

УДК 567:57.02(045)

DOI <https://doi.org/10.33989/2022.8.2.285323>

О. О. Пальчик

Комунальний заклад «Харківська гуманітарно-педагогічна академія»

Харківської обласної ради

пров. Руставелі, 7, Харків, 61001, Україна

oksanapalchik@ukr.net

ORCID 0000-0002-7282-9374

ОСОБЛИВОСТІ ОБ'ЄДНАННЯ ПРЕДСТАВНИКІВ НАДКЛАСУ РИБИ (PISCES) У СОЦІАЛЬНІ ГРУПИ

В статті наведено результати аналізу сучасних літературних джерел стосовно виділення спільних рис, які сприяють утриманню представників різних видів надкласу Риб разом, забезпечуючи соціальну організацію особин у косяку. В статті «косяк» розглядається як група риб, що утримується разом завдяки соціальному потягу. Розглянуто соціальні переваги такого соціального об'єднання, а саме: забезпечення захисту від хижаків за допомогою механізмів, які включають збільшення виявлення хижаків, зменшення шансів захоплення та заплутування хижаків; підвищення здатності риби знаходити здобич, тобто збільшення успіху в пошуку їжі; збільшення ймовірності пошуку статевого партнера; гідродинамічна ефективність.

Описано і проаналізовано наукові дані існування фенотипічної однорідності (колір, форма, розмір) між особинами в косяку та механізми, завдяки яким риби мають здатність розрізняти членів групи, вибираючи асоціацію з подібними до себе особинами.

Охарактеризовано популярну теорію «ефект дивацтва», яка стверджує, що рідкісні, фенотипово відмінні особини всередині косяка з більшою ймовірністю стають ціллю хижаків. Підтверджено, що однорідність особин в косяку за кольором, запахом, розміром та формою тіла, як в однорідних так і мішаних косяках, обумовлена «ефектом дивацтва» та «ефектом плутанини», і пояснюється пристосувальним захисним механізмом протидії хижацтву. Але відмічено, що сучасні дослідження надають нові дані, які суперечать прогнозам «ефекту дивацтва», що свідчить про перспективність подальших досліджень даної наукової проблематики.

Відмічено, що на складну інтерактивну поведінку риб впливають відмінності у статевому співвідношенні взаємодіючих особин в косяку. Наголошено, що вплив гормональної регуляції на соціальну поведінку риб значний і має свої характерні особливості, які на відміну від наземних тварин, недостатньо вивчені, тому цей напрямок наукових досліджень є перспективним.

Ключові слова: *косяки риб, соціальні групи, фенотипічна однорідність, ефект дивацтва, ефект плутанини, співвідношення статей, гормональна регуляція.*

Вступ. Вивчення поведінки тварин зазнало революційних змін під подвійним впливом етології та соціобіології. Сучасна теорія пропонує кількісно перевірені та експериментально доступні гіпотези. Багато поточних досліджень поведінки тварин зосереджено на птахів і ссавців, тваринах з більш складною структурою, фізіологією та поведінковими можливостями, але існує все більше інформації про поведінку риб. Зараз зростає усвідомлення того, що ті самі екологічні та еволюційні правила керують кістковими рибами,

і що їх поведінка є не просто спрощеною версією поведінки птахів і ссавців. Деталі поведінки риб тісно відображають унікальні та ефективні адаптації до їхнього тривимірного водного середовища (Pitcher, 1986).

Велике різноманіття соціальних груп можна знайти в усьому тваринному світі. Серед риб достатньо велика кількість видів, представники яких збираються у великі скупчення, утворюючи зграї, для яких характерні синхронізованість та поляризованість особин. Джигирей В.С. визначає зграю як тимчасове об'єднання тварин, які виявляють біологічно корисну організованість дій (для захисту від ворогів, харчування, міграції та ін.) (Джигирей, Сторожук, & Яцюк, 2000). Tony J. Pitcher відмічає, що групи риб, які залишаються разом із соціальних причин, найкраще називати «косяками». Він визначає косяки, як групу риб, яка утримується разом завдяки соціальному потягу (Pitcher, 1986).

Косяки можуть забезпечити захист від хижаків за допомогою механізмів, які включають збільшення виявлення хижаків, зменшення шансів захоплення та заплутування хижаків, вони підвищують здатність риби знаходити здобич, тобто збільшується успіх в пошуку їжі, ймовірність пошуку статевого партнера, підвищується гідродинамічна ефективність (Krause et al., 2005; Kelley, & Evans, 2018; Aivaz, Manica, Neuhaus, & Ruckstuhl, 2020).

