > a(120^\circ - 300^\circ)$	$\frac{a(0^\circ - 180^\circ) - a(120^\circ - 300^\circ)}{1/2 [a(0^\circ - 180^\circ) + a(120^\circ - 300^\circ)]}$	Осевая	$0^\circ - 180^\circ$
10	$a(120^\circ - 300^\circ) > a(0^\circ - 180^\circ)$	$\frac{a(120^\circ - 300^\circ) - a(0^\circ - 180^\circ)}{1/2 [a(120^\circ - 300^\circ) + a(0^\circ - 180^\circ)]}$	Осевая	$120^\circ - 300^\circ$
11	$a(60^\circ - 240^\circ) > a(120^\circ - 300^\circ)$	$\frac{a(60^\circ - 240^\circ) - a(120^\circ - 300^\circ)}{1/2 [a(60^\circ - 240^\circ) + a(120^\circ - 300^\circ)]}$	Осевая	$60^\circ - 240^\circ$
12	$a(120^\circ - 300^\circ) > a(60^\circ - 240^\circ)$	$\frac{a(120^\circ - 300^\circ) - a(60^\circ - 240^\circ)}{1/2 [a(120^\circ - 300^\circ) + a(60^\circ - 240^\circ)]}$	Осевая	$120^\circ - 300^\circ$
13	$a(0^\circ - 120^\circ - 240^\circ) > a(60^\circ - 180^\circ - 300^\circ)$	$\frac{a(0^\circ - 120^\circ - 240^\circ) - a(60^\circ - 180^\circ - 300^\circ)}{1/2 [a(0^\circ - 120^\circ - 240^\circ) + a(60^\circ - 180^\circ - 300^\circ)]}$	Периодическая	$0^\circ - 120^\circ - 240^\circ$
14	$a(60^\circ - 180^\circ - 300^\circ) > a(0^\circ - 120^\circ - 240^\circ)$	$\frac{a(60^\circ - 180^\circ - 300^\circ) - a(0^\circ - 120^\circ - 240^\circ)}{1/2 [a(60^\circ - 180^\circ - 300^\circ) + a(0^\circ - 120^\circ - 240^\circ)]}$	Периодическая	$60^\circ - 180^\circ - 240^\circ$

Итого, по принятой системе, будут возможны 14 вариантов компасной ориентации. Отметим, что границы между различными формами ориентации не являются жесткими. Каждый набор эмпирических частот может, по-видимому, использоваться как одновременное проявление ориентации разных форм. Критерием для отнесения эмпирического распределения частот к той или иной форме ориентации должен служить ее количественный показатель: величина силы ориентации. Другими словами, каждый набор эмпирических частот позволяет, пользуясь формулами вышеприведенной таблицы, трактовать его как любую из возможных форм ориентации. Однако окончательный вывод о принадлежности распределения к какой-то одной определенной форме ориентации должен быть сделан на основе учета наибольшего достоверного значения силы ориентации. То есть, каждое эмпирическое распределение должно проходить проверку на предмет выявления всех возможных форм ориентации; из набора полученных значений силы ориентации затем выбирается максимальное, и оценивается его достоверность. По его положению в таблице проверки выбирается далее соответствующее ему наименование формы ориентации и ее направленность.

Приведем, для примера, данные по изучению компасной ориентации рыб трех видов: европейского и американского угрей, а также русского осетра. В экспериментах, где все возможные ориентиры, кроме суммарного геофизического фактора, были исключены, была получена следующая картина компасной ориентации рыб (таблица 3.14).

Данные приведенной таблицы истолковываются следующим образом. Европейский угорь, по-видимому, ориентируется по направлениям 60° и 300° , американский – по направлениям 0° и 240° , русский осетр – по направлениям 60° и 180° . Что-либо добавить, по данным таблицы, очевидно, затруднительно. И этого уже совершенно недостаточно для правильного понимания процесса. Данные экспериментов в таком виде не позволяют сделать вывод о форме ориентации у разных видов, не позволяют провести какой-то сравнительный анализ интенсивности ориентационных процессов, наконец, мало что понятно остается о направленности ориентации рыб. На все эти вопросы должен ответить дополнительный анализ полученных эмпирических распределений на основе описанных выше моделей и вычислительных процедур.

Эмпирические распределения были подвергнуты дальнейшей проверке, в ходе которой вычислялись значения силы ориентации по всем возможным вариантам представления компасной ориентации. В таблице 3.15 представлены результаты такой проверки.

Таблица 3.14. Распределение эмпирических частот при изучении компасной ориентации представителей трех видов рыб

№ п /п	Вид рыб	К-во рыб	Направления по странам света					
			0°	60°	120°	180°	240°	300°
1	Европейский угорь	43	0,163	0,187	0,159	0,166	0,151	0,173
2	Американский угорь	16	0,172	0,160	0,168	0,166	0,175	0,158
3	Русский осетр	22	0,144	0,192	0,165	0,170	0,166	0,166

Таблица 3.15. Результаты проверки эмпирических распределений на их принадлежность к определенной форме компасной ориентации

№ п/п	Модель ориентации	Параметры модели для проверки	Сила ориентации рыб		
			европ. угорь	амер. угорь	русс. осетр
1	Азимутальная	Направления 0° и 180° 60° и 240° 120° и 300° Оси	-0,01 0,11 -0,04	0,04 -0,09 0,06	-0,17 0,15 -0,01
2	Осевая	(0° - 180°) и (60° - 240°) (0° - 180°) и (120° - 300°) (60° - 240°) и (120° - 300°)	-0,03 0,01 0,02	0,01 0,04 0,03	-0,13 -0,05 0,08
3	Периодическая	Группы направлений (0° - 120° - 240°) и (60° - 180° - 300°)	-0,11	0,06	-0,11

Проверка распределений выявила новую дополнительную информацию о характере компасной ориентации рыб. Так, по данным приведенной таблицы (3.15), следовало, что наиболее сильно ориентация выражена у осетров, причем ее направленность связана с азимутальным выбором направления 180° . Европейские угри ориентировались менее интенсивно, их ориентация оказалась связана с азимутальным выбором направления 60° и периодическим выбором группы направлений ($60^\circ - 180^\circ - 300^\circ$). Наиболее слабо была выражена ориентация у американского угря: рыбы выбирали азимутальное направление 240° . Полученные выводы не во всем совпадали, но во многом дополняли выводы, сделанные при анализе исходных эмпирических распределений.

Следующим шагом анализа картины компасной ориентации явилась оценка достоверности полученных результатов. Для этого оценивалась достоверность ориентационных явлений, характеризующихся максимальными значениями силы ориентации. Высокие дисперсии, связанные с большим внутригрупповым разнообразием явлений ориентации, сильно отличаются у разных особей. И достоверную оценку картин ориентации во всех случаях показать не удалось.

Достоверно ориентация была, таким образом, показана только для европейского угря. Основной причиной невозможности получения достоверных выводов об ориентации двух других видов рыб явилось то обстоятельство, что внутри каждой группы рыб одного и того же вида имелись подгруппы с четко различаемыми формами ориентации. Эти малые подгруппы при суммарном их рассмотрении создавали весьма высокие внутригрупповые дисперсии, что и определяло сравнительно низкие величины эмпирических значений критерия Стьюдента. Анализ протоколов экспериментов по каждой особи в отдельности показал, что разные формы ориентации четко заметны уже на уровне поведения отдельных особей. В каждой группе нашлись свои экземпляры рыб с четко выраженной азимутальной, осевой или периодической формой компасной ориентации. Подсчет численности таких подгрупп показал следующие результаты.

По данным изучения рыб трех видов, наиболее часто наблюдалась периодическая форма ориентации, в среднем 45,1% случаев, наименее часто – осевая форма ориентации, в среднем 20,1%. Разумеется, такие различия были связаны с разными мотивационными состояниями, характерными для каждого данного вида рыб в данном его возрасте.

Подобное четкое распределение особей по подгруппам с разными формами ориентации явилось основанием для дальнейшего раздельного изучения ориентации у каждой из выявленных подгрупп рыб.

Таблица 3.16. Интегральная оценка достоверности компасной ориентации рыб

№ п/п	Вид рыб	Форма ориентации	Сравниваемые направления	Выбор	Сила ориентации	Значения критерия Сьюдента		Надежность
						Эмпирические t	Стандартные t _{ст}	
1	Европ. угорь	Азимутальная	60° V 240°	60°	0,11	3,79	2,0-2,7-3,6	0,999
2	Европ. угорь	Периодическая обратная	(60° - 180°-300°) V (0° - 120° - 240°)	(60° - 180° - 300°)	0,11	2,05	2,0-2,7-3,6	0,95
3	Амер. угорь	Азимутальная	240° V 60°	240°	0,09	1,40	2,1-3,0-4,1	Не Дост.
4	Русск. осетр	Азимутальная	180° V 0°	180°	0,17	0,80	2,1-2,8-3,8	Не Дост.

Таблица 3.17. Распределение в % подгрупп рыб по признаку формы проявления компасной ориентации

№ п/п	Виды рыб	Кол-во рыб	Формы ориентации рыб		
			азимутальная	осевая	периодическая
1	Европейский угорь	43	48,8	23,3	27,9
2	Американский угорь	16	37,5	18,8	43,7
3	Русский осетр	22	18,2	18,2	63,6

Таблица 3.18. Распределение в % подгрупп рыб по признаку направленности их компасной ориентации

№ п/п	Вид рыб	Азимутальная форма					Осевая форма			Периодическая форма		
		0°	60°	120°	180°	240°	300°	(0°-180°)	(60°-240°)	(120°-300°)	(0°-120°-240°)	(60°-180°-300°)
1	Евр. угорь	7,0	14,0	9,3	2,3	4,7	11,6	4,7	16,3	2,3	4,7	23,3
2	Амер. угорь	-	12,5	-	6,3	12,5	6,3	6,3	12,5	-	31,1	12,5
3	Русс. осетр	-	13,6	-	4,6	-	-	-	18,2	-	27,3	36,4

Сформулированное условие позволило получить полную картину компасной ориентации рыб с учетом принадлежности каждой особи к определенной подгруппе со своей характерной формой проявления ориентации.

Приведенная таблица содержит в себе всю основную информацию о характере компасной ориентации рыб. Если просуммировать все подгруппы, прямо или косвенно выбиравшие одно из азимутальных направлений, то приходим к следующему выводу. В компасной ориентации европейского угря наблюдается четкая тенденция к выбору направления 60° : это направление в той или иной форме выбирали 53,6% всех особей. В ориентации американского угря наблюдается тенденция к выбору в разных формах направления 240° : его выбирали 56,1% всех особей. В ориентации русского осетра наблюдается тенденция к выбору в разных формах направления 60° : его выбирали 68,2% всех особей. Полученные выводы подтверждаются и соответствующим расчетом достоверности.

Как следует из приведенной таблицы, дифференцированная оценка ориентации существенно дополняет оценку интегральную (см. табл. 3.16), причем выводы интегральной оценки, неподтвержденные расчетом достоверности, в данной схеме также не подтверждаются. В целом, необходимо ответить, что сила ориентации, при рассмотрении подгрупп раздельно друг от друга, резко возрастает, достигая значений 0,66 при весьма высоких значениях надежности.

Таким образом, исследование показало, что представители европейского и американского угрей, а также русского осетра, оказались способны к компасной ориентации. Это было показано в условиях действия неизвестного суммарного геофизического фактора и при исключении астрономических и гидрологических ориентиров. По характеру своей ориентации все рыбы распределяются на подгруппы по формам компасной ориентации. Это будут подгруппы рыб, с выраженной, в разных случаях, азимутальной, осевой и периодической формами. Характер ориентации рыб разных подгрупп может быть существенно различным, что необходимо учитывать при попытках получения интегральной картины ориентации.

В силу изложенного, отдельное получение и анализ интегральных картин ориентации, но без учета принадлежности каждой особи к определенной подгруппе со своей формой ориентации, представляется нецелесообразным. Как показывает практика исследований, интегральные оценки в ряде случаев дают почти равномерное распределение частот, численно неотличимое от случайного блуждания, что может приводить к неправильным выводам об отсутствии явлений компасной ориентации как таковых.

Таблица 3.19

Достоверность явлений компасной ориентации рыб разных видов по разным подгруппам

№ п/п	Вид рыб	К-во рыб	Форма ориентации	Сравниваемые направления и сделанный выбор (слева)	Сила ориен- тации	Значения		Надеж- ность
						Эмпири- ческие t	Стюдента критерия t_{st}	
1	Евр. угорь	6	азимут	60° V 240°	0,47	6,87	2,6- 4,0-6,9	0,99
2	Евр. угорь	7	осевая	(60°-240°)V(0°-180°)	0,28	6,49	2,4- 3,7-6,0	0,999
3	Евр. угорь	10	период	(60°-180° -300°) V (0°-120° -240°)	0,35	9,24	2,3- 3,3-4,8	0,999
4	Ам. угорь	5	период	(0°-120°-240°) V (60°-180°-300°)	0,32	4,79	2,8- 4,6-8,6	0,99
5	Русс. осетр	5	азимут	60° V 240°	0,27	9,89	3,2- 5,8 -12,9	0,99
6	Русс. осетр	4	осевая	(60°-240°) V (120°-300°)	0,18	5,59	3,2- 6,8-12,9	0,95
7	Русс. осетр	6	период	(0°-120°-240°) V (60°-180°-300°)	0,64	3,78	2,6- 4,8-6,9	0,95
8	Русс. осетр	8	период	(60°-180°-300°)V (0°-120°-240°)	0,66	4,25	2,4- 3,5-5,3	0,99

Примечание. Для удобства восприятия сравниваемые направления представлены так, что сделанный выбор совпадает с этими направлениями слева.

3.5. Обсуждение. О взаимодействии различных форм поведения рыб

Таким образом, нами было изучено несколько наиболее характерных форм ориентации рыб. Необходимо подчеркнуть, что эти формы не являются независимыми друг от друга. Само ориентационное поведение в лабиринте является по сути дела единым целостным процессом. Этот процесс, будучи регистрируемым пошаговым способом в протоколе, оставляет в нем, в итоге, всю информацию о закономерностях поведения. Задача извлечения этой информации решается путем выявления разного рода последствий, к которым приводит регистрируемый поведенческий процесс. Указанные последствия, будучи более или менее связанными друг с другом, являются материалом для дальнейшего изучения различных форм ориентации.

В настоящей главе мы разобрали четыре формы ориентации, регистрируемые в поведении рыб в лабиринте. Это: ориентация в условиях бинарного выбора, локальная ориентация, анизотропия поведения, а также компасная ориентация. Последняя подразделяется на три формы - азимутальную, осевую, и периодическую. В основе всех перечисленных форм ориентации лежит, очевидно, самая простая форма, а именно ориентация в условиях бинарного выбора. Все остальные формы содержат ее в качестве основного элемента. Данное обстоятельство весьма просто объясняется, если вспомнить, что все процессы ориентационного поведения регистрируются нами в условиях принудительного бинарного выбора. То, что рыбы способны ориентироваться в условиях бинарного выбора, что могло бы показаться и очевидным, требовало специального экспериментального подтверждения, с целью возможной экстраполяции их способностей на более сложные задачи по пространственной ориентации. И эксперименты в целом подтвердили способности рыб ориентироваться в условиях бинарного выбора.

Установленная у рыб возможность правильного принятия решения в точке элементарного бинарного выбора, явилась предпосылкой к экстраполяции возможностей рыб к изучению новой для них обстановки лабиринта и, как следствие, приобретение ими способностей к ориентации в ней. Такая, названная здесь локальной, ориентация была зафиксирована в экспериментах. С ее использованием рыбы вполне различают концентрические пояса лабиринта, предпочитая в каждом данном случае (в зависимости от мотивации поведения) тот или иной пояс лабиринта. Отметим, что в большинстве случаев рыбы явно предпочитали пояс тупиков лабиринта, несмотря на равенство вероятностей всех поясов, что было доказано в главе второй. Следует добавить так-

же, что около 40% рыб при выходе в пояс тупиков лабиринта предпочитали именно тот тупик, с которого начиналось их поведение лабиринте. При этом, вероятности попадания во все тупики опять-таки были одинаковы.

Одновременно с проявлением разных типов локальной ориентации, у рыб наблюдалась в различных формах и ориентация глобальная, т.е. явления различения стран света. Интегральной ее характеристикой служила анизотропия поведения относительно осей симметрии лабиринта. Эта характеристика явилась в определенном смысле мерой реагирования ориентационной системы рыб на воздействие факторов глобального происхождения, поскольку она позволяла ответить на вопрос: есть реакция, или нет. Механизмы формирования анизотропии в поведении могут быть самыми различными. Их познание становится возможным на основе изучения различных форм компасной ориентации.

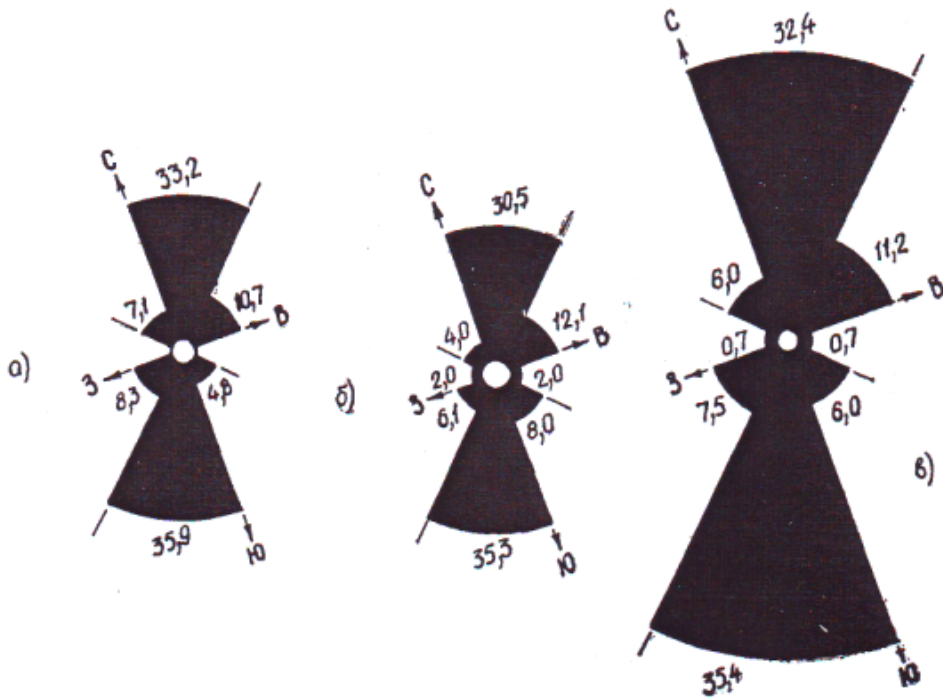


Рис.3.2. Диаграммы осевой ориентации взрослых угрей в круглом бассейне. Числа в секторах диаграммы обозначают проценты случаев появления рыб на соответствующих направлениях по странам света (Овчинников, 1971).

Наиболее простым механизмом формирования анизотропии поведения является осевая форма компасной ориентации. При ее наличии имеет место выбор двух взаимно противоположных направлений по

странам света, что совпадает с анизотропным выбором одной из осей симметрии лабиринта.

Это явление часто наблюдается и в опытах других авторов, проводимых более простым методом круглого бассейна. Приведем пример таких опытов, выполненных в кругом бассейне с взрослыми угрями (Овчинников, 1971).

Здесь, на рисунке (рис. 3.2), мы можем видеть, как формируется осевая ориентация. Рыбы, по им одним известным соображениям, выбирают два прямо противоположных направления по странам света. Видимо, имеет место явное дополнение одной информации, получаемой рыбами в результате выбора одного компасного направления, с другой информацией, получаемой с противоположного направления по странам света. Их суммирование в анализаторной системе дает искомый результат: осевую ориентацию.

Другим, более сложным, механизмом ее формирования, могут служить некоторые случаи азимутальной ориентации, когда сумма частот выбора азимутального и ему противоположного направлений достоверно превышает сумму частот выбора двух других взаимно противоположных направлений. И, наконец, в случае наличия периодической ориентации, анизотропия поведения сменяется его полной изотропией относительно трех осей симметрии лабиринта. Таким образом, анизотропия поведения выступает как необходимое, но недостаточное, условие наличия в поведении явлений глобальной ориентации. Тем не менее, анизотропия поведения может служить очень удобным косвенным показателем наличия или отсутствия компасной ориентации. Этот показатель хорошо зарекомендовал себя в практике ориентационных исследований (1971; Красюк, 1977), прежде всего однозначностью ответа на вопрос наличия, или отсутствия реакции на глобальные ориентиры.

Более точную и развернутую картину глобальной ориентации дает изучение различных форм компасной ориентации. При этом выявляется большое разнообразие возможных ориентационных явлений. Проведенное исследование установило, что теоретически возможны, и почти все они наблюдаются в экспериментах, 14 вариантов компасной ориентации. Это обстоятельство значительно усложняет биологический анализ ориентационного поведения. Отметим, что при ориентации в условиях бинарного выбора возможны два варианта решения, при локальной ориентации - три, при анизотропии поведения - также два варианта решения ("да - нет").

Таблица 3.20. Компасная ориентация особи европейского угря при ее нахождении в разных концентрических поясах лабиринта.

Пояс	Компасные направления						Частота пояса	Направленность ориентации в поясе
	0°	60°	120°	180°	240°	300°		
1-1	8,8	32,4	11,8	32,4	5,9	8,8	0,224	60°, 180°
1-2	17,4	26,1	8,7	17,4	13,0	17,4	0,151	60°
2-1	8,7	21,7	13,0	21,7	17,4	17,4	0,151	180°, 60°
2-3	20,0	8,0	36,0	16,0	0,0	20,0	0,164	0°, 120°-300°
3-2	16,0	20,0	16,0	16,0	24,0	8,0	0,164	60°-240°
3-3	13,6	13,6	9,1	18,2	27,3	18,2	0,145	240°, 300°
Общее распр.	13,8	21,1	15,8	21,1	13,8	14,5	0,167	60°, 180°

Примечание: в таблице подчеркнуты и выделены жирным шрифтом значения частот, существенно превышающие математические ожидания, равные 16,7%.

Тем не менее, исследования показали наличие способностей у рыб к ориентации по странам света. Очевидно, что в основе компасной ориентации лежат явления ориентации в условиях бинарного выбора тех же направлений по странам света. Можно допустить, что в ориентационном поведении особи происходит простое накопление правильных решений из множества решаемых задач бинарного выбора, которое, в конце концов, и дает регистрируемую по последствиям картину компасной ориентации. Сложнее обстоит дело с взаимодействием компасной ориентации по странам света и локальной ориентации по лабиринту у одних и тех же особей. Для примера, рассмотрим вопрос, меняется ли компасная ориентация особи в зависимости от пояса лабиринта, в котором она находится (таблица 3.20).

В приведенной таблице (табл. 3.20) представлены в % частоты выбора 6-ти направлений отдельно для каждого пояса. В каждом случае сумма частот всегда равна 100%. В графе "общее распределение" представлены итоговые частоты выбора компасных направлений данной особью. Частоты поясов приведены согласно уравнениям (2.27) и (2.29) модели 4 (см. гл.2). Согласно данному распределению частот поясов, локальная ориентация здесь направлена на выход из лабиринта (частота пояса (1-1) равна 0,224 при ее математическом ожидании равном 0,167). Результаты вычисления максимальных значений силы ориентации по всем 14 возможным вариантам компасной ориентации, проведенные отдельно для каждого пояса, позволили определить направленность ориентации особи применительно к каждому поясу в отдельности. Выводы об ориентации в каждом поясе приведены в последней графе таблицы.

Анализ данных таблицы 3.20 показывает, что ориентация рыбы действительно меняется от пояса к поясу. Итоговая ориентация особи формируется в поясе тупиков и в двух прилегающих к нему поясах промежуточной зоны - т.е. в поясах (1-1), (1-2) и (2-1). Ориентация в поясе (1-1) практически совпадает с общей ориентацией особи. Это говорит о совместном действии ориентации по странам света и ориентации с попытками покинуть лабиринт. Может быть, в этом и заключается роль пояса тупиков, где происходит глобальная ориентация. Видимо, в центральных трех поясах, т.е. в поясах (3-3), (3-2) и (2-3), имеет место более выраженная исследовательская активность особи, не связанная с необходимостью компасной ориентации, может быть, потому в этих поясах ориентация столь разная.

Таблица 3.21. Компасная ориентация особи европейского угря в разных концентрических поясах лабиринта.

Пояс	Компасные направления						Частота пояса	Направленность ориентации в поясе
	0°	60°	120°	180°	240°	300°		
1-1	24,0	24,0	8,0	4,0	28,0	12,0	0,140	0°, (60°-240°)
1-2	13,3	10,0	26,7	16,7	20,0	13,3	0,169	120°, 240°
2-1	31,0	13,8	17,2	13,8	13,8	10,3	0,163	0°
2-3	20,0	20,0	10,0	20,0	10,0	20,0	0,169	(0°-180°), 60°, 300°
3-2	13,3	16,7	13,3	16,7	10,0	30,0	0,169	300°
3-3	8,8	11,8	26,5	14,7	23,5	14,7	0,191	120°, 240°
Общее распределение	18,0	15,7	17,4	14,6	17,4	16,9	1,000	(0° - 120° - 240°)

Для данной таблицы будут справедливы пояснения и примечания, сделанные выше.

Локальная ориентация, направленная к поясу (1-1), как показали эксперименты, не оказывает влияния на возникновение указанной закономерности в проявлении компасной ориентации.

Рыбы с противоположным направлением локальной ориентации, т.е. предпочитающие пояс (3-3), свою компасную ориентацию также проявляли в поясах (1-1), (1-2) и (2-1). Приведем пример ориентации одной такой особи (таблица 3.21).

На этот раз рыба локально ориентировалась на пояс (3-3): частота выбора пояса (3-3) равнялась 0,191 при ее математическом ожидании, равном 0,167. Компасная ориентация особи в целом была наиболее выражена по азимуту 0°. Направление 0° выбиралось в поясах группы, прилегающей к поясу тупиков. То есть, также, как и в предыдущем случае, когда первая особь ориентировалась на пояс (1-1).

Таким образом, факт формирования компасной ориентации рыб в поясах, прилегающих к поясу тупиков, включая и его самого, не зависит от направления локальной ориентации особи в лабиринте. Возможно, что влияние направления локальной ориентации косвенно проявляется в силе компасной ориентации, или в ее направленности, но во всех случаях формирование и проявление последней имеет место в поясах группы тупиков, т.е. (1-1), (1-2) и (2-1).

Резюмируя вышесказанное, можно сделать вывод о независимости явлений локальной и компасной ориентации у рыб, что позволяет считать их явлениями разного уровня сложности и мотивации. И, кроме того, локальная ориентация в наших опытах никак не мешала, и не накладывалась, на компасную ориентацию рыб. Это послужило еще одним подтверждением правомерности использования лабиринта нашей конструкции при определении компасной ориентации у разных рыб.

Вырисовывается, таким образом, определенная иерархическая система ориентационных явлений у рыб. В основе ее лежит элементарный бинарный выбор. На нем строятся более сложные и независимые между собой явления одного порядка сложности: локальная и компасная ориентации. И, наконец, наиболее сложным выступает явление анизотропии поведения, которое может считаться комбинацией более простых форм компасной ориентации, т.е. явлений нижележащего уровня.

На основании экспериментальных исследований, результаты которых изложены в настоящей главе, были сформулированы следующие положения.

1. Метод формальной среды, примененный в экспериментах со специальной формы дихотомического лабиринта, оказался достаточно

пригодным для целей изучения и классификации разного рода ориентационных явлений у рыб. Рыбы разных видов, в том числе балтийский рыбец, азовская хамса, русский осётр, трехиглая колюшка, европейский и американский угри, проявляли в нем спонтанную поведенческую активность, что делало доступным исследование разных форм их пространственной ориентации.

2. Рыбы разных видов оказались способны к ориентации в условиях бинарного выбора, как при разных условиях их зрительной ориентации, так и при ориентации по странам света. Из двух симметрично расположенных по ходу движения пространственных стимулов, рыбы достоверно чаще выбирают стимул, соответствующий типу их фотореакции, либо типу их пространственной ориентации, характерных для каждого данного вида и возраста.

3. Рыбы разных видов вполне хорошо ориентируются в дихотомическом лабиринте данной формы. При этом наблюдается три варианта локальной ориентации в лабиринте, направленные: на изучение лабиринта, на уход из лабиринта, а также случай безразличного отношения к обстановке лабиринта, выражающийся в случайном перемещении особи среди концентрических поясов лабиринта.

4. В условиях лабиринта рыбы проявляют четкую компасную пространственную ориентацию, связанную с различием и предпочтением определенных направлений по странам света. Интегральной характеристикой ориентации по странам света может служить анизотропия поведения относительно осей симметрии лабиринта. Установлено наличие у рыб компасной ориентации в трех формах: азимутальной, осевой, периодической. У разных видов рыб отмечено различное распределение форм компасной ориентации и их направленности в пространстве. Эти формы сочетаются во времени и у отдельных особей.

5. Показана целесообразность условной классификации форм ориентации рыб, выявляемых по результатам ориентационного поведения. Наиболее элементарной признана ориентация в условиях бинарного выбора. Более сложными формами, относительно независимыми друг от друга, но существенно зависящими от бинарного выбора, признаны локальная и три формы компасной ориентации. Наиболее сложной, интегральной формой ориентации, зависящей от конкретных компасных форм ориентации, признана анизотропия поведения рыб относительно трех осей симметрии лабиринта.

Глава 4. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ В ОРИЕНТАЦИИ РЫБ

4.1. Рецепторный аппарат

Чувствительность фоторецепторов, несомненно, определяет особенности и закономерности поведения рыб. Подробно эти вопросы изучались рядом авторов (Протасов, и мн. др.). В плане проводимых исследований важно подчеркнуть то обстоятельство, что возможности рецепторного аппарата, установленные электрофизиологическим, либо условно-рефлекторным методом, еще не означают их автоматического использования в ориентации и других формах поведенческой активности рыб. На этот факт уже указывалось в первом разделе работы; об этом же говорят выводы других авторов (Дикграф, Хайнд, и др.). Таким образом, необходимо констатировать наличие двух четко разделяющихся проблем изучения рецепции рыб.

Первая: рецепция как таковая, изучается обычно в статике, с неподвижно закрепленной в станке рыбой, с применением точных и тонких электрофизиологических и условно-рефлекторных методов. Ее изучение дает исходные сведения о пределах чувствительности рецепторов; дает своего рода каталогизацию явлений рецепции.

Вторая: рецепция в динамике, проявляющаяся в той или мере в поведенческой активности животного, имеющая свои пределы изменения и свои закономерности, определяющая в чем-то и само поведение животного. Она определяется только по закономерностям этого поведения. Эта, вторая, проблема изучения рецепции, точнее, проблема роли этой рецепции в поведении и ориентации рыб, изучена гораздо слабее, нежели проблема рецепции как таковой.

В рамках проведенных нами исследований делалась попытка найти ответ на вопрос: имеются ли в поведении и ориентации рыб свои закономерности функционирования рецепторных систем, и отличаются ли они от известных данных, получаемых в рамках традиционных статических (электрофизиологических и условно-рефлекторных) исследований проблемы рецепции.

Для экспериментального исследования мы проверяли уже известные явления фоторецепции рыб. В экспериментах изучалась ориентация рыб в условиях различных цветов освещения. Изучались рыбы, обладающие цветовым зрением - хамса и рыбец (Протасов, 1968). По особенностям своей экологии и разного возрастного состава, эти два вида имели разные типы реакции на свет и цвет. А именно: хамса – положительный, рыбец – отрицательный. Конкретные типы реакций рыб

данных групп на свет установили в экспериментах в нашей лаборатории В.В.Красюк (азовская хамса) и В.П.Ольховский (балтийский рыбец). Положительная фотореакция у хамсы выражалась, во-первых, в предпочтении более ярких условий освещения, и, во-вторых, в предпочтении зеленого цвета освещения. Отрицательная фотореакция у рыбака выражалась, во-первых, в предпочтении наиболее темных условий освещения, и, во-вторых, в предпочтении красного цвета освещения (см. подробнее раздел 3.1).

Две стороны проявления каждого типа фотореакции являются тесно связанными между собой. Еще В.Р.Протасовым был показан механизм этого двойственного проявления фотореакции, свидетельствующий о его едином происхождении (1968). Автор обращал внимание на важность учета спектральной чувствительности глаза рыб. Максимум спектральной чувствительности у обоих изучаемых видов лежит в области зеленого цвета. А конкретный тип фотореакции, связанный с возрастом, определяет в одном случае максимальное предпочтение зеленого цвета, в другом - его максимальное избегание. Ко всем остальным цветам спектра чувствительность сетчатки глаз постепенно падает, достигая минимума в крайних точках красного и фиолетового цветов спектра, где сами цвета глазами рыб собственно почти не различаются. Это так называемые ахроматические области, которые рыбы воспринимают просто как зоны затемнения. Переход от области максимальной спектральной чувствительности к ахроматическим областям происходит постепенно, что означает плавное падение чувствительности сетчатки глаз для хамсы и рыбака от зеленого цвета в обе стороны к красному и фиолетовому. Это означает, что, если создать условия освещения разными цветами спектра с выровненной, т.е. одинаковой, освещенностью каждого из них, то рыбы будут воспринимать зеленый цвет как наиболее яркий из них, а красный и фиолетовый – как наиболее темные участки. Отсюда можно ввести понятие относительной яркости освещения, которая будет различной для зрения рыб в зависимости от цвета освещения, при исходном равенстве абсолютных яркостей различных цветов освещения.

В связи со сказанным, становятся понятными явления предпочтения красного цвета освещения при отрицательном типе фотореакции у особей рыбака. Они уходят в «затемненные» зоны, если есть возможность туда скрыться. Отметим, что такое же предпочтение красного цвета угрем при отрицательном типе его фотореакции описано в опытах Кавамото и Нагата, проведенных еще в 1952 году, и в опытах Бауэра, поставленных в 1909 году (цит. по: Протасов, 1968).

В.Р.Протасовым подробно описано также сильное влияние условий предварительной зрительной адаптации на изменение чувствительности сетчатки глаза, и, следовательно, на особенности поведения рыб (там же). Согласно этим данным, устанавливается заметное влияние на поведение и ориентацию рыб предварительной темновой или световой адаптации их органов зрения. Нами, видимо впервые, был поставлен вопрос о возможности также и цветовой адаптации, исходя из введенного выше понятия об относительной яркости условий освещения, при освещении различными цветами светового спектра. Для обоснования этого вывода были проведены соответствующие эксперименты (таблица 4.1). Анализ их протоколов показал следующее.

Прежде, чем рыба попадает в условия бинарного выбора двух цветов, она вынуждена перед этим проходить через предыдущий проход, имеющий какой-то третий цвет освещения. Длительность такого предварительного прохождения равнялась 3-6 секундам, чего вполне хватало для световой адаптации к данным условиям освещения (Протасов, 1978). В наших экспериментах аналогично использовались разные условия исходной, но уже цветовой адаптации, и одни и те же условия бинарного выбора двух других цветов освещения. В таблице 4.1. приведены результаты обработки данных экспериментов, проведенных с рыбами, обладающими положительным типом фотореакции (азовская хамса).

Исследование показало весьма существенную роль исходных условий предварительной цветовой адаптации в последующей ориентации хамсы. Из таблицы 4.1 следует, что во всех случаях наблюдалась ориентация на зеленый цвет, однако сила ориентации была максимальной при адаптации к белому цвету. Было также показано, что при адаптации к цвету освещения, к которому сетчатка глаза рыбы менее чувствительна, чем к двум другим, предлагающим бинарность выбора, эти два другие рыба почти не различала между собой. С другой стороны, при адаптации к более темному, с точки зрения чувствительности сетчатки участку спектра, рыбы почти одинаково часто выбирали оба более ярких, условия бинарного выбора, то есть ориентация по ним, была выражена очень слабо. Цветовая адаптация, таким образом, оказалась очень сильным фактором, определяющим своего рода инерционность зрения, и существенно влияющим на ориентацию рыб.

В других экспериментах использовался один и тот же цвет освещения для адаптации, а для бинарного выбора рыбам (хамса) предлагались два других цвета: один постоянный, другой в каждом случае новый. Результаты экспериментов приведены в таблице 4.2.

Таблица 4.1. Влияние исходной цветовой адаптации на характер ориентации рыб с положительным типом фотореакции в условиях бинарного выбора

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во опытов	Условие предвар. цветовой адаптации	Условия бинарного выбора	Выбор	Сила ориентации	Значения Стьюдента критерия		Надежность
							Эмпирические t	Стандарт. t_{st}	
1	40	1392	белый	зеленый Vсиний	зеленый	0,22	6,66	2,0-2,7-3,6	0,999
2	12	315	фиолет.	зеленый Vсиний	нет	0,03	1,82	2,2-3,1-4,4	нет
3	20	602	желтый	зеленый Vсиний	нет	0,09	1,75	2,1-2,9-3,9	нет

Таблица 4.2. Влияние исходной цветовой адаптации на ориентацию рыб с положительным типом фотореакции (хамса) при постоянстве одного из цветов бинарного выбора

№ п/п	Кол-во рыб	Условие цветов. адаптации	Условия бинарного выбора	Выбор	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надежность
						Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	40	син	зел V бел	-	0,04	1,54	2,0-2,7-3,6	нет
2	12	син	зел V фиол	зел	0,35	4,88	2,2-3,1-4,4	0,999
3	20	син	зел V жел	зел	0,19	3,69	2,1-2,9-3,9	0,99

Данные таблицы 4.2 в целом подтверждают полученные выше результаты. Ориентация была слабо выражена при бинарном выборе одного из двух ярких цветов, при адаптации к более темному цвету. Максимального значения сила ориентации достигает при промежуточном положении цвета адаптации между двумя цветами в точке бинарного выбора.

Таким образом, при положительной фотореакции у рыб (азовской хамсы) имеет место сильная зависимость ориентации от условий предыдущей цветовой адаптации, а также сам выбор относительно более яркого для сетчатки цвета освещения. Сила ориентации максимальна при промежуточном положении цвета адаптации между участками спектра, представляемых рыбам для осуществления бинарного выбора.

Выявленные особенности ориентации в разных цветах освещения были изучены также в экспериментах с использованием рыб с отрицательным типом фотореакции (таблица 4.3). В качестве последних использовалась молодь балтийского рыбца, размером 5-8 см. В первой группе экспериментов рыбы подвергались цветовой адаптации к относительно темному для сетчатки глаза участка спектра – к красному цвету освещения. При этом рыбам на выбор предлагался ближний к цвету адаптации участок – оранжевый, а также последовательно все другие участки цветного спектра.

Эксперименты показали, что во всех случаях выбирался наиболее ближний к цвету адаптации участок спектра, то есть, оранжевый, даже если одновременно с ним рыбам предлагался наиболее темный, но более удаленный от исходного, участок спектра. Сила ориентации, при этом, нарастала при изменении предлагаемого цвета от относительно темного (фиолетового), до наиболее яркого (зеленого) цвета. Зеленый цвет, как уже говорилось, являлся наиболее избегаемым в ориентации рыб с отрицательной фотореакцией.

Таким образом, для отрицательного типа фотореакции, ориентация на ближний к цвету адаптации участок спектра выражена гораздо сильнее, чем просто на относительно темный цвет освещения. Указанное явление в определенном смысле может пониматься как своего рода «принцип наименьшего действия», выступающий в качестве важной характеристики динамики функционирования фоторецепторной системы рыб в условиях зрительной ориентации.

Другая группа экспериментов была проведена при оранжевой цветовой адаптации и при предоставлении рыбам с одной стороны постоянного красного освещения, а с другой – по очереди всех остальных цветов спектра (таблица 4.4).

Таблица 4.3. Влияние цветовой адаптации к красному цвету на ориентацию рыб с отрицательным типом фотореакции (рыбец) в условиях бинарного выбора разных цветов освещения

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во опытов	Условие цветовой адаптации	Условия бинарного выбора	Выбор	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надежность
							Эмпирические t	Стандартные t_{α}	
1	15	542	красный	оранж V фио	ор	0,16	2,57	2,1-3,0-4,1	0,95
2	14	511	красный	оранж V син	ор	0,26	6,35	2,2-3,0-4,2	0,999
3	20	732	красный	оранж V зел	ор	0,34	5,96	2,1-2,9-3,9	0,999
4	20	703	красный	оранж V жел	ор	0,27	5,26	2,1-2,9-3,9	0,999

Таблица 4.4. Влияние цветовой адаптации к оранжевому цвету на ориентацию рыб с отрицательным типом фотореакции (рыбец) в условиях бинарного выбора разных цветов освещения

№ п/п	Кол-во особей	Кол-во опытов	Условие световой адаптации	Условия бинарного выбора	Выбор	Сила ориентации	Значения		Надежность
							Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	15	519	оранж	красн V фиол	красн.	0,21	3,08	2,1-3,0-4,1	0,99
2	14	505	оранж	красн V син	красн.	0,27	6,39	2,2-3,0-4,2	0,999
3	20	746	оранж	красн V зел	красн.	0,32	5,61	2,1-2,9-3,9	0,999
4	20	745	оранж	красн V жел	красн.	0,24	4,73	2,1-2,9-3,9	0,999

Результаты экспериментов показали картину ориентации, в целом сходную с таковой в предыдущей группе экспериментов.

