

**СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ
ПЛАНКТОНОЯДНЫХ РЫБ****С. Г. ЗУССЕР**

Суточные вертикальные миграции рыб—сложное явление, связанное самым непосредственным образом с условиями освещенности воды. Как известно из литературных данных по суточным вертикальным миграциям водных организмов, планктон и планктофаги ежедневно поднимаются в верхние слои воды с началом вечерних сумерек и опускаются в нижние слои воды с рассветом.

Практическое значение исследований причин суточных вертикальных миграций рыб чрезвычайно велико. Активный промысел в морях и океанах невозможно организовать без знания характера, причин и условий вертикального распределения рыбы.

До сего времени очень мало внимания уделяли биологическому значению света в поведении рыб. Реакцию на свет определяли только с позиций теории тропизмов, как вынужденное притяжение к свету или избегание его рыбами (положительный и отрицательный фототаксис). Между тем влияние света на поведение рыб чрезвычайно разнообразно. Он воспринимается рыбами различно в зависимости от экологических особенностей вида и функционального состояния организма животного.

Свет может влиять как раздражитель, вызывающий оборонительный рефлекс: при неожиданной вспышке света в темноте рыба стремительно вскидывается над поверхностью воды. Как известно из литературных данных, в преднерестовый период многие виды рыб днем поднимаются в поверхностные слои воды для облучения солнечными лучами. Свет освещает корм, увеличивая доступность его для рыб. И, наконец, во время питания планктоноядных пелагических рыб, кормящихся в утренние и вечерние зори, появление или угасание света может носить условнорефлекторный характер.

О причинах суточных вертикальных миграций рыб высказано много теоретических предположений.

Большинство исследователей предполагает, что причина подъема планктона и рыб в верхние слои воды связана с питанием. Однако по поводу причины утреннего ухода этих организмов из поверхностных слоев воды мнения расходятся: одни предполагают наличие приспособительного свойства, выработанного под влиянием губительно действующего дневного света, другие—наличие того же свойства, но выработанного под влиянием хищников.

Наши наблюдения суточных вертикальных миграций хамсы в Черном море, а также анализ литературных данных по суточным вертикальным миграциям каспийской кильки, атлантической сельди, балтийской салаки и других рыб позволили предположить, что в период откорма рыбы наступление сумерек является сигналом питания. По

мере уменьшения освещенности нижних слоев воды рыба поднимается к поверхности и питается здесь планктоном.

Опускание рыбы с рассветом в нижние слои воды представляет собой защитно-приспособительное свойство, т. е. сытая рыба уходит в более спокойные гидрологические условия и лучше защищенные от нападения хищников [3, 4, 5]. Исходя из этого, мы поставили перед собой задачу проверить в экспериментальных условиях отношение к свету рыб сытых и голодных, а также сигнальное значение света для стайных рыб.

За ценные методические указания приношу благодарность проф. Г. С. Карзинкину.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Подопытными рыбами были верховки (*Leucaspius delineatus* L.) длиной от 3 до 6,5 см. В естественных условиях верховка—стайная рыба, хорошо привлекаемая электрическим подводным светом в период откорма.

В каждом опыте исследовали от 10 до 25 рыб, предварительно выдержанных в аквариуме до появления нормальной пищевой реакции. Обычно кормом для рыб служили личинки хирономид, легко поддающиеся учету. Пищу давали в избытке в различных частях аквариума, чтобы у рыбы не выработалась реакция на место, время, а также условия освещенности.

Опыты по изучению реакции на свет сытых и голодных рыб проводили в аквариуме размером 200×80×80 см, сконструированном нами совместно с О. А. Соколовым (рис. 1).