Мета статті – аналіз сучасних літературних джерел для виділення спільних рис, які сприяють утриманню особин разом, забезпечуючи соціальну організацію групи риб у косяку.

Результати та їх обговорення. Велика кількість досліджень підтверджує факт існування фенотипічної однорідності між особинами в косяку. Таким чином, риба повинна мати здатність розрізнити членів групи за певними ознаками, вибираючи асоціацію з подібними до себе особинами.

Численні дослідження свідчать про те, що на вибір особиною соціальної групи може впливати колір. В одному з експериментів були використані гомозиготні перламутрові (nac(w2)) мутантні рибки даніо *Danio rerio* (Hamilton, 1822), які не мають меланофорів, тобто на тілі риб повністю відсутній чорний пігмент, та гетерозиготні особини, які мають пігментацію дикого типу з чорними смугами. Встановлено, що рибки даніо виявляють сильні кольорові уподобання: перламутрові риби приєднуються до косяку з перламутровими рибами, а рибки з чорними смугами до косяку з чорно смугастими особинами.

Експериментально було доведено, що кольорові уподобання риб в косяку є результатом навчання. Диких і перламутрових рибок даніо можна відрізнити через 60 год. після запліднення, тобто дослідники мали змогу вирощувати рибу в різних середовищах, починаючи з дуже ранньої стадії. Рибок даніо двох кольірних фенотипів вирощували трьома способами: одного фенотипу, іншого фенотипу, в ізоляції. Риби, вирощені ізолювано, не віддавали переваги косякам жодного кольору. Проте риби, які вирощувалися групами, віддавали перевагу косякам риб, в яких відбувалось їх вирощування, незалежно від власного фенотипу. Цей результат вказує на значну роль навчання та раннього досвіду в набутті кольірних уподобань щодо косяків рибок даніо (Reichel, 2004).

Дослідження вибору асоціацій за фенотипічною ознакою забарвлення тіла проводились на косяках чорних та білих молінезій *Poecilia latipinna* (Lesueur, 1821). Коли їм надавали вибір між групою риб подібного кольору та порожнім відділенням, окремі тестові риби (чорні чи білі) проводили значно більше часу біля групи риб. Коли їм надавали вибір між групою чорних і білих молінезій, тестові риби проводили значно більше часу біля групи того ж кольору, як і вони. Ці результати доводять, що риби можуть використовувати візуальні підказки, щоб активно розрізнити подібних особин у косяках риб на основі забарвлення тіла (McRobert, & Bradner, 1998).

В одному з досліджень використовувалися візуальні підказки для стимулювання соціальної поведінки рибок даніо. Порівнювались ефекти п'яти типів стимулів: живі конспецифіки в експериментальному акваріумі або поза акваріумом, відтворення записаних на відео живих конспецифів, комп'ютерні анімовані зображення конспецифів, представлені двома програмними додатками, General Fish Animator і Zebrafish Presenter. Повідомляється,

що всі подразники були однаково ефективними та спричиняли стійку соціальну реакцію (косяки), що проявлялася у зменшенні відстані між подразником та експериментальною рибкою. Тобто, щоб викликати стійкі та послідовні соціальні поведінкові реакції у рибок даніо достатньо як живої стимулюючої риби, 3D-зображення, так і 2D-комп'ютерних анімованих зображень (Qin, Wong, Seguin, & Gerlai, 2014).

Дослідження поведінки жовтих бичків *Ictalurus natalis* (Lesueur, 1819) показали, що вони впізнають особин свого виду за допомогою феромонів. Після осліплення бички могли розрізняти запах риб-донорів, але втратили цю здатність зі втратою нюх. Було встановлено, що для цих риб основним джерелом внутрішньовидових хімічних подразників, які беруть участь у розпізнаванні, є слиз, який є джерелом хімічної комунікації (Todd, Atema, & Bardach, 1967).

Багато тварин здатні маскуватися, адаптуючи колір свого тіла до місцевого середовища. Зокрема, швидкі зміни кольору тіла часто мають вирішальне значення для виживання потенційної здобичі, яка покладається на те, щоб уникнути виявлення хижаками. Це особливо актуально для тварин, які піддаються просторово-часовій мінливості навколишнього середовища, оскільки вони повинні адаптуватися до гострих змін у своєму візуальному оточенні. Однак, які особливості місцевого середовища є найбільш актуальними, до кінця не зрозуміло. Зокрема, мало відомо про те, як соціальний контекст взаємодіє з іншими подразниками навколишнього середовища, щоб впливати на крипсис. Досліджувалась тварина-хижак, бичок *Gobius javanicus* (Bleeker, 1856), стосовно того, як присутність і колір тіла конспецифів впливають на швидкість і ступінь зміни кольору бичками. Встановлено, що поодинокі бички змінюють колір відповідно до свого фону швидше та більшою мірою, ніж бички, що живуть парами. Це дослідження демонструє важливість соціального контексту в опосередкуванні зміни кольору у риб (Encel, & Ward, 2021).