Во всех случаях наблюдалась ориентация на более ближний к цвету адаптации участок спектра. При возможности выбора из двух ближних участков, ориентация была направлена на выбор относительно более темного участка цветового спектра, то есть красного. Как и в предыдущем случае, ориентация в максимальной степени проявлялась при условии наличия среди выбираемых цветов зеленого, что подтверждало тот факт, что зеленый цвет являлся максимально ярким для сетчатки глаз рыбка и потому максимально избегаемым цветом.

Но еще более интересная картина выявляется, если те же экспериментальные данные рассмотреть с другой позиции. Если взять переменный по спектру цвет адаптации, и уточнить, как влияет он на условия выбора одних и тех же цветов, красного и оранжевого, то выявится еще одна характерная картина. Все экспериментальные данные выстроились в один стройный ряд, на основании которого был построен график зависимости результата выбора (между красным и оранжевым цветами) от длины волны исходного цвета адаптации. На рис. 4.1 приведен этот график.

В приведенных данных можно видеть практически линейную зависимость бинарного выбора от исходного цвета адаптации. Это подтверждает вывод о наличии явления цветовой адаптации зрения рыб.

Таким образом, для обоих типов фотореакций были выявлены некоторые общие свойства ориентации рыб в условиях бинарного выбора. Уточним главные из них.

Во-первых, установлено сильное влияние на ориентацию цвета исходной адаптации зрения. Это влияние выражалось, однако, только в количественных характеристиках ориентации в условиях бинарного выбора. Чем ближе по спектру цвет адаптации к цветам, представляемым для выбора, тем более сильно будет выражен этот выбор, тем большим будет величина силы ориентации, т.к. в противном случае цвета выбора для глаз почти не различаются между собой. Максимального значения сила ориентации достигает при промежуточном положении цвета адаптации между цветами бинарного выбора.

Во-вторых, тип фотореакции оказывает меньшее воздействие на ориентацию в условиях бинарного выбора, чем возможность выбора по "принципу наименьшего действия". Здесь действует принцип выбора того цвета, что является ближним к цвету адаптации. Только направление выбора ближнего по спектру цвета соответствует типу фотореакции. Особенность зрительной ориентации рыб в различных цветах по «принципу наименьшего действия» является, по-видимому, существенной для работы фоторецепторного аппарата рыб. Во всяком случае, для рыб с отрицательным типом фотореакции это наблюдалось постоянно.

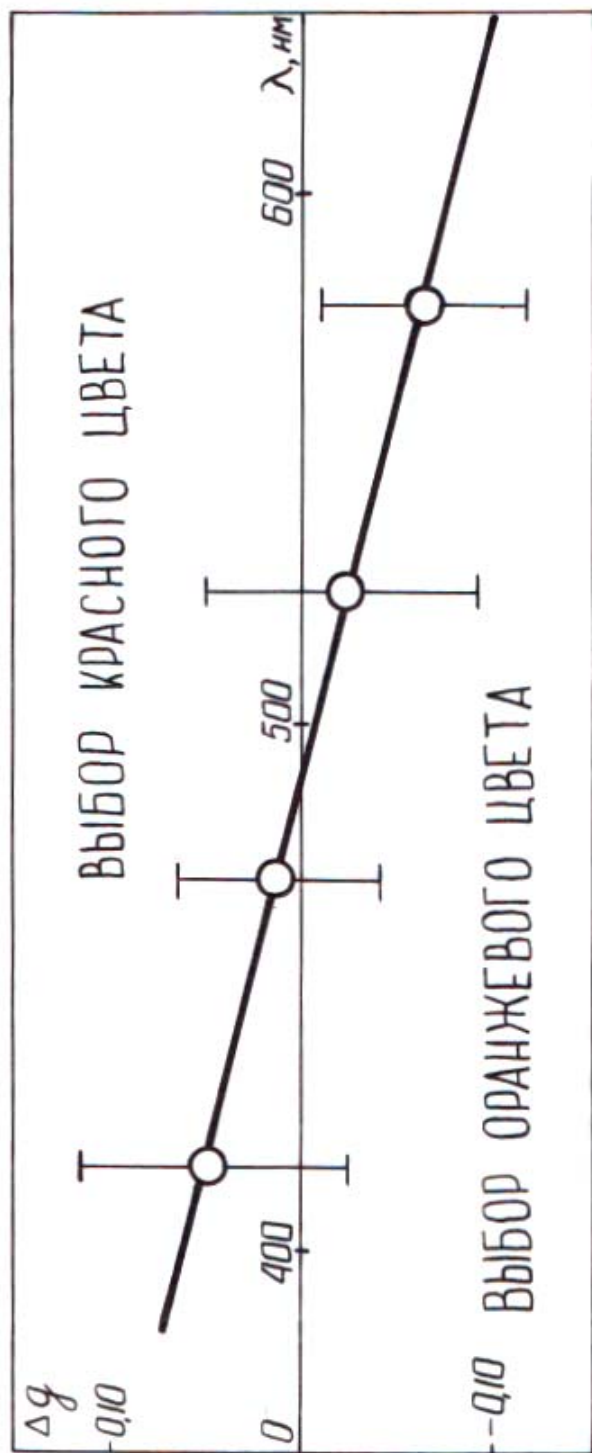


Рис. 4.1. График изменения выбора между красным и оранжевым цветами в зависимости от длины волны (цвета) предвартительной адаптации зрения рыб. Построены для четырех точек: фиолетового (410 нм), синего (480 нм), зеленого (520 нм), и желтого (570 нм) цветов, точки на графике нанесены вместе с приведенными для них доверительными интервалами при надежности в 95%.

4.2. Анализаторная система

Результат принятия решения в анализаторной системе должен, очевидно, сказаться и на ориентации особи. Такое влияние анализаторов может принять форму выработки сравнительно сложных стратегий в формировании поведенческой и ориентационной активности животного.

Расположение узлов в лабиринте таково, что из 24-х узлов 12 ориентированы в плоскости строго определенным образом. Они предоставляют рыбам одни и те же три направления (азимута) по странам света. В свою очередь 12 остальных узлов ориентированы противоположным образом и предоставляют для ориентации три других направления (азимута) по странам света. Эти тройки направлений в упомянутом выше смысле (раздел 2.4, модель 9) будут подпадать под категорию несоседних.

Будем называть прямой позицией узла такое его расположение, при котором оказываются разрешенными для движения направления 0° , 120° , 240° . Обратной позицией узла будем называть его расположение в плоскости, разрешающее для движения направления 60° , 180° , 300° . Данное явление приводит к возникновению необычной ситуации: один и тот же лабиринт содержит две системы по 12 штук V-образных узлов, взаимно противоположных друг к другу. Это обстоятельство позволяет изучать процессы принятия решения у одной и той же особи в двух пространственно различных наборах бинарных условий выбора, причем в одном и том же протоколе эксперимента будут содержаться записи как бы двух отдельных экспериментов: одного в случае прямой позиции, другого – в случае обратной позиции узлов.

Проведенные исследования позволили расчленить единую траекторию поведения каждой отдельной особи на два отдельных, и как бы параллельно происходящих, процесса по группам узлов в прямой и в обратной позиции. Для каждой позиции были выявлены три частоты, соответствующие трем направлениям по странам света, разрешенным для движения в данной позиции узла. Затем эти частоты анализировались попарно на предмет выявления ориентации в условиях бинарного выбора, согласно модели 1 (см. раздел 2.4.). Для каждой позиции были, таким образом выявлены три случая бинарной ориентации согласно логическим уравнениям (4.1), описывающим полную систему событий в узле:

$$\begin{aligned} a_1 &\rightarrow a_2 \vee a_3 \\ a_2 &\rightarrow a_3 \vee a_1 \\ a_3 &\rightarrow a_1 \vee a_2 \end{aligned} \tag{4.1}$$

и вычислены соответственно три значения силы этой ориентации:

$$\begin{array}{l} \Delta g_1 \rightarrow \\ \Delta g_2 \rightarrow \\ \Delta g_3 \rightarrow \end{array} \left| \begin{array}{l} g_2 - g_3 \\ g_3 - g_1 \\ g_1 - g_2 \end{array} \right| \quad (4.2)$$

Аналогично, были вычислены значения силы ориентации Δg_4 , Δg_5 , Δg_6 для обратной позиции (второй группы узлов) лабиринта. Каждая особь, таким образом, проходила одновременно два разных испытания на предмет выявления ориентации в условиях бинарного выбора.

Исследование должно было ответить на следующие вопросы:

1. Каким образом формируется бинарная ориентация в каждой данной позиции узлов.

2. Имеется ли какая-либо зависимость между ориентацией одной и той же особи в двух противоположных позициях узлов.

3. К какому целевому результату для итогового поведения одной особи приводит наблюдаемое разнообразие явлений бинарной ориентации в группах узлов противоположных позиций.

На эти вопросы были получены ответы в результате исследования, проведенного на группе из 19-ти особей европейского угря. Обработка протоколов наблюдений для каждой особи позволила вычислить все 6 величин силы ориентации, которые сгруппировались по 3 для каждой позиции узлов лабиринта. Каждые три величины силы ориентации, применительно к данной позиции узлов, описывали полную систему событий в группе узлов. Поэтому картину бинарной ориентации каждой особи удалось представить в виде векторных диаграмм, построенных для каждой из 19 особей отдельно, и для двух позиций узлов лабиринта. На рисунке 4.1 представлены полученные таким образом векторные диаграммы ориентации по странам света для каждой из 19 особей.

Анализ протоколов экспериментов привел к следующим основным результатам. В большинстве случаев бинарного выбора рыбы проявляли ориентацию: из 114 случаев необходимости выбора (19x6) было зарегистрировано только 11 (около 10%) случаев отсутствия ориентации в условиях бинарного выбора. Выявленное обстоятельство свидетельствовало о наличии высокой ориентационной активности особей.

Эксперименты выявили и такое важное свойство бинарной ориентации, как ее целевую завершенность. Она выражалась в том, что из трех вершин диаграммы одна (одно конкретное направление) была обязательно связана с избеганием ее рыбой со всех возможных сторон,

другая вершина (другое направление) обязательно было связано с выбором ее со всех возможных сторон.

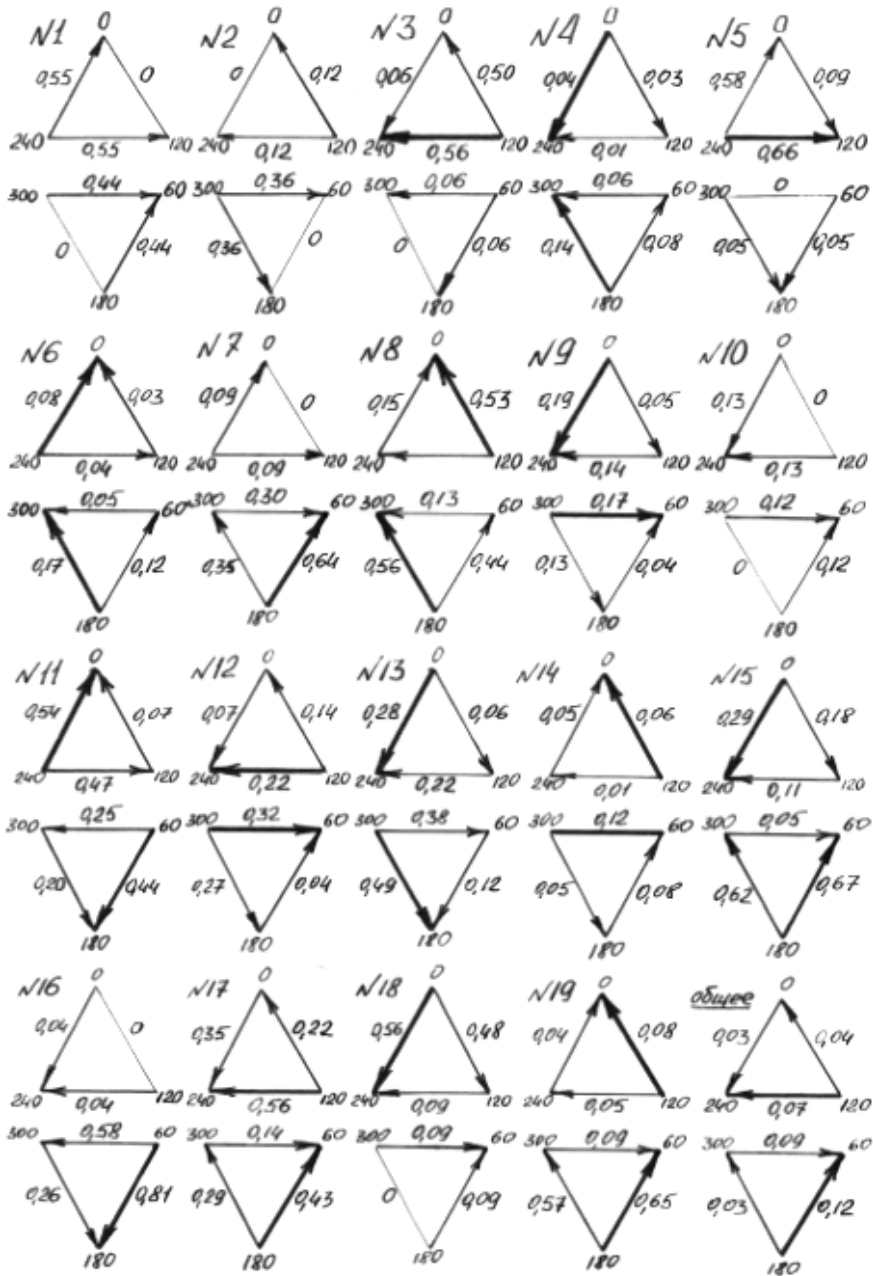


Рис. 4.1. Векторные диаграммы бинарной ориентации каждой из 19 особей угря. Диаграммы даны для каждой из двух позиций узлов лабиринта. Двадцатая диаграмма дает усредненный результат по 19 особям рыб.

Иными словами, диаграмма давала ответ, какое из направлений полностью избегается, а какое - полностью выбирается. Причем, что характерно, выбор одного из направлений с одной конкретной стороны, сопровождался выбором его и с противоположной стороны.

Длина вектора от вершины избегания до вершины выбора была одинакова по величине силы ориентации, независимо от того, прямо ли соединял вектор эти две вершины диаграммы, или же делал поворот и проходил через третью вершину диаграммы. Значение силы ориентации такого удлиненного вектора всегда численно было равно значению силы ориентации прямого вектора, соединяющего вершины полного избегания и полного предпочтения. Вектора в случае удлиненного пути складывались в соответствии с обычными правилами векторной алгебры. В аналитическом виде закон сложения этих трех векторов запишется в виде:

$$\vec{\Delta g}_1 + \vec{\Delta g}_2 + \vec{\Delta g}_3 = 0 \quad (4.3)$$

Этот закон векторной суммы позволил, по двум известным значениям векторов, определять третье, без специального обращения к исходным экспериментальным данным. Благодаря его действию, имеющиеся диаграммы позволили выявить направления, которые выбирались при предоставлении рыбе любой возможности в них попасть, а также направления, которые избегались при любой для этого возможности. Таким образом, закон векторной суммы позволил выявить целевую завершенность бинарной ориентации. Практически в каждой диаграмме имелась вершина (направление), из которой все вектора расходились в разные стороны, и имелась вершина (направление), в которую приходили вектора с двух разных сторон. Первое направление было, таким образом, абсолютно избегаемым, второе – абсолютно выбираемым.

Другим важным свойством, которое выявилось в исследовании, явилась определенная лабильность ориентационного процесса. А именно: одна и та же особь могла полностью не различать какую-то пару направлений по странам света (сила ориентации в этоы случае была равна нулю), и весьма сильно ориентироваться в двух других предложенных направлениях, где сила ориентации достигала значений 0,55, т.е. близких к максимально зафиксированным в ориентации данной группы.

Третьим важным свойством явилась позиционная независимость явлений ориентации у каждой данной особи. Ориентация двух особей

может иметь одну и ту же целевую завершенность в одной позиции узлов, и абсолютно разные картины ориентации в другой позиции узлов. Такое «раздвоение» поведения наблюдается практически у всех особей. В каждой позиции узлов имеет место своя картина ориентации. Значения силы ориентации для прямой позиции узлов колеблются в пределах 0 – 0,66; для обратной позиции – в пределах 0 – 0,81. Максимальные значения векторов (на диаграммах выделены жирно) были вычислены в среднем по группе. Для них получились следующие значения: для прямой позиции узлов – 0,29; для обратной – 0,35.

Выявление такой особенности, как позиционная независимость бинарной ориентации, поставило вопрос о том, формируется ли конкретный результат поведения в целом на уровне рассмотрения бинарной ориентации. Подробный анализ диаграмм позволил получить в целом положительный ответ на этот вопрос. Была поставлена задача определения стратегии ориентации в узлах с учетом необходимости достижения определенного конечного результата, единого для обеих позиций бинарной ориентации. То есть, была поставлена задача выявления целевой завершенности поведения уже сразу по сумме двух картин ориентации для каждой особи. С точки зрения достижения в процессе ориентации конечной цели, всех особей удалось разделить на две примерно равночисленные подгруппы. Для одной подгруппы удалось установить, что абсолютный выбор какого-то направления с одной позиции, неизменно сопровождается избеганием противоположного ему направления по странам света в другой позиции. Это явление получило название явления дополнительности. В таблице 4.5 приведены результаты изучения стратегии поведения для первой подгруппы рыб.

Для рыб первой подгруппы удалось выявить совместную для двух позиций стратегию ориентации, которая приводила к общему для всего поведения особи конечному результату. Таким результатом для особей этой подгруппы оказалось формирование известной формы ориентации, связанной с азимутальным выбором одного из 6-ти компасных направлений. Таким образом, получение конечного результата позволило по существу вскрыть и механизм его формирования. Теперь становилось ясным, что в основе возникновения азимутальной ориентации лежат явления дополнительности бинарной ориентации в узлах противоположных позиций.

Для другой подгруппы рыб удалось выявить другие явления, когда выбор какого-то направления в одной позиции, неизменно сопровождается также и выбором ему противоположного направления в другой позиции узлов лабиринта. Это явление было названо явлением инверсности в совместной стратегии ориентации особей.

Таблица 4.5. Совместная дополнительная ориентация в двух позициях узлов лабиринта у первой подгруппы рыб

№ особи	Выбор направления	Сила ориентации	Избегание направления	Сила ориентации	Характер ориентации
I	60°	0,44	240°	0,55	Азим. выбор 60°
3	240°	0,56	60°	0,06	Азим. выбор 240°
5	120°	0,66	300°	0,05	Азим. выбор 120°
6	0°	0,08	180°	0,17	Азим. выбор 0°
7	60°	0,64	240°	0,09	Азим. выбор 60°
8	0°	0,53	180°	0,56	Азим. выбор 0°
13	180°	0,49	0°	0,28	Азим. выбор 180°
16	240°	0,04	60°	0,81	Азим. выбор 240°
19	0°	0,65	180°	0,08	Азим. выбор 0°

В таблице 4.6. приведены результаты изучения явлений инверсности в ориентации особей второй подгруппы.

Инверсная ориентация в узлах у рыб второй подгруппы привела к общему для каждой особи конечному результату - к формированию другой известной формы компасной ориентации, а именно к осевой ориентации. Таким образом, становится понятным механизм формирования осевой формы компасной ориентации рыб. В его основе лежат явления инверсности бинарной ориентации в разных позициях узлов лабиринта.

Поэтому, в целом, оказалось возможным сделать вывод о наличии такого важного момента в работе анализаторной системы принятия решения, как возможность выработки различных стратегий при достижении одних и тех же целевых результатов при ориентации по странам света. Как показали исследования, процессы принятия решения при бинарной ориентации оказываются достаточно лабильными в плане выработки конкретных форм ориентационной стратегии.

Отметим здесь еще одно обстоятельство. Явления азимутальной и осевой ориентации, как это видно из вышеприведенных экспериментов, вполне могут быть поняты на уровне анализа бинарной ориентации в узлах противоположных позиций.

Таблица 4.6. Совместная инверсная ориентация в двух позициях узлов лабиринта у второй подгруппы рыб

№ особи	Выбор направлений	Сила ориентации	Избегание направлений	Сила ориентации	Характер ориентации
2	-	-	120° 300°	0,12 0,36	Избегание оси (120° - 300°)
4	-	-	0° 180°	0,04 0,14	Избегание оси (0° - 180°)
9	240° 60°	0,19 0,17	-	-	Выбор оси (60° - 240°)
10	240° 60°	0,13 0,12	-	-	Выбор оси (60° - 240°)
11	0° 180°	0,54 0,44	-	-	Выбор оси (0° - 180°)
12	240° 60°	0,22 0,32	-	-	Выбор оси (60° - 240°)
14	-	-	120° 300°	0,06 0,12	Выбор оси (120° - 300°)
15	240° 60°	0,29 0,67	-	-	Выбор оси (60° - 240°)
17	240° 60°	0,56 0,43	-	-	Выбор оси (60° - 240°)
18	240° 60°	0,56 0,09	-	-	Выбор оси (60° - 240°)

Однако явления периодической ориентации на этом уровне изучены быть не могут, что связано с совпадением направлений, образующих узлы в определенной позиции, с направлениями, образующими несоседний периодический выбор. Периодический выбор вполне объясняется простым предпочтением одной позиции узлов по сравнению с другой. Описанные выше, в других разделах, экспериментальные данные давали много примеров именно такого простого предпочтения, определявшего картину периодической ориентации по странам света.

Другие важным моментом функционирования анализаторной системы при принятии решений является ее работа в процессах локальной ориентации. Для ее изучения в нашей работе используется возможность разбиения пространства лабиринта всего на 6 концентрических поясов переходов. Напомним, что их вероятности равны между собой (см. раздел 2.4, теорема 3), а случайное блуждание по поясам описывается соответствующей математической моделью (модель 4).

Априорно оценивая возможную роль анализаторной системы в процессах локальной ориентации, следует подчеркнуть, что ее работа могла бы определенным образом проявиться только в случае наличия свободы выбора. Применительно к шести концентрическим поясам лабиринта, можно заведомо исключить из рассмотрения все переходы между поясами (2-1) и (2-3), как не содержащие условий выбора из двух поясов. Действительно, переходы пояса (2-1) описывают только выходы из промежуточной зоны в зону тупиков, причем оба варианта выхода из каждого прохода ведут в тупики. Переходы пояса (2-3) в свою очередь содержат только выходы в центральную зону. Можно, таким образом, утверждать, что пояса переходов (2-1) и (2-3) не содержат условий альтернативного выбора между разными поясами, и потому должны быть исключены из рассмотрения.

Остающиеся 4 пояса, наоборот, вполне допускают такой альтернативный выбор. Описание всех его возможных вариантов проводится нами в форме соответствующих логических уравнений. Итак, в лабиринте дихотомической формы возможны следующие варианты выбора между концентрическими поясами:

$$\begin{aligned}
 (1-1) &\rightarrow (1-1) \vee (1-2); \\
 (1-2) &\rightarrow (1-1) \vee (1-2); \\
 (3-2) &\rightarrow (3-3) \vee (3-2); \\
 (3-3) &\rightarrow (3-3) \vee (3-2);
 \end{aligned}
 \tag{4.4}$$

где знак \vee означает логическую операцию выбора «или». Каждое из приведенных уравнений означает, что из каждого данного пояса воз-

можно два альтернативных варианта выхода: либо в соседний пояс, либо оставление в исходном поясе. Можно было бы доказать соответствующую теорему о том, что вероятности всех явлений, описываемых приведенными уравнениями, будут также равны между собой. Это означает, что, для случайного блуждания точки, все вероятности остаться ли в исходном поясе, или же перейти в соседний пояс, будут равны.

Задача изучения роли анализаторной системы в локальной ориентации рыб ставится следующим образом. Нужно определить, зависит ли ориентация особи на границе поясов (1-1) и (1-2) от ориентации этой же особи на границе поясов (3-3) и (3-2). Другими словами, необходимо ответить на вопрос, имеется ли какая-то совместная стратегия в поведении особи в поясах (1-1) и (1-2), с одной стороны, и в поведении этой же особи в поясах (3-3) и (3-2), с другой стороны. Под совместной стратегией в поведении будем по-прежнему понимать взаимную дополнителность обоих ориентационных процессов друг к другу для достижения единого завершеного для всего поведения особи в целом результата ее ориентации.

В исследовании использовалась группа из 24-х особей европейского угря. Предыдущее исследование с этими же особями позволило определить в целом результат локальной ориентации для всей группы. Оказалось, что локальная ориентация всех особей в среднем направлена к поясу тупиков (1-1), т.е. на выход из лабиринта. В таблице 4.7 приведены результаты этого предварительного анализа ориентации рыб.

Таблица 4.7. Распределение частот выбора поясов лабиринта в поведении в среднем для 24-х особей европейского угря

	Пояса лабиринта		
	(1-1)	(2-2)	(3-3)
Эмпирические частоты	0,422	0,306	0,272

Напомним, что математическое ожидание каждого пояса равно величине 0,333, а данные подсчета эмпирических частот были истолкованы как четкая локальная ориентация рыб на пояс (1-1), то есть, на выход из лабиринта.

Следует также учитывать, что имеет место соотношение между частотами:

$$a_{2-2} = \frac{1}{4} (a_{1-2} + a_{2-3} + a_{3-2} + a_{2-1}) \quad (4.5)$$

Таблица 4.8. Ориентация угрей в центральных поясах в зависимости от таковой во внешних поясах лабиринга

№ п/п	Кол-во рыб	Соотношение эмпирических частот поясов (1-1) и (1-2)	Условия выбора поясов (3-2) и (3-3)	Выбор	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надежность
						Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	9	$a_{1-1} < a_{1-2}$	(3-2)V (3-3)	нет	0,12	1,68	2,3-3,4-5,0	Не дост
2	15	$a_{1-1} > a_{1-2}$	(3-2)V (3-3)	нет	0,13	1,55	2,1-3,0-4,1	Не дост
3	24	$a_{1-1} \neq a_{1-2}$	(3-2)V (3-3)	(3-2)	0,13	2,21	2,1-2,8-3,8	0,95

а также нормировочное уравнение:

$$a_{1-1} + a_{2-2} + a_{3-3} = 1 \quad (4.6)$$

Из 24-х особей у 9-ти частота пояса (1-2) оказалась большей частоты пояса (1-1), а у остальных 15 – наоборот. Необходимо было ответить на вопрос: меняется ли в связи с таким соотношением частот поясов (1-1) и (1-2) соотношение частот поясов (3-3) и (3-2). Для ответа на этот вопрос были подвергнуты анализу отдельно две подгруппы особей. Результаты проведенного анализа представлены в таблице 4.8. Для простоты пояса (1-1) и (1-2) в дальнейшей будем здесь называть условно внешними, а пояса (3-3) и (3-2) – центральными поясами лабиринта.

Как показал проведенный анализ, во всех случаях почти равенства частот поясов (1-1) и (1-2) ориентация в поясах (3-2) и (3-3) имела одну и ту же силу и направление: во всех случаях имел место выбор пояса (3-2) с силой ориентации около 0,13. В связи с этим, обе подгруппы были объединены, что позволило получить достоверное значение силы ориентации на границе центральных поясов.

Таким образом, мы получили отрицательный ответ на поставленный вопрос: объясняется ли ориентация в центральных поясах закономерностями ориентации этих же рыб во внешних поясах лабиринта. Нет, не объясняется. Оба локальных явления происходят, следовательно, совершенно независимо друг от друга. Полученный вывод был подтвержден также и анализом обратной задачи о возможной обусловленности ориентации во внешних поясах какими-то процессами в поясах центральных (табл. 4.9).

Отметим, что особей с частотой пояса (3-3), превышающей частоту пояса (3-2), оказалось 8 экземпляров. С обратным соотношением частот выявилось 16 особей, взятой из той же группы 24 экземпляров европейского угря.

Анализ поставленной в таком виде задачи показал, что при всех вариантах соотношения частот в центральных поясах, во внешних поясах наблюдается четко направленная ориентация, всегда связанная с выбором пояса (1-1). Следовательно, ориентация во внешних поясах также никак не зависела от ориентации в центральных поясах лабиринта. Мы пришли, таким образом, к выводу, что на уровне локальной ориентации никакой общей стратегии в поведении каждой рыбы в отдельности не наблюдается. Общая картина локальной ориентации складывается, видимо, из не связанных между собой частных фрагментов. Они характеризуют ориентацию рыбы в каждой данной локальной зоне лабиринта, каковыми являются альтернативно связанные пары поясов (1-1) и (1-2), а также (3-3) и (3-2).

Таблица 4.9. Зависимость ориентации угрей во внешних поясах от ориентации в центральных поясах лабиринта

№ п/п	Кол-во рыб	Соотношение эмпирических частот поясов (3-2) и (1-2)	Условия выбора поясов (1-1) и (1-2)	Выбор	Сила ориентации	Значения		Надежность
						Эмпирические t	Критерия Стьюдента Стандартные t_{st}	
1	8	$a_{3,2} < a_{3,3}$	(1-1)V(1-2)	нет	0,41	1,64	2,4-3,5-5,3	Не дост
2	16	$a_{3,2} > a_{3,3}$	(1-1)V(1-2)	нет	0,27	1,76	2,1-3,0-4,1	Не дост
3	24	$a_{3,2} \# a_{3,3}$	(1-1)V(1-2)	(1-1)	0,32	2,46	2,1-2,8-3,8	0,95

Таким образом, на уровне локальной ориентации по поясам лабиринта работа анализаторной системы рыб может быть охарактеризована отсутствием общей стратегии в частных проявлениях локальной ориентации у одних и тех же особей.

Напомним, что локальная ориентация по поясам лабиринта является, согласно анализу, проведенному в разделе 3.5, по сложности следующим динамическим образованием после элементарной ориентации в условиях бинарного выбора.

Работа анализаторной системы по выработке определенных стратегий на уровне бинарной ориентации всегда имела место. Она проявлялась в сложной структуре процесса принятия решения, связанного с наличием эффектов дополненности и инверсности. На следующем, более высоком уровне, каковым является уровень локальной ориентации по поясам лабиринта, уже не наблюдалось какого либо принятия решения по выработке стратегии. По-видимому, порог проявления ее деятельности по выработке ориентационных стратегий лежит на уровне не выше явлений бинарной ориентации в узлах.

Не подлежит сомнению, что в основе функционирования анализаторов лежат явления, связанные с памятью рыб. По всей вероятности, пределы пространственных возможностей этой памяти довольно ограничены, и очевидно уже не распространяются на все пространство лабиринта, будучи ограничены простой фиксацией позиции узлов бинарного выбора. Резюмируя все вышесказанное, можно охарактеризовать анализаторную систему рыб как сравнительно слабо приспособленную к восприятию и запоминанию сложных пространственных задач.

4.3 Билатеральная асимметрия тела

Билатеральное строение тела позвоночных выражается в наличии плоскости симметрии тела; внешнее строение тела рыб, головной мозг, а также многие внутренние органы, подчинены закону парности, то есть наличию двух почти симметрично расположенных органов. Эта морфология определяет и парность функций органов. Указанное явление следует считать эволюционным приобретением, связанным с приспособлением к возрастающей функции активного передвижения животных в пространстве (Шноль, 1979), и становится характерным для всех позвоночных, как для хищников, так и для жертв. Пространство, окружающее активно движущееся животное, является изотропным в горизонтальной плоскости, т.е. одинаковым в отношении преодоления силы тяжести при движении налево или направо, и анизотропным при движении в вертикальной плоскости. Движение вверх связано с преодолением действующей в противоположную сторону силы земного притяжения. Такое построение силового пространства привело в эволюции к появлению соответствующего строения тела организмов. В горизонтальной плоскости строение тела позвоночных стало двустороннесимметричным, а в вертикальной – анизотропным.

Билатеральная симметрия распространяется на расположение органов чувств, работа которых по существу определяет процессы поведения, а также и на расположение эффекторных мышечных систем животных. Двусторонняя симметрия органов чувств и эффекторных систем, в свою очередь, предполагает симметрию двигательного поведения в горизонтальной плоскости. Однако, имеются многочисленные сведения о нарушении указанного правила у позвоночных животных, включая человека. В последнем случае широко известно наличие больших групп людей, известных как "левшей" и "правшей", а также лиц, одинаково хорошо владеющих обеими руками. Это явление у животных тесно связано с некоторой асимметрией контролирующего нервного аппарата, которая анатомически проявляется в зеркальной асимметрии ЦНС. Оно же проявляется в асимметричном функционировании парных органов чувств и парных органов тела. Следует также добавить, что асимметрия движений может быть связана с асимметричным строением эффекторной двигательной системы. Так, известно, что у большей части людей морфологически более развитой является правая нога. При проведении тестов в условиях ходьбы, с исключением зрительной ориентации, представители этой группы совершали движения по большому кругу, при каждом шаге отклоняясь от заданного прямого пути немного влево. Аналогично, представители группы лю-

дей с большим развитием левой ноги в данных опытах при ходьбе проявляли отклонения вправо от заданного прямого пути.

Таким образом, имеется три уровня возможной морфологической асимметрии позвоночных: асимметрия органов чувств; асимметрия ЦНС; асимметрия эффекторных систем. Все три уровня асимметрии строения могут явиться причиной возможной асимметрии поведения. Изучение асимметрий двигательного поведения, в свою очередь, должно стать первым этапом анализа общего круга явлений биологической асимметрии животных.

Утверждая, что в общем характере двигательной активности животных всегда проявляется диссимметрия, то есть возможность существования поведения в трех формах: полностью симметричной, левой асимметричной, правой асимметричной, многие исследователи приходят к выводу, что функциональные различия между лево-правыми формами очень невелики и имеют ненаследственный, модификационный характер. Вопрос об адаптивном значении проявлений асимметрии решается ими отрицательно: различия между ними авторы склонны считать своего рода «браком» процессов индивидуального развития особей, а не результатом приспособления к среде.

В задачи наших исследований вошло изучение вопроса о роли функциональной диссимметрии поведения как факторе, предположительно влияющем на поведение подопытных рыб. Дополнительным соображением в пользу постановки такой задачи экспериментов явился учет новых возможностей нашего экспериментального метода. Как уже говорилось, все поведение изучаемых живых объектов принудительно детерминировалось поворотами направо и налево. Наличие асимметрии любого уровня (из перечисленных трех) могло бы существенно сказаться на накоплении частот левых и правых поворотов и, в конечном счете, оказать влияние на конечный результат поведения, изучаемого здесь по его последствиям. Поэтому перед исследованием были поставлены следующие вопросы:

1. Имеются ли среди представителей класса рыб особи, проявляющие диссимметрию, т.е. три разные формы изомерии, в своем поведении.

2. Каково примерно соотношение числа особей в случайных выборках, которых можно было бы отнести к условно правой, левой и нейтральной (симметричной) формам поведения.

3. Имеются ли различия в ориентации представителей таких разных диссимметрических форм.

Для экспериментов были использованы 6 случайно сформированных групп из общего объема всей группы в 130 особей. У рыб – ев-

ропейского угря изучалось соотношение числа левых и правых поворотов в их поведении в лабиринте. Критерием для отнесения каждой данной особи к той или иной форме поведения мы выбрали 20%-е различие количества левых и правых поворотов в ее поведении. В ряде случаев использовались и другие критерии, в том числе факты достоверного различия левых и правых поворотов в каждом из шести концентрических поясов лабиринта, а также по каждому из 6-ти разрешенных компасных направлений по странам света.

Эксперименты в целом показали, что среди рыб действительно имеются особи, заведомо предпочитающие повороты налево или направо. При дальнейшей классификации принималось во внимание то обстоятельство, что асимметрия морфологии тела по меньшей мере на двух уровнях, а именно на уровне ЦНС и на уровне эффекторной мышечной системы, приводит к асимметрии поведения. Так, например, большее развитие правой части эффекторной системы приводит к большему количеству левых поворотов, и наоборот. Поэтому особи, предпочитающие левые повороты, были отнесены к правой диссимметрической форме, а особи, предпочитающие правые повороты, - соответственно к левой форме. Значительная часть особей, до 40-50%, показала почти полностью симметричное поведение. Представителей левой формы оказывалось почти регулярно в два раза меньше, чем представителей правой формы. Полные результаты изучения численности особей разных диссимметрических форм приведены в таб. 4.10.

Таблица 4.10. Распределение особей европейского угря по диссимметрическим формам поведения

Диссимметрическая форма	Номер случайной выборки рыб						Средняя численность форм (в %)
	1	2	3	4	5	6	
Правая	8	9	10	11	4	5	36,7
Левая	4	4	5	3	3	2	16,5
Нейтральная	7	11	10	11	18	5	46,8
К-во рыб в выборке	19	24	25	25	25	12	130

Расчеты показали высокую достоверность выявленных отличий в численности разных форм поведения. Сравнение численности рыб правой и левой формы позволило получить эмпирические значения критерия Стьюдента, равное 4,46, при стандартных его значениях, равных

(2,4 - 4,0 - 6,9), что определило надежность отличия, превышающую 99%. Отличие численности рыб левой и нейтральной формы также было подтверждено соответствующим расчетом надежности. Эмпирическое значение критерия Стьюдента было получено равным 3,73 при тех же стандартных его значениях, что определило надежность вывода не меньшую 95%.

Таким образом, на первые два поставленных вопроса были получены четкие ответы: действительно у рыб имеются «правши», «левши» и нейтральные формы. Численность форм при этом наблюдается в следующих границах: рыб с нейтральной формой поведения в разных выборах в среднем около 47%, особей правой формы – около 37%, особей левой формы – в среднем 16,5%.

Следующим был поставлен вопрос о возможном влиянии фактора диссимметрии на характер пространственной ориентации рыб. Для этого 68 особей, разделенных на подгруппы в соответствии с их принадлежностью к той или иной диссимметрической форме, были изучены на предмет выявления возможных различий в их ориентации.

Исследование ориентации в условиях бинарного выбора, проведенное также отдельно для двух позиций узлов лабиринта, не обнаружило существенных различий в картине проявления ориентации. На рисунке 4.3 приведены векторные диаграммы бинарной ориентации для каждой из трех изученных диссимметрических форм и их усреднение по всем группам рыб.

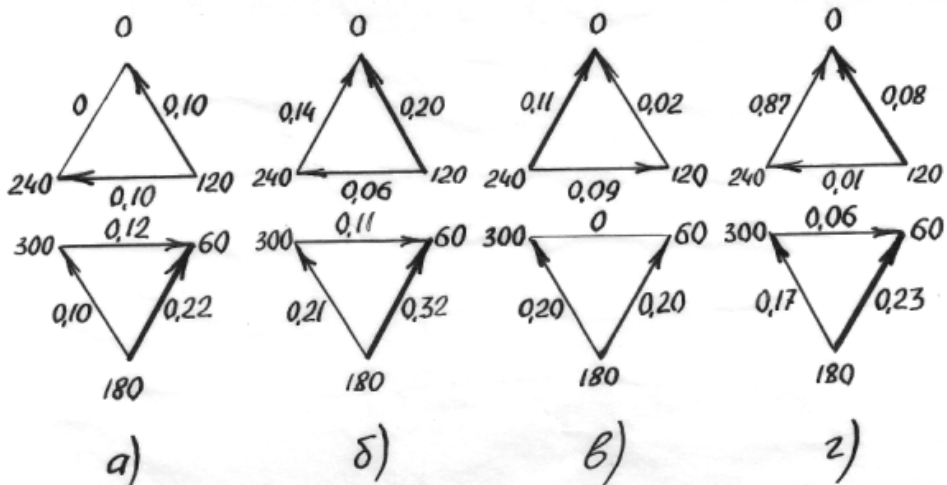


Рис. 4.3. Векторные диаграммы бинарной ориентации особей европейского угря в среднем для разных диссимметрических форм: а) правая форма; б) левая форма; в) нейтральная форма; з) общая картина ориентации.

Из приведенных диаграмм видно, что в прямой позиции узла все формы выбирают направление 0° , в обратной позиции – точно также все формы избегают направления 180° . Такое явление выше (раздел 4.2) уже получило наименование дополнительности в ориентации. Оно приводило к появлению азимутального выбора направления 0° . Для обратной позиции узлов следует также отметить наблюдаемый во всех случаях выбор направления 60° , который никак не отражен в картине ориентации в прямой позиции узлов. Каких либо существенных различий в картине ориентации подгрупп левой и правой форм обнаружено не было. Не отличались эти явления и от общей картины ориентации, полученной при суммарном рассмотрении всех подгрупп вместе. В связи с этим, был сделан вывод о том, что на уровне бинарной ориентации влияние фактора диссимметрии тела на поведении рыб не обнаруживается. Поэтому влияние указанного фактора было сочтено целесообразным исследовать на более высоких уровнях пространственной ориентации.

Прежде всего, был изучен вопрос о влиянии фактора диссимметрии на характер локальной ориентации рыб. Для этого в поведении тех же самых 68 особей европейского угря были вычислены частоты выбора концентрических поясов лабиринта, в соответствии с моделью 4, причем отдельно для разных диссимметрических форм.

Таблица 4.11. Выбор концентрических поясов лабиринта особями угря разных диссимметрических форм.