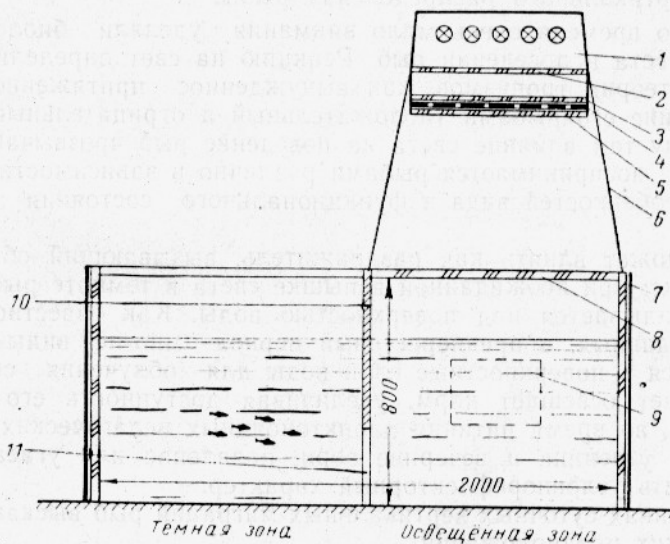


Рис. 1. Схематический разрез аквариума.

Пластмассовой непрозрачной перегородкой 10 высотой 80×40 см аквариум был перегороден на две равные части. В перегородке имелся проход для рыбы 11 шириной 35 см. Левая часть аквариума оставалась затемненной, а над правой частью располагалось осветительное устройство, состоящее из софита с лампами накаливания 1 (9 шт.), матового стекла 2, маски 4, помещаемой между пластинками 3 и 5 из молочного органического стекла, экрана 8 из молочного органического стекла и непрозрачного чехла 6. Совокупность молочных стекол создавала условия для равномерного освещения экрана, который со стороны воды выглядел как одинаково яркая поверхность.

Для изменения освещенности в светлой части аквариума применяли сменные маски, представляющие собой своеобразный светофильтр с множеством равных отверстий, площадь которых заранее была известна. Кроме того, освещенность регулировали с помощью лабораторного автотрансформатора, от которого питались лампы софита.

Для предохранения от проникновения в аквариум постороннего света стенки его закрывали непрозрачным материалом 7, а для наблюдения за поведением рыбы оставляли окно 9.

Во время опыта в течение 30 мин. подсчитывали количество рыб в светлой половине аквариума. До начала опыта рыбе давали возможность в течение 10 мин. освоиться с окружающими условиями. Изучая поведение голодных рыб, их предварительно выдерживали без пищи в течение двух суток, а в опытах с сытыми рыбами их кормили два раза в сутки. Всего было проведено 220 опытов. Чтобы выяснить реакцию ориентировки рыб в различно освещенных отделениях аквариума, мы после каждого опыта снимали верхнее затемнение в одном из отделений аквариума и при равном освещении всего аквариума подсчитывали в течение 20 мин. количество рыб в бывшем освещенном отделении. Всего было проведено 52 опыта.

Сигнальное значение света и темноты изучали в двух аквариумах размером 60×40×35 см. Каждый из них также был разделен перегородкой на два отделения: освещенное и затемненное. Опыты проводились с двумя группами верховок. Первую группу рыб (10 экз.) кормили только при свете: весь день в течение 8 час. ее держали с пищей на свету. В конце дня остатки пищи выбирали и затемняли аквариум картонным колпаком до следующего утра, т. е. держали в темноте без пищи в течение 16 час. Таким образом, у этой группы рыб создавали сочетание корм — свет, т. е. закрепляли приобретенный в естественных условиях рефлекс положительного отношения к свету.

Вторую группу рыб (18 экз.) кормили только ночью: затемняя аквариум колпаком, выдерживали в темноте с пищей в течение 16 час. Утром удаляли остатки корма и рыб оставляли на весь день на свету без пищи. В противоположность первой у этой группы рыб создавали сочетание корм — темнота, т. е. вырабатывали пищевой рефлекс на темноту. Результаты этих экспериментов проверяли один раз в неделю путем подсчета количества рыб (сытых и голодных) в светлой половине аквариума. Всего было проведено 153 опыта.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Прежде чем приступить к выяснению основных вопросов исследования, необходимо было установить нормы выдачи корма подопытным рыбам. С этой целью мы проследили темп поглощения личинок хирономид за час рыбой, находящейся в стае, в одиночку, на свету и в темноте, а также изменение скорости поедания личинок в каждый последующий час после дачи корма.

В стае рыба активно питалась и схватывала корм без выбора, но спустя 10—15 мин. после его дачи питалась уже менее активно и часто выплевывала захваченную личинку.

У одиночной рыбы оборонительный рефлекс выражен сильнее, чем у рыбы, находящейся в стае: она длительное время не подходила к корму или, схватив личинку, тут же отходила в сторону.