Ще однією фенотипічною особливістю, за якою риби співвідносять себе з собіподібними особинами є розмір та форма.

Дослідження природної популяції прісноводної райдужної риби *Melanotaenia australis* (Castelnau, 1878) показали, що рівень варіації розміру та форми в угрупованнях нижчий, ніж очікувався за нульовою моделлю випадкового складу косяків. Знайдено докази подальшого фенотипового структурування вздовж градієнта середовища зверху-вниз. Відмічено, що передбачувані переваги морфологічного асортименту включають зниження ризику хижацтва і підвищення гідродинамічної ефективності або ефективності пошуку їжі. Припускається, що морфологічні варіації є суттєвим компонентом соціальної організації популяції, який може впливати на популяційні процеси, такі як моделі потоку генів, та на екологічні взаємодії, такі як динаміка хижак-жертва (Kelley, & Evans, 2018).

Сегрегація за розміром була визначена в косяках гольянів *Pimephales notatus* (Rafinesque, 1820), *Pimephales promelas* (Rafinesque, 1820) та *Campostoma anomalum* (Rafinesque, 1820) шляхом вимірювання відстані між сусідами, різними за розміром. Розподіл за розміром порівнювався між видами та косяками, з присутністю хижака та без нього. У всіх випадках були переконливі докази поділу за розміром. Крім того, косяки переважно великої риби (25 великих, п'ять маленьких) і переважно дрібної риби (25 маленьких, п'ять великих) використовувалися для визначення того, якого розміру жертві буде надавати перевагу хижак (окунь *Micropterus salmoides* (Lacepede, 1802)). У всіх випадках риба незвичайного розміру поїдалася окунем частіше (Theodorakis, 1989).

Дослідження косяків колючки триголкової *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) дозволили встановити, що чим вищий ризик хижацтва, тим більш вираженим є зниження пошуку їжі. Оцінювалася залежність активності пошуку їжі особини від її розміру відносно інших риб у косяку. Косяки склалися з 3, 6 і 12 риб. Одна особина відрізнялася за розміром від решти членів косяка, або всі риби в косяку були однакового розміру. Коли риба була більшою за інших, її активність пошуку їжі була нижчою, ніж активність великих особин у косяку. Така реакція особин на зовнішній вигляд не залежала ні від розміру косяка, ні від

присутності чи відсутності хижака. Ймовірно, ефект дивацтва не дозволяє риbam більшого розміру приєднуватися до косяків менших особин. Також припускається, що харчова конкуренція, може бути більш важливою для спонукання особин уникати неподібних груп і віддавати перевагу косякам риб, подібним за розміром (Peuhkuri, 1997).

Оскільки кісткові риби демонструють невизначений ріст, багато популяцій демонструють широкий діапазон індивідуальної довжини тіла. Останнє використовується як критерій при активному виборі косяків. Існують певні докази позитивного зв'язку між розміром косяка та довжиною тіла членів косяка, хоча залишається незрозумілим, чи є це результатом активного вибору розміру косяка чи побічним продуктом розподілу довжини тіла в популяції. Відмічається, що членство в косяках є дуже динамічним, особини можуть приєднуватись до груп різного розміру та складу у відповідь на індивідуальні фізіологічні зміни. Автори наголошують, що косяки риб дають чудову можливість дослідити функції та механізми групового життя, і майбутні дослідження мають бути спрямовані на комплексне вивчення індивідуальної поведінки, розміру групи та фенотипічного складу особин (Hoare, Krause, Peuhkuri, & Godin, 2000).

Кількісне групування особин є розповсюдженим явищем для таксонів тварин. Безпека є, мабуть, найбільш розповсюдженою причиною групування. Аналіз статистичних даних багаторічних спостережень за природними популяціями тихоокеанського лосося *Oncorhynchus spp.* (Suckley, 1861) дозволив виявити, що особини у великих групах мали менший ризик хижацтва, тоді як групи риб зі значними статистичними викидами за розміром мали підвищений ризик хижацтва. Для деяких видів групування знижувало успішність пошуку їжі, тоді як для інших видів групування підвищувало успішність пошуку їжі, що вказує на те, що компроміси конкуренції за безпеку різняться між видами. Ці результати показують, що виживання та ріст залежать від розміру групи; розуміння зв'язку між розподілом розмірів груп і чисельністю популяції може мати вирішальне значення для встановлення динаміки популяцій морських риб (Polyakov, Quinn, Myers, & Berdahl, 2022).