Диссимметрическая форма	Кол-во рыб	Пояса лабиринта			Выбор пояса
		(1-1)	(2-2)	(3-3)	
Правая	27	0,355	0,340	0,304	(1-1)
Левая	13	0,429	0,314	0,257	(1-1)
Нейтральная	28	0,401	0,318	0,280	(1-1)
Общая	68	0,388	0,326	0,285	(1-1)

Из данных табл. 4.11 следует, что особи всех форм в среднем в большей или меньшей степени проявляют ориентацию, направленную к поясу тупиков (на выход из лабиринта). Однако, обращает на себя внимание разная степень выраженности этой ориентации. Максимально она выражена у представителей левой формы, минимально - у правой.

Таблица 4.12. Локальная ориентация рыб в условиях выбора внешних поясов лабиринта

№ п/п	Диссим. форма	Кол-во рыб	Кол-во набл.	Условия выбора	Выбор поясов	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надежность
							Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	Правая	27	1591	(1-1) V (1-2)	нет	0,04	0,52	2,1-2,8-3,7	не дост.
2	Левая	13	776	(1-1) V (1-2)	(1-1)	0,31	2,03	2,2-3,2-4,3	0,90
3	Нейтральная	28	1596	(1-1) V (1-2)	(1-1)	0,23	1,87	2,1-2,8-3,7	0,90
4	Общая	68	3963	(1-1) V (1-2)	(1-1)	0,17	2,62	2,0-2,6-3,4	0,99

Ориентация нейтральной формы, равно как в среднем и ориентация всей группы из 68 особей, по своей выраженности занимает промежуточное положение. Указанные выводы были подкреплены и соответствующими расчетами их достоверности. При этом оценивалась достоверность отличия частот выбора пояса (1-1) особями разных диссимметрических форм.

Оказалось, что частота выбора пояса (1-1), проявляемая особями левой формы, с надежностью 99% выше, чем частота, проявляемая в том же выборе особями правой формы ($t = 3,47$ при $t_{st} = 2,0 - 2,7 - 3,6$). С такой же высокой надежностью отличался выбор этого же пояса у левой и нейтральной форм ($t = 3,01$ при $t_{st} = 2,0-2,7-3,6$).

Таким образом, для правой и левой форм была показана достоверно разная картина локальной ориентации. Более подробно этот вопрос был изучен при рассмотрении возможности выбора из двух соседних поясов лабиринта. Результаты приведены в таблице 4.12.

Как следует из таблицы 4.12, ориентация особей правой формы в условия выбора внешних поясов лабиринта практически отсутствует. Для «правых» рыб, следовательно, нет разницы, куда идти, к выходу из лабиринта, или внутрь него. В то же время такое предпочтение места выхода из лабиринта имеет место у левой и нейтральной форм. Из указанного обстоятельства следует, что особи правой формы не различали пояс тупиков и соседний с ним один из промежуточных поясов лабиринта. Одновременно для особей левой формы было достоверно показано наибольшее значение силы ориентации в условиях выбора этих же двух поясов. Особи левой и нейтральной форм, как правило, достоверно выбирали пояс тупиков (1-1). Другими словами, в отношении локальной ориентации наблюдался довольно широкий спектр событий: особи правой формы практически не ориентировались; особи нейтральной формы – проявляли определенную ориентацию; особи левой формы - проявляли ориентацию с максимальным значением величины ее силы.

Таким образом, данный анализ в целом подтвердил вышеизложенные результаты, свидетельствующие о различном характере локальной ориентации у рыб разных диссимметрических форм.

Дополнительно был проведен анализ локальной ориентации той же партии из 68 особей в условиях выбора внутренних поясов лабиринта. В таблице 4.13 приведены результаты этого анализа.

Таблица 4.13. Локальная ориентация представителей разных диссимметрических форм в условиях выбора внутренних поясов лабиринта

№ п/п	Дисс. форма	К-во рыб	К-во набл.	Условия выбора поясов	Выбор	Сила ориентации	Значения Стьюдента критерия		Надежность
							Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	Прав.	27	1474	(3-2)V(3-3)	(3-2)	0,11	2,72	2,1-2,8-3,7	0,95
2	Левая	13	593	(3-2)V(3-3)	(3-2)	0,21	2,63	2,2-3,1-4,3	0,95
3	Нейтр.	28	1325	(3-2)V(3-3)	(3-2)	0,13	2,75	2,1-2,8-3,7	0,95
4	Общ.	68	3392	(3-2)V(3-3)	(3-2)	0,13	4,75	2,0-2,6-3,4	0,999

Из табл. 4.13 следует, что во всех случаях особи всех диссимметрических форм достоверно локально ориентировались от центра лабиринта в сторону его периферии. Надо отметить, что и здесь имело место отличие поведения особей левой формы от такового у рыб правой формы. Сила ориентации в первом случае была почти в два раза больше, чем во втором. Значение силы ориентации особей нейтральной формы опять имело промежуточное положение между ее значениями у представителей левой и правой форм.

Резюмируя все вышеизложенное, мы приходим к выводу, что на уровне локальной ориентации влияние фактора диссимметрии имеет место уже достоверно. Представители разных диссимметрических форм проявляют заметно различающуюся ориентацию по параметру ее интенсивности. Направление же этой ориентации в целом у разных форм почти совпадало.

Далее был изучен вопрос о возможности влияния фактора диссимметрии на характер проявления компасной ориентации у рыб. В исследовании по-прежнему использовались те же особи европейского угря в количестве 68 штук. Для анализа были изучены исходные частоты выбора особями разных форм каждого из шести компасных направлений по странам света, разрешенных для движения в лабиринте. Результаты анализа представлены в таблице 4.14.

Как следует из табл. 4.14, компасная ориентация у особей разных диссимметрических форм имеет как общие черты, так и существенные отличия. В среднем, для всей группы, рыбы проявляли выбор направлений 60° и 300° . Этот же выбор без изменений наблюдался только у особей нейтральной формы. У левой и правой форм в их ориентации добавилась одна общая черта - выбор направления 0° . Так, частоты выбора этого направления особями левой и правой форм достоверно не отличаются ($t = 1,09$ при $t_{st} = 2,0 - 2,7 - 3,6$). С другой стороны, выявились, с надежностью свыше 99,9%, отличия частот выбора направления 0° при сравнении левой и нейтральной, а также при сравнении правой и нейтральной форм ($t = 3,74$ и $5,97$ при $t_{st} = 2,0 - 2,7 - 3,6$).

Таким образом, ориентация особей левой и правой форм имеет определенные общие черты, отличающиеся от ориентации особей нейтральной формы.

Отличия в ориентации представителей левой и правой форм далее были изучены при анализе явлений азимутального выбора. Изучению была подвергнута азимутальная ориентация, связанная с выбором направления 0° . Результаты изучения приведены в табл. 4.15.

Таблица 4.14. Выбор компасных направлений особями утря разных диссимметрических форм

Диссим. форма	Кол-во рыб	Направление по странам света						Выбор направления
		0°	60°	120°	180°	240°	300°	
Правая	27	0,175	0,182	0,158	0,146	0,175	0,162	0°; 60°-240°
Левая	13	0,171	0,205	0,140	0,149	0,148	0,184	0°; 60°; 300°
Нейтрал.	28	0,156	0,195	0,153	0,159	0,140	0,195	60°; 300°
Общая	68	0,166	0,192	0,153	0,152	0,155	0,180	60°; 300°

Таблица 4.15. Азимутальный выбор направления 0° представителями разных диссимметрических форм

№ п/п	Диссим. форма	Кол-во рыб	К-во набл.	Условие выбора комп.напр.	Выбор	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надежность
							Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	Правая	27	1470	0° V 180°	0°	0,18	3,48	2,1- 2,8- 3,7	0,99
2	Левая	13	668	0° V 180°	нет	0,14	1,16	2,2- 3,1- 4,3	не дост.
3	Нейтрал	28	1396	0° V 180°	нет	0,02	0,22	2,1- 2,8- 3,7	не дост.
4	Общая	68	3534	0° V 180°	0°	0,09	1,94	2,0- 2,6- 3,4	0,90

Как следует из таблицы 4.15, азимутальный выбор направления 0° у «левых» рыб отсутствовал. Напомним, что азимутальный выбор существенно отличается от обычного выбора какого-то компасного направления. Это отличие связано с тем обстоятельством, что в формировании азимутального выбора присутствует сочетание частот двух взаимно противоположных направлений, вместо одной в случае обычного выбора какого-то направления по странам света. Согласно данным табл. 4.15, в отношении азимутального выбора направления 0° имели место отличия, связанные с принадлежностью особей к определенным диссимметрическим формам. Эти отличия, в частности, выражались в отсутствии выбора направления 0° у особей левой и нейтральной форм, при его четком наличии у представителей правой формы.

Дополнительно был проведен анализ азимутальной ориентации, связанной с выбором направления 60° у особей разных диссимметрических форм. Результаты этого анализа приведены в таблице 4.16.

Проведенный анализ показал отсутствие у «правых» азимутального выбора направления 60° при его достоверном наличии у представителей левой и нейтральной форм. Это обстоятельство, прежде всего, связано с тем, что у особей правой формы наблюдался простой выбор обоих направлений, формирующих азимутальный выбор: 60° и 240° (см. табл. 4.14). По параметру азимутального выбора направления 60° было, таким образом, также зафиксировано отличие в ориентации правой и левой форм.

И, наконец, последним был проведен анализ особенностей азимутального выбора направления 300° . Результаты проведенного анализа представлены в табл. 4.17.

Согласно данным табл. 4.17, азимутальный выбор направления 300° наблюдался у особей левой и нейтральной форм, и отсутствовал у особей правой формы. Отметим, что и сама средняя частота выбора направления 300° у «правых» рыб была достоверно ниже, чем таковая у рыб подгруппы нейтральной формы ($t = 3,87$ при $t_{st} = 2,0 - 2,7 - 3,5$, надежность выше 0,999), Частота выбора этого направления у «правых» особей также заметно ниже, чем частота выбора его у «левых» рыб. Однако в силу относительной малочисленности подгруппы «левых» и высокой внутригрупповой дисперсии, данное явление имело невысокую надежность.

В целом, по параметру азимутального выбора прослеживалась четкая закономерность влияния фактора диссимметрии поведения на характер ориентации рыб. Это влияние можно было характеризовать как вызывающее противоположные изменения в ориентации у рыб разных диссимметрических форм.

Таблица 4.16. Азимутальный выбор направления 60° представителями разных диссимметрических форм угря

№ п/п	Диссим.форма	Кол- во рыб	К-во набл.	Условие выбора компасного направления	Выбор	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надеж- ность
							Эмпири- ческие t	Стандарт- ные t_{st}	
1	Правая	27	1635	60° V 240°	нет	0,04	0,68	2,1- 2,8- 3,7	не дост.
2	Левая	13	737	60° V 240°	60°	0,32	2,53	2,2- 3,1- 4,3	0,95
3	Нейтрал	28	1485	60° V 240°	60°	0,33	4,06	2,1- 2,8- 3,7	0,999
4	Общая	68	3857	60° V 240°	60°	0,21	4,43	2,0- 2,6- 3,4	0,999

Таблица 4. 17. Азимутальные выбор направления 300° представителями разных диссимметрических форм утря

№ п/п	Диссим. форма	Кол-во рыб	К-во набл.	Условие выбора компасного напр.	Выбор	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надежность
							Эмпирические	Стандартные	
1	Правая	27	1465	$300^\circ \vee 120^\circ$	нет	0,03	0,38	2,1-2,8-3,7	не дост
2	Левая	13	677	$300^\circ \vee 120^\circ$	300°	0,27	2,06	2,2-3,1-4,3	0,90
3	Нейтрал.	28	1542	$300^\circ \vee 120^\circ$	300°	0,24	3,38	2,1-2,8-3,7	0,99
4	Общая	68	3684	$300^\circ \vee 120^\circ$	300°	0,16	3,65	2,0-2,6-3,4	0,999

По данным таблиц 4.15, 4.16, и 4.17 оказалось возможным выявить степень изменчивости такого показателя ориентации как факта наличия или отсутствия азимутального выбора в зависимости от принадлежности рыб к той или иной диссимметрической форме. В таблице 4.18 приведены результаты этого сравнения.

Таблица 4.18. Влияние фактора диссимметрии на азимутальный выбор направлений по странам света.

№ п.п.	Диссимм. форма	Направления по странам света		
		0°	60°	300°
1	Правая	+	-	-
2	Левая	-	+	+
3	Нейтральная	-	+	+
4	Общая	+	+	+

В таблице 4.18 знак (+) означают наличие азимутального выбора соответствующих направлений по странам света, знак (-) отсутствие такого выбора. Из таблицы 4.18 вытекают следующие выводы. По параметру азимутального выбора ориентация особей правой и левой форм носила полностью противоположный характер. Ориентация особей нейтральной формы почти во всех деталях совпадала с ориентацией левой формы. Направления азимутального выбора особей разных диссимметрических форм взаимно дополняют друг друга. При рассмотрении ориентации всех подгрупп вместе, направления азимутального выбора в среднем для всей группы суммируются из отдельных направлений, азимутально выбираемых разными подгруппами рыб.

Таким образом, мы приходим к выводу о сравнительно сильном влиянии фактора диссимметрии в поведении рыб на уровне измерения их компасной ориентации по странам света.

Это влияние становится, по-видимому, все более сильным по мере усложнения ориентационного процесса. Влияние диссимметрии практически не обнаруживается на уровне бинарной ориентации, в слабой форме оно проявляется на уровне локальной ориентации, и в сильном виде оно наблюдается на уровне ориентации компасной. С учетом последнего, мы можем положительно ответить на третий из вопросов, поставленных перед настоящим разделом исследования: ориентация рыб по странам света существенно зависит от их принадлежности к одной из диссимметрических форм поведения.

Этот эффект следует учитывать при изучении компасной и иной другой ориентации рыб в эксперименте.

Глава 5. МОТИВАЦИИ В ПОВЕДЕНИИ РЫБ

5.1. Двигательная активность

Уровень активности животных является внешним проявлением как общего физиологического состояния организма, так и определенных процессов возбуждения в ЦНС, связанных с явлением доминанты. Последнее определяет собой мотивацию всего поведения организма. Величина уровня активности является, таким образом, интегральным показателем уровня возбуждения нервных процессов. В настоящем разделе рассматриваются разные формы взаимодействия различных уровней возбуждения, вне связи с их конкретной направленностью (то есть, вне связи с конкретными потребностями животного), с изучаемыми здесь явлениями ориентации рыб в пространстве. Напомним, что блуждание в лабиринте живого объекта, как правило, преследует одну из трех целей, определяемых тремя разными стратегиями его поведения. Это были следующие стратегии:

1. Стремление покинуть неизвестную новую обстановку – лабиринт, что выражается предпочтением пояса тупиков и, среди них, конкретно выбор стартовой камеры.

2. Интерес к новизне окружающего пространства, что выражается в предпочтении поясов (2 - 2) и (3 - 3).

3. Безразличное к новому пространству отношение, связанное с бесцельным блужданием, как правило, неотличимым от случайного блуждания точки, и практически равенством всех наблюдаемых частот поведения их математическим ожиданиям. (Это блуждание, однако, может само по себе служить мотивацией движения и его целью, о чем мы подробно говорили в разделе 2.)

Перед исследованием были поставлены следующие задачи:

1. Определить, являются ли различные значения уровня общей двигательной активности отображением разных мотивационных состояний. Здесь необходимо было выяснить, к одинаковым, или разным, целевым результатам приводит поведение рыб с разным уровнем двигательной активности. Если эти результаты окажутся разными, то, следовательно, в основе их поведения лежат разные мотивации.

2. Какие формы может принимать влияние уровня возбуждения на параметры активности рыб. В работе подвергались анализу два таких параметра: скорость плавания рыб и время (длительность) активного поведения в лабиринте. Влияние уровня возбуждения на эти характеристики может быть оценено опять-таки по сравнению между со-

бой конечных результатов их поведения. Это выражалось ориентацией различного плана, что приводило к формулированию третьей задачи исследования:

3. Каким образом влияют выявленные мотивации на ориентацию рыб.

Исследование, преследующее цель получения ответов на эти вопросы, проводилось таким образом, что вначале решалась последняя задача, затем вторая, и только потом первая. Экспериментальная часть была выполнена на группе из 36 особей рыб – русского осетра в стадии молоди. Анализ экспериментальных данных выявил следующее среднее значение параметров, характеризующих двигательную активность рыб:

1) средний путь, совершаемый самопроизвольно отдельной рыбой в лабиринте, измеряемый в шагах (проходах), оказался равен 122,7 шага, что означало, что каждая рыба совершила спонтанно почти 123 поворота в лабиринте;

2) среднее время активного поведения в лабиринте, измеряемое в минутах, для всей группы было равно 19,1 минут;

3) средняя скорость движения в лабиринте, измеряемая числом шагов, проходимых в минуту, оказалось равным 5, 53 шага в минуту.

Для всех 36 особей осетра были выявлены усредненные характеристики ориентации. В таблице 5.1 представлены результаты изучения бинарной ориентации в среднем для всех рыб.

Как следует из табл. 5.1, бинарная ориентация достоверно наблюдалась в условиях выбора пар направлений по странам света: 0° и 120° , а также 120° и 240° . Направление 120° выбиралось при каждой такой возможности.

Далее было проанализировано возможное предпочтение в среднем одной из позиций узлов лабиринта. Результаты анализа приведены в таблице 5.2.

Таблица 5.1. Бинарная ориентация особой русского осетра

№ п/п	Условия бинарного выбора стран света	Выбор	Сила ориентации	Значения Сьюдента критерия		Надежность
				Эмпири- ческие t	Стандарт ные t_{st}	
1	0° V 120°	120°	-0,23	4,44	2,1 - 2,8 - 3,7	0,999
2	120° V 240°	120°	0,13	2,28	2,1 - 2,8 - 3,7	0,95
3	0° V 240°	нет	-0,10	нет	не Достов.	нет
4	60° V 180°	нет	-0,01	нет	не Достов.	нет
5	180° V 300°	нет	0,08	нет	не Достов.	нет
6	60° V 300°	нет	0,07	нет	не Достов.	нет

Таблица 5.2. Частоты появления рыб осетров в разных позициях узлов лабиринта

Характеристика поведения	Позиция узлов лабиринта	
	Прямая: (0° - 120° - 240°)	Обратная: (60° - 180° - 300°)
Средняя частота выбора позиции узла	0,514	0,486
Процент рыб предпочитавших данную позицию узла	51%	49%

Отметим, что индивидуальная изменчивость поведения характерна вообще для всех биологических организмов. Это в полной мере относится и к поведению рыб. В случае безразличного отношения рыб к той или иной позиции узлов, вероятное значение (математическое ожидание) количества особей, предпочитавших одну из позиций, всегда примерно равно количеству особей, избегавших эту же позицию. То есть, все особи распределяются примерно пополам по отношению к обеим позициям узлов. По данным таблицы 5.2 следует, что в нашем случае имело место именно такое, практически равновероятное отношение рыб к обеим позициям узлов. Этот же вывод подтверждается и данными по сравнению средних частот выбора обеих позиций.

Таким образом, для бинарной ориентации рыб получены два основных вывода: 1) рыбы в среднем не показывают предпочтений к какой-либо позиции узлов; 2) в прямой позиции узлов лабиринта достоверно имеет место бинарная ориентация рыб по странам света, связанная с выбором направления 120°.

Затем была проверена локальная ориентация по поясам лабиринта в среднем для тех же 36 особей осетра. Результаты изучения приведены в таблице 5.3.

Как следует из табл. 5.3, рыбы в среднем показали локальную ориентацию, направленную из центрального пояса лабиринта в сторону промежуточного пояса и, далее, очень вероятно, в сторону пояса тупиков.

Для завершения анализа картины ориентации была изучена компасная ориентация всех рыб в среднем по 6-ти направлениям по странам света. В таблице 5.4 приведены результаты ее изучения.

Таблица 5.3. Локальная ориентация особей русского осетра

№ п/п	Условия выбора поясов лабиринта	Средние частоты	Выбор	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надежность
					Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	(1-1) V (2-2)	0,357 V 0,363	нет	0,02	не	достоверно	-
2	(2-2) V (3-3)	0,363 V 0,280	(2-2)	0,26	2,12	2,1-2,8-3,7	0,95

Таблица 5.4. Компасная ориентация русского осетра

№	Характеристика поведения	Направление по странам света					
		0°	60°	120°	180°	240°	300°
1	Средняя частота выбора направления	0,153	0,166	0,193	0,167	0,169	0,154
2	Процент рыб, выбравших направление	39%	36%	67%	42%	47%	42%

Как следует из табл. 5.4, по частоте выбора, равно как и по проценту особей, видно, что рыбы в среднем избирали направление 120°. Азимутальный выбор 120° оказался достоверным с надежностью 0,90 ($t = 1,9$ при $t_{st} = 1,7$).

Для определения влияния уровня двигательной активности на ориентацию рыб, были введены три градации скорости движения рыб. Так, все особи со скоростью от 1,0 до 4,9 шагов в минуту, были выделены в подгруппу с условным обозначением «низкой» двигательной активности. Особи, со скоростью от 5,0 до 9,9 шагов в минуту, были объединены в подгруппу, с условно «средней» скоростью движения. И, наконец, все особи, со скоростью от 10,0 до 14,9 шагов в минуту, были названы особями с «высокой» скоростью плавания. Для сформированных таким образом трех подгрупп рыб были заново вычислены все параметры поведения. В таблице 5.5 приведены локомоторные характеристики поведения, усредненные для каждой из трех скоростных подгрупп.

Таблица 5.5. Распределение особей осетра по трем подгруппам параметра активности (скорости) рыб

№	Активность	К-во особей	% особей	Средние характеристики поведения		
				Время блужд. в мин.	Пройденный до остановки путь в шагах	Скорость шагов/мин.
1	Низкая	17	47,3	14,0	54,8	3,65
2	Средняя	16	44,4	21,7	136,9	6,21
3	Высокая	3	8,3	34,7	432,0	12,60
	Общая	36	100,0	19,1	122,7	5,53

Как показывает расчет средних характеристик поведения для каждой подгруппы, время блуждания до остановки, равно как и длина пройденного пути, оказались существенно различными для разных подгрупп. Наибольший интерес представляла характеристика времени блуждания (время активного поведения в лабиринте), величина которого закономерно возрастала, с ростом активности особей, в среднем от 14 до 34,7 минуты. Увеличение времени активного поведения оказалось достоверным с надежностью 0,95 при возрастании активности от «низкой» до «средней» ($t = 2,2$ при $t_{st} = 2,1$), и при возрастании активности от «средней» до «высокой» с надежностью 0,99 ($t = 3,05$ при $t_{st} = 2,1 - 2,9 - 4,0$).

Время блуждания в лабиринте не должно зависеть от скорости этого блуждания, так как оно является самостоятельной формой проявления мотивационного возбуждения. Вследствие этого, было предположено, что время блуждания является самостоятельным фактором, влияющим на поведение, отдельно от влияния фактора двигательной активности, которая измеряется величиной скорости блуждания. Как оказалось, рыбы в изученной выборке из 36 особей осетра показали различные времена их активного поведения, колеблющиеся в интервале от 1 до 45 минут. Полагая, что время, или длительность активного поведения в лабиринте, является отражением определенного возбуждения в ЦНС, мы поставили задачу выяснения следующего вопроса. А именно, меняется ли характер ориентации у рыб с разным уровнем длительности активного поведения. Для этого были введены четыре градации фактора времени: до 10 минут; от 11 до 20 минут; от 21 до 30 минут; а также свыше 30 минут. Все особи, согласно этим градациям, были разделены на 4 подгруппы. Для них были заново вычислены все параметры поведения. Результаты вычислений приведены в таблице 5.6.

Как следует из таблицы 5.6, с ростом времени блуждания возрастают обе измеряемые величины: длина пути и скорость блуждания. Однако рост скорости при максимальном времени блуждания, судя по всему, прекращается, и величина скорости стабилизируется на некотором максимальном уровне. Расчеты показали, что скорость движения достоверно возрастает при увеличении времени блуждания от 10 до 20 минут, и от 20 до 30 минут. В первом случае надежность превышала 0,98 ($t = 2,72$ при $t_{st} = 2,6$) во втором – 0,90 ($t = 1,97$ при $t_{st} = 1,7$). Другие изменения величины средней скорости, связанные с возрастанием времени блуждания, оказались недостоверны. Поэтому был сделан вывод о том, что градации фактора времени слабо повторяют градации изученного выше фактора двигательной активности, т.е. скорости.

Таблица 5.6. Распределение особей осетра по признаку времени (длительности) активного поведения

№ п/п	Время активного поведения три подгруппы	К-во особей	% особей	Средние характеристики поведения		
				Время в минутах	Путь в шагах	Скорость шаг/мин.
1	До 10 мин.	9	25,0	7,9	27,7	3,53
2	До 20 мин.	14	38,9	14,3	73,2	5,07
3	До 30 мин.	7	19,4	28,0	214,7	7,67
4	Свыше 30 мин.	6	16,7	38,0	281,0	7,42
	Общее	36	100,0	19,1	122,7	5,53

Следовательно, фактор времени движения может рассматриваться как сравнительно независимый от фактора скорости движения. Для точной проверки высказанного предположения была изучена зависимость длины пути от одновременного влияния обоих выделенных факторов активности. Для этого был составлен дисперсионный двухфакторный комплекс. В нем измеряемой переменной величиной были взяты значения длины пути для каждой особи в шагах, а градациями обоих факторов были взяты 3 значения скорости блуждания («низкая», «средняя» и «высокая»), и 4 значения времени активного поведения (до 10 минут, до 20 минут, до 30 минут, и выше 30 минут).

Дисперсионный анализ зависимости пройденного пути от обоих факторов позволил получить следующие данные.

1. Оба фактора: уровень двигательной активности (скорость), и время активного движения, независимо друг от друга, влияют на протяженность пути. Сила влияния фактора скорости оказалась равна 76%, фактора времени – 69%. Надежность в обоих случаях превышала 0,999 ($F_v = 220,8$ и $F_t = 132,5$ при стандартных значениях: $F_{vst} = 9,3$ и $F_{tst} = 7,6$).

2. Сочетание градаций обоих факторов отрицательно влияет на длину пути, проходимого в лабиринте. Сила этого влияния достигает 49% при надежности также выше 0,999 ($F = 47,4$ при $F_{st} = 5,6$).

3. Суммарное влияние факторов скорости и времени почти полностью определяет длину пути. (Хотя это очевидно и из обычных физических законов.) Сила влияния суммы обоих факторов достигает 96% при надежности 0,999 ($F = 50,4$ при $F_{st} = 4,6$). Следует учитывать, что вычисленные значения силы влияния обоих факторов основаны на определенном исходном предположении. Согласно ему, все наблюдаемое разнообразие признака (длины пути) на 100% определяется всеми действующими факторами. Из них, на 96% это влияние организованных факторов (скорость и время) и 4% - не учитываемых и случайных факторов. Общая формула силы влияния для двухфакторного дисперсионного комплекса будет следующей:

$$\dot{\eta}_a^2 + \dot{\eta}_b^2 + \dot{\eta}_{ab}^2 + \dot{\eta}_z^2 = 1 \quad (5.1)$$

где:

$\dot{\eta}_a^2$ – сила влияния первого фактора;

$\dot{\eta}_b^2$ – сила влияния второго фактора;

$\dot{\eta}_{ab}^2$ – сила влияния сочетания градации обоих факторов (в нашем случае имеет отрицательное значение);

$\dot{\eta}_z^2$ – сила влияния неорганизованных факторов.

С учетом сказанного, суммарное влияние обоих факторов А и В выразится:

$$\hat{\eta}_{a+b}^2 = \hat{\eta}_a^2 + \hat{\eta}_b^2 - \hat{\eta}_{ab}^2 = 0,76 + 0,69 - 0,49 = 0,96 \quad (5.2)$$

а влияние неорганизованных факторов:

$$\hat{\eta}_z^2 = 1 - \hat{\eta}_{a+b}^2 = 1 - 0,96 = 0,04. \quad (5.3)$$

Наиболее важным выводом из проведенных расчетов является доказательство факта полной независимости друг от друга факторов скорости и времени. Более того, при совместном влиянии они действовали так, что даже ослабляют друг друга. Поэтому, можно заключить, что в основе каждого из них лежат самостоятельные и не связанные между собой мотивации поведения.

Общая активность, таким образом, находит свое выражение в двух независимых формах:

1. Уровень двигательной активности, измеряемый скоростью движется особей;

2. Время активного поведения, измеряемое временем блуждания рыб в лабиринте.

Полученные подобным образом независимые друг от друга влияния двух факторов изучались далее в подгруппах при разделении на них всей группы из 36 особей. В случае фактора скорости таких подгрупп было выделено 3, в случае фактора времени – 4. Для каждой подгруппы в отдельности были определены закономерности бинарной ориентации в узлах лабиринта. В таблице 5.7 приведены результаты определения этих закономерностей.

Таблица 5.7. Изменения в бинарной ориентации рыб осетров в связи с их активностью

Градации	Сила ориентации в условиях бинарного выбора фактора					
	0° V120°	0° V240°	120° V240°	60° V180°	180° V300°	60° V300°
Низкая акт.	-0,20	-0,16	-0,05	-0,08	0,25	0,17
Средняя акт.	-0,27	-0,10	0,17	0,01	-0,02	-0,01
Высокая акт.	-0,19	0,13	0,32	0,42	-0,46	-0,04
Время до 10 м.	-0,22	-0,32	-0,10	-0,23	0,42	0,19
Время до 20 м.	-0,23	-0,06	0,17	0,02	0,09	0,11
Время до 30 м.	-0,32	-0,12	0,21	0,18	-0,23	-0,05
Время св. 30 м.	-0,16	0,09	0,25	0,22	-0,26	-0,04
Общая акт.	-0,23	-0,10	0,13	-0,01	0,08	0,07

Как следует из таблицы 5.7, с ростом активности, равно как и ростом времени блуждания, в проявлениях бинарной ориентации наблюдается следующие закономерные изменения:

1. В условиях бинарного выбора между 0° и 120° сила и направленность ориентации сохраняется сравнительно неизменной;

2. Во всех остальных 5-ти парах возможности бинарного выбора наблюдается проходящая через ноль постепенная переориентация рыб на альтернативные направления в узлах. Общим выводом может служить то обстоятельство, что почти во всех случаях при увеличении активности и возрастании времени блуждания имеет место тенденция к переориентации рыб на альтернативное направление в условиях бинарного выбора.

Влияние обоих факторов общей активности проявилось и при изучении соотношения частот выбора двух позиций узлов лабиринта. Оказалось, что это соотношение, равно как и процент рыб, выбиравших ту или иную позицию узлов, также существенно зависит от факторов общей активности особей. В таблице 5. 8 приведены результаты изучения предпочтений рыбами различных позиций узлов лабиринта.

Таблица 5.8. Выбор разных позиций узлов лабиринта в зависимости от общей активности рыб

№	Позиция узлов	прямая	обратная
		(0° - 120° - 240°)	(60° - 180° - 300°)
	Активность	частота	
1	низкая	0,484	0,516
2	средняя	0,537	0,463
3	высокая	0,587	0,413
4	время до 10 мин.	0,451	0,549
5	время до 20 мин.	0,499	0,501
6	время до 30 мин.	0,540	0,460
7	время свыше 30 мин.	0,618	0,382
	Общая	0,514	0,486

Теперь мы видим, каким образом сформировалось почти равенство частот в среднем для всей группы в каждой из двух позиций узлов в табл. 5.2. Из табл. 5.8 следует, что с ростом времени и ростом скорости возрастает частота выбора прямой позиции узлов (0° - 120° - 240°), и, соответственно, падает частота выбора обратной позиции узлов (60° - 180° - 300°). Одновременно, с ростом частоты, возрастает и процент

особей, выбиравших прямую позицию лабиринта. Так, при максимальной двигательной активности, процент рыб, выбиравших прямую позицию узлов, оказался в два раза выше, чем процент рыб, выбиравших обратную позицию. А при максимальном времени блуждания процент рыб, выбиравшие прямую позицию, уже в 6,5 раза превышал таковой для рыб, выбиравших обратную позицию узлов.

Таким образом, с ростом общей активности рыб, существенно возрастает роль поведения, происходящего в одной определенной позиции узлов из двух возможных. Здесь, возможно, начинают играть свою роль некие внешние факторы, находящиеся вне лабиринта.

Более сложным оказалось влияние факторов общей активности на процессы локальной ориентации по поясам лабиринта. Наблюдаемое в среднем для всей выборки из 36 особей избегание пояса (3-3) сохранилось и для каждой подгруппы в отдельности. Полные результаты анализа локальной ориентации каждой из подгрупп приведены в таблице 5.9.

Таблица 5.9. Локальная ориентация в зависимости от фактора активности особей

№	Градация факторов	Частота пояса		
		(1-1)	(2-2)	(3-3)
1	низкая акт.	0,405	0,346	0,246
2	средняя акт.	0,307	0,376	0,318
3	высокая акт.	0,353	0,390	0,260
4	время до 10 мин.	0,363	0,400	0,236
5	время до 20 мин.	0,344	0,340	0,315
6	время до 30 мин.	0,317	0,376	0,307
7	время свыше 30 мин.	0,423	0,345	0,233
	Общая	0,357	0,363	0,280

Напомним, что математическое ожидание появления случайно блуждающей точки в каждом поясе лабиринта равно 0,333 (см. раздел 2.4). Из представленной таблицы следует, что с ростом скорости двигательной активности незначительно возрастает только частота появления в промежуточном поясе (2-2). Основной же показатель локальной ориентации – частота выбора пояса тупиков (1-1) – испытывала с ростом активности изменения разнокачественного характера. Только у подгруппы с максимальной двигательной активностью частота выбора пояса (1-1) приближалась к средней для всей группы. Что касается дру-

гих подгрупп, то у подгруппы с низкой активностью частота была выше, а у подгруппы со средней активностью – ниже, чем средняя для всей группы.

Таким образом, было показано, что фактор двигательной активности существенно влияет на локальную ориентацию рыб. Это влияние выражалось при низкой активности в достоверном усилении предпочтения пояса тупиков, при средней активности – в избегании пояса тупиков.

Выявленные закономерности в целом повторялись и при анализе влияния фактора времени на процессы локальной ориентации рыб, однако надежность выводов была несколько ниже, вследствие малочисленности подгрупп. Так, например, отличие между частотами выбора пояса (1-1) при градациях фактора времени до 30 минут и свыше 30 минут было достоверным с надежностью 0,80 ($t=1,56$ при $t_{st}=1,4$). Отметим также, что в целом частота пояса (1-1) вначале убывает при возрастании времени активного поведения от 10 до 30 минут, а затем редко возрастает. Частота пояса (2-2) всегда несколько выше, а частота пояса (3-3) всегда значительно ниже, чем математическое ожидание частот обоих поясов, равное 0,333.

Наиболее четко влияние факторов общей активности выявлялось при изучении компасной ориентации по странам света у рыб разных подгрупп. В таблице 5.10 приведены результаты расчета средних частот выбора каждого из 6 компасных направлений отдельно для каждой из подгрупп рыб.

Напомним, что математическое ожидание каждого из 6 направлений по странам света равняется 0,167. Из данных таблицы 5.10 видно, что как при возрастании скорости, так и при возрастании времени, сила азимутальной ориентации по направлению 120° закономерно возрастает. Одновременно происходит закономерная переориентация рыб от азимутального выбора направления 180° на противоположный ему азимутальный выбор направления 0° .

Расчет достоверности указанных явлений позволил получить следующие данные. Частота выбора 120° достоверно возросла при возрастании двигательной активности от низкого уровня до высокого уровня с надежностью 0,95 ($t = 2,23$ при $t_{st} = 2,1 - 2,9 - 3,9$). Частота выбора направления 180° убывала при возрастании активности от низкого до высокого уровня с надежностью 0,99 ($t = 3,22$ при $t_{st} = 2,1 - 2,9 - 3,9$). Аналогично, пропорционально времени блуждания возросла частота выбора направления 120° .

Таблица 5.10. Изменение компасной ориентации рыб в зависимости от фактора общей активности

№	Градации факторов	Направления по странам света						Сила ориентации при азимутальном выборе	
		0°	60°	120°	180°	240°	300°	120°	180°
1	низкая акт.	0,142	0,176	0,174	0,191	0,166	0,149	0,15	0,29
2	средняя акт.	0,157	0,156	0,206	0,154	0,174	0,157	0,27	-0,02
3	высокая акт.	0,190	0,153	0,230	0,100	0,167	0,160	0,36	-0,62
4	время до 10 мин.	0,124	0,177	0,155	0,224	0,172	0,147	0,05	0,57
5	время до 20 мин.	0,150	0,174	0,189	0,171	0,160	0,156	0,19	0,13
6	время до 30 мин.	0,154	0,160	0,213	0,134	0,173	0,169	0,23	-0,14
7	время свыше 30 мин.	0,200	0,135	0,235	0,108	0,183	0,140	0,51	-0,60
	Общая	0,153	0,166	0,193	0,167	0,169	0,154	0,22	0,09

Разность частот выбора 120° в случаях с минимальным и максимальным временем активного поведения была достоверна с надежностью 0,95 ($t = 2,24$ при $t_{st} = 2,2$). Частота выбора направления 180° , наоборот, убывала с ростом времени активного поведения. Разность частот выбора 180° в случаях с минимальным и максимальным временем блуждания была достоверна с надежностью 0,95 ($t = 2,68$ при $t_{st} = 2,2$).

Таким образом, эксперименты четко показывают, что оба фактора общей активности, очевидно, влияют на компасную ориентацию рыб. Это выразилось в положительном влиянии обоих факторов на интенсивность ориентации по направлению 120° , а также в закономерной переориентации рыб, связанной со сменой выбора 180° на противоположный ему выбор направления 0° .

Проведенные исследования показали наличие существенного и раздельного влияния двух факторов активности на ориентацию рыб. Факт независимого влияния обоих факторов общей активности свидетельствует о различных мотивациях, лежащих в основе их проявления в поведении и ориентации рыб.

Таким образом, были получены ответы на все три поставленных задачи исследования:

1. Различные состояния (значения) уровня общей активности рыб являются отображением разных мотивационных состояний у рыб, поскольку ориентация рыб с разной активностью приводит к разному целевому результату их поведения.

2. Выявлены две разные формы общей активности рыб, являющиеся отображением различных мотивационных состояний рыб, а именно: скорость движения и время активного поведения.

3. Показано существенное влияние обоих факторов активности на ориентацию разного уровня. Наиболее существенным результатом этого влияния явилась наблюдаемая во времени четкая переориентация рыб в пространстве.

5.2. Ориентировочно-исследовательское поведение

Большую роль в развертывании картины поведения рыб играет его ориентировочно-исследовательский компонент. Благодаря ему рыбы изучают новую для них обстановку, выделяют из нее и запоминают какие-то локальные ориентиры, важные для дальнейшего использования при формировании стратегии своего поведения. Естественно ожидать, что ориентировочно-исследовательская активность, как одна из форм мотивационного поведения, оказывает определенное влияние на

характер пространственной ориентации. В задачи исследования настоящего раздела входило изучение следующих вопросов:

1. Как проявляется ориентировочно-исследовательская активность у рыб в стратегии их поведения.

2. Какие регистрируемые извне формы может принять ориентировочно-исследовательский компонент в наблюдаемом поведении рыб.

3. Как особенности ориентировочно-исследовательской реакции сказываются на общих закономерностях пространственной ориентации рыб.

Исследования проводились с использованием тех же 36 особей молоди русского осетра с общими характеристиками ориентации, описанными выше, в разделе 5.1. Основываясь на предположении, что в основе ориентировочно-исследовательской реакции животного лежит рефлекс "что такое?" (И.П.Павлов, 1973), нами была поставлена задача: изучить все случаи первичного прохождения каждого прохода лабиринта каждой особью в отдельности. Дело в том, что каждая особь, начиная двигаться в лабиринте, совершает последовательное продвижение по проходам, из которых некоторые встречаются ей впервые, а другие – уже во второй, третий раз и т.д.

Все проходы, таким образом, подразделяются на первично проходимые, и на все остальные, уже знакомые. Совокупность первично проходимых проходов, в сопоставлении со всеми остальными, может дать представление о характере ориентировочно-исследовательской активности рыб. В связи с ограничениями, налагаемыми данной конструкцией лабиринта, количество таких первично проходимых проходов не может быть больше 24-х. Поэтому, естественно, что каждая особь, сделав некоторое количество проходов, в конце концов, посетит каждый из 24 имеющихся в наличии проходов лабиринта. Встает, следовательно, вопрос о разумном ограничении участка траектории, выбираемого как достаточного для анализа соотношения первичных и вторичных проходов. Предварительно было постулировано, что этот участок должен быть в начале траектории, а не в конце, т.к. все первичное знакомство с новой обстановкой происходит именно в начале движения в лабиринте.