В течение часа одиночная верховка съедала в среднем 6 личинок (5 г), а верховка в стае — 8 личинок (среднее из 8 наблюдений). Наблюдения J. Welty [36] также свидетельствуют, что, находясь в стае, рыба поглощает пищу в большем количестве, чем одиночная.

Подсчет количества выданного и оставшегося корма после пребывания верховки в темноте и на свету давал представление об интенсив-

ности потребления верховкой корма в условиях нашего опыта. В темноте 10 верховок поедали в среднем за 1 час 4 личинки — 1,8% от поданного корма, а на свету — 6 личинок, т. е. 3,1% (среднее из 6 наблюдений).

Согласно нашим наблюдениям за поведением верховки ночью, она в темноте не питается, но если долго держать ее без света (мы держали по 16 час.), то она, в конечном итоге, осваивается с этими условиями и начинает кормиться, пользуясь, по-видимому, другими рецепторами.

Чтобы изучить отношение к свету рыб в зависимости от их накормленности, мы провели многократные наблюдения над реакцией сытых и голодных верховок на свет и установили, что голодные рыбы на свет шли в большем количестве, чем сытые (рис. 2).

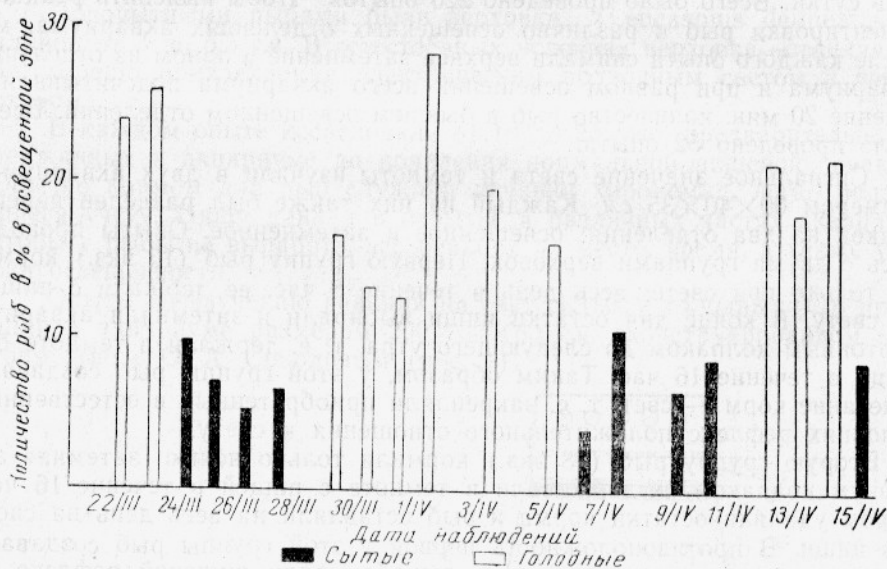


Рис. 2. Реакция на свет сытых и голодных верховок.

Степень накормленности контролировали подсчетом количества пищи, выданной и оставшейся после кормления, а также вскрытием нескольких рыб.

Освещенность в опытах составляла 5 лк. Серией предварительных экспериментов она была установлена как оптимальная.

Затем мы провели трехсуточные наблюдения над реакцией верховок на свет во время голодания и после кормления по методике, применяемой М. Е. Лобашевым и В. Б. Савватеевым в наблюдениях за птицами [15]. У голодных верховок реакция на свет была повышенной (рис. 3), после первого кормления она снизилась, а затем по мере насыщения рыбы постепенно исчезла, т. е. сытые рыбы начали избегать освещения. В 9 час. утра мы прекратили кормление и извлекли из аквариума остатки пищи. Спустя 15—16 час. верховки, проголодавшись, вновь пошли в освещенную зону.

При равном освещении обоих отделений аквариума и голодные, и сытые верховки распространялись в них равномерно, а при затемнении одного отделения голодные рыбы предпочитали светлую зону, а сытые — темную (рис. 4).

Во второй серии экспериментов, как уже указывалось, одну группу верховок кормили на свету, а другую — в темноте. Сводные результаты этих опытов приведены на рис. 5. Ориентировочные реакции рыб обычно наблюдались в пределах 1 мин.

При кормлении в светлое время суток голодные верховки в большем количестве, чем сытые, собирались в освещенной зоне. При корм-

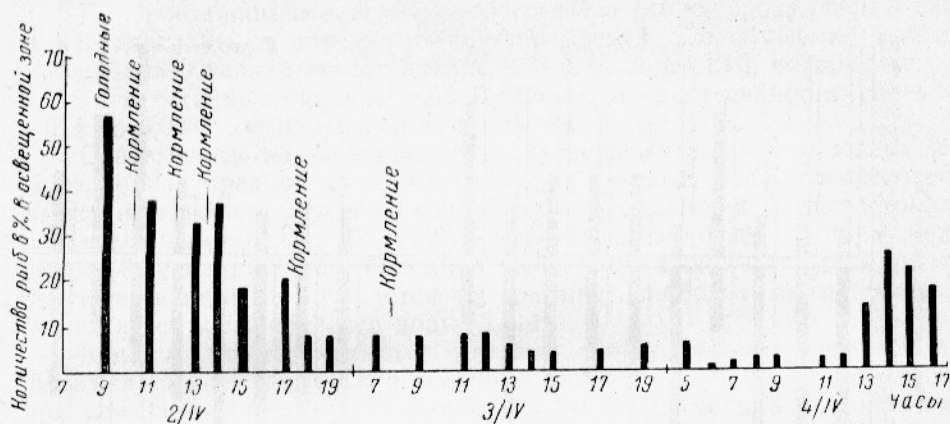


Рис. 3. Реакция верховок на свет в зависимости от накормленности.

лении другой группы рыб в темноте уже на четвертые сутки после начала опытов голодные рыбы концентрировались в темной зоне аква-

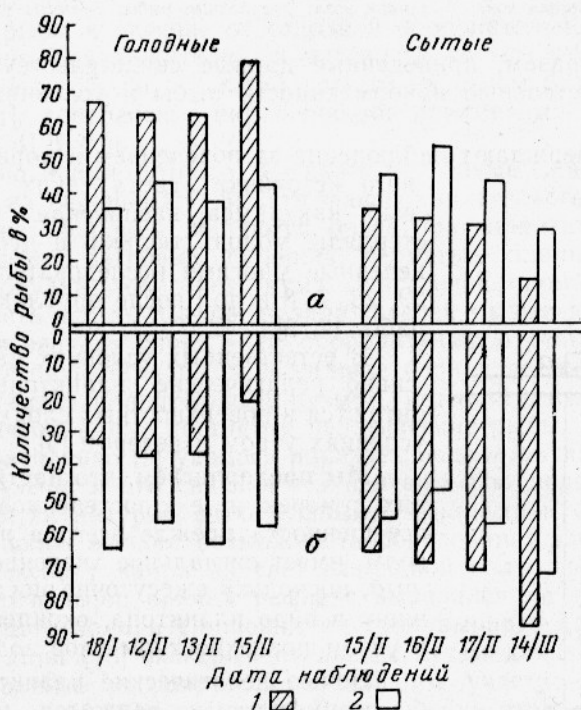


Рис. 4. Сравнение реакции на свет верховок при разном освещении аквариума: а—светлая зона; б—темная зона: 1—освещена половина аквариума; 2—освещен весь аквариум.

риума. Следовательно, сигнальное значение приобрела теперь темнота. Чтобы выяснить, сколько сочетаний требуется стайке верховок для выработки этого рефлекса, мы провели повторный опыт кормления верховок (10 экз.) в темноте с ежедневной проверкой реакции на свет, а не еженедельной, как это мы делали раньше. Оказалось, что условный пищевой рефлекс на темноту вырабатывался после 3—4-кратного

сочетания темноты с кормом (при одном сочетании в день). Как видно из рис. 6, верховки, кормящиеся в темноте, держались преимущественно в темной зоне.