Следующим этапом было выявление момента, когда ознакомление с лабиринтом уже закончено, животное предположительно уже выявило какие-то локальные ориентиры, и приняло решение, как и для чего их использовать. Животное далее предпринимает действия в определенной последовательности, приводящие к результату, фиксируемому извне, и имеющему совершенно четкое и недвусмысленное истолкование при анализе. Речь идет о моменте первого возвращения к мес-

ту запуска (стартовой камере). Возвращение рыбы к месту запуска можно прямо истолковывать, как самую первую попытку рыбы покинуть лабиринт через то место, откуда она в него попала. Косвенно этот момент означает, что ориентировочно-исследовательская деятельность рыбы для первого знакомства с лабиринтом уже завершена. Это, конечно, не означает, что, не найдя здесь выхода из лабиринта, рыба не вернется к повторному его исследованию, однако анализ этого второго этапа ориентировочной реакции в значительной степени затруднен. На данный момент мы ограничимся рассмотрением только первого, самого важного этапа ориентировочно-исследовательского повеления рыб.

Участок траектории до первого возвращения к месту запуска мы условились называть замкнутой траекторией (см. раздел 2.4, определение б). Анализ такой замкнутой траектории может дать все сведения о характере и особенностях проявления ориентировочно-исследовательской реакции рыб. Однако в процессе анализа выяснилось, что, больше чем у половины всех особей, побывавших в эксперименте, в их траекториях не наблюдалось ни одного случая возвращения к месту запуска. То есть, знакомство с лабиринтом так до конца периода активного поведения не завершилось и не вызвало желания возвратиться к месту запуска. Последнее могло иметь две причины: первая – знакомство с лабиринтом не привело к решению покинуть лабиринт, и рыбы так до конца продолжали более или менее активно его изучать; вторая – решение покинуть лабиринт все же имело место, но рыбы не смогли найти места их первоначального запуска.

Последнее могло быть в силу сбоя в работе системы оперативной памяти и связанным с этим нарушением ориентации с использованием локальных ориентиров. Окончательный ответ на этот вопрос должны были дать проводимые здесь исследования. Во всяком случае, у указанных особей вся их траектория была причислена к первому (может быть слишком затянувшемуся) этапу первичного знакомства с лабиринтом, так как предполагалось, что момент возвращения к месту запуска должен был произойти в перспективе, если бы рыба еще дольше продолжила бы свое движение в лабиринте. То есть, для указанных рыб в качестве замкнутой траектории принималась вся траектория движения.

Для всех 36 особей было изучено распределение первичных проходов по территории лабиринта, при анализе определялся процент рыб, для которых данный проход был первично проходным. Естественно, что проходы, прилегающие к месту запуска, первично проходили все рыбы, но чем дальше от места запуска, тем заметнее падал процент рыб, первично проходящих каждый следующий проход лабиринта. Процесс

первичного передвижения рыбами конкретных проходов в лабиринте был описан граф-моделью (рис. 5.1).

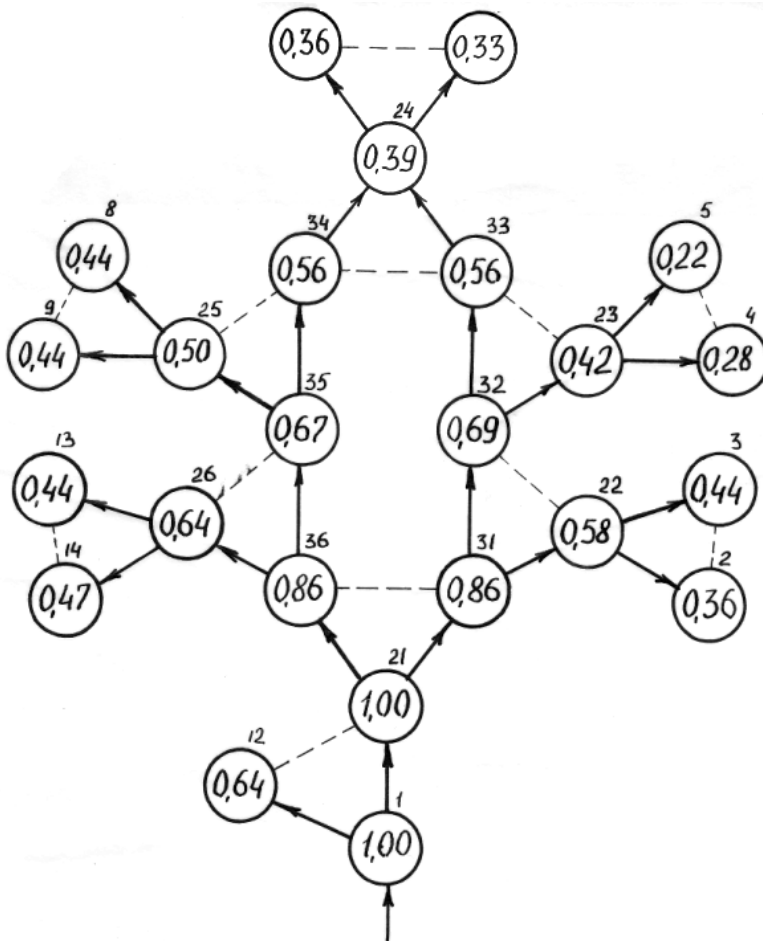


Рис. 5.1. Граф-модель процесса первичного знакомства рыб с новой обстановкой лабиринта. Числа в кружках обозначают долю (процент) рыб, первично проходящих каждый данный проход.

Анализ приведенной модели показал, что распределение первичных проходов подчиняется трем закономерностям:

1. Максимально предпочитаемыми являются проходы центральной зоны, а также некоторые проходы промежуточной зоны. Это говорит о том, что рыбы при первичном попадании в лабиринт предпочитали, в первую очередь, знакомство с внутренними его областями, что соответствовало ориентировочно-исследовательской реакции, а уже потом могли заняться поисками тупиков.

2. Лабиринт, как пространственная структура, является полностью симметричным построением относительно оси, проходящей от места запуска к противоположному краю лабиринта. Все проходы, симметрично расположенные с двух сторон относительно этой оси, первично проходились почти одинаковыми количествами рыб. Таким образом, рыбы своим поведением подтвердили симметричность расположения проходов лабиринта, т.е. пространственную симметрию последнего.

3. Количество рыб постепенно убывало по мере продвижения от места запуска вглубь лабиринта, о чем уже говорилось выше. Это явление было связано с дихотомическим правилом каждый раз пошагового удвоения возможностей прохождения и, следовательно, с рассеиванием (дивергенцией) рыб в условиях равных возможностей.

4. Из граф-модели следовало, что в среднем по всем группам наблюдался общий «крен» их движения влево: доля рыб, интересовавшихся левыми тупиками, заметно выше таковой характеристики для правых тупиков.

Дальнейший анализ проводился по пути дробления всей группы из 36 особей на подгруппы, различающиеся по характеру проявления ориентировочно-исследовательского поведения. Рыбы, показавшие наличие замкнутой траектории, всего в количестве 17 особей, были разделены на две подгруппы по признаку величины информативности поведения H , равной, согласно модели 3, величине

$$H = h/t \quad (5.4)$$

где t - длина замкнутой траектории, измеряемой в шагах;

h - количество первичных проходов в составе замкнутой траектории.

В анализе данных с показателем H использовалась разработанная выше модель информативного выбора (модель 3, раздел 2.4), согласно которой при случайном блуждании величина

$$\begin{aligned} H &= 0,5, \quad \text{то есть:} \\ h &= \frac{1}{2} t. \end{aligned} \quad (5.5)$$

Значение H , выше 0,5, свидетельствовало о предпочтении новых (первично проходимых) проходов над уже знакомыми; такое поведение считалось информативным. При H меньше 0,5, имеет место предпочтение уже знакомых проходов перед новыми; данный случай истолковывался как неинформативное поведение.

Как показали расчеты, из 17 рыб, имеющих замкнутую траекторию, 6 особей показали информативное, и 11 особей – неинформативное поведение. Таким образом, были сформированы первые 2 подгруппы для дальнейшего анализа ориентировочно-исследовательского поведения рыб. Две другие подгруппы были выделены из части рыб с отсутствием замкнутой траектории. Последнее обстоятельство определило невозможность численно установить, даже приблизительно, уровень информативности поведения. Для разделения этих рыб на две другие подгруппы был использован иной подход.

При случайном блуждании точка обегает все 24 прохода в рамках случайной траектории. Чтобы обегать первично все 24 прохода и сохранить условие равенства $H = 0,5$, установленного в разделе 2.4 для случайного блуждания, длина траектории должна равняться 48 шагам. Любая траектория длиной больше 48 шагов уже даст значения H , всегда меньшие 0,5. Поэтому сама постановка вопроса о вычислении параметра информативности H для траекторий, больших 48 шагов, является некорректной.

Наоборот, незамкнутые траектории блуждания рыб в принципе позволяют вычислять параметр информативности поведения H , хотя его интерпретация будет нуждаться в дополнительных обоснованиях. Во всяком случае, длина траектории, равная 48 шагам, является естественной границей для разделения на подгруппы всех особей с незамкнутыми траекториями. Были, таким образом, сформированы две новые подгруппы особей: с длиной траектории до 48 шагов включительно, а также с длиной свыше 48 шагов. Численность этих подгрупп составила соответственно 10 и 9 особей. В таблице 5.11 приведены средние характеристики поведения для всех 4-х подгрупп особей осетра. Здесь параметр S означает длину замкнутых (первые две подгруппы) и незамкнутых траекторий (последние две подгруппы).

Таблица 5.11. Подгруппы рыб с различным характером ориентировочно-исследовательской активности

№	Подгруппа	К-во рыб	Средние характеристики поведения			
			h	t	H	S
1	$H > 0,5$	6	6,3	9,2	0,67	53,6
2	$H < 0,5$	11	13,8	87,2	0,28	190,8
3	$S \leq 48$	10	19,0	-	-	31,3
4	$S > 48$	9	20,2	-	-	150,4

При пошаговом изучении всех траекторий, усредненных в табл. 5.11, следовало, что особи первой подгруппы, с информативным поведением, имели в среднем очень короткую замкнутую траекторию. В силу этого, и глубина их первичного проникновения внутрь лабиринта являлась сравнительно небольшой. Большинство особей из этой подгруппы доходило только до центральных проходов, после чего их траектории расходились, а других общих черт в их поведении не наблюдалось.

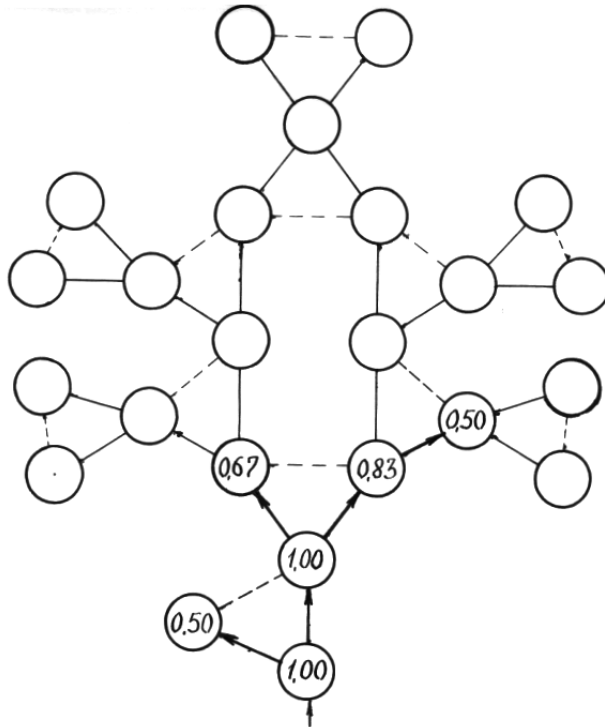


Рис. 5.2. Граф-модель процесса первичного знакомства с лабиринтом рыб с информативным поведением (H больше чем 0,5).

Здесь был замечен «крен» в предпочтении правой стороны исследуемого пространства лабиринта.

Рыбы второй подгруппы, с неинформативным поведением, имели в среднем более протяженную замкнутую траекторию, что позволило выявить большую глубину их первичного проникновения в лабиринт. Для данной подгруппы оказался характерным первичный обход центральных проходов и одновременно выход в некоторые, наиболее близко расположенные к месту запуска, тупики. Указанная особенность наблюдалась у большинства (больше 50%) особей данной подгруппы.

Рис. 5.3. Граф-модель процесса первичного знакомства с лабиринтом рыб с неинформативным поведением (H меньше 0,5).

Рыбы третьей подгруппы, с незамкнутой траекторией длиной менее 48 шагов, в большинстве случаев первично познакомились только с ближними к месту запуска проходами центральной зоны и одновременно также с близлежащими тупиками.

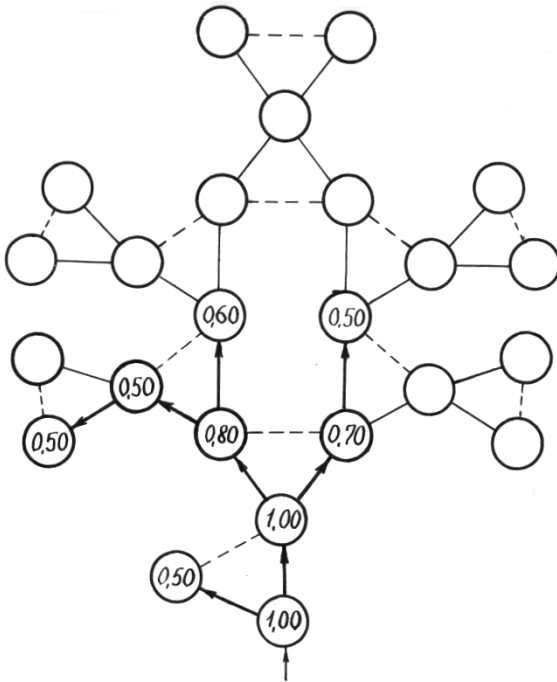
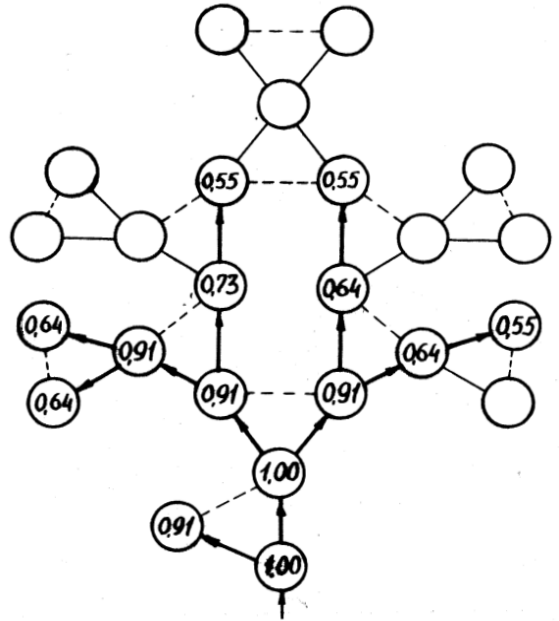


Рис. 5.4. Граф-модель процесса первичного знакомства с лабиринтом рыб с незамкнутой траекторией движения (S меньше или равно 48).

Снова заметен «крен» влево.

Рыбы четвертой подгруппы имели незамкнутую траекторию, длиной более 48 шагов. В своем первичном знакомстве с лабиринтом они показали примерно равномерное изучение всех проходов лабиринта, кроме трех малопосещаемых тупиков в стороне от основных путей продвижения вглубь лабиринта.

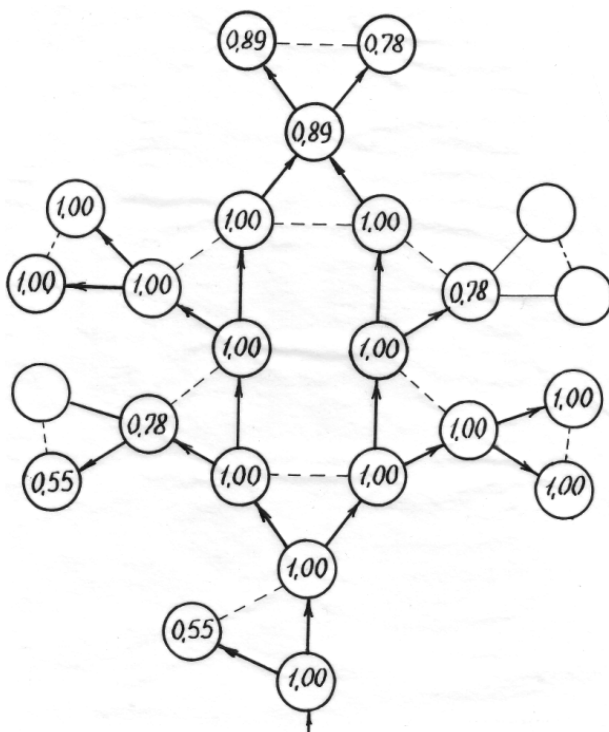


Рис. 5.5. Граф-модель процесса первичного знакомства с лабиринтом рыб подгруппы с незамкнутой траекторией движения (S больше 48).

Здесь характерна почти симметричная картина выбора левой и правой сторон также симметричного лабиринта.

Наблюдаемые изменения в предпочтении тех или иных сторон лабиринта, возможно, связаны с преобладанием в четырех подгруппах рыб тех или иных особей с лево-правосторонней диссимметрией тела (см. подробнее главу 4).

Таковы общие особенности процесса первичного ознакомления с лабиринтом особей подгрупп, различающихся характером ориентировочно-исследовательского поведения.

Необходимо было далее провести сравнительный анализ ориентировочно-исследовательского поведения для особей разных подгрупп в каких-то сопоставимых единицах. Дело в том, что разная длина траектории в каждом случае определяла свое значение глубины проникновения в лабиринт при первичном с ним знакомстве. Необходимо было привести все варианты средней длины траектории к сравнимым единицам. Для этого, во всех случаях, длина траектории (замкнутой при $t < S$ и незамкнутой при $t > S$) принималась за 100%. Сравнению подвергались относительные частоты первичного выбора проходов централь-

ной, промежуточной, и тупиковой зон лабиринта, за исключением всегда проходимого первоначального прохода у места запуска. В таблице 5.12. представлены распределения частот первичного выбора каждой из зон лабиринта у всех четырех подгрупп рыб.

Таблица 5.12. Частоты (в %) первичного выбора зон лабиринта особями подгрупп с разным характером ориентировочно-исследовательского поведения

№	Подгруппа	К-во рыб	Зона лабиринта		
			Т	П	Ц
1	$H > 0,5$	6	22,0	35,7	42,3
2	$H < 0,5$	11	35,5	30,0	34,7
3	$S \leq 48$	10	33,1	29,1	37,8
4	$S > 48$	9	40,2	28,3	31,5

Здесь символы «Т», «П» и «Ц» означают соответственно зоны тупиков, промежуточной и центральной зоны. Согласно теореме 1 (см. главу 2), суммы вероятностей всех трех зон формальной среды (лабиринта) равны между собой. Отсюда математическое ожидание для каждой из трех зон одинаково и равно 33,3%. Из приведенной таблицы уже четко видно, что особи с информативным поведением явно интересуются зоной центра лабиринта. Точно также проявили к этой зоне интерес особи, с длиной траектории менее 48 шагов. В отношении зоны тупиков можно сказать только то, что ее активно искали все особи с незамкнутой траекторией (более 48 шагов).

Данные табл. 5.12 были подвергнуты дальнейшему анализу. Центральная зона первично проходила первой подгруппой почти в 2 раза чаще, чем зона тупиков. Этот факт доказывает наличие явно выраженного ориентировочно-исследовательского поведения у рыб первой подгруппы. Неинформативное поведение (вторая подгруппа рыб) оказалось связанным почти с одинаковой частотой выбора зон центра и тупиков. Падение величины показателя информативности H сказалось на возрастании частоты первичного знакомства с тупиками. Этот результат был подтвержден соответствующим расчетом достоверности. Возрастание частоты посещения тупиков, при падении величины информативности ниже 0,5, оказалось достоверным с надежностью выше 0,95 ($t = 2,3$ при $t_{st} = 2,1$).

Поведение рыб с незамкнутой траекторией, длиной до 48 шагов (третья подгруппа), характеризовалось незначительным предпочтением центральных проходов, что указывало на не очень выраженное ориентировочно-исследовательское поведение. А у рыб, с траекторией свыше 48 шагов, наблюдалось четкое предпочтение тупиков, то есть стремление покинуть лабиринт (четвертая подгруппа рыб). Эти результаты были интерпретированы как прямое влияние фактора активности: чем более активны особи, тем большую по длине траекторию они проходят, тем более выражено у них предпочтение тупиков, что заметно даже при рассмотрении только первичного выбора. Таким образом, оказалось возможным говорить о наличии четырех вариантов ориентировочно - исследовательского поведения рыб.

Для рыб всех подгрупп были рассчитаны средние частоты выбора трех поясов лабиринта. При расчете использовалась вся длина траектории у каждой особи. Исследование ставило перед собой задачу определить, как влияет на локальную ориентацию характер ориентировочно - исследовательской активности рыб. Результаты расчета приведены в таблице 5.13.

Таблица 5.13. Локальная ориентация рыб с разным типом ориентировочно-исследовательской активности

№	Подгруппа	К-во рыб	Пояса лабиринта		
			(1-1)	(2-2)	(3-3)
1	$H > 0,5$	6	0,322	0,478	0,198
2	$H < 0,5$	11	0,314	0,355	0,332
3	$S \leq 48$	10	0,419	0,334	0,246
4	$S > 48$	9	0,364	0,324	0,309
	Общее	36	0,357	0,363	0,280

Напомним, что математическое ожидание посещения каждого пояса лабиринта равно 0,333. Изучение локальной ориентации показало следующее. Локальная ориентация у рыб первых двух подгрупп с замкнутой траекторией (H больше или меньше 0,5) оказалась практически одинаковой. Рыбы обеих подгрупп показали четкое избегание пояса тупиков (1-1) и центрального пояса (3-3), и, одновременно, явное предпочтение промежуточного пояса (2-2). Отметим, что в рамках своей замкнутой траектории обе подгруппы показали принципиальное различие в своем отношении к зонам лабиринта (см. табл. 5.12).

Хотя конечно, есть исходное различие в выборе поясов и зон лабиринта (подробно отличие поясов и зон рассмотрено в разделе 2.4), однако здесь важно другое обстоятельство. Замкнутая траектория это все-таки часть, причем начальная часть всей траектории движения. Особи двух подгрупп по-разному вели себя на начальном этапе, когда в основном и реализуется ориентировочно - исследовательская активность. Но в итоге, по результатам всего поведения, следует, что рыбы обеих подгрупп избегали пояса тупиков и выбирали промежуточный пояс. Наоборот, особи двух других подгрупп, имеющих незамкнутые траектории, преимущественно выбирали именно пояс тупиков.

Данные таблицы 5.12 и 5.13 свидетельствуют в пользу следующего предположения о стратегии поведения рыб в лабиринте, в связи с разным характером их ориентировочно-исследовательской реакции.

Не подлежит сомнению, что конечной целью поведения особей всех четырех подгрупп являлось стремление покинуть лабиринт. Однако особи разных подгрупп по-разному решали эту задачу. Часть рыб запомнила место первоначального запуска, и через возвращение к этому месту пыталась покинуть лабиринт. Это были особи первой и второй подгрупп с замкнутыми траекториями. Они редко выбирали пояс тупиков, но попадая в него, выбирали именно тот тупик, который послужил вначале местом их запуска. Так, во второй группе при $H > 0,5$ у особи № 4 всего тупиков пройдено 26, из них один тупик - место запуска - был посещен 10 раз, то есть в 38,5 % случаев. У особи № 23 в ее траектории всего тупики были посещены 18 раз, из них один конкретный тупик - место запуска - 9 раз, то есть в 50% случаев. Особь № 36 из 29 случаев выбора пояса тупиков выбрала тупик - место запуска - в 12 случаях, т.е. более 41%. Отметим, что тупиков всего 12, следовательно математическое ожидание каждого из них, в том числе и места запуска, равняется величине 8,3%.

Следовательно, действительно имеет место тот факт, что рыбы, по каким-то признакам запомнив место запуска, возвращаются преимущественно именно к нему. При этом общая частота пояса тупиков для всей их траектории остается пониженной, так как этим рыбам собственно незачем лишний раз выходить в пояс тупиков. Они, образно говоря, «знают» куда им надо идти. И частота тупиков, будучи низкой целиком для этого пояса (см. табл. 5.13), скрывает, маскирует очень высокую частоту посещения одного конкретного тупика – того самого, который послужил им местом запуска.

Другая часть рыб, в силу каких-то причин, не запомнила места запуска. Поэтому они и не подходили к данному тупику. В результате их траектории оставались незамкнутыми. Эти особи составили две по-

следние подгруппы (где S больше или меньше 48 шагов). Но, тем не менее, пытаясь так же найти выход из лабиринта, они чаще чем обычно заходили во все тупики подряд, что дало в итоге повышенную частоту пояса тупиков для всей их траектории.

Таким образом, разделение рыб на подгруппы с замкнутой и незамкнутой траекториями позволило выявить две разные мотивации, или разные две стратегии в поведении:

1. Попытка покинуть лабиринт через место запуска при запоминании последнего.

2. Поиск забытого места запуска, или другого похожего подходящего места – тоже тупика, с той же целью покинуть лабиринт. Эти разные мотивации по-разному повлияли и на характер локальной ориентации в лабиринте, что выразилось в различных частотах выбора пояса тупиков (1-1) и промежуточного пояса (2-2).

Для лучшей иллюстрации указанного явления, все рыбы четырех подгрупп были заново рассортированы на две новые подгруппы по признаку выявленных 2-х различных мотиваций поведения. В таблице 5.14 приведены средние частоты выбора трех поясов лабиринта.

Таблица 5.14. Локальная ориентация рыб с разной стратегией поиска выхода из лабиринта

№	Подгруппа	К-во рыб	Пояс лабиринта		
			(1-1)	(2-2)	(3-3)
1	Замкнутая траектория	17	0,316	0,399	0,285
2	Незамкнутая траектория	19	0,393	0,329	0,276
3	Общая средняя	36	0,357	0,363	0,280

Все рыбы в среднем избегали пояс (3-3). Рассмотрение одних только общих средних частот появления в поясах лабиринта может дать неверное представление о предпочтении сразу двух поясов: (1-1) и (2-2). На самом деле произошло наложение двух разных процессов друг на друга, точнее процесса с замкнутой и процесса с незамкнутой траекторией. Особи с замкнутой траекторией достоверно предпочитали пояс (2-2) по сравнению с поясом (1-1). Надежность этого вывода, определенная по разности выборочных долей, превышала 0,95 ($t = 2,20$ при $t_{st} = 2,1$). Для особей с незамкнутой траекторией достоверно имело место обратное явление, то есть, предпочтение пояса (1-1) по сравнению с поясом (2-2). Надежность этого явления разнилась 0,80 ($t = 1,30$ при $t_{st} = 1,3$). Сравнение между подгруппами частот одного и того же пояса дало достоверные различия, в том числе: для пояса (1-1) с надеж-

ностью 0,80 ($t = 1,39$ при $t_{st} = 1,3$), и для пояса (2-2) с надежностью 0,95 ($t = 2,11$ при $t_{st} = 2,1$).

Таким образом, оказалось возможным сделать вывод, что на уровне локальной ориентации влияние ориентировочно - исследовательской активности сказывается либо в очевидном предпочтении пояса тупиков, либо в его избегании. Это влияние определяется наличием или отсутствием локальной ориентации на место запуска. Уровень информативности поведения в процессах локальной ориентации по поясам лабиринта практически никак не сказывался.

Далее было изучено влияние ориентировочно-исследовательской реакции на характер компасной ориентации рыб. Для всех тех же 4-х подгрупп рыб была изучена картина ориентации по странам света. Результаты подсчета частот выбора направлений для каждой из подгрупп приведены в таблице 5.15.

Таблица 5.15. Компасная ориентация рыб с различным характером ориентировочно - исследовательской активности

№	Подгруппа	Направление по странам света					
		0°	60°	120°	180°	240°	300°
1	H > 0,5	0,168	0,148	0,165	0,177	0,152	0,195
2	H < 0,5	0,174	0,171	0,211	0,123	0,155	0,166
3	S ≤ 48	0,113	0,183	0,167	0,225	0,183	0,127
4	S > 48	0,161	0,151	0,218	0,150	0,183	0,140
	Общая средняя	0,153	0,166	0,193	0,167	0,169	0,154

Анализ данных таблицы 5.15 позволяет прийти к следующим выводам. Усредненные результаты для всей группы рыб дают, очевидно, сильно смазанную картину ориентации. Кроме выбора направления 120°, в ней никаких других особенностей в ориентации не наблюдается. Однако раздельное рассмотрение ориентации по подгруппам раскрывает определенно новую картину.

Наблюдаемый у некоторых подгрупп выбор направлений 120° и 180° был объяснен влиянием факторов общей активности (см. раздел 5.1) и потому, очевидно, оказался не связанным с влиянием ориентировочно - исследовательской реакции. С последним оказался связанным и выбор направления 300°, который в группе с H > 0,5 сделали 83% особей. Следует учитывать, что при всех градациях фактора общей активности нигде выбор этого направления не наблюдался. В связи с

этим, выбор 300° был признан как результат влияния повышенного уровня информативности поведения. При нем ориентация рыб происходила практически только по направлению 300° . Отличие доли рыб, выбиравших это направление, у подгруппы с повышенным уровнем информативности, от доли рыб, выбиравших это же направление у остальных подгрупп, вместе взятых, оказалось достоверным с надежностью выше 0,99 ($t = 2,65$ при $t_{st} = 2,60$).

Подгруппа рыб с $H < 0,5$ по своей компасной ориентации оказалась ничем не примечательной. Ее ориентация выражалась простым выбором направления 120° , что совпадало с общим характером ориентации всей группы из 36 особей. Третья подгруппа, кроме выбора направления 180° , связанного с влиянием фактора активности, показала также выбор направлений 60° и 240° , нигде ранее у этих рыб не наблюдаемых. Это был типичный случай так называемой осевой ориентации. Четвертая подгруппа показала выбор направлений 120° и 240° . Суммируя эти результаты, можно заключить, что фактор незамкнутой траектории привел к появлению ориентации по направлению 240° .

В целом, ориентировочно-исследовательская реакция в качестве мотивационного фактора может вызывать существенную переориентацию рыб. При замкнутой траектории повышенный уровень информативности приводил к ориентации по направлению 300° , а пониженный - к противоположному выбору 120° . Эти случаи подпадают под определение азимутальной ориентации. При незамкнутой траектории рыбы, кроме выбора 120° , общего для всей группы, проявляют также ориентацию по направлению 240° .

Таким образом, было показано, что направления компасной ориентации являются достаточно чутким показателем мотивационного состояния ориентирующихся рыб, связанного с особенностями их ориентировочно-исследовательского поведения.

5.3. Миграционное состояние

Под миграционным (или покатым) состоянием у рыб понимается особое, и обычно кратковременное, физиологическое состояние. Оно связано с гормональными изменениями, периодически происходящими в организме один или несколько раз на протяжении жизненного цикла. Миграционное физиологическое состояние наступает в определенный период жизни в соответствии с генетической программой. Это состояние обуславливает возникновение миграций рыб, связанных с нагулом, зимовками, нерестом. Миграционное состояние изменяет все

физиологические процессы в организме с одной стороны, и создает определенное мотивационное возбуждение в ЦНС, с другой стороны. Эта мотивация создает готовность, при наличии каких-то внешних пусковых стимулов, или даже без них, к необычному поведению, носящему необычный характер. Речь идет о появлении особого миграционного поведения, характеризуемого новыми направлениями ориентации и заметно повышенной двигательной активностью, ведущими к началу самой миграции. Эти особенности поведения истолковываются как миграционная ориентация и миграционное беспокойство (Дольник, 1978). Миграционное состояние выступает, таким образом, одним из важных мотивационных факторов, определяющих поведение и ориентацию рыб.

В настоящем разделе изучалось миграционное состояние, проявляющееся в особой ориентации у трех видов рыб: европейского угря, азовской хамсы, трехиглой колюшки. В сборе материала по поведению трехиглой колюшки принимали участие наши сотрудники В.В.Фурсов, В.Ф.Бондаренко и С.А.Уманский. При анализе поведения азовской хамсы использованы первичные данные, полученные под нашим руководством В.В.Красюком.

1. Миграционное состояние европейского угря. Как показывают наши данные, равно как и данные других исследователей, по мере полового созревания и приближения ко времени начала нерестовой миграции, у угря нарастает интенсивность ориентации (об этом подробнее ниже), а ее направление постепенно приближается к географическому направлению предстоящей нерестовой миграции. Анализ этих данных приводит к выводу, что в последние несколько лет жизни в пресноводных водоемах, непосредственно перед началом миграции, у угря должны быть уже заметны правильные направления выбора, указывающие на направление предстоящей миграции. По данным Г.З. Галлактионова (1975), у половозрелых угрей в конце нагульного периода (у так называемых «желтых» угрей) имеет место сложное сочетание миграционной ориентации на выход в море и, одновременно, хоминг-ориентация по направлению к месту первичной поимки. В экспериментах, проведенных им в натуральных условиях Куршского залива Балтийского моря, с применением дистанционных наблюдений, ориентация угрей зависела в каждый данный момент от сочетания различных гидрометеорологических факторов среды. По мере приближения к открытому морю, наблюдалось ослабление миграционной ориентации, в связи с чем, автор сделал вывод об отсутствии у данных рыб «необходимой степени миграционного импульса». Все данные автора свидетельствовали о том, что исследованные угри в данном возрасте еще не бы-

ли вполне созревшими к началу нерестовой миграции в сторону Саргассова моря. Тем не менее, миграционная ориентация в этом возрасте уже могла возникать.

Мы, в наших исследованиях, поставили задачу изучить этот тонкий момент появления миграционной ориентации на фоне хоминг-ориентации и, по возможности, связать его с каким либо изменением во внешней среде. Для этого эксперименты проводились в большом лабиринте той же конфигурации, но с высокими стенками, длинными проходами, сопоставимыми с длиной взрослого угря (от полуметра и до метра), и под открытым небом. Методика экспериментов ничем не отличалась от обычной, принятой в данной работе. В качестве объектов исследования использовались взрослые угри возраста 8+ в стадии «желтых» угрей, такие же, что и в экспериментах Г.З.Галактионова (1975). Всего было изучено поведение 19 взрослых угрей. Эксперименты проводились в течение трех дней подряд, в течение которых гидрометеорологическая обстановка в районе проведения работ постепенно изменялась.

В первый день, при ясной погоде, была определена анизотропная ориентация рыб. Результаты обработки данных приведены в таблице 5.16.

Как следует из таблицы, при ясной погоде взрослые угри достоверно выбирали ось (120° - 300°) с надежностью 0,99. Выбор данной оси по странам света совпадает с направлением на место первоначального вылова рыб, а именно 120° ; следовательно, наблюдаемая ориентация вполне объясняется хомингом (возвращением домой).

На следующий день, при пасмурной погоде и наличии слабого ветра, была заново изучена ориентация взрослых угрей. Результаты опытов приведены в таблице 5.17.

Из таблицы 5.17 следует, что с надежностью 0,99 рыбы по-прежнему выбирали ось (120° - 300°), что свидетельствовало о стабильности хоминговой ориентации вне зависимости от погодных условий. Было также отмечено, что при пасмурной погоде ориентация угрей была даже более выражена, чем при ясной погоде. Тому были существенные основания.

Исследования многих авторов также свидетельствуют о том, что миграция угря сильно зависит от гидрометеорологических факторов. Так, немецкий исследователь Е.Эренбаум уже указывал (1930), что угри активно реагируют на изменение погоды, а во время грозы они становятся беспокойными и покидают свои убежища.

Таблица 5.16. Ориентация взрослого европейского утря под открытым небом при ясной погоде

№ п/п	Условие выбора из двух осей	Средние частоты двух осей	Сила ориентации	Значения критерия Сьюдента		Надежность
				Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	(0°-180°)V (60°-240°)	0,310 и 0,317	-0,02	Не достоверно		--
2	(60°-240°)V (120°-300°)	0,317 и 0,374	-0,16	4,74	3,5	0,99
3	(0°-180°)V (120°-300°)	0,310 и 0,374	-0,19	3,51	3,2	0,99

Таблица 5.17. Ориентация взрослых угрей под открытым небом при пасмурной погоде

№ п/п	Условие выбора из двух осей	Средние частоты двух осей	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надежность
				Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	(0°-180°) V (60°-240°)	0,303 и 0,336	-0,10	2,40	2,0	0,90
2	(60°-240°) V (120°-300°)	0,336 и 0,362	-0,07	2,07	2,0	0,90
3	(0°-180°) V (120°-300°)	0,303 и 0,362	-0,18	5,11	4,0	0,99

К началу миграции именно непогода, связанная с ветром, дождем и грозой, побуждает угря к миграции. Логично было ожидать, что дальнейшее изменение погоды к грозовой в наших исследованиях могло бы вызвать у угря уже не хоминг-ориентацию, а появление миграционной ориентации. И наши эксперименты подтвердили это предположение.

Во время проведения экспериментов происходило дальнейшее ухудшение погодных условий. При пасмурной погоде поднялся сильный ветер и пошел дождь. Он не прекращался до конца экспериментов этого дня; капли дождя падали прямо в лабиринт, вся обстановка опыта соответствовала тем условиям, которые, если следовать Эренбауму, побуждают угря к началу миграции. В экспериментах действительно было зарегистрировано достоверное увеличение двигательной активности, примерно на 21%, по сравнению с предыдущими условиями. Если при ясной погоде угри успевали сделать в среднем 116,8 шага за стандартное время наблюдения, равное 15 минутам, а при пасмурной сухой погоде угри делали в среднем 118,2 шага, то в последнем случае дождливой погоды активность угрей возросла до 141,6 шага за стандартное время наблюдения. Надежность этого изменения равнялась 0,95 ($t = 2,10$ при $t_{st} = 2,1$).

Картина ориентации угрей, выявленная при ухудшении погодных условий и общей гидрометеорологической обстановки, также претерпела определенные изменения. В таблице 5.18 приведены результаты изучения ориентации угрей в этих условиях.

Как следует из таблицы 5.18, в новых условиях рыбы с надежностью не менее 0,98 стали выбирать ось ($60^\circ - 240^\circ$). Произошла, таким образом, определенная переориентация угрей. При этом избираемыми стали направления, приближающиеся к направлению предполагаемой миграции (направления от 30° до 60°). Погодные условия, следовательно, послужили теми запускающими стимулами, которые вызвали мотивационное возбуждение, иногда называемое «миграционным импульсом» (Галактионов, 1975), и сопровождаемое правильной миграционной ориентацией на выход из Куршского залива в открытое море. По показателю средней активности особей можно было судить, что рыбы в это время были особенно возбуждены. А по направлению их ориентации стало возможным сделать вывод о появлении у них миграционного состояния.

Таблица 5.18. Ориентация взрослого европейского угря под открытым небом при дождливой ветреной погоде

№ п/п	Условие выбора из двух осей	Средние частоты двух осей	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надеж- ность
				Эмпири- ческие t	Стандартные t_{st}	
1	(0°-180°)V (60°-240°)	0,294 и 0,369	-0,23	5,30	4,6	0,99
2	(60°-240°)V (120°-300°)	0,369 и 0,338	0,09	4,00	3,7	0,98
3	(0°-180°)V (120°-300°)	0,294 и 0,338	-0,14	5,00	4,6	0,99

Отметим также, что в миграционном состоянии возросла и средняя интенсивность ориентации рыб: среднее значение силы ориентации рыб в миграционном состоянии равнялось величине 0,151, в то время как в двух предыдущих случаях ее значение равнялось величинам 0,125 и 0,118 соответственно.

Таким образом, было показано, что у взрослого европейского угря, находящегося в последних стадиях нагула, возможно появление мотивационного возбуждения, связанного с миграционным состоянием. Оно сопровождается четкой переориентацией рыб в сторону предполагаемого направления предстоящей уже вскоре нерестовой миграции угря.

2. Миграционное состояние азовской хамсы. Азовская хамса является морским видом, совершающим периодические сезонные миграции из Черного моря в Азовское и обратно. Нагульные миграции происходят в весенний период, когда они связаны с перемещением рыб в Азовское море. Существуют также и обратные, зимовальные миграции, они происходят в осенний период, что связано с возвращением хамсы в воды Черного моря. В обоих случаях миграционные пути хамсы пролегают через узкий Керченский пролив. Известные данные о биологии этого важного промыслового вида пока еще не содержат сведений о способах нахождения косяками хамсы узкого входа в пролив. Имеется ряд неподтвержденных гипотез, наиболее разработанной из которых является способ случайного поиска, то есть, когда рыбы якобы случайным образом находят пролив.

О районе Керченского пролива известны геофизические данные, свидетельствующие о наличии значительных локальных искажений геомагнитного поля, возникающие из-за сгущения силовых линий. По мнению акад. В.В.Шулейкина (1968), это явление связано с возникновением дополнительного магнитного поля естественного происхождения в результате динамических процессов в море. Такое дополнительное поле по интенсивности получается тем большей величины, чем более узким является расстояние между берегами пролива, ограничивающими участок моря (там же).