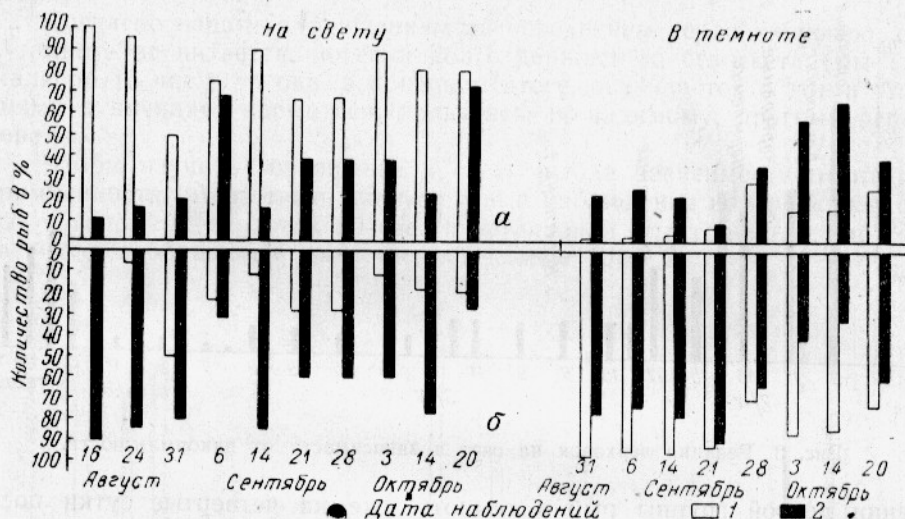


Рис. 5. Реакция верховок на свет в зависимости от кормления в темноте и на свету: а—светлая зона; б—темная зона; 1—голодные рыбы; 2—сытые рыбы.

Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о наличии связи между степенью накормленности рыбы и условиями освещенности воды.

Это подтверждают наблюдения за поведением в море у искусственного источника света таких промысловых рыб, как хамса, каспийская килька, осетр, стерлядь, молодь тюльки и перкарины, проведенные многими исследователями [18, 22, 29, 25, 7, 8 и др.] после опубликования наших работ [2, 5].

В естественных условиях наиболее интенсивно пелагические планктоноядные рыбы питаются в поверхностных слоях в сумеречных условиях утром и вечером [5].

Мы предполагаем, что наступление вечерних сумерек, т. е. постепенное уменьшение освещенности прежде всего в нижних слоях воды, имеет сигнальное значение для питания рыб, поскольку ежедневно они обнаруживают пищу в виде планктона, сконцентрированного в узком поверхностном слое воды.

Ночью пелагические планктоноядные рыбы не питаются и держатся неподвижно в поверхностных слоях воды, что подтверждается наблюдениями, проведенными в море за хамсой, килькой и другими рыбами с помощью гидроакустических приборов. Такое же явление наблюдали с подводной лодки Д. В. Радаков и Б. С. Соловьев [24] у сельди Баренцева моря. Подробный анализ условий освещенности воды при питании планктофагов дан Б. П. Мантейфелем [19].

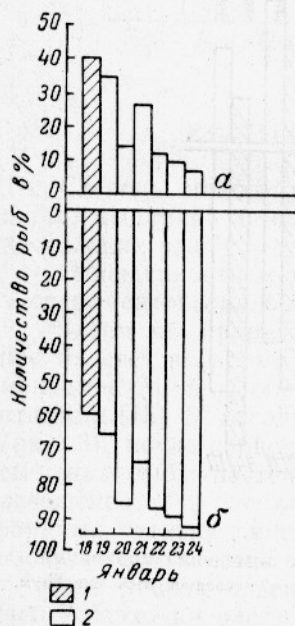


Рис. 6. Реакция верховок на свет при кормлении их в темноте:

а—светлая зона; б—темная зона; 1—до кормления в темноте; 2—при кормлении в темноте.

Наши наблюдения за поведением верховки в темноте показали, что она держится в различных слоях воды рассеянно, совершенно неподвижно, даже не двигая плавниками.

При внезапном появлении слабого света рыбки собирались в стаю и передвигались в определенном направлении. Подобное же явление наблюдали в аквариуме W. Schäfer [35] и F. Jones [33], который указывает, что стайка голянов распадалась при интенсивности света от 0,024 до 0,0034 лк, близкой к лунному свету¹.

Основываясь на наблюдениях в экспериментальных условиях и в море, можно предположить, что ночью, в темноте, рыба рассредоточивается и отдыхает, оставаясь совершенно неподвижной. С рассветом она снова подкармливается [25, 17], собирается в косяки [5, 31, 30] и, будучи сытой, уходит вглубь. Голодная рыба продолжает блуждать днем в поисках пищи и не опускается на глубину; наоборот, сытая рыба не поднимается к поверхности воды [5, 11].

В наших опытах у сытых верховок оборонительный рефлекс был выражен сильно: зайдя в освещенную зону, они прижимались к дну при повышении голоса, стуке или взмахе руки, собирались в стайку и стремительно уходили в темную зону. У голодных верховок оборонительный рефлекс был слабее, они дольше держались в освещенной зоне, чаще поднимались к поверхности и от громкого голоса или стука не уходили в затемненную зону. У сытой рыбы пищевой центр заторможен и, видимо, усиливается оборонительная реакция («чашка весов», по И. П. Павлову).

У сытой рыбы в отличие от голодной оборонительный рефлекс вызывается рядом раздражителей, в частности светом определенной силы [наши данные, 15, 26, 37 и др.], сетным полотном белого и коричневого цвета [1], контрастно окрашенными предметами [14], крупными предметами [34] и т. п.

В море во время шторма, а также при шуме двигателей судов рыба уходит на глубину [17, 5]. Эти факты свидетельствуют о том, что более глубокие слои воды являются более благоприятными для рыбы, так как здесь нет ветровых волнений, пернатых хищников и морских зверей, нет орудий лова, нет шума двигателей промысловых судов, нет яркого света и т. д., т. е. нет раздражителей, вызывающих у накормленных рыб в верхних слоях воды оборонительную реакцию.

В процессе опускания рыбы в нижние слои воды непосредственное участие принимает плавательный пузырь, который имеют почти все типично планктоноядные костистые пелагические рыбы. Х. С. Коштоянцу и Ф. Д. Василенко [9] удалось показать рецепторную функцию плавательного пузыря и его связь через центральную нервную систему с туловищной мускулатурой, дыхательными мышцами и сердцем.

В. А. Соколов выявил возможность образования двигательных условных рефлексов у карпа на свет различной силы при раздражении плавательного пузыря, причем рефлекс выразился не только в двигательной реакции, но и в снижении внутрипузырного давления.

Лекуанг Лонг [13] экспериментальным путем доказал, что внутрипузырное давление регулируется небольшим участком центральной нервной системы (*tectum opticum*). Раздражение этого участка вызвало сокращение стенок брюшной полости и сокращение плавательного пузыря.

Н. В. Пучков [23] указывает, что рыба с наполненным кишечником легче выбрасывает газ.

Все эти факторы возможно могут оказаться одной из причин опускания планктоноядных рыб в нижние горизонты моря на рассвете, когда плавательный пузырь наполнен газом, кишечник наполнен и ры-

¹ Интенсивность света от полной луны, близкой к зениту, равна 0,2 лк.

ба сыта. При опускании рыбы в нижние горизонты воды наполнение пузыря ослабевает. Горизонт, до которого опускается рыба, определяется зрительным рецептором, плавательным пузырем, а также температурным, кислородным режимом и другими показателями.

Высказанное мнение о причинах утреннего опускания рыб из поверхностных слоев воды требует дополнительных исследований и проверки. Представление И. И. Николаева [20], М. М. Кожова [10], Б. П. Мантейфеля [19] и других исследователей, утверждающих, что ежесуточный уход водных организмов в нижние слои воды — это приспособление, выработанное только под влиянием хищников, безусловно интересное, является все же неполным, так как в действительности эти зависимости, по-видимому, шире.

Когда рыба утром голодна, т. е. у нее возбужден пищевой центр, она не уходит из поверхностных слоев воды, а остается здесь в поисках пищи и не реагирует на хищников, шум двигателей и орудия лова. Это мы наблюдали неоднократно в Черном море при изучении поведения хамсы, кефали и других рыб. Отношение к одному и тому же раздражителю может меняться в течение нескольких часов, о чем и свидетельствуют наши эксперименты.

Анализируя литературные данные об условиях и характере суточных вертикальных миграций планктона, мы пришли к выводу, если не о полном тождестве, то об очень сходных причинах этих миграций у рыб и планктона [5].

По исследованиям С. Н. Скадовского [26], усиление или ослабление окислительных или восстановительных процессов в организме дафний в связи с питанием сопровождается соответствующими изменениями их реакции на свет.