Указанные соображения привели нас, вместе с нашим коллегой В.В.Красюком, к выдвиганию в 1974 году гипотезы о возможной геомагнитной ориентации у мигрирующей хамсы, не получившей, к сожалению, достаточного экспериментального обоснования. Однако, проведенные эксперименты все же показали, что у мигрирующей азовской хамсы имеет место анизотропная ориентация по странам света, при помещении рыб в стандартные условия формальной среды, а направление ориентации при этом совпадало с основным направлением мигра-

ционного пути. Последнее позволило квалифицировать выявленную ориентацию как миграционную. Удалось также выявить определенные изменения в миграционной ориентации особей хамсы.

Так, в экспериментах, проводимых ежедневно в период со 2 по 12 мая, была неоднократно зафиксирована переориентация хамсы с выбора оси (60° - 240°) на ось (120° - 300°), и наоборот. Это, вероятно, отражало особенности пространственно-временной программы прохождения миграционного пути. Предположительно, эти особенности были связаны с необходимостью для рыб в соответствующий день изменить направление своей миграции, дабы точно попасть в узкий Керченский пролив и успешно его преодолеть. Анализ карт района миграций привел нас к выводу, что целесообразным был бы курс, составленный из чередующихся отрезков пути, параллельных осям (60° - 240°) и (120° - 300°) относительно магнитного меридиана.

В миграционной ориентации хамсы такое изменение выбираемого курса могло произойти в течение одних суток. Например, в период с 3 по 6 мая в лабиринте были получены следующие данные, характеризующие направление миграции хамсы по состоянию на каждый день.

Таблица 5.19. Миграционная ориентация азовской хамсы в период с 3 по 6 мая.

№	Дата	Кол-во рыб	Частоты выбора осей		
			($0^{\circ} - 180^{\circ}$)	($60^{\circ} - 240^{\circ}$)	($120^{\circ} - 300^{\circ}$)
1	3 – 4.05	29	0,324	0,341	0,336
2	4.05	10	0,338	0,362	0,300
3	5.05	12	0,346	0,306	0,348
4	6.05	10	0,324	0,317	0,359
5	6.05	11	0,328	0,332	0,341

Как следует из таблицы, в течение суток, с 4 по 5 мая, произошла существенная переориентация рыб. Выбравшаяся ранее ось (60° - 240°) стала избегаться, а избегаемая ось (120° - 300°) стала, наоборот, предпочитаемой. Произошедшие в течение одних суток изменения в ориентации оказались достоверны с высокой надежностью. Для оси (60° - 240°) надежность превышала 0,99 ($t = 3,25$ при $t_{st} = 2,9$), а для оси (120° - 300°) - значение 0,98 ($t = 2,73$ при $t_{st} = 2,6$). Таким образом, эксперименты четко показали неоспоримый факт переориентации хамсы. Видимо, на определенных этапах миграционного пути требуется частая

смена ориентиров, что вероятно вызывается сменой соответствующих мотиваций в ЦНС.

Как показали другие эксперименты, явление переориентации сопровождалось и другими изменениями в поведении. В частности, в экспериментах удалось зафиксировать, также в течение одних суток, не только смену выбираемых осей, но одновременно и смену цветового предпочтения при освещении лабиринта цветным светом (условия создания цветового освещения подробно описаны в разделе 3.1). В лабиринте создавались условия желто-зелено-синего освещения; кроме того, лабиринт в каждом случае разворачивался относительно меридиана, с целью сочетания в опыте каждого цвета освещения с каждой из трех осей симметрии относительно меридиана. Результаты эксперимента были обработаны дисперсионным анализом для двухфакторного комплекса. Были получены распределения частот выбора каждой оси и каждого цвета освещения в отдельности для следующих подряд один за другим двух дней проведения экспериментов.

Таблица 5.20. Миграционная ориентация и выбор цветов освещения у азовской хамсы в период 2-3 мая.

№	Дата	Ось симметрии			Цвет освещения		
		0° - 180°	60° - 240°	120° - 300°	желтый	зеленый	синий
1	2.05	0,341	0,311	0,347	0,358	0,321	0,321
2	3.05	0,329	0,343	0,328	0,319	0,361	0,320

Как следует из таблицы 5.20, эксперименты показали переориентацию рыб с оси (120°-300°) на ось (60°-240°) и, одновременно, смену предпочтения желтого цвета на зеленый. Направления по странам света и цвет освещения в качестве воздействующих факторов в значительной мере определяли полученные распределения частот: в первый день сила их влияния в сумме составляла 35% (надежность 0,999; $F=3,64$ при $F_{st} = 3,8$), во второй день - 32% (надежность 0,99; $F = 3,64$ при $F_{st} = 2,8$).

Таким образом, как показали исследования, миграционное состояние хамсы отличается высокой лабильностью. Оно определяет возможность быстрой перестройки анализаторной системы. Практически она, чуть ли не на каждый день, позволяет изменять цель и способ ее достижения при совершении миграции в море.

Приведенные здесь результаты исследований европейского угря и в азовской хамсы дают убедительную картину влияния миграционного состояния на ориентацию: в обоих случаях рыбы ориентировались по основному направлению миграции. Следует отметить, что как угорь, так и хамса, изучались во взрослом половозрелом состоянии.

Однако, миграциям взрослых рыб предшествуют другие, противоположно направленные миграции, в их более раннем возрасте, в стадии молоди. Причем, как уже говорилось, эти миграции молоди носят в основном пассивный характер, связанный с дрейфом рыб по морским и речным течениям, разносящим их в места нагула. Такие миграции молоди иногда называют пассивно покатными, или скатом. По отношению к молоди возникает, таким образом, два вопроса:

1. Имеется ли у молоди рыб какое-либо особое миграционное состояние, определяющее в чем-то ее покатную миграцию, или же рыбы совершают эту миграцию путем механического сноса их течением воды, без наличия соответствующих мотиваций в ЦНС.

2. Имеется ли у молоди рыб, в период их пассивного ската, какая либо активная ориентация в пространстве и, если имеется, то, как она связана с основными направлениями миграции молоди.

Для получения ответов на эти вопросы нашим сотрудником В.В.Фурсовым были проведены специальные исследования. Речь шла о пассивной миграции молоди трехиглой колюшки в реке Забава в Калининградской области в летнее время. Эта река впадает прямо в Балтийское море.

3. Миграционное состояние молоди трехиглой колюшки. Трехиглая колюшка в реке Забава является местной популяцией, обитающей в прибрежной зоне Балтийского моря и заходящей на нерест в эту реку на расстояние до 3 км вверх по течению. В летний период ежегодно наблюдается массовый скат молоди колюшки вниз по течению реки и далее в прибрежную зону моря. В экспериментах были изучены показатели общей активности рыб (время и скорость активного поведения) и показатели ориентации рыб (локальной и компасной).

Первым было определено наличие миграционного состояния как особой формы мотивационного возбуждения. Для этого в сравнительном аспекте было изучено поведение в лабиринте следующих групп молоди:

1. Рыбы, выловленные с гнездовий и сразу же помещаемые в эксперимент;

2. Рыбы, выловленные в момент оката днем и ночью; и испытанные в эксперименте непосредственно после отлова;

3. Рыбы, содержащиеся в аквариумах несколько дней сразу после отлова, во время их миграции в реке днем, и испытанные в эксперименте днем и ночью.

Эксперименты с гнездовой колюшкой показали следующее. Из 6 особей, отловленных днем, и 5 особей, отловленных ночью, при их помещении в лабиринт ни одна из них не показала какого-либо активного поведения в лабиринте. Рыбы были очень пугливы, пытались скрыться, или затаиться. Других особенностей поведения зарегистрировано не было. Таким образом, данное, предшествующее миграции, состояние рыб характеризовалось отсутствием активного поведения.

Другие подгруппы рыб, наоборот, проявили выраженное активное поведение. Средние показатели их общей двигательной активности приведены в таблице 5.21.

Время блуждания в лабиринте t оказалось сравнительно стабильным для всех подгрупп рыб: колебалось от 11 до 17 минут. Но мигрирующие особи, как ночные, так и дневные, оказались в несколько раз более активны, чем аквариумные. Скорость движения дневных мигрантов была достоверно выше, чем скорость движения аквариумных рыб, с надежностью 0,999 ($t = 5,06$ при $t_{st} = 5,0$). Скорость движения ночных мигрантов была также достоверно выше, чем скорость движения аквариумных рыб, с надежностью 0,99 ($t = 4,04$ при $t_{st} = 3,4$).

Таким образом, на уровне анализа общей двигательной активности мигрирующие особи оказались заметно более активными, чем аквариумные и гнездовые рыбы. Эта активность была интегральным показателем их миграционного физиологического состояния.

Следовательно, на первый поставленный вопрос может быть сформулирован в целом положительный ответ: действительно, несмотря на внешне пассивный характер покатной миграции в реке, двигательная активность этих мигрирующих рыб была в несколько раз более высокая, чем таковая у тех же рыб в обычных условиях (гнездовья, аквариум), что и было достоверно показано.

На второй вопрос был получен также, в общем, положительный ответ. У рыб всех подгрупп была изучена локальная и компасная ориентация. Результаты изучения приведены в таблице 5.22.

Напомним, что математическое ожидание частот выбора для локальной ориентации равно 0,333, а для компасной ориентации – 0,167.

На уровне локальной ориентации влияние миграционного состояния особенно не прослеживалось. Обнаруживалось только сильное различие между дневными и ночными особями, вне зависимости от наличия либо отсутствия миграционного состояния.

Таблица 5.21. Показатели общей активности у колюшки разных подгрупп

№	Место вылова рыб	Время испытания	Кол-во рыб		Показатели активности		
			Общее	Среди них активных	$t_{\text{мин}}$	$S_{\text{шагов}}$	$V=S/t$
1	Аквариум	Днем	5	4	15	18	1,3
2	Аквариум	ночью	4	1	16	38	2,4
3	Река, дневная миграция	Днем	10	7	16,4	92	5,6
4	Река, ночная миграция	ночью	10	7	11,7	46	3,6

Таблица 5.22. Показатели ориентации особей колюшки, выловленных из разных мест

№	Вид ориентации		Локальная			Компасная					
	Место вылова	Время опыта	(1-1)	(2-2)	(3-3)	0°	60°	120°	180°	240°	300°
1	Аквариум	Днем	0,537	0,243	0,217	0,138	0,163	0,143	0,273	0,161	0,122
2	Аквариум	ночью	0,250	0,300	0,450	0,240	0,130	0,110	0,240	0,160	0,130
3	Дневная миграция	Днем	0,430	0,281	0,284	0,160	0,170	0,189	0,201	0,151	0,130
4	Ночная миграция	ночью	0,294	0,331	0,376	0,139	0,120	0,164	0,216	0,210	0,160

Напомним, что математическое ожидание частот выбора для локальной ориентации равно 0,333, а для компасной ориентации – 0,167.

На уровне локальной ориентации влияние миграционного состояния особенно не прослеживалось. Обнаруживалось только сильное различие между дневными и ночными особями, вне зависимости от наличия либо отсутствия миграционного состояния. Можно было отметить, что в дневное время все особи, активные и пассивные, ориентированы на пояс тупиков (1-1), что означало преобладание оборонительного поведения, связанного с попытками покинуть лабиринт. В ночное время наоборот, все особи, активные и пассивные, были ориентированы на центральный пояс лабиринта (3-3), что означало преобладание у них ночной ориентировочно-исследовательской реакции. Сама по себе, смена этих предпочтений в дневное и ночное время представляется очень интересной. Видимо, днем все рыбы ищут укрытия, чтобы избежать встреч с хищниками. А ночью – активно ищут что-то другое.

На уровне компасной ориентации было отмечено закономерное стремление рыб к выбору направления 180° для всех исследованных подгрупп. Это означало одинаково направленную компасную ориентацию. Она никак не зависела от изменения состояния особей, включая даже резкие изменения их уровня двигательной активности. Из этого факта следовало, что данная компасная ориентация по направлению 180° имеет какое-то, очень важное, значение для миграции. Напомним, что подгруппы рыб из аквариума комплектовались из особей, которые всего лишь несколько дней назад были в миграционном состоянии в смысле их высокой двигательной активности. Следовательно, прерывание миграции и содержание в аквариумных условиях, затормозило интенсивность двигательной активности рыб, но сохранило в неизменном виде, как наличие, так и ту же направленность компасной ориентации. Кроме того, аквариумные рыбы ночью показали еще и осевую ориентацию, связанную с выбором оси (0° - 180°), что еще потребует своего объяснения.

Отдельно следует обсудить вопрос о выявленной в экспериментах направленности компасной ориентации. Дело в том, что данная река течет в море по направлению с юга (180°) на север (0°). Молодь колюшки скатывается вниз по течению в море, следовательно, основным направлением миграции является направление на север (0°). Но рыбы показали выбор прямо противоположного ему направления на юг (180°). Вначале эти результаты поставили нас в тупик. Этого не должно было быть. Однако в том-то и заключалась принципиальная разница между направлением миграционной ориентации взрослых рыб и молоди рыб. Миграция взрослых рыб осуществляется активно, вне связи с

течениями, и ориентация рыб в пространстве в этом случае связана с нахождением того направления по странам света, которое совпадало бы с основным направлением активной миграции рыбы. В случае же с молодь, их миграция является пассивной, ее направление определяется направлением транзитного потока воды в реке. Рыбы в стадии молоди не имеют еще необходимых энергетических ресурсов, чтобы самостоятельно преодолеть водные пространства.

Надо думать, что в филогенезе рыб, по-видимому, было выработано специальное приспособление к этому обстоятельству. Оно связано, возможно, с активным использованием рыбами транспортной силы потока для преодоления значительных расстояний от мест выклева из икры до мест нагула молоди. Поэтому миграции молоди являются пассивными по характеру своего протекания. Однако само включение рыб в процесс пассивной миграции является активным. В надлежащий момент молодь рыб выходит из прибрежных укрытий и начинает активно искать струи потока. Найдя их, она начинает пассивно сноситься потоком, что и мы и наблюдаем в виде самой миграции.

Таким образом, мы приходим к выводу, что молодь рыб – колюшки должна сама выбирать в своей ориентации не то направление, куда необходимо мигрировать (на север, к местам нагула), а то направление, откуда идет встречный поток, для того, чтобы попасть в него и благополучно снестись вниз по течению. Это означает, что для пассивно мигрирующей молоди рыб, чтобы попасть на север (0°), необходима активная ориентация на юг (180°), что и показали проведенные эксперименты. Поэтому выявленную в экспериментах ориентацию по направлению 180° можно с полной уверенностью считать миграционной ориентацией. В этом и заключается существенное отличие миграционной ориентации, наблюдаемой у активных и пассивных мигрантов среди рыб.

Глава 6. КОРРИГИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ В ПОВЕДЕНИИ РЫБ

Под корригирующим здесь понимается некий внешний или внутренний фактор, стимул, который непосредственно не воспринимается животным. Он, однако, может воздействовать на диапазоны восприятия и работы имеющихся рецепторных и анализаторных систем, сужая, расширяя, или сдвигая границы их нормальной работы.

6.1. Время блуждания в формальной среде

Фактор времени, или длительности поведения, играет большую роль в формировании характера ориентации. В процессе активного поведения животного происходит, по мере решения им каких-то текущих задач, существенное изменение, или даже полная смена им его локальных целей. Следовательно, мы вправе ожидать во временном аспекте существенных изменений в ориентации рыб по мере увеличения времени их нахождения в лабиринте. Отметим, что длительность «знакомства» с лабиринтом не превышает 50 шагов (см. выше), а точнее 48, поэтому изучение ориентации в интервалах времени, соответствующих отрезкам траектории, лежащим вне первых 50 шагов, очевидно, может дать ответ на вопрос о влиянии фактора времени.

Влияние времени как особого действующего фактора, изучалось в двух аспектах: влияние на ориентационную активность рыб, а также на различные формы пространственной ориентации, описанные в разделе 3. Ориентационная активность оценивалась по двум параметрам. Первый – относительное количество особей, выбиравших данные направления по странам света. Второй – интенсивность их ориентации, характеризующая относительный контраст в выборе и избегании одних и тех же направлений по странам света. Указанные параметры вычислялись следующим образом. Вся траектория движения каждой особи разделялась на интервалы по 40 шагов, что в значительной степени соответствовало разделению всего времени активного поведения на близкие между собой временные интервалы, равные примерно 2 минутам (длительность одного шага в лабиринте для молодых особей угря была около 3 секунд).

Изучению были подвергнуты 6 таких временных интервалов. В каждом интервале оценивалось распределение случаев выбора каждого из 6-ти направлений по странам света. Математическое ожидание при случайном выборе за один интервал времени равно величине $40 : 6 = 0,667$, т.е. на каждом из направлений по странам света должно быть

примерно 6-7 появлений из 40. Предпочтением конкретного направления считался случай, когда фактов выбора данного направления было не меньше 8-ми из 40. Далее для данного интервала времени по всем рыбам подсчитывалась частота таких предпочтений, величина которой равнялась доле, или относительному количеству рыб, выбиравших данное направление. Таким образом, для данного интервала времени были получены значения доли рыб, предпочитающих каждое из 6-ти направлений по странам света.

Среднее значение долей рыб, предпочитающих каждое из 6-ти направлений, давало оценку ориентационной активности в смысле общей доли ориентировавшихся особей:

$$n = 1/36 \sum_{i=1}^{Q=6} \sum_{j=1}^{l=6} m_{ij} / N_j \quad (6.1)$$

где N_j - общее количество особей в j -той выборке;

m_{ij} - количество особей, выбиравших i -тое направление по странам света за один временной интервал не менее 8-ми раз (8 шагов из 40), в j -той выборке;

j - текущий номер каждой из 6-ти выборок.

Интенсивность ориентации в данном случае определялась относительным расхождением между долями рыб, выбиравших разные направления в пределах временного интервала, или дисперсией:

$$S^2 = 1/6 \sum_{i=1}^{Q=6} \sum_{j=1}^{l=6} \frac{(n_i - m_{ij}/N_j)^2}{Q(Q-1)} \quad (6.2)$$

где l - число выборок;

Q - число направлений по странам света.

Таким образом, величины « n » и « S^2 » характеризовали собой ориентационную активность рыб в пределах временного интервала. Влияние фактора времени изучалось на основе рассмотрения зависимостей;

$$n = f(t) \text{ и } S^2 = f(t) \quad (6.3)$$

Эксперименты проводились на 96 особях молоди американского угря, распределенным по 6-ти равночисленным выборкам. Фактор времени был использован в 6-ти градациях путем разделения траектории движения каждой особи на 6 интервалов, соответствующих

6-ти временным интервалам. По каждому интервалу определялись величины n и S^2 .

Исходные табличные значения здесь не приводятся, в силу их внешне непоказательного вида. Анализ их результатов приводит нас к следующему выводу. С течением времени доля ориентирующихся рыб в среднем по выборкам закономерно падала: с 31,2% особей до 27,2% особей, т.е. почти на 15%. Расчет корреляции между процессом изменения долей ориентирующихся рыб и временем активного поведения дал следующие результаты: коэффициент корреляции равнялся 0,92 с надежностью 0,98 ($t_z = 4,54$ при $t_{st} = 3,7$).

Интенсивность ориентации, наоборот, с течением времени закономерно возрастала. Величина дисперсии за время наблюдения возросла со значения 17,1 до 45,7 условных единиц, или почти в 2,7 раза. Коэффициент корреляции дисперсий со временем активного поведения равнялся 0,74 с надежностью не менее 0,85 ($t = 2,00$ при $t_{st}(0,9) = 2,1$).

Так было показано, что интенсивность ориентации возрастала (положительно коррелировала) со временем активного поведения рыб в лабиринте. В целом, ориентационная активность рыб по отношению к фактору времени имела различные особенности. При уменьшении доли ориентирующихся рыб одновременно возрастала интенсивность их ориентация по странам света.

Влияние времени на различные формы ориентации изучалось также с использованием в экспериментах особей молоди русского осетра. Активность особей этого вида в среднем оказалась значительно ниже, чем в предыдущем случае; в результате из имеющихся материалов удалось выбрать только 4 особи, траектории которых содержали не меньше, чем по 5 интервалов, длительностью по 40 шагов каждый.

Для каждого интервала вычислялись следующие параметры: частоты выбора 6-ти направлений по странам света; частота выбора прямой позиции узлов лабиринта; частота выбора оси (120° - 300°); сила азимутальной ориентации по направлению 120° ; частоты выбора всех поясов лабиринта. Результаты приведены в таблице 6.1.

Таблица 6.1. Формы ориентации молоди осетра в зависимости от времени

№ временного интервала	Частоты выбора 6-ти направлений по странам света						Частота выбора узлов (0°-120°-240°)	Частота выбора оси (120° - 300°)	Сила азимутальной ориентации (120°) Δg	Частоты выбора поясов лабиринта		
	0°	60°	120°	180°	240°	300°				(1-1)	(2-2)	(3-3)
1	0,131	0,150	0.194	0.219	0,163	0,144	0,488	0,338	0,23	0.47	0,30	0,24
2	0,175	0,150	0.250	0,106	0.194	0,125	0,619	0,375	0,66	0.45	0,33	0,25
3	0,186	0,136	0.225	0,094	0.225	0,131	0.638	0,356	0,61	0.38	0,32	0,31
4	0.206	0,113	0.238	0,075	0.225	0,144	0,669	0.382	0,52	0,29	0.41	0,31
5	0,131	0,169	0.188	0.181	0,131	0.200	0,450	0,386	-0,09	0,29	0,34	0,36
Матем. ожидание	0,167	0,167	0,167	0,167	0,167	0,167	0,500	0,333	0	0,33	0,33	0,33

Примечание: жирным шрифтом выделены частоты, заведомо превышающие соответствующие математические ожидания.

На втором – 120° и 240° , то же самое наблюдалось и на четвертом интервале. К пятому интервалу четко проявилась осевая ориентация по оси (120° - 300°), до того видимая только по усредненным характеристикам частот.

Исследование влияния фактора времени на разные формы ориентации, выявляемые в одном и том же эксперименте, у одних и тех же особей, позволяет одновременно глубже понять взаимосвязи между различными формами ориентации. Так, например, среди группы осетров оказалась одна особь (№ 8), движение которой в лабиринте продолжалось до 500 шагов, что позволило расчленить эту траекторию на 12 временных интервалов по 40 шагов каждый. Изучение форм ориентации у данной особи, несомненно, облегчалось тем обстоятельством, что имелась возможность их анализа в более длительном развитии во времени. Кроме того, в данном случае отсутствовали отклонения, связанные с индивидуальными особенностями разных особей, которые имеют место при усреднении характеристик по группе особей.

Анализ изменения во времени разных форм ориентации этой единичной особи позволил определить, что закономерным изменениям подвержены: частота переходов в поясе тупиков (1-1); частота прямой позиции узлов лабиринта; сила азимутального выбора направления 120° . Во всех случаях наблюдались закономерные изменения во времени всех трех величин. Эти изменения имели подъем в середине (на 240-м шаге), и в конце времени блуждания (на 400-440-м шаге). Оказалось также, что частоты выбора прямой позиции узлов лабиринта и силы азимутального выбора направления 120° , сильно коррелируют между собой. Коэффициент корреляции в данном случае равнялся 0,97 с надежностью 0,999 ($t = 12,13$ при $t_{st} = 4,6$). Обе указанные зависимости во времени также положительно коррелировали с изменением частоты появлений на поясе (1-1). Коэффициент корреляции изменяющихся величин $a_{(0^\circ-120^\circ-240^\circ)}$ и $a_{(1-1)}$ равнялся 0,68 с надежностью 0,98 при ($t = 2,96$ при $t_{st} = 2,8$). Коэффициент корреляции величин Δg_{120° и $a_{(1-1)}$ равнялся 0,65 с надежностью 0,95 ($t = 2,72$ при $t_{st} = 2,2$).

Таким образом, в случае единичной особи, такие формы ориентации, как выбор пояса тупиков, азимутальный выбор направления 120° , и выбор прямой позиции узлов лабиринта, изменяются во времени, будучи довольно жестко связаны друг с другом. Отметим, что при усредненном по группе анализе этих же величин, такой жесткой связи, как правило, не наблюдается. Она, очевидно, в значительной степени нивелируется индивидуальным разбросом, вносимым разными особями в формирование каждой из характеристик ориентации.

В целом же, необходимо признать, что, как показали исследования, все формы ориентации оказались зависимыми от фактора времени блуждания.

Интересно проявляется зависимость от времени блуждания результатов бинарного выбора. Эксперименты в этом направлении проводились в условиях создания вдоль трех осей симметрии лабиринта красного, оранжевого и желтого цветов освещения. В опытах использовалось 5 особей рыбка, поведение которых наблюдалось в лабиринте до совершения ими 100 шагов. Простой подсчет частот выбора каждой особью каждого из цветов освещения привел к данным, изложенным в приведенной таблице.

Таблица 6.2. Частоты выбора разных цветов освещения.

№ особи	Цвет освещения		
	Красный	Оранжевый	Желтый
1	0,31	0,35	0,34
2	0,33	0,34	0,32
3	0,37	0,36	0,27
4	0,37	0,39	0,24
5	0,36	0,36	0,28
В среднем	0,35	0,36	0,29

Из таблицы можно видеть, что средние частоты выбора красного и оранжевого у первой и второй особи почти не отличались от математического ожидания. У трех других рыб выбор красного и оранжевого цветов отличался от выбора желтого цвета освещения (выбор «красный V желтый», сила ориентации 0,19, надежность 0,8, $t = 1,96$ при $t_{st} = 1,5$; выбор «оранжевый V желтый», сила ориентации 0,22, надежность 0,95, $t = 2,75$ при $t_{st} = 2,8$).

Затем, траектории движения всех особей были разбиты на 5 временных интервалов по 20 шагов в каждом. Для каждого из 5-ти интервалов были заново рассчитаны как средние частоты выбора трех цветов освещения, так и соответствующие условиям бинарного выбора значения силы ориентации. Результаты расчетов получились следующие. Выбор цветов освещения существенно изменялся во времени. Так, для первых двух интервалов было показано явное предпочтение красного цвета по сравнению с оранжевым (сила ориентации 0,08-0,16, надежность 0,80, $t = 1,98$ при $t_{st} = 1,5$). Для двух последних интервалов картина представилась обратная: было показано существенное пред-

почтение оранжевого цвета по сравнению с красным (сила ориентации 0,16-0,26, надежность 0,95, $t = 3,0$ при $t_{st} = 2,8$).

Это явление можно интерпретировать следующим образом. В начале движения рыбы, испытывая явный испуг от попадания в неизвестную обстановку, избирали красный цвет как более темный по сравнению с оранжевым. К концу движения, рыбы уже ознакомились с новой обстановкой, убедились, что им здесь ничто не угрожает, и принялись осваивать лабиринт, ориентируясь на более светлый оранжевый цвет, позволяющий лучше разглядеть все детали внутреннего устройства лабиринта.

Как уже указывалось выше (см. раздел 4), для особей рыбца, изученных в проведенных экспериментах, вообще характерна отрицательная фотореакция, связанная с выбором наиболее темного цвета, как его воспринимает сетчатка зрительного аппарата, каковым в нашем случае явился красный цвет освещения. Однако, как показывают эксперименты, эта фотореакция, имеющая очевидно оборонительное значение, довольно ограничена во времени. В наших опытах она имела место на протяжении 40 шагов (около 2-х минут), после чего она сменялась активным предпочтением оранжевого цвета. Последнее, видимо, следует истолковывать как одну из форм ориентировочно-исследовательского поведения. Таким образом, фактор времени блуждания оказался существенно влияющим на бинарную ориентацию в условиях различных цветов освещения.

Общим выводом к проведенным экспериментам явился тот факт, что для всех форм ориентации рыб было обнаружено сильное влияние фактора времени на изменчивое поведение особей.

6.2. Суточный ритм активности

Практически все процессы жизнедеятельности организмов подчинены определенному ритму изменения, связанного с периодичностью смены дня и ночи. Этому ритму в отношении рыб подчинены, прежде всего, оборонительные и пищедобывательные поведенческие реакции. Несомненно, что влияние суточного ритма на поведение и ориентацию рыб должно сильно выражаться также и в условиях проведения лабораторного эксперимента. Следовательно, в этой связи можно ожидать наличия существенного искажения исследуемого в эксперименте ориентационного процесса. Направление этой изменчивости в течение суток, по всей вероятности, будет связано с экологией каждого данного вида рыб, в частности, с их образом жизни (дневной, сумеречный, ноч-

ной), а также и с возрастом исследуемых рыб (стадии молоди, нагульный период, половозрелое состояние и т.п.). В зависимости от наличия упомянутых условий, рыбы в своем поведении, по-видимому, должны будут по-разному реагировать на фактор времени суток. Выявлению этой зависимости посвящены приводимые ниже результаты экспериментов.

В наших экспериментах мы использовали группу особей молоди русского осетра, размером 60-130 мм, в количестве 36 экземпляров. Ориентация этих рыб изучалась в течение нескольких дней в период с 10.00 утра до 22.00 вечера ежедневно. В результате удалось разбить весь 12-часовой период наблюдений на 6 двухчасовых интервалов, распределенных равномерно по времени суток. Каждый двухчасовой интервал характеризовался точкой времени, соответствующей его середине. Результаты разложения всех полученных данных по временной шкале приведены в таблице 6.3.

Таблица 6.3. Поведение осетра в зависимости от времени суток

Период наблюдений	10.00- -12.00	12.00- -14.00	14.00- -16.00	16.00- -18.00	18.00- -20.00	20.00- -22.00
Точка середины интервала (час)	11.00	13.00	15.00	17.00	19.00	21.00
Количество особей	5	9	3	8	7	4
Средняя скорость блужд., шаг/мин.	4,0	4,7	6,7	5,6	6,8	6,1
Средняя длина пути, шагов	63,5	118,2	131,3	132	150,6	133
Среднее время блуждания, мин	14,2	20,2	17,3	21,0	18,8	20,9

Далее, для каждого из сформированных двухчасовых интервалов была проверена ориентация рыб по 6 направлениям по странам света, В таблице 6.4 приведены результаты вычисления средних частот выбора каждого из 6-ти направлений, отдельно для каждого из полученных двухчасовых интервалов.

Как следует из табл. 6.4, по ходу суточного времени наблюдается закономерная изменчивость процесса ориентации рыб. Так, наиболее предпочитаемое вначале направление 120° постепенно заменяется выбором направления 60° .

Таблица 6.4. Ориентация осетра по странам света в зависимости от времени суток

Время суток	Направления по странам света							
	0°	60°	120°	180°	240°	300°		
11.00	0,19	0,12	0,23	0,14	0,25	0,06		
13.00	0,13	0,19	0,19	0,17	0,16	0,16		
15.00	0,13	0,21	0,15	0,16	0,13	0,22		
17.00	0,16	0,17	0,19	0,17	0,16	0,15		
19.00	0,16	0,16	0,18	0,19	0,15	0,17		
21.00	0,14	0,15	0,21	0,16	0,18	0,17		
В среднем	0,15	0,17	0,19	0,16	0,17	0,16		

Затем имеет место сдвиг предпочитаемого направления назад до 120° , затем до 180° , и к концу дня опять существенно предпочитается направление 120° .

Можно было видеть периодическую ориентацию в самом начале пути, то есть в первые два часа наблюдений. Это могло быть связано с локальной ориентацией, направленной на поиск выхода из незнакомой обстановки лабиринта. В среднем по всей группе рыб определялся выбор направлений по странам света, составляющих прямую (0° - 120° - 240°) и обратную (60° - 180° - 300°) позиции узлов лабиринта. Как следует из экспериментов, частоты направлений 60° и 300° , а также 120° и 240° , во времени суток заметно изменялись. Расчеты показали, что эти процессы попарно сильно коррелируют, что свидетельствует об одинаковом влиянии на них фактора суточного ритма. Коэффициент корреляции частот направлений 60° и 300° равен 0,85 с надежностью 0,95 ($t = 3,27$ при $t_{st} = 3,2$). Коэффициент корреляции частот направлений 120° и 240° равен 0,92 с надежностью 0,98 ($t = 4,69$ при $t_{st} = 4,5$).

Таким образом, было показано, что периодический выбор наблюдается в среднем по группе всех особей и может закономерно изменяться во времени в соответствии с суточным ритмом.

Далее изучению был подвергнут азимутальный выбор рыбами направлений по странам света. Азимутальный выбор по определению (см. раздел 2) одновременно связан с избеганием противоположного ему направления. Наличие азимутального выбора будет доказано, если каждому случаю выбора какого-либо направления (по сравнению с математическим ожиданием) будет соответствовать факт достоверного избегания противоположного ему направления, и наоборот. В проведенных экспериментах удалось выявить наличие такой ориентации у рыб. Как следует из протокола наблюдений, в 11.00 в эксперименте имел место азимутальный выбор направления 120° . Далее к 15.00 он сменился на противоположный ему азимутальный выбор (300°), а затем снова вернулся на выбор направления 120° . Частоты обоих направлений, 120° и 300° , оказались в сильной отрицательной корреляционной связи между собой. Коэффициент корреляции равнялся 0,88, при надежности 0,95 ($t = 3,68$ при $t_{st} = 3,2$). Это означало, что любое изменение частоты одного направления происходило почти и только за счет изменения частоты противоположного ему направления. Аналогично, частоты направлений 60° и 240° также оказались связаны между собой сильной отрицательной корреляционной связью. Коэффициент корреляции в этом случае равнялся 0,91 с надежностью 0,95 ($t = 4,33$ при $t_{st} = 3,2$). Так было выявлено наличие одновременно двух азимутальных выборов в поведении рыб. Они оказались подвержены существенным

изменениям, включая полную и неоднократную переориентацию, в течение времени суток.

Исследование динамики изменения осевой ориентации рыб в этих же экспериментах показало, что у осетров имела место и осевая форма ориентации, связанная с выбором одновременно двух противоположных направлений по странам света, или одной оси симметрии лабиринта. Наиболее показательным в этом отношении оказался выбор оси (120° - 300°) по сравнению с выбором оси (60°-240°). Для каждого двухчасового интервала были вычислены значения силы осевой ориентации по формуле:

$$\Delta g = \frac{a(120^\circ-200^\circ) - a(60^\circ-240^\circ)}{1/2[(a(120^\circ-300^\circ)+a(60^\circ-240^\circ))]} \quad (6.4)$$

Из рассмотрения ряда значений силы осевой ориентации следует, что во времени суток имеет место закономерная постепенная переориентация рыб. Процесс переориентации на протяжении времени наблюдения, т.е. в течение 12-ти часов, заключался в плавном переходе от выбора оси (60°-240°) ко все более усиливающемуся выбору оси (120°-300°). Осевая ориентация рыб также оказалась подверженной существенным изменениям в течение времени суток. Все сказанное дает основание считать фактор времени одним из корригирующих факторов, накладывающих свое влияние на процессы ориентации рыб.

Эксперименты показали, что это влияние прослеживается практически на всех изучаемых здесь формах ориентации рыб. Механизм этого влияния может быть достаточно сложным, включающим, по всей вероятности, прямое влияние суточного ритма на мотивационное поведение, а уже характер мотивации в свою очередь определяет направленность ориентационных процессов (об этом подробно см. раздел 5). Выдвинутое предположение хорошо иллюстрируется также еще и следующими данными.

Динамика изменения величины и знака силы осевой ориентации во времени суток была сопоставлена с динамикой изменения величины средней длины пути рыб, вычисленной для каждого из двухчасовых интервалов (см. табл. 6.3). Для удобства вычислений была найдена общая средняя длина пути для всех двухчасовых интервалов времени:

$$S_{\text{общ}} = 1/6 \sum S_i \quad (6.5)$$

которая оказалась равной 120,2 шага или прохода в лабиринте. Далее была изучена зависимость величины S от времени суток T :

$$S = f(T) \quad (6.6)$$

Конкретные данные вычислений здесь не приводятся, в виду их зрительно неочевидной зависимости. Однако анализ конкретных данных показал, что активность рыб, характеризуемая средней длиной свободного поведения в лабиринте, также подчинена определенному суточному ритму, имеет минимум в первой половине дня, постепенно достигает максимума к вечеру. Сама суточная динамика изменения активности, очевидно, связана с экологией вида и возрастом изучаемых особей.

Обращает на себя внимание факт почти параллельного изменения численных значений силы ориентации и средней длины свободного поведения рыб в течение суток. Расчеты показали наличие сильной положительной корреляционной связи между динамикой изменения силы осевой ориентации и динамикой изменения активности рыб. Коэффициент корреляции был равным 0,95 при надежности 0,99 ($t = 6,13$ при $t_{st} = 5,8$). Близость коэффициента корреляции к единице говорит о наличии почти прямой связи между обоими процессами, протекающими одновременно в течение суток.

Другой показатель активности, средняя скорость блуждания в лабиринте, также оказался подверженный изменению в течение суток. Например, в 11.00 рыбы двигались в среднем со скоростью 4,0 шага в минуту, а в 19.00 соответственно 6,8 шагов в минуту. Различие в скорости было достоверно с надежностью 0,95 ($t = 2,29$ при $t_{st} = 2,2$). Для этих же временных интервалов была рассмотрена и ориентация по странам света. Оказалось, что утром ориентация носила выраженный периодический характер, связанный с выбором направлений 0° , 120° , 240° , а вечером избирались направления 120° и 180° (см, табл. 6.4).

Азимутальный выбор направления 0° утром имел место с силой ориентации равной 0,34, вечером же он изменился на противоположный ему выбор направления 180° , с силой 0,19. Выбор направления 240° утром достоверно прекратился к вечеру с надежностью 0,99 ($t = 3,45$ при $t_{st} = 3,3$). Избегание направления 300° утром прекратилось к вечеру с надежностью 0,99 ($t = 3,96$ при $t_{st} = 3,3$). Таким образом, с достоверным изменением величины скорости блуждания произошли различные изменения и в характере ориентации рыб.

Проведенный анализ в целом показывает, что в основе изменений ориентации рыб, связанных со временем суток, лежат по всей вероятности

ости изменения их мотивационного состояния, прямо управляемые суточным ритмом. Влияние последнего на ориентационные процессы у рыб является, поэтому, корригирующим, что и показали результаты описанных здесь экспериментов.

6.3. Градационный эффект

Одним из факторов, имеющих корригирующее значение при формировании поведения, является наличие свободы выбора тех или иных направлений для движения. По сравнению с методом круглого бассейна, лабиринт существенно ограничивает направления, разрешенные для движения в пространстве, что определенно вносит свои коррективы и в ориентацию рыб. Поскольку априорно неизвестно предпочитаемое данным объектом направление по странам света, то жесткая, заранее задаваемая детерминация 6-ти разрешенных направлений, может привести к несовпадению ни одного из них с нужным, предпочитаемым направлением. Таким образом, перед нашими рыбами ставится дополнительная задача, требующая перестройки тактики самого ориентационного поведения. Такая перестройка может иметь двойное выражение:

а) Выбор одного-двух разрешенных и наиболее близких к требуемому направлению. При этом выбор двух направлений будет обусловлен тем обстоятельством, что отсутствующее «нужное» направление пролегает внутри между этими двумя. Эти два направления в лабиринте будут соседними, разделенными углом в 60° . Подобный случай будет соответствовать положительной компенсаторной реакции рыб на отсутствие разрешенного направления, предпочитаемого данной группой рыб.

б) Отсутствие какого-либо выбора в пределах разрешенных 6-ти направлений. Этот случай будет соответствовать отрицательной реакции рыб на отсутствие среди разрешенных направлений «нужного» направления. Появление такой отрицательной реакции будет означать, что корригирующее влияние положения лабиринта в пространстве оказалось настолько большим, что оно привело к смене тактики всего поведения рыб. Последний случай будет означать, что под действием указанного корригирующего фактора изменилась мотивация поведения, что, в свою очередь, привело к изменению характера ориентации.

Эксперименты, иллюстрирующие указанные явления, были проведены с использованием простого методического приема, связанного с разворотом лабиринта в горизонтальной плоскости. Стандартное положение лабиринта определяло всего 6 разрешенных направлений по

странам света: 0° ; 60° ; 120° ; 180° ; 240° ; 300° ; В дальнейшем стандартное положение лабиринта будем для краткости называть «положение 0° ». Разворот лабиринта на угол 60° , или на другие углы, кратные 60° , приводит к симметричной замене одних направлений в лабиринте другими, с сохранением тех же разрешенных направлений по странам света. Т.е. «положение 0° » в таких случаях всегда сохраняется. Поэтому, для анализа возможности указанного явления, в специальных экспериментах были использованы развороты лабиринта на другие углы, в частности, на угол 30° . т.е. использовалось другое положение лабиринта в пространстве, названное «положение 30° ». В этом положении лабиринта были разрешены для движения другие 6 направлений по странам света, а именно: 30° ; 90° ; 150° ; 210° ; 270° ; 330° .

Уже первые эксперименты с изучением ориентации рыб, проводимые в зимнее время, показали наличие отрицательной реакции молодки европейского угря на «положение 0° » лабиринта. Одновременно проводились эксперименты с другим таким же лабиринтом, но развернутым в «положение 30° ». Это расположение новых направлений по странам света позволило проявиться сильно выраженной осевой ориентации рыб. Эксперименты на обоих лабиринтах проводились строго параллельно по времени; таким образом, данные по одному лабиринту служили контролем для другого.