G. Clark [32] установил в экспериментальных условиях, что в среде, богатой пищей, дафнии избегают света. Н. А. Смирнова [27] показала, что дафнии, накормленные при солнечном освещении, направляются в тень.

Исследованиями М. Е. Лобашева и П. Г. Ивановой [16] установлено, что дафнии (*Daphnia magna*) после 24-часового голодания предпочитали быть на свету в отличие от дафний, питавшихся без прерыва. По мнению авторов, это свидетельствует о наличии у ракообразных временных пищевых связей.

М. М. Кожов [10] и А. П. Кусморская [12] пришли к выводу, что сытые рачки не поднимаются к поверхности. Следовательно, можно предположить, что у сытых рачков реакция на вечерний свет, уходящий к поверхности воды, заторможена.

Все эти факты дают возможность предположить, что по мере насыщения рачков в верхних слоях воды изменяется их реакция на свет. После насыщения свет приобретает для них уже не пищевое, а оборонительное значение, заставляя их по мере насыщенности опускаться в более темные и более спокойные слои воды.

Мы лишь схематично представили поведение морских организмов в период откорма. Характер суточных вертикальных миграций зависит также от температурных условий водной среды, от внутренних приливных волн и т. д. Степень влияния этих факторов требует дополнительного изучения.

ВЫВОДЫ

1. Для планктоноядных рыб наступление сумерек является сигналом питания. По мере уменьшения освещенности нижних слоев воды рыбы поднимаются к поверхности и питаются здесь планктоном.

2. Сигнальное значение света при подъеме рыбы в поверхностные слои воды проверено экспериментально на стайной рыбе — верховке (*Leucaspius delineatus* L.). Установлено, что голодные рыбы предпочи-

тают свет, а сытые — темноту. При кормлении верховок исключительно в темноте у голодных рыб затормаживается условный рефлекс на свет, и темнота начинает приобретать сигнальное значение.

3. У сытых верховок в отличие от голодных сильнее выражен оборонительный рефлекс: они избегают света, громкого голоса, стука, взмаха руки и т. д.

4. Учитывая результаты проведенных опытов, а также данные о поведении рыб в море, полученные нами и другими исследователями, можно предположить, что утром сытые рыбы опускаются в нижние слои воды в связи с тем, что эта зона является для них защитой от яркого света, хищников, шума судов, орудий лова, ветровых волнений и многих других раздражителей, к которым они, будучи голодными, относятся безразлично.