Результаты обоих экспериментов были обработаны по методике накопления частот по времени суток из расчета наблюдения за каждой особью 15 минут, плюс 15-минутная пауза. За один час эксперимента удавалось проследить поведение только 2-х особей. Всего за сутки в каждом лабиринте было прослежено поведение 48 рыб. Как следует из данных экспериментов, в положении лабиринта « 30° » установилось четкое предпочтение оси (90° - 270°). Одновременно, в другом лабиринте, установленном в положении « 0° », наблюдались небольшие колебания частот вокруг своего математического ожидания, равного 0,333.

Таблица 6.5. Осевая ориентация угря в двух разных положениях лабиринта.

	Положение 0°			Положение 30°		
	(0° - 180°)	(60° - 240°)	(120° - 300°)	(30° - 210°)	(90° - 270°)	(150° - 330°)
24 24	0,333	0,342	0,325	0,329	0,383	0,287

Как следует из приведенной таблицы, в положении «0°» рыбы были практически дезориентированы, а в положении «30°» ориентация была четко выражена. Поскольку эксперименты в обоих положениях лабиринта проводились одновременно, а подопытные особи брались из общей выборки, то разнообразие частот в обоих случаях было охарактеризовано величиной дисперсии, равной

$$S^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (a_i - \bar{a})^2}{n(n-1)} \quad (6.7)$$

где \bar{a} - среднее значение каждой из частот, по определению равное математическому ожиданию, т.е. величине 0,333;

a_i - каждая из трех осевых частот для данного положения лабиринта;
 n - количество осей лабиринта, всегда равное 3. Расчет дисперсий для обоих экспериментов по приведенной формуле дал следующие их значения:

$$S_1^2 = 24,2, \text{ а } S_2^2 = 772,0 \text{ условных единиц.}$$

Такое резкое отличие степени разнообразия частот в обоих экспериментах (в 31,9 раза) свидетельствовало о существенном влиянии фактора положения лабиринта. Фактор положения, имеющий всего две градации: "0°" и "30°", имел силу влияния равную 0,44, т.е. разнообразие частот в проведенных экспериментах на 44% определялось градацией, то есть фактором положения лабиринта в горизонтальной плоскости.

Дисперсия S^2 , являющаяся мерой ориентационной активности, позволила установить, что ориентационная активность рыб в положении лабиринта «30°» в 31,9 раза была выражена сильнее, чем таковая в положении лабиринта «0°», где практически наблюдалась почти полная дезориентация рыб.

Обнаруженное в этих экспериментах явление дезориентации рыб при определенных положениях лабиринта было позднее нами (1971) условно названо «градационным эффектом», т.е. эффектом отсутствия реакции рыб при некоторых углах разворота лабиринта, несмотря на наличие действующего внешнего фактора.

Этот эффект был позднее изучен в ряде исследований, проведенных в нашей лаборатории В.В.Красюком, Я.Л.Перским, Н.Романюком, на разных видах рыб. Так, для азовской хамсы на протяжении 3-х дней мая, были получены данные, характеризующие феномен подобного градационного эффекта (таблица 6.6).

Таблица 6.6. Осевая ориентация хамсы 4 мая в двух разных положениях лабиринта

Поло- жение лаби- ринта	К-во рыб	Сравнение осей по странам света	Выбор оси	Сила ориен- тации	Значение критерия Стьюдента		Надеж- ность
					Эмпирические t	Стандартные $t_{\text{табл}}$	
«0°»	10	(0°-180°)V(60°-240°)	(0°-180°)	-0,09	2,22	2,3-3,3-4,8	0,90
«0°»	10	(0°-180°)V(120°-300°)	(0°-180°)	0,12	2,48	2,3-3,3-4,8	0,95
«0°»	10	(60°-240°)V(120°-300°)	(60°-240°)	0,20	4,47	2,3-3,3-4,8	0,99
«30°»	8	(30°-210°)V(90°-270°)	нет	-0,03	0,37	2,4-3,5-5,4	Не
«30°»	8	(30°-210°)V(150°-330°)	нет	0,05	0,84	2,4-3,5-5,4	Досто-
«30°»	8	(90°-270°)V(150°-330°)	нет	0,08	1,35	2,4-3,5-5,4	верно

Таблица 6.7. Осевая ориентация хамсы 5 мая в двух разных положениях лабиринта

Положение лабиринта	К-во рыб	Сравнение осей по странам света	Выбор оси	Сила ориентации	Значение критерия Стьюдента		Надежность
					Эмпирич. t	Стандартное t_{st}	
«0°»	12	(0°-180°) V V (60°-240°)	(0°-180°)	0,15	2,32	2,2-3,1-4,5	0,95
«0°»	12	(0°-180°) V V (120°-300°)	(0°-180°)	0,02	0,55	2,2-3,1-4,5	Не дост.
«0°»	12	(60°-240°) V V (120°-300°)	(60°-240°)	- 0,12	2,22	2,2-3,1-4,5	0,95
«30°»	12	(30°-210°) V V (90°-270°)	нет	0,06	1,31	2,2-3,1-4,5	Не
«30°»	12	(30°-210°) V V (150°-330°)	нет	0,07	1,21	2,2-3,1-4,5	досто-
«30°»	12	(90°-270°) V V (150°-330°)	нет	- 0,01	0,22	2,2-3,1-4,5	верно

Здесь мы можем увидеть, что в положении лабиринта «0°» наблюдалась четко выраженная и достоверная осевая ориентация, в то время как в положении «30°» имела место дезориентация рыб.

На следующий день эксперименты были продолжены в том же направлении. Результаты приведены в таблице 6.7.

В положении лабиринта «0°» по-прежнему наблюдалась достоверно осевая ориентация, однако выбор осей успел смениться на противоположный, что свидетельствовало о перестройке тактики поведения в виде переориентации рыб. Это могло быть связано с изменением стадий миграционного состояния, имевшего место в эти дни. В положении лабиринта «30°» при этом сохранялась постоянная дезориентация рыб.

Так по результатам двух дней экспериментов был сделан вывод, что градационный эффект оказался даже более устойчивым явлением в поведении, нежели явление осевой ориентации рыб.

В последний день экспериментов, проведенных 6 мая, были получены уже совсем другие данные (табл. 6.8).

Как следует из приведенной таблицы, в последний день экспериментов произошла полная переориентация рыб по странам света. Теперь уже в положении лабиринта «0°» наблюдалась дезориентация рыб, а в положении «30°» проявилась достоверно четкая осевая ориентация.

Общим выводом проведенных экспериментов с азовской хамсой может служить вывод о том, что корректирующее влияние позиции лабиринта заключается в том, что два его положения в пространстве, а именно положение «0°» и положение «30°», дополняют друг друга. Это выражается тем обстоятельством, что если в одном из указанных положений лабиринта достоверно наблюдается осевая ориентация, то во втором положении будет наблюдаться градационный эффект, или полная дезориентация рыб. Другими словами, если одно из положений лабиринта позволяет выявить картину осевой ориентации, то в другом положении имеющаяся ориентация рыб не может проявиться. Потому в этом втором положении лабиринта заведомо можно ожидать дезориентации рыб. И указанный второй эксперимент можно заранее не проводить как бесполезный.

Корректирующее влияние положения лабиринта было также показано и в экспериментах с молодью балтийского рыбца, проведенных в нашей лаборатории В. В.Красюком, Я.Л.Перским и Н.Романюком. В этих экспериментах также параллельно использовалось два лабиринта в двух разных положениях. Результаты приведены в таблице 6.9.

Таблица 6.8. Осевая ориентация хамсы 6 мая в двух разных положениях лабиринта

Положение лабиринта	К-во рыб	Сравнение осей по странам света	Выбор оси	Сила ориентации	Значение критерия Стьюдента		Надежность
					Эмпирич. t	Стандартные t_{st}	
«0°»	12	(0°-180°)V V(60°-240°)	нет	-0,01	0,32	2,2-3,2-4,6	Не достоверно
«0°»	12	(0°-180°)V V(120°-300°)	нет	-0,04	0,90	2,2-3,2-4,6	
«0°»	12	(60°-240°)V V(120°-300°)	нет	-0,02	0,54	2,2-3,2-4,6	
«30°»	12	(30°-210°)V V(90°-270°)	(30°-210°)	-0,08	2,28	2,2-3,1-4,5	0,95
«30°»	12	(30°-210°)V V(150°-330°)	нет	0,03	0,83	2,2-3,1-4,5	Не дост.
«30°»	12	(90°-270°)V V(150°-330°)	(90°-270°)	0,11	3,13	2,2-3,1-4,5	0,99

Таблица 6.9. Осевая ориентация рыба в двух разных положениях лабиринта

К-во рыб	Положение 0°			Положение 30°		
	(0° - 180°)	(60° - 240°)	(120° - 300°)	(30° - 210°)	(90° - 270°)	(150° - 330°)
24+24	0,307	0,368	0,325	0,327	0,337	0,336

Из данных таблицы видно, что в положении «0°» наблюдался четкий выбор оси (60°-240°) и избегание оси (0°-180°). В положении «30°» наблюдалась полная дезориентация рыб. Для обоих случаев была вычислена ориентационная активность, измеряемая дисперсией разности трех осевых частот, для каждого из двух положений лабиринта.

В результате вычислений были получены следующие значения дисперсий:

$$\begin{array}{ll} \text{для положения «0°»} & S_1^2 = 319,0 \text{ усл.ед.;} \\ \text{для положения «30°»} & S_2^2 = 10,2 \text{ усл.ед.} \end{array}$$

Их отношение

$$S_1^2/S_2^2 = 31,3.$$

То есть, эксперименты показывают, что ориентационная активность рыб в положении «0°» в 31,3 раза сильнее, чем такая же активность тех же рыб в положении «30°». Расчеты показали, что сила влияния фактора положения лабиринта в указанных экспериментах равнялась 0,57, или 57%.

Таким образом, эксперименты с молодью балтийского рыба также подтвердили наличие градиционного эффекта при определении осевой ориентации рыб в лабиринте. Для окончательной проверки этого явления нами были поставленные специальные контрольные эксперименты. В течение одного дня лабиринт устанавливался в 4-х позициях, переход между которыми осуществлялся поворотом лабиринта на угол 30° по часовой стрелке. При этом разрешенными для движения оказывались следующие оси симметрии лабиринта.

Таблица 6.10. Положения лабиринта в контрольных экспериментах.

Положение лабиринта	Угол разворота по часовой стрелке, в градусах	Положение лабиринта «0°» или «30°»	Оси симметрии, разрешенные для движения
Первое	0°	«0°»	(0°-180°), (60°-240°), (120°-300°)
Второе	30°	«30°»	(30°-210°), (90°-270°), (150°-330°)
Третье	60°	«0°»	(0°-180°), (60°-240°), (120°-300°)
Четвертое	90°	«30°»	(30°-210°), (90°-270°), (150°-330°)

Из данных таблицы видно, что 1 и 3 позиции лабиринта, отличающиеся углом разворота лабиринта в 60°, тем не менее, определяют одно и то же положение лабиринта «0°», как разрешающее движение по тем же осям симметрии. Аналогично, 2 и 4 позиция лабиринта определяли его положение «30°», как разрешающее движение по двум другим осям. Таким образом, разворот на угол 60° приводил лишь к симметричной замене одних и тех же разрешенных осей для движения. Если ориентационный процесс в эксперименте не связан с особенностями лабиринта, то такой симметричный разворот на 60° не должен сказаться и на самой осевой ориентации рыб.

В такой постановке задачи эксперименты должны были показать чередование градационного эффекта и наличия выраженной осевой ориентации. Эксперименты, проведенные с молодью европейского угря, полностью подтвердили указанное предположение. Результаты обработки этих экспериментов приведены в таблице 6.11.

Таблица 6.11. Контрольные эксперименты по изучению градиационного эффекта.

Положение лабиринта	Положение «0°» или «30°»	Оси симметрии и соответствующие частоты			t ₁₋₂	t _{st}	Достоверность
		1	2	3			
Первое	«0°»	(0°-180°)	(60°-240°)	(120°300°)			
		0,324	0,342	0,332	2,85	2,2	0,95
Второе	«30°»	(30°-210°)	(90°-270°)	(150°-330°)			
		0,341	0,327	0,332	1,41		Не достоверно
Третье	«0°»	(0°-180°)	(60°-240°)	(120°-300°)			
		0,321	0,346	0,334	3,79	3.1	0,99
Четвертое	«30°»	(30°-210°)	(90°-270°)	(150°-330°)			
		0,329	0,339	0,332	1,30		Не достоверно

Как следует из данных таблицы, в 1 и 3 позициях лабиринта наблюдается четкий анизотропный выбор, а во 2 и 4 – его отсутствие, или градационный эффект. Таким образом, контрольные эксперименты также показали, что градационный эффект в осевой ориентации рыб в лабиринте действительно существует. Его появление зависит только от положения лабиринта относительно стран света; из двух положений лабиринта: «0°» или «30°», в одном из них почти всегда наблюдается градационный эффект. Он был связан с дезориентацией рыб, когда их движение в лабиринте не отличалось от случайного блуждания.

По сумме данных, полученных во всех экспериментах, проведенных нами и другими исследователями, следует такой вывод. Градационный эффект дезориентации рыб является их отрицательной реакцией на отсутствие среди разрешенных направлений тех из них, которые актуально нужны рыбам для ориентации в данном состоянии. То есть имеет место фактическая отрицательная реакция рыб на ограничение свободы передвижения лабиринтом. Это означает, что разные положения лабиринта в пространстве могут в большей или меньшей степени ограничивать свободу перемещения рыб, затрудняя или облегчая им ориентацию по странам света. Таково корректирующее влияние фактора ограничения свободы передвижения на ориентацию рыб в пространстве.

Биологический смысл данного явления может состоять в том, что в условиях градационного эффекта рыбы меняют тактику своего поведения и, вместо ориентации по странам света, начинают случайно блуждать по лабиринту, или же пытаются искать выход из лабиринта.

Глава 7. ВЛИЯНИЕ ИСКУССТВЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ПОВЕДЕНИЕ РЫБ

7.1. Психотропные вещества

Из биомедицинских исследований известно, что психотропные вещества могут оказывать сильное влияние на поведение человека и животных. Важен также вопрос о выборе модельных объектов для первичной оценки действия тех или иных новых медицинских препаратов. В этой связи возникает вопрос о возможном характере нарушений или изменений в поведении и в пространственной ориентации организмов. Представители класса рыб могли бы явиться удобным модельным объектом для подобных исследований, что связано с наименьшим в ряду позвоночных уровнем развития у них нервных структур и процессов в ЦНС.

Исследование воздействия четырех психотропных веществ на ориентацию рыб было проведено в нашей лаборатории А.Е.Спектором. Задачей экспериментов явилось изучение влияния слабых растворов (0,1 мл/л) некоторых широко применяемых в клинической медицине психотропных препаратов, в частности аминазина, галоперидола, седуксена и тизерцина, на поведение и ориентацию рыб.

Эксперименты проводились на 112 особях молоди балтийского рыбца, параллельно в опытном и контрольном лабиринтах, в условиях исключения астрономических и гидрологических ориентиров. При этом в воде опытного лабиринта создавался раствор психотропного препарата, в контрольном – содержалась обычная вода. Параллельность проведения экспериментов в двух лабиринтах, установленных в одинаковом положении, одновременно позволяла избежать возможного влияния биологического суточного ритма на конечные результаты. Каждая особь выдерживалась в лабиринте стандартное время, равное 15-ти минутам. В экспериментах регистрировались следующие стандартные характеристики поведения:

- длина траектории свободного движения (в шагах);
- частота появления в зоне тупиков лабиринта;
- частота выбора трех осей симметрии лабиринта.

Подробному анализу было подвергнуто влияние четырех видов психотропных препаратов на указанные характеристики поведения рыб. В результате было показано следующее (таблица 7.1).

Таблица 7.1. Двигательная активность под действием психотропных веществ

Вещество	К-во рыб	Скорость (шаг / мин.)		Оценка по критерию Стьюдента			Оценка дисперсионным анализом			
		Контроль	Опыт	t	t_{st}	Надежн.	Сила влияния	F	F_{st}	Надежн.
Аминазин	30	20,9	5,4	7,03	3,8	0,999	0,62	139,6	13,5	0,99
Галоперидол	24	14,7	17,0	0,8	Не достов.		0,03	Не достоверно		
Седуксен	28	19,0	10,2	3,36	2,8	0,99	0,29	32,5	13,5	0,999
Тизерцин	30	15,7	16,1	0,26	Не достов.		0,01	Не достоверно		

Двигательная активность, или скорость рыб, измеряемая отношением длины их траектории движения ко времени нахождения рыб в лабиринте, в контрольных экспериментах в разные дни колебалась от значений 14,7 до 20,9 шагов в минуту, при среднем значении ее за весь период исследований, равном 17,6 шагов в минуту. В опыте, с применением психотропных веществ, в целом было отмечено очевидное ослабление двигательной активности рыб. В таблице 7.1 представлены результаты измерения двигательной активности рыб.

Как следует из данных приведенной таблицы, два примененных вещества, а именно аминазин и седуксен, оказали существенно подавляющее влияние на двигательную активность рыб. Сила влияния факторов присутствия этих психотропных веществ в воде, оказалась равной 62% и 29% соответственно при высокой надежности. Вещества галоперидол и тизерцин, по данным экспериментов, не оказали существенного влияния на двигательную активность рыб, что тоже является важным выводом.

Подавляющее влияние первых двух веществ на двигательную активность рыб было, возможно, связано с их влиянием непосредственно на характер мотивационного возбуждения в ЦНС. Поэтому можно было ожидать, что изменения в мотивации приведут и к изменению характера ориентации рыб в лабиринте. В частности, угнетающее воздействие примененных веществ должно было, очевидно, вызвать усиление оборонительной реакции рыб. Оно могло бы выразиться, в частности, в возрастании частоты выбора зоны тупиков лабиринта, и связанной с попытками покинуть лабиринт. Специальный анализ этой возможности в отдельных случаях подтвердил это предположение. В таблице 7.2 приведены результаты измерения частот появлений подопытных рыб в тупиках, для случаев опытного и контрольного лабиринтов.

Стоит здесь напомнить, что математическое ожидание зоны тупиков равно 0,250 (см. главу 3, замечание к лемме б).

Как следует из таблицы 7.2, воздействие *аминазина* действительно привело к некоторому усилению оборонительной реакции рыб. Однако вещество *седуксен*, также сильно подавляющее двигательную активность, не вызвало усиления указанной реакции. Как будет показано далее, действие седуксена вызывает другую поведенческую реакцию рыб, а именно существенную переориентацию рыб по странам света. Вещество *галоперидол*, не подавляющее двигательной активности рыб, тем не менее, вызвало существенное усиление оборонительной реакции.

Таблица 7.2. Влияние психотропных веществ на оборонительную реакцию рыб (выбор зоны тупиков).

Вещество	К-во рыб	Частота зоны тупиков		Оценка по критерию Стьюдента		
		Контроль	Опыт	t	t_{st}	Достоверн.
Аминазин	30	0,246	0,280	1,28	1,3	0,80
Галоперидол	24	0,224	0,260	2,25	2,1	0,95
Седуксен	28	0,256	0,266	0,50	Не достов.	Не достов.
Тизерцин	30	0,241	0,222	1,48	1,3	0,80

Вещество *тизерцин*, также не вызывавшее угнетения двигательной активности, оказалось фактором, даже несколько усиливающим ориентировочно-исследовательскую реакцию рыб.

Таким образом, примененные психотропные вещества, обладая очевидно различным механизмом воздействия на процессы в ЦНС рыб, могут вызывать усиление или ослабление оборонительной реакции рыб, сочетая это в некоторых случаях с подавляющим воздействием на уровень общей двигательной активности.

Затем были изучены возможные изменения в характере ориентации рыб по странам света под действием тех же психотропных веществ. В контрольных опытах, в течение всего периода проведения экспериментов, ориентация рыб по странам света практически не менялась. В таблице 7.3 приведены средние частоты выбора 3-х осей симметрии лабиринта в контрольных экспериментах.

Как следует из таблицы, во всех контрольных экспериментах (без какого либо воздействия) наблюдалась осевая ориентация по странам света, связанная с выбором оси (120° - 300°) по сравнению с осью (0° - 180°). В каждом конкретном эксперименте указанное явление имело не очень высокую надежность (80-90%), что свидетельствовало о его довольно слабой выраженности. Только рассмотрение всех вместе 4-х контрольных экспериментов позволило достоверно доказать четкое явление выбора оси (120° - 300°) по сравнению с осью (0° - 180°) с достаточно высокой надежностью (не ниже 98%).

Аналогично был проведен анализ ориентации рыб по странам света в экспериментах с применением психотропных веществ. В таблице 7.4 приведены результаты проведенного анализа.

Как следует из данных приведенной таблицы, применение вещества седуксен вызывает существенную переориентацию рыб. При его наличии в воде, у рыб произошла небольшая смена направлений ориентации: вместо оси (120° - 300°), рыбы стали выбирать ось (0° - 180°). Резкое уменьшение частоты выбора оси (120° - 300°) в опыте по сравнению с контролем было достоверно с надежностью 0,95 ($t = 2,07$ при $t_{cr} = 2,07$). Таким образом, вещество седуксен, при его применении, уменьшает почти вдвое уровень двигательной активности рыб, не вызывает оборонительной реакции выбора тупиков и, одновременно, вызывает заметную компасную переориентацию.

Вещества аминазин, галоперидол и тизерцин, в целом, сходным образом несколько изменили ориентацию рыб по странам света.

Таблица 7.3. Контрольные эксперименты (без психотропных веществ) по ориентации рыб по странам света

Контроль к опыту с веществом	Оси симметрии лабиринта			Достоверность отличия частот осей (120° – 300°) и (0°-180°)		
	0°-180°	60°-240°	120°-300°	t_{3-l}	t_{st}	Надежность
Аминазин	0,323	0,339	0,339	1,47	1,3	0,80
Галоперидол	0,313	0,348	0,340	2,02	1,8	0,90
Седуксен	0,333	0,321	0,348	1,48	1,3	0,80
Тизерцин	0,325	0,337	0,337	1,56	1,3	0,80
Средние величины	0,324	0,336	0,341	5,32	4,5	0,98

Таблица 7.4. Ориентация по странам света. Эксперименты с психотропными веществами

Опыт с веществом	Оси симметрии лабиринта			Достоверн. отличия частот осей (120°-300°) и (0°-180°)			
	0°-180°	60°-240°	120°-300°	t_{z-l}	t_{sr}	Надежность	
Аминазин	0,326	0,326	0,354	2,10	2,1	0,95	
Галоперидол	0,319	0,332	0,349	3,90	3,1	0,99	
Седуксен	0,342	0,332	0,327	1,11	1,1	0,70	
Тизерцин	0,321	0,337	0,342	3,51	3,0	0,99	

Так, если в контрольных экспериментах (таблица 7.3), наряду с выбором оси (120°-300°), наблюдался также и заметный выбор оси (60°-240°), то в экспериментах с применением указанных трех психотропных веществ этого выбора уже не было (таблица 7.4.). Более того, выбор оси (120°-300°) стал более четким, частоты выше, а надежность отличия частоты выбора оси (120°-300°) от частоты оси (0°-180°) стала существенно выше (95-99%), чем в контрольных экспериментах (80-90%).

Таким образом, вероятно, можно говорить о факте усиления осевой ориентации под действием указанных трех психотропных веществ. Высказанное предположение хорошо иллюстрируется следующими данными. Отличие средних частот выбора оси (120°-300°), в экспериментах с применением аминазина, галоперидола и тизерцина от средних частот выбора этой же оси в контрольных экспериментах, оказалось достоверно. Общая средняя частота выбора в опыте равнялась 0,348 и была достоверно выше общей средней в контроле, равной 0,339, с надежностью 0,95 ($t=2,68$ при $t_{st}=2,6$).

Вычисление величин силы осевой ориентации дало следующие данные.

Таблица 7.5. Осевая ориентация рыб в контроле и опыте по применению психотропных веществ.

Вещество	Контроль (сила ориентации)			Опыт (сила ориентации)		
	Δg_{1-3}	Δg_{2-3}	Δg_{1-2}	Δg_{1-3}	Δg_{2-3}	Δg_{1-2}
Аминазин	0,05	0	0,05	0,10	0,08	0,02
Галоперидол	0,08	-0,02	0,10	0,09	0,05	0,04
Тизерцин	0,04	0	0,04	0,06	0,01	0,05

Примечание: Индекс (1-3) у значений разностей g в таблице обозначает выбор между осями (0°-180°) и (120°-300°); индекс (2-3) - выбор между осями (60°-240°) и (120°-300°); индекс (1-2) – выбор между осями (0°-180°) и (60°-240°); Δg - величина соответствующей силы осевой ориентации.

Как следует из таблицы, в опытных условиях выбор между осями (0°-180°) и (120° -300°), а также между осями (60°-240°) и (120°-300°), во всех случаях был выше, чем в соответствующих контрольных условиях. Надежность этого превышения составляла не менее 0,80 (для Δg_{1-3} : $t = 2,19$, для Δg_{2-3} : $t = 2,43$, при $t_{st} = 1,9$).

Таким образом, применение веществ аминазина, галоперидола и тизерцина не только изменяло характер компасной ориентации, но и

определенно усиливало ее интенсивность, измеряемую средней силой ориентации.

Проведенные исследования показали, что все примененные в экспериментах психотропные вещества оказывали сильное влияние на поведение и ориентацию рыб. Механизм этого влияния на ЦНС рыб пока остается неизученным. Подавление двигательной активности оказалось слабо связанным с ориентацией по странам света. Дезориентации рыб не наблюдалась ни в одном случае применения психотропных веществ. Наличие либо отсутствие оборонительной реакции рыб, оказалось никак не связанным с характером ориентации рыб по странам света. Любопытным феноменом явился факт очевидной переориентации рыб под действием вещества седуксен.

В целом можно заключить, что применение психотропных веществ оказывало сильное влияние на поведение рыб, оно вносило свою коррекцию в общую картину поведения.

7.2. Инерциальные перегрузки

Некоторые физические воздействия, оказывая корректирующее влияние на поведение, изменяют характер ориентации, причем не только в период прямого воздействия, но и значительное время после окончания этого воздействия. Важную роль играет фактор инерциальных перегрузок на состояние организма и его возможное последствие. В природе такие явления могут происходить при попадании рыб в водотоки в плотинах гидросооружений. Причем воздействие таких процедур на физиологическое состояние рыб пока неизвестно. Исследования показывают, что явления последствия заметны и при изучении ориентации рыб по странам света.

В нашей лаборатории А.Е.Спектором были проведены исследования последствия инерциальных перегрузок на поведение рыб - молоди балтийского рыбака. В экспериментах небольшие группы рыб по 6 особей подвергались дозированным инерциальным перегрузкам с помощью лабораторной центрифуги, вращающейся со скоростью 16,7 оборота в секунду. Было использовано различное время перегрузок: 1; 4; 6 минут. В контроле была изучена осевая ориентация рыб в двух положениях лабиринта, при этом в положении «0°» наблюдался четкий выбор оси (60°-240°), а в положении «30°» наблюдалась дезориентация рыб, характерная для градационного эффекта.

В опыте изучалось последствие перегрузок спустя 2 часа после воздействия. При этом были отмечены следующие особенности в пове-

дении рыб. Двигательная активность рыб уменьшилась в 1,6 раза по сравнению с ее исходным уровнем, а также с параллельно измеряемым контрольным уровнем. Так, в контрольном опыте рыбы двигались со скоростью 1,37 метра в минуту, а после воздействия перегрузок скорость рыб не превышала 0,86 метра в минуту. В ориентации рыб также произошли существенные изменения. В частности, произошла полная переориентация рыб; появился достоверный выбор оси (30° - 210°). Одновременно произошла смена положений лабиринта, где фиксировался градационный эффект. Теперь в положении « 30° » начала проявляться четкая ориентация, а в положении « 0° » стала наблюдаться дезориентация рыб. Частота выбора оси (30° - 210°), как показал анализ данных, оказалась зависящей от длительности инерциальной перегрузки. В таблице 7.6 приведены результаты сопоставления времени перегрузки и величины частоты выбора оси (30° - 210°), указывающие на пропорциональный характер связи между ними.

Таблица 7.6. Выбор оси (30° - 210°) в зависимости от длительности перегрузки.

№	Длительность перегрузки, мин	Частота выбора оси (30° - 210°)	Характер опыта
1	0	0,327	Контроль
2	1	0,364	Опыт
3	4	0,368	Опыт
4	6	0,384	Опыт

Напомним, что математическое ожидание частоты выбора каждой оси равняется 0,333. В опытах наблюдается неожиданный эффект нарастания силы осевой ориентации по тому же направлению по странам света. Расчеты показывают высокую положительную корреляцию между длительностью инерциальной перегрузки и величиной частоты выбора оси (30° - 210°). Коэффициент корреляции равнялся 0,86 с надежностью 0,90 ($t = 2,38$ при $t_{st} = 2,4$). Это означало, что усиление выбора оси (30° - 210°) на 86% определяется именно длительностью инерциальной перегрузки рыб. Эффект получился довольно неожиданным и требующим дополнительных гипотез и проверок.

Другие варианты времени последствия изучались только по параметру скорости движения рыб. Она постепенно возвратилась к исходному (контрольному) уровню только спустя 36 часов после перегрузки. Эффект действия инерциальной перегрузки был вполне обратимым.

7.3. Последствие мощного магнитного поля

Более длительное последствие было прослежено нами в экспериментах по подавлению осевой ориентации молоди европейского угря. Поскольку гипотеза о геомагнитном поле как ориентирующем факторе в наблюдаемой ориентации угрей по странам света стала рабочей гипотезой, было предпринято предварительное исследование, связанное с попыткой воздействия на гипотетические рецепторы магнитного поля с помощью заведомо подавляющего фактора – искусственного магнитного поля повышенной напряженности. Воздействие производилось путем 50-минутной экспозиции рыб в искусственном магнитном поле (ИМП) напряженностью 2700 эрстед (1973). В экспериментах использовалась одна и та же группа особей угря из 12-ти экземпляров. Наличие ориентации по странам света было проверено 4 раза:

- до воздействия магнитным полем,
- в тот же день после воздействия;
- спустя 2 дня;
- спустя 40 дней после воздействия.

Результаты многократного изучения ориентации рыб приведены в таблице 7.7.

Из таблицы 7.7 следует, что осевая ориентация (60° - 240°), наблюдавшаяся в контроле, сменилась стабильной дезориентацией (равномерным распределением), наблюдавшейся на протяжении 40 дней подряд, пока проводились ее измерения. Эти данные иллюстрируются также и соответствующими диаграммами ориентации рыб по странам света (см. рисунок 7.1).

Таблица 7.7. Выбор стран света угрями до и после разового воздействия ИМП

Время после воздействия ИМП	Направление осей симметрии			Эмпирические значения критерия Стьюдента				Надежн.
	0°-180°	60°-240°	120°-300°	t ₁₋₂	t ₂₋₃	t ₁₋₃	t _{st}	
	1	2	3					
До воздействия (контроль)	0,313	0,351	0,336	4,30	2,21	2,12	2,2	0,95
Сразу же после воздействия (опыт)	0,333	0,337	0,331	0,28	0,48	0,15		Не достов.
Через 2 дня (опыт)	0,341	0,334	0,325	0,58	0,69	1,56		Не достов.
Через 40 дней (опыт)	0,335	0,328	0,336	0,50	0,80	0,07		Не достов.

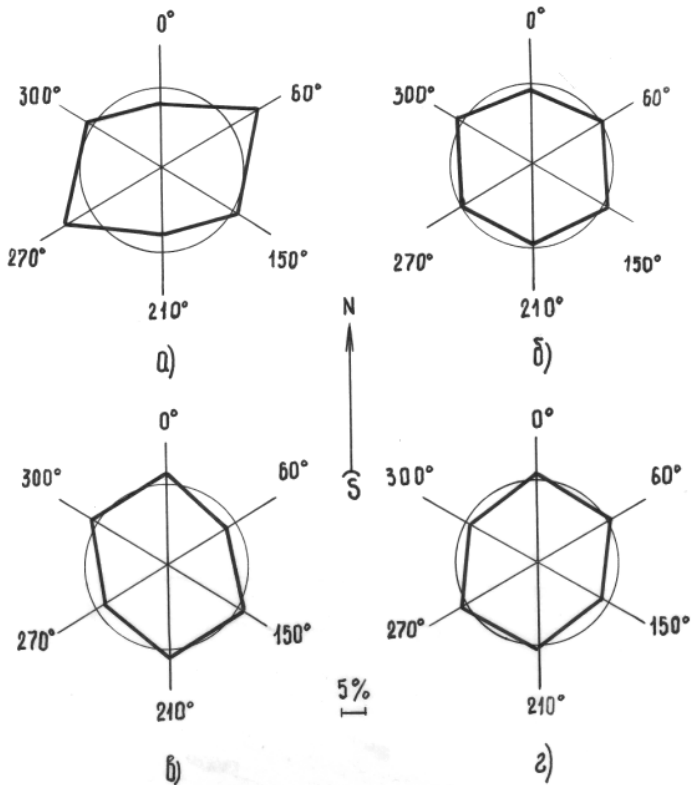


Рис. 7.1. Диаграммы ориентации по странам света рыб, подвергнутых воздействию сильного магнитного поля: а) непосредственно перед воздействием; б) сразу после воздействия; в) через два дня; з) через 40 дней.

Проверочные эксперименты, проведенные с этими же рыбами в лабиринте, установленном в положении «30°», также показали наличие дезориентации. Воздействие сильного магнитного поля на способность рыб к компасной ориентации оказалось необратимо подавляющим.

Дополнительно эти же особи угря были проверены на предмет возможных изменений в общей ориентационной и двигательной активности, в зависимости от последствия ИМП. Для этого все протоколы были заново обработаны. В результате удалось получить некоторые дополнительные сведения, характеризующие явление последствия ИМП. Для характеристики общей ориентационной активности использовался параметр S^2 (см. раздел 6.1, формула 6.2), вычисляемый относительными расхождениями между долями рыб, выбиравших разные направления по странам света. Изучение общей ориентационной активности рыб привело к получению следующих результатов.

Таблица 7.8. Ориентационная активность угрей до и после разового воздействия ИМП

№ п/п	Время после воздействия ИМП	Ориентационная	активность угрей
		Абсолютная S_i^2	Относительная S_i^2/S_1^2
1	до воздействия (контроль)	122,2	1,00
2	непосредственно после воздействия (опыт)	3,3	0,03
3	Через 2 дня (опыт)	21,5	0,18
4	Через 40 дней (опыт)	6,3	0,05

Из приведенных данных следует, что ориентационная активность рыб, принимаемая в контроле за единицу (100%), после воздействия ИМП почти исчезла, и на протяжении 40 дней ее значение только однажды достигло 18% от исходного (контрольного) уровня. Таким образом, ориентационная активность рыб оказалась практически подавленной. Это также подтвердило факт длительной и, вероятно, необратимой, потери способности рыб к компасной ориентации.

Выявление длительной дезориентации рыб могло свидетельствовать о сильном угнетении у рыб каких-то важных физиологических функций, видимо, необратимо изменившихся под действием ИМП. Интегральной характеристикой физиологического состояния обычно служит уровень двигательной активности, измеряемый скоростью свободного двигательного поведения рыб. Специальная проверка динамики двигательной активности на протяжении 40 дней после воздействия ИМП, в целом, не подтвердила предположения о возможном угнетении физиологических функций. В таблице 7.9 приведены результаты изучения динамики двигательной активности рыб на протяжении 40 дней после воздействия ИМП.

Таблица 7.9. Скорость движения угрей до и после разового воздействия ИМП.

№ п/п	Время после воздействия ИМП	Скорость движения рыб		Значения критерия Стьюдента		Надежность
		Абсолютная шаг/мин	Относит. V_i/V_1	Эмпирич. t_i	Стандартн. t_{st}	
1	До воздействия (контроль)	13,5	1,00±0,18	-	-	-
2	Сразу после воздействия (опыт)	11,8	0,87±0,20	1,10	Не достов.	
3	Через 2 дня (опыт)	14,4	1,06±0,15	0,58	Не достов.	
4	Через 40 дней (опыт)	25,5	1,89±0,21	4,51	3,3	0,999

Из данных приведенной таблицы следует, что сразу после воздействия, а также в ближайшие 2 дня, уровень двигательной активности достоверно не отличался от исходного контрольного уровня. То есть, воздействие ИМП на организм рыб по своим ближайшим последствиям переносится ими, видимо, безболезненно. Об этом говорит стабильность и практически неизменность уровня общей двигательной активности как до, так и после воздействия ИМП на протяжении ближайших нескольких дней.

Резкое увеличение скорости движения рыб через 40 дней после воздействия, уже никак не могло быть связано с последствием ИМП. Оно было связано, скорее всего, с собственным биологическим ритмом организма, изменявшим уровень двигательной активности в соответствии с сезонными изменениями. Воздействие ИМП производилось поздней весной, а последняя проверка рыб - уже в середине лета того же года.

Сезонная динамика изменения уровня двигательной активности рыб показывает ее существенное возрастание в летнее время и, наоборот, ее ослабление в зимнее время. В соответствии с этой закономерностью у опытной группы рыб при последней проверке (через 40 дней после воздействия ИМП) было обнаружено достоверно резкое возрастание скорости движения по сравнению с днями предыдущих 3-х проверок. Выявленная при последней проверке скорость движения угрей была в 1,89 раза выше скорости этих же рыб до воздействия ИМП ($t = 4,51$ при $t_{st} = 3,3$, надежность 0,999); в 2,16 раза выше скорости, которую рыбы показали непосредственно после воздействия ИМП ($t = 5,19$ при $t_{st} = 3,3$, надежность 0,999); и в 1,77 раза выше скорости, которую рыбы показали спустя 2 дня после воздействия ($t = 4,29$ при $t_{st} = 3,3$, надежность 0,999).

Таким образом, можно считать, что разовое воздействие ИМП существенно не отразилось на динамике двигательной активности рыб, изменявшейся в полном соответствии с биологическим ритмом и сменой сезонов года. Отсюда, следовал вывод о локальном характере воздействия ИМП на физиологическое состояние рыб, ограничивающемся, вероятно, уровнем нарушений в работе рецепторных систем. Это приводило к потере рыбами способности к ориентации по странам света, но без ущерба для общего физиологического состояния организма. Такое воздействие примененного раздражителя – ИМП было интерпретировано как вызывающее запредельное торможение рецепторной системы, ответственной за компасную ориентацию. Следовательно, разовое воздействие ИМП может явиться раздражителем, вызывающим длительную (до 40 дней) дезориентацию рыб при сохранении у

них нормального физиологического состояния организма. Такое воздействие ИМП оказалось, по всей видимости, необратимым.

Все перечисленные данные указывают на необходимость учета явлений последствия искусственных химических и физических факторов на рыб. Особенно важно здесь определение обратимых и необратимых воздействий на рецепторные и анализаторные системы рыб. В первом случае можно было бы говорить о временном и обратимом характере примененной нагрузки, во втором – о ее необратимом и разрушающем воздействии.

Глава 8 (специальная). РЕЧНОЙ УГОРЬ В ГЕОМАГНИТНОМ ПОЛЕ

8.1. Загадки миграций речного угря

Речного угря называют одной из самых загадочных рыб в океане. И действительно, эта рыба живет в реках и озерах Европы и Северной Африки до 15 лет, с вполне нормальным поведением, характерным для других рыб этих водоемов. Но никогда люди не видели, когда и как наши речные угри откладывали икру. Это выяснилось сравнительно недавно, и еще больше удивило ученый мир. Оказывается, для размножения угри уходят в далекое путешествие – в миграцию, и проделывают путь в 5-7 тысяч километров пути через всю Атлантику, в сторону Саргассова моря. И только там они мечут икру, после чего немедленно умирают.

В то же время в Атлантике рыбаки часто находили какие-то прозрачные лепесточки, каких-то неведомых существ. Их длина в океане не превышала 5 мм, но, по мере приближения к Европе, понемногу увеличивалась, достигая 8-10 мм. Уже потом выяснилось, что эти лепесточки и есть личинки речного угря, прямые потомки взрослых угрей, которые покинули уютные и полные пищи реки на континенте, чтобы «отдать жизнь за детей»: выметать икру и умереть. Добавим, что нерестовая миграция речного угря занимает несколько месяцев, порой до одного года, когда угри двигаются через океан на глубинах до 300 метров. А обратный путь, проделываемый личинками с помощью течения Гольфстрим, длится три года. Эти данные стали известны только в 30-е годы, прежде всего, благодаря работам немецкого ученого Эренбаума (Ehrenbaum, 1930).

Анадромная миграция угрей. Анадромной называют миграцию личинок рыб, выклюнувшихся из икры, и массово двинувшихся для занятия пастбищных территорий водоема. Эта миграция личинок угря происходит пассивно, и потому длится так долго. Цель миграции у некоторых ученых вызывает сомнение. Говорят, что личинки разносятся равным образом во все стороны в океане, а не только на восток-северо-восток. Просто на юге и на севере они гибнут от слишком низкой и слишком высокой температуры. Эксперименты с личинками мало кто проводил. Есть данные, что они избегают дневного света. Днем они уходят на небольшую глубину, ночью – поднимаются к поверхности воды. Неизвестно, есть ли при этом какая либо активная ориентация в пространстве.

Географическое распространение личинок угря в Атлантическом океане приведено на нижеследующей карте.

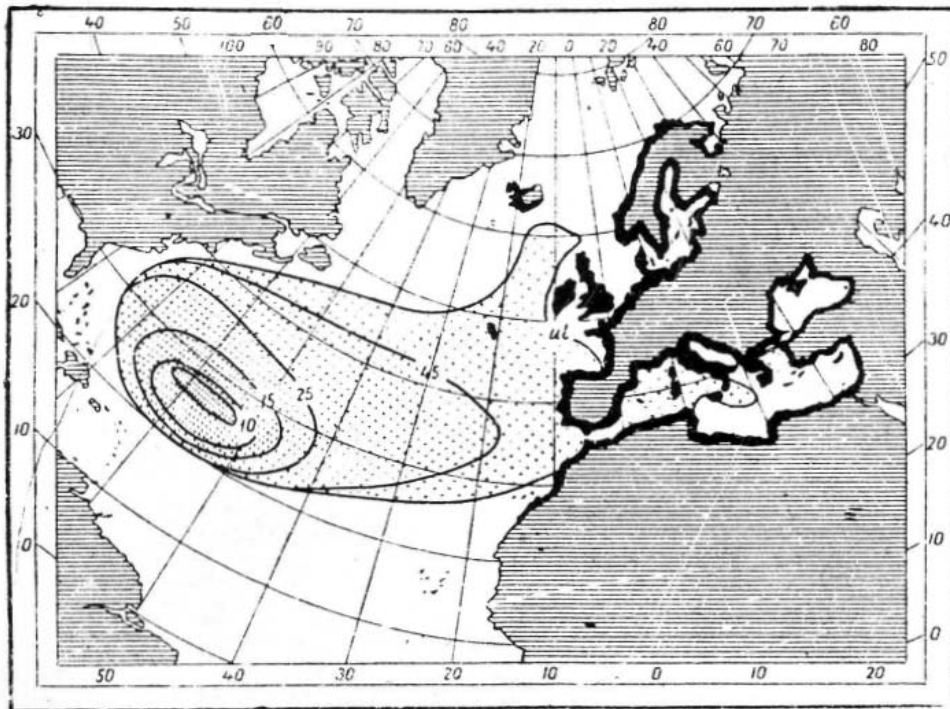


Рис. 8.1. Распространение личинок угря в зависимости от их размера (в мм) и основные районы обитания в Европе и Северной Африке угря в пресноводный период жизни (по: Ehrenbaum, 1930).

Перед входом в реки угорь претерпевает так называемый метаморфоз – превращается из личинки в нормального вида угря, но уже в характерной для этого вида змеевидной форме тела. Хотя и остается прозрачным.

Стадия стекловидного угря. Эта стадия в развитии угря изучена уже много лучше. В ней угорь входит в реки Европы и Северной Африки. Для поимки стекловидного угря достаточно выйти с сачком в любую речушку где-нибудь во Франции или в Испании, и, поставив сачок по течению, через несколько минут извлечь его, а всё, что в него попало, просто вывалить в аквариум. Всё, перед вами готовый материал для опытов. Возраст стекловидного угря обычно пишут как «3+», то есть три года плюс уже прошедшее время с момента его входа в речную воду. В данной работе мы будем использовать именно эту индексацию возраста подопытных рыб. Сами по себе эти рыбки длиной до 6-8 см представляют познавательный интерес. Будучи полностью про-

зрачны, они дают возможность «заглянуть» в их желудок. Питаясь в аквариуме рачками дафнии, или комариным мотылем, оба ярко красного цвета, они залегают на дне, с ясно видимым сквозь прозрачное тело целиком съеденным красным кормом.

Интересно, что эксперименты с угрем в этой стадии проводятся с вполне конкретной практической целью. Трудно сказать, как это делается в России теперь, и делается ли вообще, но в советское время происходили регулярные закупки во Франции масс стекловидного угря для последующего выпуска его во внутренние водоемы нашей страны. Дело в том, что наши реки отстоят достаточно далеко от Атлантики. В них тоже приходят угри, но много позднее, и совсем немногочисленные. А как объект рыболовства угри представляют собой достаточно ценный продукт. Потому и закупают мальков, в доступной для массового вылова стекловидной стадии развития, чтобы потом поселить его во внутренних водоемах страны. А спустя 10-15 лет получить богатые уловы этой рыбы. Автор этих строк сам лично неоднократно участвовал в приеме в Рижском аэропорту мальков европейского угря, привезенных из Франции, а позднее также мальков американского угря из Кубы, коробок с пластиковыми мешками с живой рыбой. В них к нам прибывали десятки тысяч мальков угря с накачанным в мешки под давлением кислородом. Ясно, что такой народнохозяйственный интерес требовал изучения поведения мальков с целью их максимального выживания при перевозке самолетом и выпуске на волю в наших реках. Потому мы уже знаем кое-что об их поведении.

Уже при входе в реки Франции угорь этой стадии активно реагирует на поток воды. То есть, в эксперименте, почувствовав встречный поток воды, угорь начинает активно двигаться против него, разумеется, если его сил хватает для этого. Такое поведение называют «реореакцией». Благодаря ей, угри преодолевают встречный поток рек, и активно поднимаются вверх по течению для расселения. Естественно, угри еще на подходе, в океане, чувствуют приближение берегов континента по появлению в морской воде следов пресной воды, запахов в ней, турбулентных струй и других привлекающих ориентиров. Ученые отмечают, что понижение солености воды не привлекает угрей: специальные опыты показывают, что угри в стекловидной стадии безразлично относились к возможности выбора между морской водой солености 35 промиллей и солености 27 промиллей. Температура воды, однако, уже имеет некоторое ориентирующее влияние на поведение мальков. Вода в реках обычно немного теплее, чем в море, и угри явно выбирают ее в опытах. Известно еще и влияние освещения на поведение угря в этой стадии. Угорь более активен ночью, сильный свет отпугивает

его, а слабый – может привлекать. Были попытки определить влияние цветов света: белого, синего, красного, на поведение, но они не дали сколько-нибудь ясного ответа. Это, пожалуй, всё, что известно о поведении угря в стекловидной стадии.

Стадия пигментированного угря. В этой стадии, начинающейся в возрасте 4+, угри проводят 8-12 лет. Уже в начале речного периода жизни угри становятся непрозрачными, они приобретают темную, зелено-коричневого оттенка окраску, что позволяет называть их пигментированными. В аквариуме эти маленькие угри, уже полностью похожие на своих взрослых собратьев, ведут себя особенно любопытно. В дневное время они залегают на дне, зарываясь большей частью тела в песок на дне аквариума. Из песка торчат только их головы с весьма любопытными глазами. Их никак невозможно выудить из песка, так плотно они в него зарываются. Только создав в аквариуме, с помощью ладони, круговое течение воды, можно вынудить их выползти в толщу воды и начать отчаянное движение против потока. Ночью они ведут себя активно, уже как настоящие угри. Они сами покидают придонные убежища и начинают массово, хороводом, двигаться вдоль стенки аквариума.

Название «пигментированные» сохраняется и для многих последующих возрастов рыб: их окраска будет неизменной много лет, принимая в конце темно-желтоватый цвет, в стадии «желтого угря». В этой стадии угорь становится объектом интенсивного рыболовства. А переход к стадии обратной миграции состоит в приобретении серебристой окраски, о чем мы будем говорить в дальнейшем. Итак, угорь уже освоился в условиях жизни в реке или озере. Здесь он начинает проявлять некоторые новые повадки. Так, например, если выловить кучку угрей из одного места и перевезти ее в другое, неважно, выше по течению воды, или ниже, то они, как правило, возвращаются к месту их первоначального обитания. Это явление получило название «возвращение домой», по-английски «хоминг». Еще стало известно, что реореакция угрей проявляется только в быстром потоке воды. А встречный поток пресной воды привлекает рыб сильнее, чем такой же поток морской воды. Есть данные, что угри в данной стадии имеют высокую химическую чувствительность, позволяющую им при хоминге находить свой район обитания. Опыты по определению влияния солнца и облачности не дали никаких результатов. Есть данные, что угри показывают разную ориентацию по странам света, предположительно по солнцу, на разных широтах, где проводились опыты.

Важными для нас явились результаты экспериментов Майлса (Miles, 1968), где пигментированные угри в речной, как говорят биоло-

ги, в нагульный период жизни, оказались способны различать страны света при исключении астрономических и гидрологических ориентиров. А в миграционном возрасте они показали еще более четкие возможности – четко ориентировались по странам света, неизвестно по какому ориентиру.

Катадромная миграция угрей. Катадромной называют миграцию взрослых половозрелых рыб, отправляющихся к местам нереста. Для разных видов рыб это могут быть различные регионы: верховья или низовья рек, прибрежные районы моря или районы, удаленные от мест обычного обитания. Биологический смысл анадромных и катадромных миграций состоит в приспособлении организма рыб к условиям окружающей среды. Рыбы – холоднокровные животные, а значит, они имеют ту же температуру тела, что и температура окружающей водной среды. Но для разных стадий физиологии их роста и развития они нуждаются в различных температурах воды. Потому рыбы на протяжении своего жизненного цикла вынуждены мигрировать из одной климатической зоны в другую. Врожденный инстинкт гонит рыб туда и обратно. Но катадромная миграция угрей стоит особняком во всем разнообразии других рыб и их миграций. Речные угри совершают, пожалуй, самые длительные по преодолеваемому расстоянию и длительности во времени миграции по океану: от рек Европы и Северной Африки до Саргассова моря. И неизвестно, как, каким образом, они находят правильное направление к цели всего своего путешествия. Потому взрослые мигрирующие угри стали предметом пристального внимания ученых.

Для этой стадии роста угрей учеными разных стран собрано уже большое количество данных. Причем, как наблюдений в натуральных условиях, так и в специальных экспериментах. Уже есть представление о «миграционном инстинкте», доминирующем в определенном возрасте, и связанным с перестройкой организма на готовность к размножению и к необходимой для того миграции. Все это понятно, не понятно лишь одно: как мигрирующие рыбы, в нашем случае угри, находят нужное направление миграции, откуда они «знают» куда надо плыть, чтобы достигнуть нужной географической зоны? Конкретнее, какой внешний фактор, или группа факторов, используется мигрирующим угрем для нахождения правильного курса движения в открытом океане?

Как предполагает большинство исследователей, это могут быть разные факторы. Называют в том числе: течение воды, температура, соленость, запахи и химизм воды, положение солнца и звезд на небе, микросейсмические колебания, отливы и приливы, давление воды, геоэлектрические поля, сила Кориолиса, геомагнитное поле, и другие.

Что-то может подсказать ученым правильное направление поиска. Перед тем, как отправиться в путешествие к далекому Саргассову морю, угорь претерпевает значительные физиологические изменения в организме. Мигрирующий угорь отличается от других тем, что у него изменилась окраска (стала серебристой), сильно выросли глаза, став подобными у глубоководных рыб, редуцировался желудок, затянулось анальное отверстие, и другие изменения. Все они говорят о том, что угорь перестает питаться, глаза приспособляются к глубоководному погружению. Он явно готовится к дальнему плаванию в среде, где не будет пищи, где всегда будет темно. Это соответствует действительным условиям миграции в океане. Известно, что миграция угрей в океане происходит на глубинах в 300 метров, где уже почти ничего не видно, и потребность в каком-то ориентирующем факторе резко обостряется.

Интересно, что пути нерестовых миграций угрей из рек Балтийского и Северного морей ведут не непосредственно на юго-запад, к проливу Ла-Манш, как было бы короче, а на Север, вокруг Британских островов, и только потом, далее на Юг и Запад. Похоже, что пути миграций угря сложились в геологическом времени задолго до отделения Британских островов от континента. Эти данные стали известны благодаря работам нашего коллеги из Гамбурга Фридрих-Вильгельма Теша (Friedrich-Wilhelm Tesch, 1974).

Есть гипотезы, что мигрирующий угорь для ориентации пользуется течением Анти-Гольфстрим, то есть течением, противоположным Гольфстриму в глубинах Атлантического океана. Но это не подтверждается конкретными измерениями направлений течения, сделанными океанологами. Так, в зоне Северного пассатного течения замечались регулярные перестройки направлений течения каждые несколько недель.

Другие гипотезы предполагают основным фактором ориентации изменения солености воды в океане. Действительно, в эстуариях, прилежащих районах моря, куда впадают реки, например, нашей бывшей Прибалтики, соленость воды не превышает 8-10 промиллей. В самом Балтийском море соленость достигает 16-18 промиллей, в то время как в Саргассовом море она превышает уже 36 промиллей. Известны данные о высокой чувствительности угря к малым изменениям солености воды, однако в специальных экспериментах мигрирующие угри не проявили каких либо предпочтений между более или менее соленой воды. Эти факты ставят гипотезу об ориентации на градиент солености под большое сомнение.

Есть еще и теория о градиенте температуры как ориентире при миграции угрей. Угри действительно очень чувствительны к изменению температуры в воде. Зимой угри впадают в спячку, прячась на дне водоемов, летом – наоборот, угри становятся очень активными. Но специальные эксперименты показывают, что при хоминге градиент температур воды не играет никакой роли.

Еще один вероятный фактор – глубины моря, над которыми происходят миграции угрей. Но и эта гипотеза встречает известные затруднения. В мелководных районах Балтики угри придерживаются береговой линии, в открытом океане они идут на небольшой высоте над дном. А выметание икры в конечной точке путешествия – в Саргассовом море – происходит над глубинами до 5 километров. Всё это делает гипотезу об ориентации рыб по глубине дна весьма проблематичной.

Тогда, может быть, погода? Взрослые угри очень активно реагируют на изменение погоды. В грозу они покидают придонные убежища, становятся очень беспокойными. Как говорят специальные наблюдения, ветер, дождь, гроза, непогода вообще, часто служат неким толчком к началу миграции угря. Направление ветра, как правило, вызывает обратное движение угря в эксперименте.

Химическое чувство у угрей очень сильно развито. Вода, как среда обитания, вообще располагает к очень сильному развитию обоняния у всех рыб. Как говорят некоторые исследователи, можно вполне сопоставить обоняние угрей с таковым у собак. Но высокая химическая чувствительность угря тем не менее никак не сказывается на миграции угрей в процессе хоминга. Были даже сделаны опыты по отключению обоняния у угрей оперативным способом. Но число нормальных рыб и рыб с перерезанными путями обоняния оказалось почти одинаковым при опытах по хомингу угрей.

Зрение у рыб не очень хорошее, что обуславливается не очень благоприятными условиями освещения в воде на разных глубинах. По мере превращения угря из желтого, характерного для пресноводного образа жизни, в мигрирующего серебристого, в сетчатке его глаз происходят определенные морфологические изменения. В их результате глаза угря приобретают пигменты, характерные уже только для глубоководных рыб. Это тоже говорит о подготовке долгого плавания на больших глубинах. Серебристый угорь в начале пути мигрирует исключительно ночью, когда темно. При ясном небе, яркой луне, звездном небе миграция угрей прерывается до более благоприятных погодных условий. Специальные опыты показывают, что при луне серебристые угри в экспериментальной установке рассеяны, а при ее затемнении они собираются в стаю. В тех же опытах было обнаружено, что в

открытом море миграция угрей уже не зависела от погоды: рыбы сохраняли избранное направление движения, как при ясном небе, так и при сплошной облачности.

Дискуссия о том, есть ли у угря какая-либо навигационная система, длится долгие десятилетия, в основном среди зарубежных исследователей. Они (Tucker, Jones, Deelder, Miles, Tesch), в принципе, признают, что только такая система навигации и способна обеспечить прямой путь к Саргассову морю. Простой перебор всех возможных ориентиров показал, что какой-то стабильный ориентир, требуемый угрю для навигации в открытом океане, скорее всего, должен быть глобального действия. Таковым, в конце концов, после исключения одного за другим гипотез прочих ориентиров, оказалось естественное магнитное поле Земли. Мы проследили пути миграций серебристого угря в открытой Атлантике, и обратили внимание, что они проходят практически вдоль геомагнитных параллелей.

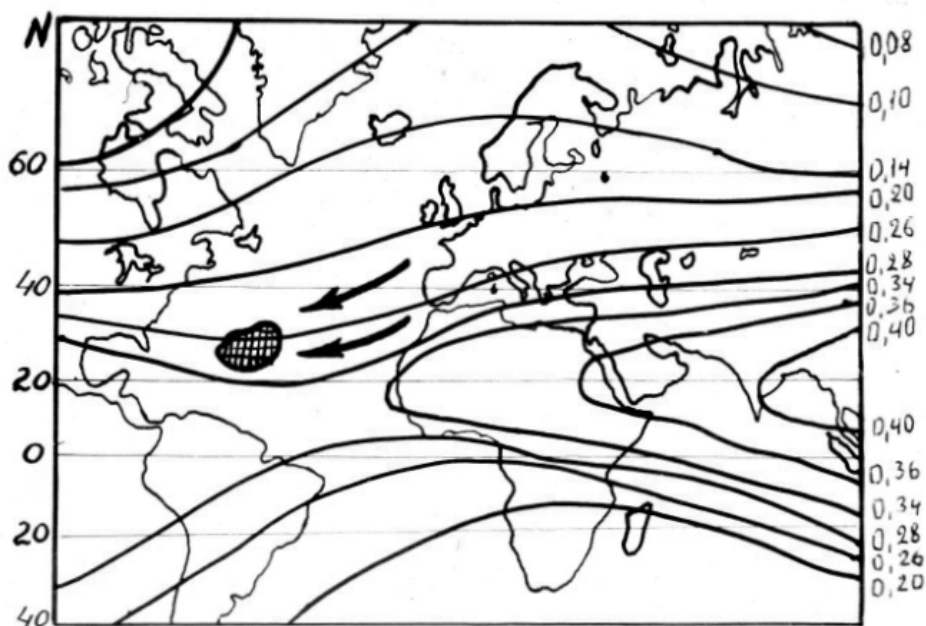


Рис. 8.2. Карта геомагнитных параллелей с нанесенными на нее путями нерестовых миграций европейского угря в Саргассовом море.

Всё это послужило обоснованием для формулирования геомагнитной ориентации угря как на рабочей гипотезе. На ней мы и остановимся в дальнейших экспериментальных исследованиях.

8.2. Геомагнитное поле и его отсутствие (компенсация) в поведении угря

Во многих описанных выше экспериментах наблюдалась четкая достоверная ориентация угрей по странам света. Возникает задача определения, что именно служит ориентиром для рыб. Выбор возможных ориентирующих факторов небольшой: это сила Кориолиса, возникающая в связи с вращением Земли вокруг собственной оси, и естественное магнитное поле Земли, то, что ранее было названо нами как «обобщенный геофизический фактор».

Проверить действие этих факторов, в принципе, возможно, путем исключения в малом пространстве лаборатории действия любого из них. Для проверки гипотезы о влиянии силы Кориолиса потребовалось бы вынести весь эксперимент на околоземную орбиту, что нереально.

Реальным было исключить действие естественного магнитного поля Земли в экспериментальном объеме. Это достигается применением так называемых «колец Гельмгольца». Принцип их действия заключается в том, что две пары широко разнесенных катушек с проводами, размещенных вертикально и горизонтально, под действием точно подобранного напряжения и тока в их сети, создавали искусственное магнитное поле, равное по величине, и обратное по направлению, естественному магнитному полю Земли. Исключались обе составляющие геомагнитного поля: горизонтальная и вертикальная составляющие. Таким образом, естественное магнитное поле компенсировалось (исключалось до нуля) в пределах объема экспериментальной установки, куда по размерам вполне помещался наш лабиринт.

Для проведения экспериментов мы воспользовались любезно предоставленной нам институтом ИЗМИР АН СССР возможности работать с кольцами Гельмгольца, стационарно установленными в немагнитной станции в поселке Воейково, тогда Ленинградской области. На территории станции (площадью в несколько гектаров) были исключены все железные предметы, включая замки, щеколды, трубы, покрытие крыш домиков, гвозди и т.д., замененные латунными предметами того же назначения. Это позволяло станции на постоянной основе называться «немагнитной».

Представляло также интерес сравнение ориентации угря, выявленной на широте Калининграда, где проводились основные эксперименты, с таковой на другой географической широте, в данном случае широте Ленинграда. Геомагнитные условия на обеих широтах уже достаточно различаются, чтобы быть «замеченными» рецепторными системами рыб. На следующем рисунке изображены диаграммы осевой

ориентации угрей возраста 4+ на широте Калининграда (рис. а), и на широте Ленинграда (рис. б). Как видно из сравнения диаграмм, угри четко отреагировали на изменение широты местности.

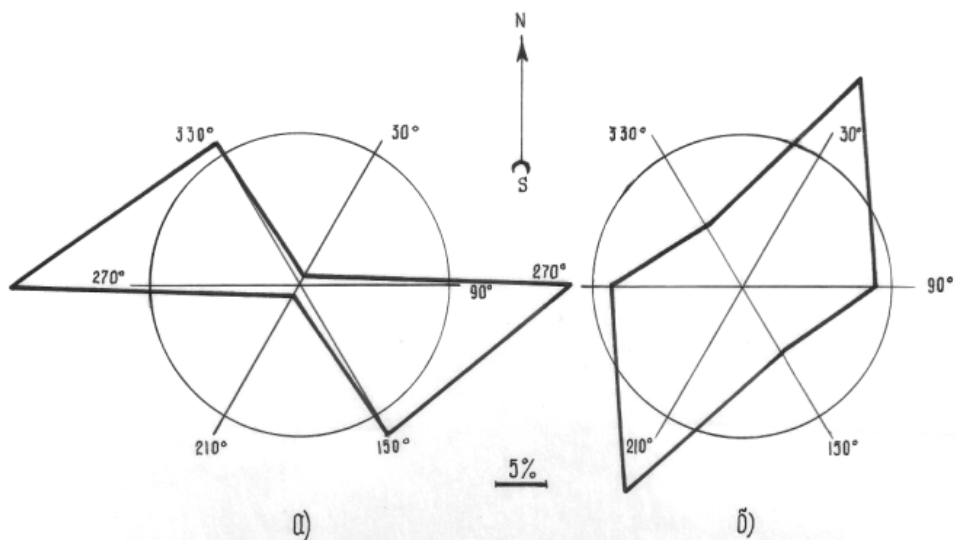
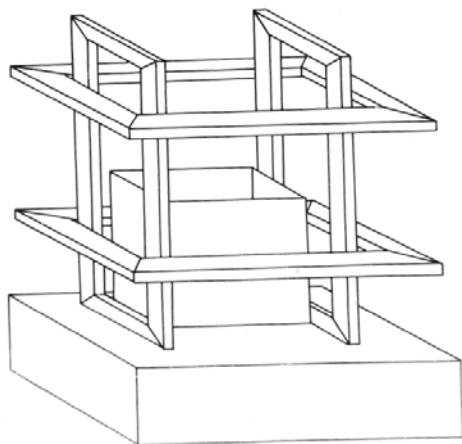


Рис. 8.3. Диаграммы осевой ориентации по странам света молоди угря возраста 4+ на широте Калининграда (а) и широте Ленинграда (б).

Можно сказать, что здесь мы воочию убедились в наличии у наших молодых рыб настоящей навигационной системы, позволяющей им определять место их положения в широтных направлениях. На широте Ленинграда действительно стали предпочитаться другие направления ориентации.

Но теперь были проведены эксперименты с исключением в пределах лабиринта геомагнитного поля. Опыты проводились параллельно в двух лабиринтах: один был установлен внутри колец Гельмгольца, другой – вне колец, но также неподалеку, на территории немагнитной станции.

Рис 8.4. Схема размещения колец Гельмгольца вокруг установленного внутри лабиринта. Квадратные катушки с током, установленные попарно, компенсируют горизонтальную и вертикальную составляющие естественного магнитного поля Земли.



Вначале, на территории немагнитной станции вне колец Гельмгольца, были проведены контрольные опыты. Здесь имеется в виду сохранение гипотетического геофизического фактора и его влияние на ориентацию рыб. Для исключения артефактов, возможно связанных с влиянием какого либо местного ориентира, эксперименты проводились в двух положениях лабиринта: прямом и развернутом на угол в 60° . Этот способ дублирования условий экспериментов в какой-то мере гарантировал, что наблюдаемые эффекты не связаны с самим лабиринтом.

Результаты приведены в таблице 8.1.

Таблица 8.1. Осевая ориентация угрей в контрольных опытах (возраст 3+).

К-во рыб	Ось			Дост.	t_{st}	t_{1-2}	t_{2-3}	t_{1-3}
	($0^\circ-180^\circ$)	($60^\circ-240^\circ$)	($120^\circ-300^\circ$)					
12	0,326	0,344	0,330	0,95	2,07	3,00	1,38	1,16
12	0,319	0,350	0,331	0,95	2,07	2,66	1,36	1,30

Здесь мы видим четкий и повторяющийся достоверный выбор угрями оси ($60^\circ-240^\circ$).

Теперь можно было посмотреть, что происходит с этими же рыбами, если удалить естественное магнитное поле, путем помещения лабиринта внутрь колец Гельмгольца. Достигнутая компенсация геомагнитного поля внутри колец и в пределах лабиринта контролировалась компасом: действительно, в пределах лабиринта, при включенном в кольцах токе, стрелка компаса оставалась неподвижной во всех его углах. Оставалось, следовательно, проверить: как поведут себя наши рыбы при таком «отсутствующем» магнитном поле. Вспоминая вышеописанный градационный эффект, где некоторые положения лабиринта затрудняли проявление ориентации у рыб, мы провели эти эксперименты, дублируя их в положениях лабиринта « 0° » и « 30° ». Результаты приводятся в двух нижеследующих таблицах.

Таблица 8.2. Осевая ориентация угрей возраста 3+ в отсутствии (компенсации) геомагнитного поля.

К-во рыб	Ось			Дост.	t_{st}	t_{1-2}	t_{2-3}	t_{1-3}
	($0^\circ-180^\circ$)	($60^\circ-240^\circ$)	($120^\circ-300^\circ$)					
10	32,97	33,7	33,33	0,95	2,10	1,3	0,75	1,43

В этой таблице приводятся данные экспериментов, проведенных в положении «0°» лабиринта. Для исключения возможного артефакта, эксперименты были повторно проведены в положении лабиринта «30°».

Таблица 8.3. Осевая ориентация угрей возраста 3+ в отсутствии (компенсации) геомагнитного поля.

К-во рыб	Ось			Дост.	t_{st}	t_{1-2}	t_{2-3}	t_{1-3}
	(30°-210°)	(90°-270°)	(150°-330°)					
10	0,332	0,335	0,333	0,95	2,10	0,10	0,55	0,41

Нет, и в положении лабиринта «30°», никакой видимой ориентации рыбы не наблюдалось. Здесь можно вспомнить уже описанные ранее эксперименты по выявлению градационного эффекта в ориентации угрей (раздел 6.3, табл. 6.5 и 6.11). Эффект этот существует реально, и мы его видели у угря, равно как и у других видов рыб.

Через год, мы повторили эксперименты с кольцами Гельмгольца. В этот раз они проводились с другой возрастной группой рыб, а именно с рыбами возраста 4+. Собственно, это были те же рыбы, но уже прошедшие год жизни в наших аквариумах. Первыми были проведены контрольные опыты, также с разворотом лабиринта на 60°. Поскольку выбор оси для этого возраста рыб изменился, а именно предпочитаемой стала ось (90°-270°), все эксперименты с рыбами этого возраста проводились в положении лабиринта «30°». Результаты приведены в таблице 8.4.

Таблица 8.4. Осевая ориентация угрей в контрольных опытах (возраст 4+).

К-во рыб	Ось			Дост.	t_{st}	t_{1-2}	t_{2-3}	t_{1-3}
	(30°-210°)	(90°-270°)	(150°-330°)					
12	0,278	0,400	0,322	0,95	2,07	3,68	2,42	1,05
12	0,286	0,382	0,332	0,95	2,07	3,18	1,92	2,25

Контрольные опыты повторили прежние результаты: выбор оси (90°-270°) вполне подтвердился. Тогда опыты провели внутри колец

Гельмгольца с исключением (компенсацией) геомагнитного поля в пределах лабиринта.

Таблица 8.5. Осевая ориентация угрей возраста 4+ в отсутствии (компенсации) геомагнитного поля.

К-во рыб	Ось			Дост.	t_{st}	t_{1-2}	t_{2-3}	t_{1-3}
	(30°- 210°)	(90°- 270°)	(150°- 330°)					
12	0,341	0,329	0,330	0,95	2,07	0,91	0,51	1,67
12	0,335	0,338	0,327	0,95	2,07	0,54	1,04	0,39

И снова никакой ориентации зафиксировано не было. Эти результаты иллюстрируются диаграммами, отображающими осевую ориентацию (ее отсутствие) в условиях отсутствия (компенсации) геомагнитного поля в пределах лабиринта.

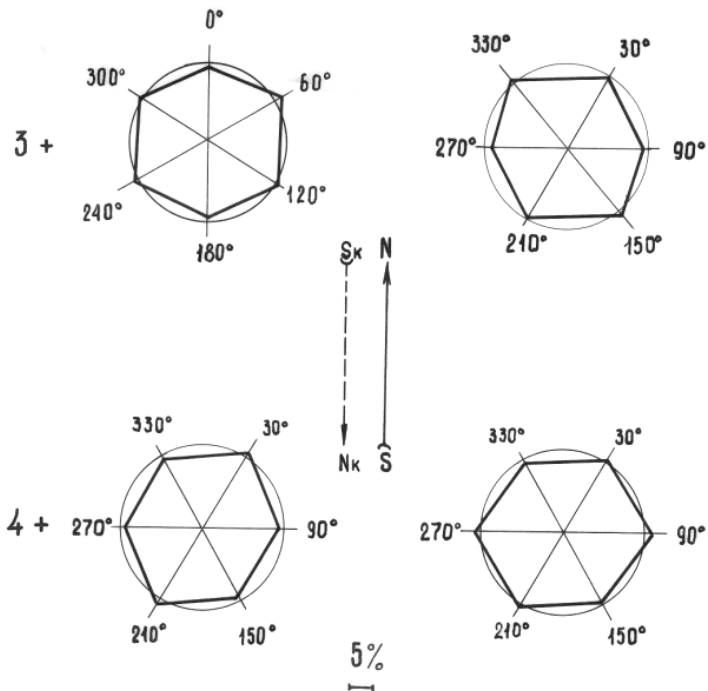


Рис. 8.5. Диаграммы, показывающие отсутствие осевой ориентации в условиях отсутствия (компенсации) геомагнитного поля для двух возрастных групп молоди угря.

Взаимосвязь между ориентацией рыб и наличием геомагнитного поля, очевидно, нашла здесь свое подтверждение. И вот, что, в итоге, это означает.

Все представленные здесь экспериментальные данные четко показывают исчезновение осевой ориентации рыб в отсутствие (компенсации) внешнего ориентирующего фактора – естественного магнитного поля Земли. И достоверное появление ее в естественных условиях наличия геомагнитного поля. Этот эффект наблюдается в обоих положениях лабиринта: «0°» и «30°», что явилось доказательством отсутствия градационного эффекта.

А это, в свою очередь, доказывает, что рыбы – угри – в наших опытах совершают ориентацию по странам света именно по магнитному полю Земли.

Полученные данные позволяют по-новому объяснить и полученные ранее данные об эффекте разового воздействия искусственного магнитного поля напряженностью в 2700 эрстед на ориентацию угрей (раздел 7.3, таблицы 7.7 и 7.8).

Как мы помним, одноразовое воздействие сильного магнитного поля вызвало необратимое подавление способности угрей к различению стран света, прослеженное на протяжении 40 дней. С учетом новых данных, полученных с помощью колец Гельмгольца, можно утверждать, что описанное в разделе 7.3 подавление ориентации угрей, было вызвано запредельным торможением рецепторной системы, ответственной в организме угрей за восприятие геомагнитного поля. В физиологии рецепторных систем известно явление, позволяющее определить наличие факта рецепции какого либо сигнала.

Если воздействовать на организм животного внешним фактором той же физической природы, но гораздо более сильным по энергетическим параметрам, то возникающее запредельное торможение рецепторной системы будет доказательством совпадения физической природы воспринимаемого слабого сигнала и примененного силового воздействия. Ибо, при несовпадении физической природы обоих воздействий, в экспериментах выявляется только корректирующее (и, как правило, обратимое) влияние сильного воздействия.

Таким образом, был подтвержден сам факт существования рецепторной системы восприятия магнитного поля у речного угря.

8.3. Возрастная изменчивость ориентации

В приведенных выше экспериментах (раздел 8.2) у угрей наблюдалась достоверно определенная ориентация по странам света, обусловленная использованием геомагнитного поля. Она происходила в условиях отсутствия астрономических и гидрологических ориентиров. Этот факт дает нам основание полагать, что во многих, если не во всех экспериментах с угрями, описанных в предыдущих главах, наблюдаемая там ориентация по странам света угрей производилась именно по геомагнитному полю. Такое предположение можно было бы допустить также и для других видов рыб (хамса, рыбец, колюшка, осетр), исследуемых в нашей работе. Но доказательств тому мы не имеем. Этот вопрос должен стать предметом поиска для последующих исследований. В наших же силах было изучить, как меняется эта ориентация в тех или иных условиях среды и эксперимента, что и было показано выше.

Отдельно стоит вопрос, какова динамика этой ориентации в связи с возрастом угрей. Возрастная изменчивость вообще один из важных факторов, определяющих любые проявления поведения. Наряду с априорной позицией, заключающейся в том, что в процессе онтогенеза – индивидуального развития – имеет место только развитие ориентационных способностей, необходимо учитывать также и возможность ослабления, затухания каких-то конкретных способов и форм ориентации, что могло бы быть связано с физиологическими изменениями в организме, а также с изменениями условий его обитания. Здесь мы исследуем принципиальную сторону вопроса: имеются ли изменения в ходе онтогенеза в интенсивности и направленности ориентационных процессов у речного угря. Задачей настоящего раздела исследований явилось выяснение вопроса о том, насколько четко в онтогенетическом развитии угря прослеживается наличие компасной ориентации у рыб, от самых ранних стадий до стадии наступления миграционного состояния у взрослых особей.

Всего этот процесс был изучен на пяти возрастных группах рыб: трех мальковых стадий и двух стадий взрослого угря. Здесь обобщены наши собственные экспериментальные данные: всех мальковых стадий и одной из стадий взрослого угря, а также опубликованные данные, полученные В.В.Овчинниковым и его сотрудниками (1971), и переработанные в соответствии с задачами настоящего исследования.

В исследовании использовался один и тот же поведенческий тест: выявлялась анизотропная интегральная реакция (осевая ориентация) рыб относительно трех осей симметрии лабиринта (см. модель 5,

раздел 2.4, а также раздел 3.3). В первой стадии – стадии стекловидного угря, мы были фактически ограничены той стадией, когда угорь уже заходит в реки, т.е. возрастом 3+, при котором производится его массовый отлов. Поэтому в исследовании возраст 3+ считался в качестве наименьшего исходного возраста в изучении поведения угря.

Ориентация рыб возраста 3+. В экспериментах исследовалось поведение 24 особей угря. Результаты эксперимента показали в среднем довольно слабую выраженность данной формы ориентации у рыб, значение силы которой не превышало величины 0,07. Рыбы в своем поведении предпочитали ось (60° - 240°) и избегали ось (0° - 180°). Полные результаты исследования приведены в таблице 8.6.

Отметим, что стекловидной стадии соответствует период, связанный с входом угря в пресные воды рек, когда ориентация, по мнению многих авторов, осуществляется за счет восприятия отрицательного градиента солености и реореакции. Способность к компасной ориентации, видимо, на данном этапе не является жизненно необходимой, чем очевидно и объясняется слабая выраженность осевой ориентации. Однако необходимо иметь в виду, что и для этой возрастной стадии, являющейся самой ранней из тех, что доступны для эксперимента, наше исследование тем не менее показало достоверное наличие компасной ориентации рыб по странам света.

Ориентация рыб возраста 4+. Этот возраст соответствует периоду расселения угря по внутренним водоемам континента и предполагает выбор уже определенных мест для постоянного поселения на несколько лет нагула. В отличие от стекловидной стадии, пигментированная молодь угря обладает полностью отрицательной фотореакцией, когда для питания и других проявлений своей активности она выбирает обычно сумеречные и ночные часы. С нею были повторены эксперименты, аналогичные вышеописанным. В экспериментах было использовано 24 особи. Результаты обработки экспериментов приведены в таблице 8.7.

Исследование показало наличие четкого достоверного выбора оси (90° - 270°). За год жизни в пресной воде рек направленность осевой ориентации угря сместилась на угол в 30° . Одновременно величина силы ориентации возросла до значений 0,29, то есть интенсивность ориентации увеличилась более чем в 4 раза. Последнее, по-видимому, следует связывать с возрастанием роли осевой ориентации в период расселения угря в пресноводных водоемах и выбору им определенных мест для более или менее длительного поселения.

Таблица 8.6. Осевая ориентация рыб (угря) в возрасте 3+

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во набл.	Ось исходного положения	Условия выбора из двух осей	Выбор оси	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надежность
							Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	24	1310	0°- 180°	(60°-240°) V (120°- 300°)	(60° -240°)	0,05	2,49	2,1- 2,8- 3,8	0,95
2	24	1411	60°- 240°	(120°- 300°) V(0°- 180°)	нет	0,03	1,39	2,1- 2,8- 3,8	не дост.
3	24	1349	120°- 300°	(60°-240°) V (0°- 180°)	(60° -240°)	0,07	4,68	2,1- 2,8- 3,8	0,999

Таблица 8.7. Осевая ориентация рыб (угря) возраста 4+

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во наблюдений	Ось исходного положения	Условия выбора из двух осей	Выбор оси	Сила ориентации	Значения критерия Сьюдента		Надежность
							Эмпирич. t	Стандартные t_{st}	
1	24	1105	(150° - 330°)	(90°-270°)∪(30°-210°)	(90°-270°)	0,29	4,01	2,1-2,8-3,8	0,999
2	24	1309	(90° - 270°)	(150° - 330°)∪(30°-210°)	(150°-330°)	0,12	2,20	2,1-2,8-3,8	0,95
3	24	976	(30° - 210°)	(90°-270°)∪(150°-330°)	(90°-270°)	0,17	2,96	2,1-2,8-3,8	0,99

Таблица 8.8. Осевая ориентация рыб (угря) возраста 5+

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во наблюдений	Ось исходного положения	Условия выбора из двух осей	Выбор оси	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надежность
							Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	10	579	(150°-330°)	(90°-270°) V (30°-210°)	(90°-270°)	0,06	1,60	2,3-3,3-4,8	0,85
2	10	644	(90°-270°)	(150°-330°) V (30°-210°)	нет	0,05	0,59	2,3-3,3-4,8	не дост.
3	10	608	(30°-210°)	(90°-270°) V (150°-330°)	(90°-270°)	0,11	2,18	2,3-3,3-4,8	0,93

Отметим, что с рыбами данного возраста проводились также и контрольные эксперименты, выявившие именно восточный выбор (90°) из всех направлений ориентации по странам света. Видимо, именно это направление можно было бы считать генеральным направлением, вдоль которого происходит распространение угря в реках и озерах Европы.

Ориентация рыб возраста 5+. Исследования, проведенные с угрем данной возрастной группы, показали в целом стабилизацию направленности ориентации, установившейся в возрасте 4+, однако с заметным ослаблением интенсивности. Результаты обработки экспериментов, проведенных с 10-ю особями этого возраста, приведены в таблице 8.8.

Величина силы ориентации для рыб этого возраста не превышала значений 0,11, что было заметно ниже таковой у рыб предыдущей возрастной группы. Данный результат должен истолковываться как понижение роли осевой ориентации в поведении угря в нагульный период его жизненного цикла. Это хорошо согласуется с известными данными по биологии данного вида: при смещении угря вверх или вниз по течению рек в нагульный период его жизни, он неизменно стремится возвратиться назад, и всегда возвращается в свой район обитания. Указанное явление в экологических исследованиях получило по-английски название «хoming», т.е. «возврат домой». Характерно, что направленность ориентации оставалась прежней: как и в предыдущем младшем возрасте 4+; рыбы выбирали ось (90° - 270°).

Наличие достоверного выбора и избегания определенных осей свидетельствовало о том, что способности к ориентации по странам света не потеряли полностью своего значения в повседневной жизни угря. Можно предполагать, что они используются угрем при совершении хоминга в речной период его жизни.

Ориентация рыб возраста 8+. Роль ориентации угря в совершении местных пищевых миграций, с регулярным возвращением назад, хорошо иллюстрируется и другими данными. Возраст 8+ соответствует все тому же периоду нагула в пресных водоемах, и угорь по-прежнему сохраняет свою привязанность к определенным местам обитания. Выше (раздел 5.3, таблицы 5.16, 5.17 и 5.18) мы уже могли видеть, что в этом возрасте у угря возможны и заметные мотивационные состояния, связанные с миграционным импульсом. В данных экспериментах использовались особи взрослого угря, выловленные в водах Куршского залива Балтийского моря, и доставленные в лабораторию, расположенную на экспериментальной базе института АтлантНИРО на Куршской косе.