На рассвете, когда рыба находится в поверхностных слоях воды, кишечник у нее наполнен пищей, а плавательный пузырь раздут. При опускании рыбы в нижние горизонты воды наполнение пузыря ослабевает. Горизонт, до которого опускается рыба, определяется зрительным рецептором, плавательным пузырем, температурным, кислородным режимом и другими показателями.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Асланова Н. Е., Предварительные данные по изучению реакции рыб на сетное полотно в экспериментальных условиях, Аннотации к работам ВНИРО 1956 г., № 3, 1958.
2. Зуссер С. Г., Критика применения теории тропизмов в изучении поведения рыб, Журнал общей биологии, 1953, т. XIV, № 2.
3. Зуссер С. Г., Суточные вертикальные миграции пелагических рыб, «Рыбное хозяйство», 1956, № 5.
4. Зуссер С. Г., К изучению причин суточных вертикальных миграций рыб, Труды совещания по физиологии рыб, АН СССР, 1956.
5. Зуссер С. Г., Суточные вертикальные миграции пелагических рыб, Труды ВНИРО, т. XXXVI, Пищепромиздат, 1958.
6. Зуссер С. Г. и Соколов Б. С., Методика изучения реакции на свет стайных рыб, Сборник по методике изучения физиологии рыб, АН СССР, 1960.
7. Кашкин Н. И., Суточные вертикальные миграции молоди некоторых видов рыб Таганрогского залива в связи с ее питанием, «Вопросы ихтиологии», вып. 3, 1955.
8. Касимов Р. Ю., Условные и безусловные рефлексы некоторых видов осетровых рыб, Автореферат диссертации, изд-во ЛГУ, 1958.
9. Коштоянц Х. С. и Василенко Ф. Д., О рецепторной функции плавательного пузыря рыб, Физиологический журнал СССР, 1936, № 20, вып. 3.
10. Кожов М. М., Животный мир оз. Байкал, Иркутское обл. изд-во, 1947.
11. Коряков Е. А., Бычкообразные рыбы Байкала, в кн. «Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал», Иркутское обл. изд-во, 1959.
12. Кусморская А. П., Зоопланктон Черного моря и выедание его промысловыми рыбами, Труды ВНИРО, т. XXVIII, Пищепромиздат, 1954.
13. Лекуанг Лонг, О центральной регуляции функции плавательного пузыря рыб, Физиологический журнал СССР, 1959, т. XV, № 7.
14. Лобас Ю. А., О значении внешних признаков пищи при кормлении молоди лосося и форели, «Рыбное хозяйство», 1959, № 6.
15. Лобашев М. Е. и Савватеев В. Б., Физиология суточного ритма животных, АН СССР, 1959.
16. Лобашев М. Е. и Иванова П. Г., Некоторые закономерности онтогенетической адаптации, ДАН СССР, т. 58, № 1, 1948.
17. Ловецкая А. А., Распределение и поведение кильки, «Рыбное хозяйство», 1953, № 12.
18. Ловецкая А. А., О реакции кильки на свет, Труды совещания по физиологии рыб, АН СССР, 1958.
19. Мантейфель Б. П., Вертикальные миграции морских организмов, Труды Института морфологии животных им. Северцова, АН СССР, вып. 13, 1960.
20. Николаев И. И., Суточные вертикальные миграции водных организмов, «Природа», 1952, № 3.
21. Привольнев Т. И., Реакция рыбы на свет, «Вопросы ихтиологии», вып. 6, 1956.
22. Приходько Б. И., Реакция каспийской кильки на электрический свет, «Вопросы ихтиологии», вып. 11, 1958.

23. Пучков Н. В., Физиология рыб, Пищепромиздат, 1954.
 24. Радаков Д. В. и Соловьев Б. С., Новый опыт применения подводной лодки для наблюдения за поведением сельди, «Рыбное хозяйство», 1959, № 2.
 25. Сафьянова Т. Е. и Демидов В. Ф., Отношение черноморской хамсы к искусственному свету в период размножения и нагула, Труды Азчерниро, вып. 16, Крымиздат, 1955.
 26. Скадовский С. Н., Об изменении физиологических процессов у водных животных, Ученые записки МГУ, вып. 33, 1939.
 27. Смирнова Н. А., О зависимости фототаксиса некоторых ракообразных от состояния сульфгидрильных групп белковых тел, Зоологический журнал, 1960, т. XXXIX, вып. 7.
 28. Соколов В. А., Условный рефлекс при раздражении плавательного пузыря рыб. Труды Института физиологии им. И. П. Павлова, АН СССР, 1953.
 29. Шубников Д. А., О различной реакции самцов и самок анчоусовидной кильки на электрический свет, Зоологический журнал, 1959, т. XXXVIII, вып. 5.
 30. Bredner C., Studies on social groupings in fishes, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. 117, 1959.
 31. Dragesund O., Reactions of fish to artificial light with special reference to large herring and spring herring in Norway, J. du Conseil, Vol. 23, 1958.
 32. Clark G., Quantitative aspect of the change of phototropic sign in *Daphnia*, J. Exp. Biol., Y. IX, N 2, 1932.
 33. Jones F. R. H., The behaviour of minnows in relation to light intensity, J. Exp. Biol., Vol. 33, N 2, 1956.
 34. Meesters H. Über Organisation d. Gesichtsfeldes bei Fischen, Ztschr. für Tierpsychologie, V. 4, 1940.
 35. Schäfer W., Über das Verhalten von Jungheringesschwärmen im Aquarium, Arch. Fischereiwiss., Bd 6, N 5/6, 1955.
 36. Welty J. C., Experiments in group behavior of fishes; a study of the influences of the group on individual behavior, Physiol. zool., vol. 7, pp. 85—128, 1934.
 37. Woodhead P. M. Y., The behaviour of minnows (*Phoxinus phoxinus* L.) in a light gradient, J. Exp. Biol., Vol. 33, N2, 1956.
-