Таблица 8.9. Осевая ориентация рыб (угря) возраста 8+

№ п/п	Кол-во рыб	К-во наблюдений	Ось исходного положения	Условия выбора из двух осей	Выбор оси	Сила ориентации	Значения критерия Стьюдента		Надежность
							Эмпирические t	Стандартные t_{st}	
1	17	733	(120°- 300°)	(60°-240°) V(0°- 180°)	(60°-240°)	0,09	2,11	2,1- 2,9- 4,0	0,95
2	17	658	(60°- 240°)	(120°- 300°) V(0°- 180°)	(120°-300°)	0,19	5,78	2,1- 2,9- 4,0	0,99
3	17	605	(0°- 180°)	(60°-240°) V(120°- 300°)	(60°-240°)	0,11	4,08	2,1- 2,9- 4,0	0,99

Транспортировка рыб на берег, как показали расчеты, производилась по курсу около 300° на север-запад-запад на расстояние до 5 км.

Обработка данных экспериментов, выполненная по нашей методике, показала некоторое усиление ориентации, направленной на выбор оси (120° - 300°) и избегание меридиональной оси (0° - 180°). Результаты обработки экспериментов приведены в таблице 8.9.

Данные таблицы 8.9 свидетельствуют о преобладании выбора оси (60° - 240°), что следует связывать с проявлением "хоминга", т. е. стремлением рыб вернуться в участок водоема, откуда они были выловлены перед экспериментом, и расположенного по направлению 240° от места проведения эксперимента.

От предыдущих возрастных групп ориентация рыб данного возраста отличалась не очень сильно, что связано в целом с сохранением одних и тех же условий обитания и нагула у рыб угрей в эти близкие по времени периоды его онтогенеза.

Ориентация рыб возраста 12+. Ориентацию угря, находящегося в миграционном состоянии, изучали обычным методом круглого бассейна наши коллеги В.В. Овчинников и Г.З. Галактионов (1971). Полученные ими данные были повторно обработаны в соответствии с нашей задачей. Следует подчеркнуть, что эксперименты с данной возрастной группой проводились нашими коллегами в тех же условиях, что и наши эксперименты с предыдущей группой возраста 8+. Однако малочисленность материала, полученного ими, не позволила применить статистические методы оценки достоверности наблюдаемых явлений. Вследствие этого мы воспользовались их данными с целью выявления на качественном уровне самой тенденции развития интенсивности и направленности ориентационного процесса.

Рыбы данного возраста в своем поведении уже никак не проявляли ориентации, которую можно было бы охарактеризовать как хоминг. Несмотря на факт вылова рыб в удалении от места проведения экспериментов, угри в своей ориентации показали выбор, совпадающий с основным направлением миграции угря в сторону выхода из Куршского залива. Этот выход обеспечивается прохождением затем Клайпедского пролива, отстоящего от места проведения экспериментов на расстоянии около 100 км на север-северо-восток.

Обработанные результаты экспериментов приведены в таблице 8.10.

Обращает на себя внимание резкое усиление интенсивности ориентации, что следует связывать с ее усиленным формированием на данном этапе онтогенеза, для последующего совершения катадромной миграции в море.

Таблица 8.10. Осевая ориентация рыб (угря) возраста 12+

№ п/п	Кол-во рыб	Кол-во наблюдений	Ось исходного положения	Условия выбора из двух осей	Выбор оси	Сила ориентации
1	7	161	(30°-210°)	(90°-270°)V(150°-330°)	нет	0,07
2	7	29	(90°-270°)	(150°-330°)V(30°-210°)	(150°-330°)	1,42
3	7	27	(150°-330°)	(90°-270°)V(30°-210°)	(90°-270°)	1,39

Таким образом, для данной возрастной группы угря тенденция проявления ориентации такова, что она, очевидно, полностью перестраивается, как по силе, так и по направленности, что необходимо для наиболее полного обеспечения начинающейся у угря нерестовой миграции по направлению к Саргассову морю.

Ориентация угря в онтогенезе. Проведенные исследования позволяют обрисовать некоторую общую картину изменчивости ориентации угря (на примере осевой ориентации по странам света) в ходе его онтогенетического развития. Ориентационный процесс характеризуется здесь, в основном, двумя параметрами: силой ориентации и ее направленностью. Для сравнительного анализа возрастной изменчивости силы ориентации был использован ее обобщенный показатель, равный среднему значению трех сил ориентации, измеренных при сравнении попарно трех частот выбора осей в каждом случае. Благодаря этому, сила ориентации для каждого возраста могла быть охарактеризована одним числовым показателем. По полученным для каждого возраста показателям средней силы ориентации был построен график зависимости силы ориентации от возраста рыб (рис. 8.6).

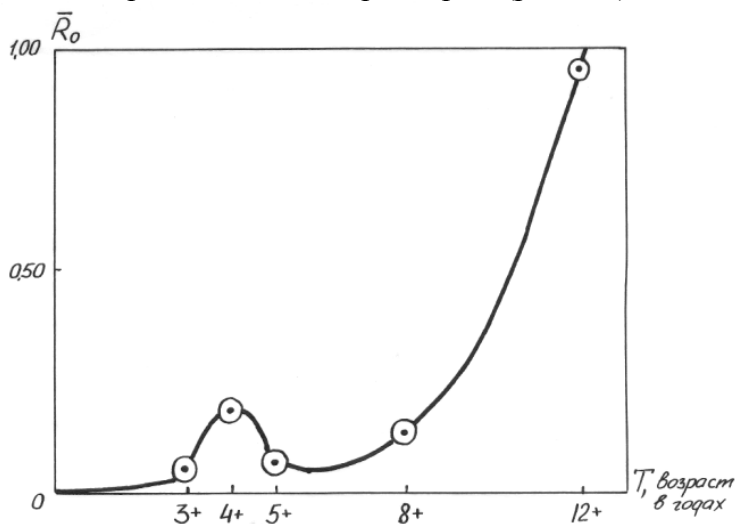


Рис. 8.6. Зависимость интенсивности ориентации угря от возраста (на примере средней силы ориентации по трем осям симметрии лабиринта).

Из графика на рисунке 8.6 следует, что в процессе онтогенеза наблюдается плавное нарастание интенсивности ориентации угря по мере его роста, практически от нуля до близких к единице (до 100%) значений средней силы ориентации. Некоторым отклонением от этой за-

кономерности является некоторое повышение силы ориентации рыб в возрасте 4+. Здесь следует помнить, что в этом возрасте происходит активное расселение угря по внутренним водоемам, ведется освоение новых территорий для нагула на предстоящие в несколько лет пресноводного периода жизни. К этому возрасту угри уже определили свои «местожительства», и ориентация служит им теперь, по-видимому, лишь для обеспечения «хomingа», необходимость в котором обуславливается, очевидно, частым сносом рыб потоком воды в водоемах вниз по течению.

Таким образом, в целом можно сделать вывод о нарастании интенсивности ориентации у рыб угрей в ходе онтогенеза (возрастного увеличения). Вначале это происходит незначительно, но, по мере полового созревания, становится все более заметным, достигая к возрасту нерестовой миграции значений, близких к максимально возможным. Последнее согласуется с представлением многих авторов. Они допускают высокую роль пространственной ориентации при совершении угрем нерестовой миграции через Атлантический океан к Саргассову морю.

В отношении изменения направления ориентации в онтогенезе также наблюдается значительная изменчивость, связанная с необходимостью обеспечения соответствующих каждому возрасту своих жизненно важных нужд. На основании проведенных исследований была составлена сводная таблица, характеризующая имеющиеся данные о направленности ориентации в каждом возрасте, с предположением экологических причин, определяющих тот или иной выбор стран света.

Как следует из таблицы 8.11, различная ориентация угря в разные периоды его жизни вполне объяснима. Пресноводный период жизни угря начинается с момента завершения анадромной миграции угря, происходящей в направлении около 60° , причем на последнем этапе эта миграция является активной. Далее следует активное расселение по внутренним водоемам и несколько лет нагульного периода, во время которого угри предпочитают держаться определенных участков водоемов. Любая попытка переместить их с этих участков вызывает явление «хomingа», т.е. возвращения на прежние места обитания. Завершается пресноводный период жизни угря подготовкой уже взрослых и половозрелых рыб к катадромной миграции в Саргассово море. При этом угри начинают ориентироваться на основное направление этой миграции, в данном случае на выход из Куршского залива в открытое море Балтики.

Таблица 8.11. Направленность ориентации утря в онтогенезе и причины, ее определяющие

Воз- раст рыб	Расположение осей по странам света						Экологическая причина выбора данной оси
	(0°- 180°)	(30°- 210°)	(60°- 240°)	(90°- 270°)	(120°- 300°)	(150°- 330°)	
3+	-	0	+	0	0	0	миграционный импульс, сохраняющийся после анадромной миграции, по направлению 60°.
4+	0	-	0	+	0	+	активное расселение рыб по внутренним водоемам, прежде всего, в восточном направлении 90°
5+	0	0	0	+	0	0	продолжение расселения по внутренним водоемам с сохранением восточного направления 90°
8+	-	0	+	0	+	0	«Хоминг» - «возвращение домой» в период нагула, зависит от случайных причин удаления рыб от места обитания
12+	0	0	0	+	+	-	миграционный импульс, связанный с началом катадромной миграции

Примечание. Здесь знаки (+) означают выбор, (-) – избегание, (0) – нейтральное (безразличное) отношение рыб к соответствующей осью ориентации по странам света.

Таким образом, проведенные исследования показали четкую связь интенсивности и направленности ориентации европейского угря с его биологией и необходимостью совершения поведения и миграций, различных на разных стадиях его возраста (онтогенетического развития).

8.4. Обсуждение. Мигрирующие угри в экспериментах других авторов

Все известные данные о возможности рыб, точнее, европейского угря, воспринимать слабые магнитные поля, можно разделить на две большие группы. Это работы, опубликованные до наших исследований (1970 – 1973 годы), и работы, опубликованные после наших исследований. Естественно, на вторую группу работ, как выяснилось, оказали явное влияние наши опубликованные данные. Ниже приводится обзор данных из обеих групп работ.

Влияние магнитных полей на рыб (по состоянию на 1970 год).
Самые первые наблюдения на этот счет были опубликованы еще в 1922 году. Тогда была отмечена практически совпадающая 11-летняя периодичность колебаний геомагнитного поля и таковая для рыбных уловов в Каспийском и Черном морях (Державин, 1922). Эта периодичность была отмечена для всех рыб этих бассейнов, для Аральского моря, а также и для Дальневосточного бассейна – реки Амур (Берг, 1935; Никольский, 1944). Известны также работы, где статистика уловов находилась в прямой корреляции с геомагнитными возмущениями (Миронов, 1948). Позднее взаимосвязи с 11-летним циклом подтверждались для численности лососевых рыб на Дальнем Востоке (Бирман, 1959; Ижевский, 1964).

В 1969 году появились сообщения о том, что под высоковольтными линиями электропередач в пресноводных водоемах, рыбы – лещ, осетр, судак, резко меняют свое поведение (Поддубный, 1969). Более того, эти же рыбы, будучи пересаженными в незнакомый водоем, начинали двигаться строго по магнитному меридиану (0° - 180°). Причем, при удалении других ориентиров (выравнивании их градиентов), процент выбора направления магнитного меридиана возрастал с 18% до 87%.

Были и такие работы, где рыб – каспийскую кильку – подвергали воздействию сильного магнитного поля (до 10 тысяч эрстед). Но никаких видимых изменений в ориентации не происходило (Холодов, 1958).

Уже давно для биологов стало очевидно, что более древние формы жизни должны быть более зависимы от состояния окружающей среды. Отсюда поиски чувствительности к магнитным полям правомернее искать у рыб, как у низших позвоночных. У высших – птиц и млекопитающих – условный рефлекс на магнитное поле никак не вырабатывался (Холодов, 1966). А у рыб он был впервые зафиксирован уже в 1958 году (Холодов, 1958). Согласно этим работам, условный пищеводобывательный рефлекс вырабатывался у золотых рыбок с применением магнитного поля около 200 гаусс. Оборонительный рефлекс на удар током вырабатывался у карасей и карпов под действием того же магнитного поля. Выработка условного рефлекса на магнитное поле происходила много труднее и медленнее, чем получение условного рефлекса на свет и звук (Холодов). Был сделан вывод, что магнитное поле является слабым раздражителем, а при понижении его индукции до 10-30 эрстед оно вообще перестает рыбами восприниматься.

С другой стороны, магнитное поле небольшой интенсивности оказалось корректирующим фактором. Оно тормозило у рыб – колюшки, бычков, камбалы и золотой рыбки – условный рефлекс на свет и звук. При этом корректирующее воздействие наблюдалось при магнитном поле той же интенсивности, что и при условном рефлексе. Было также отмечено, что условный рефлекс на магнитное поле вырабатывается примерно одинаково как при его интенсивности в 1000 эрстед, так и при 10000 эрстед (Холодов, 1966).

Слабое поле (напряженности в единицы гаусс) в опытах с молодью леща не оказывало корректирующего влияния на условный рефлекс на свет (Малинин, 1970). Оно появлялось только при применении поля в 1000 большей интенсивности. Также магнитное поле напряженностью от 500 до 2000 гаусс повышало порог возбуждения на электрический ток у многих рыб (уклейка, плотва, бычки, голец, гольян, красноперка), и уменьшало этот порог у шиповки, пескаря и ерша (Холодов, Ахмедов, 1962). Другими словами, магнитное поле здесь опять-таки играло роль корректирующего фактора.

Многими авторами были предприняты попытки определить конкретные органы чувств, воспринимающие магнитные поля. Главный орган чувств – боковая линия – не показала такой чувствительности: ее перерезка не изменяла известных реакций рыб. Лишение рыб органов зрения также не изменяло условного рефлекса на свет. Более того, при воздействии магнитного поля у ослепленных рыб даже возвращалась реакция на свет (Холодов, 1967). В нейрофизиологических экспериментах было выяснено, что из всех отделов головного мозга только промежуточный мозг как-то влияет на условные рефлексy на маг-

нитное поле (Холодов, 1966). Точнее, его разрушение вело к потере уже выработанных условных рефлексов на магнитное поле.

Большая работа была проведена исследователями, прежде всего лабораторией В.Р.Протасова, в попытке объяснить магнитную рецепцию у рыб через восприятие ими слабых электрических токов. Действительно, электрическая чувствительность многих рыб очень высока, она измеряется микровольтами. Но эти токи появляются только в процессе движения рыб, и только при пересечении ими магнитного меридиана принимают максимальные значения. По нашим расчетам, выполненным под руководством профессора Г.Г. Брановера (1970), возможен магнитно-гидродинамический эффект, в результате которого на теле рыбы, пересекающей магнитный меридиан, возникают слабые электрические токи. Они-то и могли бы быть восприняты рыбой, будь у нее соответствующие электрорецепторы. Прямые эксперименты по проверке этой гипотезы на тот момент были неизвестны. Отдельно стоят многолетние опыты лаборатории В.Р.Протасова по изучению слабоэлектрических рыб. Многие рыбы наших водоемов сами создают в воде, вокруг своего тела, слабые электрические поля, взаимодействие с которыми геомагнитного поля, в принципе, возможно. Но так и не доказано.

Прямо скажем, данных, известных в то время, было чрезвычайно мало. Перед нами открывалось большое поле деятельности, где было, что посмотреть, и где можно было с успехом поработать.

Влияние магнитных полей на рыб (по состоянию после 1973 года). Наши данные, полученные в описанных выше экспериментах, в основном, были опубликованы в период 1970-1973 годов. Они сразу же привлекли внимание других исследователей, как в Советском Союзе, так и за рубежом. В СССР это были, в частности, академик В.В.Парин, член-корреспондент АН СССР Э.А.Асратян, доктор биологических наук Ю.А.Холодов, и другие. С ними мы долго и продуктивно поддерживали сотрудничество. Особенно хочется отметить большую помощь и поддержку, оказанную нам со стороны Ю.А.Холодова, со временем перешедшую в дружбу.

Из числа зарубежных исследователей, стоит упомянуть следующих ученых и специалистов, написавших нам письма с предложением сотрудничества.

Д-р Ричард Хекман из департамента зоологии, Бригхем Янг Университет, город Прово, штат Юта, США.

Г-н Аврил Хауэлс из «Кембридж Сайетифик Абстрактс», город Бетесда, штат Мериленд, США.

Д-р Р.Дж. Ливингстон, департамент биологических наук, Гос. Университет Флорида, город Талахассе, штат Флорида, США.

Г-н Дэн Баутон, Станция рыболовства Кейп Винсент, штат Нью-Йорк, США.

Д-р Карл Куэртермус, департамент биологии, Вест Джорджия Колледж, город Карлтон, штат Джорджия, США.

Д-р Дэвид Морган, колледж наук, департамент биологии, Университет Нотр-Дам, город Нотр-Дам, штат Индиана, США.

Д-р Лео Демский, Т.Х.Морган Школа биологических наук, Университет Кентукки, город Лексингтон, штат Кентукки, США.

Г-н Ян Рабартс, Монкс Вуд Экспериментальная Станция, Британская Антарктическая Служба, город Хантингдон, Великобритания.

Д-р Якобс Кипенхевер, факультет биологии, Университет Регенсбург, город Регенсбург, ФРГ.

Г-н С.Э. Баттон, Управление окружающей среды Канады, Служба рыболовного сервиса, город Сент-Джонс, провинция Ньюфаундленд, Канада.

Д-р А.Б. Стасько, Управление окружающей среды Канады, Биологическая станция Сент-Эндрюс, провинция Нью-Брансуик, Канада.

Д-р Секстон Онате, факультет биологических наук и естественных ресурсов, Университет Концепсьон, город Концепсьон, Республика Чили.

Все эти письма сохранились в нашем архиве. Любопытна сама география откликов: от США, Канады и Чили, до Великобритании и Германии. Все это задним числом показывало важность проведенных исследований, и их определенную востребованность в мировой науке. Не забудем – все это происходило в 1971-73 годах, когда холодная война была в самом разгаре. И отвечать коллегам на их письма можно было только через спецотдел НИИ, где проверке подвергалась каждая запятая исходящего письма, уходящего на Запад. Интересно также, что некий Исследовательский институт НАТО проводил в те же годы специальную научную конференцию по теме «Механизмы миграции рыб». И в ряде докладов уже обсуждалась возможность магнитной ориентации угрей и других рыб. Следует напомнить, что интерес военных к данной теме был сугубо практический. Он был связан с надеждами почерпнуть у рыб их механизмы навигации и ориентации в открытом море, дабы потом воспроизвести его в виде приборов, а в последствии снабдить подводный флот аналогичными системами навигации.

Важными для нас явились работы исследователя из ФРГ, д-ра Фридриха-Вильгельма Теша (Friedrich-Wilhelm Tesch), прямой контакт с которым был установлен позднее, в 1989 году.

Доктор Теш был сотрудником одного из главных научных учреждений, в те годы занимавшихся проблемой миграций и ориентации речного угря. Это учреждение по-немецки называется Biologische Anstalt Helgoland, то есть даже не НИИ, а просто некое учреждение, станция, по биологическим исследованиям острова Гельголанд. В лучших традициях советской науки, остров находился где-то далеко, в центре сурового и обдуваемого всеми штормовыми ветрами Северного моря, а «НИИ по его изучению» расположился в теплом уголке зеленого района Гамбурга. На самом острове имелась биологическая станция, куда сотрудники учреждения из Гамбурга наезжали на катерах для работы там вахтовым методом.

Миграции речного угря тогда были одной из главных задач указанного учреждения. И д-р Теш был там руководителем исследований. Поражает размах, который могли себе позволить наши коллеги из ФРГ. Они брали тысячи экземпляров взрослого, серебристого, мигрирующего угря, прикрепляли на спине каждого из них радиоакустические датчики, выпускали их затем в открытое море, а сигналы датчиков пеленговали с самолетов сопровождения. На основе этих данных пути миграций затем наносились на географические карты. О таком масштабе исследований никто из советских ученых не мог бы и мечтать. Кстати, этим же способом и было установлено, что угри из района Балтийского и Северного морей идут к Саргассову морю не прямо, по проливу Ла-Манш, а обходят Британские острова с севера, и даже иногда доходят до Исландии. И только потом сворачивают на юг и юго-запад в открытой Атлантике. Смысл этих исследований был неочевиден. Хозяйственного значения для рыболовства эти работы не имели, какого-то военного значения не улавливалось, оставался чисто научно-поисковый интерес.

Коллега д-р Теш провел многие годы в погоне за мигрирующим угрем, получил массу интересных материалов. Как он сам неоднократно писал, его интересовали способы ориентации и навигации мигрирующего угря. В своих поисках он анализировал все возможные ориентиры для угря, которые можно было бы обнаружить в открытом океане. Один за другим отбраковывая известные факторы, он, может быть первым, предположил, еще в 1967 году, что таковым могло бы быть геомагнитное поле. В этой связи д-р Теш позднее рекомендовал коллегам в западных странах обратить внимание на наши лабораторные эксперименты, результаты которых публиковались, начиная с 1970 года. С этой его рекомендации и началось внимание вышеупомянутых западных коллег к нашим исследованиям.

Сам Теш, под впечатлением наших экспериментов с кольцами Гельмгольца, попытался повторить наши опыты. Их результаты были опубликованы в 1974 году. Когда эта публикация стала нам доступна, мы обратили внимание на методические неувязки в его опытах. В кольцах Гельмгольца была использована только одна, горизонтальная, пара катушек с током. Хотя, разумеется, вертикальная составляющая геомагнитного поля не изменяется в пределах его экспериментального бассейна, все же это методическое отличие вносит определенные сомнения. Автор объяснял это тем, что ориентация производится в горизонтальной плоскости, а значит достаточно скомпенсировать одну только горизонтальную составляющую геомагнитного поля, вместо двух, как это было у нас. Потому и две катушки с током, вместо четырех. Затем использовался круглый бассейн, ибо лабиринт показался исследователю слишком сложным для понимания происходящих в нем процессов поведения. Вместо одиночных рыб, как это было у нас, в опыты запускались одновременно целые группы рыб. Автор использовал три модификации поля. А именно, «нормальный геомагнетизм», как контроль. Затем «нулевой», с компенсацией до нуля горизонтального поля. И также «развернутый на 180° », когда «юг» становился «севером». Для последнего случая достаточно было вдвое увеличить силу тока в катушках. Результаты у д-ра Теша получились неоднозначные. При «нормальном геомагнетизме» угри выбирали направления юг и юго-запад. При «нулевом геомагнетизме», при компенсации поля, они слабо выбирали направления восток, юго-восток, и, одновременно, избегали направления юго-запада и запада. При «развернутом на 180° » геомагнетизме угри слабо выбирали направления юга, юго-запада и запада, но ожидаемой переориентации на 180 градусов не наблюдалось. Что-то получалось, но что – не совсем ясно. Автор заметил какое-то влияние земного магнетизма на ориентацию угрей, и предложил коллегам экспериментировать дальше.

Последнее письмо доктора Теша, полученное нами в декабре 1989 года, в частности, гласило: «Совместно с моим шведским коллегой Л. Карлссоном, я получил предварительные результаты,.. подтверждающие гипотезу, что направленный выбор угрей зависит (?- С.Г.) от геомагнетизма. Я очень интересуюсь вашими экспериментами и хотел бы услышать новости, когда вам удастся в этом деле продвинуться вперед». Здесь всё хорошо, кроме «зависимости от геомагнетизма». Эта зависимость может быть, как мы знаем, мотивационной, корригирующей, ориентирующей, или иной другой. То есть, ориентация по магнитному полю в опытах Теша и спустя 15 лет всё еще оставалась под вопросом.

Сам этот его шведский коллега, доктор Ларс Карлссон, из департамента зоологической физиологии Университета города Упсала, также самостоятельно много лет экспериментировал с мигрирующими угрями. О его работах в нашем Реферативном журнале «Биология» в 1985 году было написано следующее. «Проверяется ранее неоднозначное мнение о способности угря ориентироваться по магнитному полю Земли в период миграции. Полученные результаты позволяют лишь предполагать, что во время миграции угри могут пользоваться информацией о направлении геомагнитного поля». Снова сомнения: могут пользоваться, или должны использоваться?...

И, наконец, в 1987 году появляются решающие эксперименты наших американских коллег: Джозефа Соуза, Джона Полуховича и Ричарда Гуэрра, из департамента биологии и физики, Университет Бриджпорт, штат Коннектикут. Они проверяли групповую ориентацию мигрирующих угрей в следующих модификациях магнитного поля, компенсируемого частично или полностью с помощью колец Гельмгольца. Нормальное геомагнитное поле – в качестве контроля. Поле, уменьшенное наполовину. Поле, уменьшенное до нуля. Поле, развернутое на 180° , с величиной, в половину земного. Поле, развернутое на 180° , с величиной, равной земному полю. Результаты получились следующие. В нормальном поле все угри выбирали север – северо-восток. В уменьшенном наполовину: тот же север – северо-восток. В полностью компенсированном поле – север. А в поле, развернутом на 180° , угри выбирали направление юг – юго-запад и юго-восток. Здесь стало возможным говорить уже о четкой переориентации угрей на угол 180° : вместо севера они стали выбирать юг. Таким образом, не прошло и 17 лет, как наши данные, впервые опубликованные в 1970 году, были, наконец, полностью подтверждены независимой группой исследователей, и только в 1987 году.

Остается добавить, что поиски органа чувств, воспринимающего магнитное поле Земли, у угря, лосося, акул, и многих мигрирующих птиц, в последующие годы привели к открытию тонких магнетитовых покрытий в организме животных. В частности, шведские ученые проверяли магнитную чувствительность костей черепа, позвоночника и грудного пояса у серебристых (мигрирующих) угрей. На внутренних поверхностях носовых костей ими были обнаружены ранее незамеченные тончайшие покрытия из железосодержащих микрочастиц неправильной формы. Это были кристаллы магнетита и гематита. Отметим, что магнетит и гематит, сложные соединения железа и кислорода, являются ферромагнетиками и проявляют явные магнитные свойства. Эти сложные соединения железа и кислорода составляют основную

часть железных руд, а их поиски проводятся как раз через их магнитные свойства. Потому и использование магнетитовых и гематитовых включений в костях угря делает его ориентацию по магнитному полю Земли в принципе возможной. Остается только определить их морфофизиологическую связь с нервной системой рыб и механизм их совместной работы.

Загадка миграций угря, таким образом, близится к своему раскрытию.

Автор много лет тешил себя надеждой, что это именно его работы вызвали такой бурный интерес в кругах ученых, которые повлекли за собой лавинообразное нарастание публикаций по данной теме. И что он мог бы считать себя «первооткрывателем» этого направления в экспериментальной биологии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Прошло уже более 45 лет (с конца 1968 года), как предложенный нами совместно с В.А.Ходорковским экспериментальный метод, плодотворно работает. Выше мы могли убедиться, как много различных направлений исследований могут быть успешно разработаны, с получением многих новых данных о поведении, ориентации, мотивациях в ЦНС рыб.

Разумеется, мы можем только дальше рекомендовать этот метод – метод формальной среды – для новых исследований. Наши коллеги, занимающиеся поведением рыб, да и наземных животных, а также и птиц, с интересом изучали наши публикации, и охотно пытались повторить наши эксперименты. Но, как правило, они ограничивались методами «круглого бассейна», «круглой клетки» и иных круглых экспериментальных установок, считая для себя метод лабиринта слишком усложненным. А зря.

Эти авторы в итоге получали весьма немногочисленные данные, с трудом поддающиеся статистической обработке, что мы могли уже увидеть из анализа работ разных авторов по определению магнитной ориентации угря (раздел 8.4). Эти данные были сильно растянуты во времени, когда, в соответствии с биологическим ритмом, мотивации подопытных объектов, а значит, и их поведение, могли уже сильно измениться, порой принимая полностью противоположный характер.

Из доступной литературы нам известен лишь один исследователь, житель Нижнего Новгорода, А.В. Чурмасов, ныне известный ученый, доктор биологических наук, профессор, работавший тогда, в семидесятые – начало восьмидесятых годов, скромным научным сотрудником в НИИ прикладной математики и кибернетики (НИИ ПМК) при Горьковском государственном университете. В своей кандидатской диссертации (ее защита была проведена в 1983 году), прежде чем приступить к биологическим экспериментам, он провел математическое исследование нашего лабиринта, вывел собственные математические закономерности и модели блуждания, в принципе, совпадающие с моделями, разработанными в настоящей работе.

Он, в частности, писал: для получения четких экспериментальных данных ему:

«нужно было, прежде всего, разработать соответствующую методику, которая позволяла бы выявить стремление животного к миграции *в поддающейся строгому контролю искусственной среде* (здесь и далее курсив наш. Обращает на себя внимание введенное им понятие «искусственной среды», где мы усматриваем парафраз нашей «фор-

мальной среды» – С.Г.). Таким требованиям вполне могли бы удовлетворять *лабиринтные методы*. Однако, формы проявления стремлений животного к миграциям в лабиринтах изучены далеко не полно... (Нами) разработан оригинальный метод определения маршрута нерестовой миграции с помощью лабиринтов... За основу взята модифицированная схема гексагонального лабиринта, применявшаяся Глейзером и Ходорковским (1971)».

Конечно, нужно быть благодарным за ссылку, но схема лабиринта нами, авторами лабиринта, не «применялась», а была придумана, полностью разработана, и запатентована.

Математическому анализу процессов блуждания в лабиринте этим автором была посвящена целая глава его кандидатской диссертации. Он разрабатывает следующую модель блуждания.

«При ее формировании за исходные приняты следующие положения.

1. Лабиринт +перемещающееся по нему животное есть физическая система, на которую в эксперименте воздействуют различные возмущающие ее факторы.

2. Элементарное перемещение рыбы в лабиринте (движение вдоль оси прохода в одном из двух его направлений) соответствует определенному состоянию системы. Учитывая структуру лабиринта, общее число различных состояний равно 36.

3. Последовательность переходов системы из одного состояния в другое есть простой, однородный, неразложимый, моноциклический Марковский процесс (Романовский, 1949).

4. В лабиринте животное стремится перемещаться в определенную сторону света. При этом оно с большей вероятностью выбирает те проходы в узлах их разветвлений, которые расположены ближе в угловом расстоянии к направлению стремления.

Основываясь на этих положениях, при построении матрицы вероятностей переходов системы из одного состояния в другое за 1 шаг в качестве исходных задавали направление и силу стремления, представленную в форме так называемого закона стремления».

Далее следовали еще более непонятные непосвященным читателям выражения типа «устойчивые по отношению к динамике модели уровни производных состояний», «совокупности финальных вероятностей появления системы в своих состояниях», «эргодическая теорема Маркова и решение функционального уравнения Колмогорова-Чепмена в матричной форме с точностью более 10^{-4} », «обобщенная интегральная теорема Муавра-Лапласа», и другие. Это выдает, с одной стороны, служебные обязанности диссертанта как сотрудника НИИ ПМК,

где без этих терминов и выражений никак нельзя было прожить. С другой стороны, всё это представлялось нам совершенно излишним в экспериментальной биологической работе по поведению рыб. Но место работы обязывало.

И, с третьей стороны, к чему были все эти сложные вычисления и рассуждения? Оказывается, тоже ни к чему. В результате всех вычислений, сделанных с помощью ЭВМ, автор приходил к пониманию, что его подопытные рыбы – горбуши – стремились покинуть лабиринт, так как они очень часто выбирали тупики. И только анализ появления рыб в тупиках лабиринта дал ему некую шестилучевую диаграмму по странам света как характеристику компасной ориентации. Где равенство лучей означало отсутствие активной ориентации. Это, в принципе, так и есть, и в наших экспериментах, описанных выше, также есть диаграммы, где равенство частот шести направлений (или трех осей), означало отсутствие активного выбора. Но удивительно другое.

Этот автор, взяв за основу наш лабиринт, и произведя сложнейшие математические расчеты, свел всю задачу ориентации в лабиринте к задаче ориентации в круглом бассейне. Что можно было бы сделать и прямо, бросив лабиринт, и взяв для опытов просто круглый бассейн. Но, оглядываясь на свой НИИ прикладной математики и кибернетики, он пошел другим путем!.. Разумеется, А.В. Чурмасов получил ряд новых данных, характеризующих миграционное поведение горбуши и ее ориентацию по странам света. Так что к его диссертации нет возражений. Возражения есть к его методу, прямо искажающему наши методические положения, описанные в настоящей работе.

Как было показано выше, процесс ориентации в лабиринте состоит из многих составляющих, причем в тупиках происходит не самая значительная часть всего поведения, а именно – одни лишь попытки покинуть лабиринт. А самая важная часть – ориентация по странам света – происходит где-то внутри лабиринта. И наш уважаемый молодой (тогда) коллега это совершенно упустил из виду. Но и сделанных им исследований было бы уже достаточно, чтобы признать его одним из первопроходцев второго поколения лабиринтного метода.

Кстати, А.В.Чурмасов приглашал автора этих строк в 1983 году выступить официальным оппонентом на защите его диссертации, признавая наше с В.А.Ходорковским «первородство» в создании лабиринтного метода. Но ученый совет института ИЭМЭЖ АН СССР, где планировалась защита его диссертации, отказался утвердить нас в этом качестве. По причинам, выходящим за рамки научной дискуссии...

Нам, в этой книге, было важно показать читателю, что имеется большое многообразие тем, возникающих в поведенческих исследова-

ниях, которое может быть успешно охвачено применением особых методических подходов, одним из которых явился лабиринтный метод. Его использование в экспериментах на самом деле, как показывает эта книга, может привести к получению многих реальных научных достижений.

И если кто-нибудь из молодых исследователей нового поколения, уже из нашего времени, возьмется за этот метод в своих исследованиях, то открытие ряда новых данных было бы ему гарантировано.

И автор этих строк был бы готов, тем самым, считать свою миссию в экспериментальной биологической науке уже успешно выполненной.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Проведенные исследования позволяют сформулировать следующие основные выводы из работы.

1. Разработан и опытным путем опробован новый метод изучения поведения и ориентации рыб, связанный с использованием особой конструкции экспериментального лабиринта.
2. Показано, что рыбы разных видов, а именно: европейский и американский угри, русский осетр, балтийский рыбец, в стадии молоди, а также взрослые особи азовской хамсы, трехиглой колюшки и европейского угря, охотно передвигаются и прекрасно ориентируются в лабиринте данной конструкции.
3. Показано наличие трех типов предпочтений у рыб в лабиринте. Первое – попытки покинуть лабиринт, второе – активное его исследование, третье – безразличное блуждание по лабиринту. Все три типа четко регистрируются при наблюдении поведения рыб в лабиринте.
4. Показано наличие двух типов ориентации в лабиринте. Первый – ориентация по локальным ориентирам, связанным с самим лабиринтом, второй – ориентация, не связанная с особенностями лабиринта, а определяемая внешними или глобальными факторами.
5. Выявлены особенности функционирования рецепторного аппарата и анализаторных систем ЦНС при ориентации в лабиринте. Обнаружено ранее неизвестное явление цветовой адаптации зрения рыб.
6. Обнаружено влияние лево-правой асимметрии тела рыб на поведение рыб в лабиринте. Группы левой, правой и нейтральной подгрупп имеют, очевидно, разный характер ориентационного поведения.
7. Показано влияние мотиваций в поведении. Изучено действие уровня двигательной активности, конкретной мотивации поведения каждого из трех типов предпочтений, а также суточного ритма жизнедеятельности рыб на характер поведения в лабиринте.
8. Показана зависимость поведения в лабиринте от времени нахождения в нем подопытной рыбы. Обнаружена смена предпочтений, происходящая в течение всего времени нахождения рыбы в лабиринте.
9. Установлены возможности проявления рыбами ориентировочно-исследовательской активности, связанные с

активным освоением нового жизненного пространства – лабиринта. Характер всех типов ориентации при этом резко изменяется.

10. Показано сильное влияние миграционного состояния на поведение рыб в лабиринте и характер их ориентации.
11. Обнаружена возможность отсутствия каких либо предпочтений в поведении при некоторых положениях лабиринта в горизонтальной плоскости – градационный эффект. Для исключения подобных эффектов необходимы развороты лабиринта на углы в 30° в горизонтальной плоскости.
12. Показано сильное влияние малых концентраций психотропных веществ на поведение рыб в лабиринте. Как правило, они угнетали двигательную активность рыб, искажали характер ориентации, их действие, однако, было обратимым.
13. Показано сильное влияние инерциальных перегрузок на поведение рыб, связанное с длительным, но обратимым, последствием на их поведение и ориентацию.
14. Показано сильное влияние мощного искусственного магнитного поля на поведение рыб и их ориентацию, которое оказалось необратимым. Предполагается, что в данном случае имел место факт запредельного торможения соответствующих рецепторных систем, что явилось косвенным показателем наличия у рыб органов восприятия магнитного поля.
15. Обнаружена активная ориентация рыб по странам света, которая полностью пропадала при исключении (компенсации) геомагнитного поля. Это явилось доказательством геомагнитного характера самой ориентации по странам света.
16. Показано, что общая ориентационная активность рыб – угря постепенно возрастает в связи с возрастом, достигая максимума к началу нерестовой миграции.
17. Данные зарубежных авторов подтверждают обнаруженную в работе геомагнитную ориентацию угрей. Органом чувств, ответственным за восприятие естественного геомагнитного поля, предположительно считаются недавно обнаруженные магнетитовые и гематитовые отложения на внутренних поверхностях носовых костей рыб.

ПРИЛОЖЕНИЕ. Основные публикации по теме по годам

1. 1970. Оценка роли МГД – эффектов в ориентации мигрирующих рыб. Журнал «Магнитная гидродинамика» АН Латв. ССР, №4 (с соавторами).
2. 1971. Магнитобиологический эксперимент с европейским угрем. В сб.: Реакция биологических систем на слабые магнитные поля. Материалы I Всесоюзного симпозиума, М.
3. 1971. Ранний онтогенез безусловных реакций европейского угря на естественное магнитное поле Земли. В сб.: Вопросы поведения рыб. Труды АтлантНИРО, выпуск 36, Калининград.
4. 1971. Экспериментальное определение геомагнитной рецепции у европейского угря. Журнал «Доклады АН СССР», том 201, №4 (совместно с В.А.Ходорковским).
5. 1971. Исследование поведения угря в естественных и искусственных магнитных полях и анализ механизма его рецепции. Журнал «Вопросы ихтиологии», том 11, выпуск 4 (с соавторами).
6. 1971. Устройство для изучения поведения и ориентации животных. Авторское свидетельство №300147. «Бюллетень изобретений» №13 от 7 апреля 1971 (совместно с В.А.Ходорковским).
7. 1972. Исследование реакции европейского угря на естественное магнитное поле Земли. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Калининградский технический институт рыбной промышленности и хозяйства, Калининград.
8. 1972. Некоторые особенности геомагнитной ориентации европейского угря. В сб.: Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. Рефераты докладов I Всесоюзного совещания. М., Наука.
9. 1973. Изменение активности речного угря в магнитных полях. Журнал «Вопросы ихтиологии», том 13, выпуск 2 (совместно с А.С.Васильевым).
10. 1973. Магниторецепторные реакции стекловидного угря. Журнал «Биофизика», том 18, выпуск 1 (с соавторами).
11. 1973. Особенности ориентации речного европейского угря на некоторых этапах миграционного пути. Журнал «Вопросы ихтиологии», том 13, выпуск 3 (с соавторами).
12. 1974. О возможности геомагнитной ориентации мигрирующей азовской хамсы. В сб.: Материалы Всесоюзного симпозиума по

- влиянию магнитных полей на живые организмы. Фрунзе. Труды Киргизского медицинского института, том 100 (совместно с В.В.Красюком).
13. 1975. К информационному влиянию магнитных полей на биологические объекты. Материалы III Всесоюзного симпозиума по влиянию магнитных полей на биологические объекты. Труды Калининградского государственного университета, Калининград.
 14. 1977. К изучению ориентации американского угря. В сб.: Управление поведением животных. Доклады II Всесоюзной конференции по поведению животных. М, Наука.
 15. 1978. Методические аспекты изучения ориентации рыб в неподвижной водной среде. В сб. «Бионика – 78»: Вторая Международная конференция стран – членов СЭВ по основным проблемам бионики. Рефераты докладов. Том I, Москва – Ленинград.
 16. 1979. Трехосная модель блуждания как основа проявления биофизической реакции целостного организма. Депонент ВИНТИ, № 3682-79. Реферат опубликован: журнал «Биофизика», 1980, том 25, выпуск 1.
 17. 1981. Функциональная диссимметрия поведения рыб. «Журнал высшей нервной деятельности им. И.П.Павлова», том 31, вып.2.
 18. 1982. Покатное состояние как одна из причин попадания молоди рыб в водозаборы с большими расходами воды. В сб.: Сборник научных трудов Гидропроекта. М., выпуск 80 (с соавторами).
 19. 1982. Моделирование некоторых физических условий ската молоди рыб через турбины и водосливы гидроузлов. В. Сб.: Сборник научных трудов Гидропроекта. М., выпуск 80 (с соавторами).
 20. 1982. Экзамен на речной излучине. Журнал «Знание-сила», № 9.
 21. 1983. О возможности цветовой адаптации зрения рыб. Журнал «Вопросы ихтиологии», том 23, выпуск 6.
 22. 1985. Шел рыбец по лабиринту... Журнал «Знание-сила», № 7.
 23. 1988. Необычный аквариум. Изд-во «Знание», М. (совместно с В.Д.Плонским).
 24. 1992. Страсти по угрю. Журнал «Знание-сила», №3.