Проведені експерименти, спрямовані на з'ясування ролі сенсорного сприйняття потенційної здобичі сріблястого гольяна *Hybognathus nuchalis* (Agassiz, 1855) рибою-хижаком великоротим окунем *Micropterus salmoides* (Lacepede, 1802). Окунь швидко вловлював поодиноких гольянів, але здійснював багато невдалих атак і витрачав набагато більше часу на риб у косяку. Включення одного або двох «дивних» (блакитно пофарбованих) гольянів у косяк з 8 особин значно підвищувало здатність окуня захоплювати як звичайну, так і дивну здобич, але цей ефект зникав при розмірі зграї в 15 особин (Landeau, & Terborgh, 1986).

Цікавими виявляються дослідження соціальної взаємодії риб у мішаних косяках. Групи змішаних видів зазвичай зустрічаються в широкому діапазоні фауністичних спільнот і мають ряд переваг. Хоча рибки даніо часто утворюють мішані косяки із співіснуючими видами, фактори, що визначають їх появу, ще не зрозумілі. Використовуючи лабораторні експерименти, були встановлені основні екологічні чинники зграї змішаних видів у цих спільнотах тропічних риб. Косяки рибок даніо *Danio rerio* (Hamilton, 1822), есомусів *Esomus danricus* (Hamilton, 1822) та панчаксів *Aplocheilichthys panchax* (Hamilton, 1822) були зібрані в каналі Харінгату (Західна Бенгалія, Індія). Експерименти для оцінки ефективності пошуку їжі проводилися, коли косяки одного або змішаних видів отримували різну кількість їжі. Були також проведені експерименти з вибором косяка, щоб оцінити переваги суб'єктів тестування (особин рибок даніо) для формування асоціацій на основі складу косяка та знайомства. Результати експериментів щодо ефективності годівлі показали, що час пошуку їжі суттєво різнився в різних типах косяків і залежав від кількості доступної їжі, але не був пов'язаний із розміром тіла видів, що утворюють косяки. Експерименти з вибором для вивчення переваг асоціацій показали, що в умовах ризику хижака рибки даніо більше асоціюються зі змішаними косяками, демонструючи тісний зв'язок із косяками, які відрізняються великою кількістю конспецифічних тварин. Виявлено, що рибки даніо воліють асоціюватися зі знайомими конспецифічними косяками, ніж незнайомими змішаними та незнайомими конспецифічними косяками. Таким чином, рівномірне споживання їжі в

змішаних косяках, більша асоціація зі змішаними косяками в присутності хижака та знайомство є важливими чинниками для вибору змішаних видів косяків даніо (Mukherjee, & Bhat, 2023; Romano, & Stefanini, 2022). Дослідження впливу родинних зв'язків на соціальну поведінку цихлід показали підвищену групову згуртованість родинних груп порівняно з неродинними (Hesse, & Thünken, 2014).

Дослідження соціального виду *Aphanius fasciatus* (Valenciennes, 1821) виявили, що риба переважно асоціюється зі знайомою групою і риба, пов'язана з групою, характеризується більш високою фенотиповою однорідністю всередині косяка, незалежно від соціального знайомства (Cattelan, & Griggio, 2020).

Пояснення даного феномену дає популярна теорія, яка називається «odddity effect» або «ефект дивацтва», яка стверджує, що рідкісні, фенотипово відмінні особини всередині косяка з більшою ймовірністю стають ціллю хижаків (Rodgers, Ward, Askwith, & Morrell, 2011). Деякі дослідники припускають, що, зіткнувшись з фенотипово різною здобиччу, хижаки можуть спочатку зосередитися на рідкісних, помітних особинах, щоб подолати сенсорну плутанину, яка виникає під час нападу, таким чином мінімізуючи час, необхідний для захоплення здобичі. Ця гіпотеза являє собою прояв двох задокументованих і пов'язаних явищ – «ефекту плутанини» та «ефекту дивацтва» (Landeau, & Terborgh, 1986; Peunkuri, 1997; Hoare, Krause, Peuhkuri, & Godin, 2000; Almany et al., 2007; Kelley, & Evans, 2018; Zhou et al., 2022; Mukherjee, & Bhat, 2023).

Існують нові відкриття, які суперечать прогнозам ефекту дивацтва та вимагають дослідження альтернативних гіпотез щодо групування риб за розміром. Хижаки можуть використовувати різні сигнали, щоб вибрати ціль, залежно від їхніх сенсорних здібностей (звук, запах, зір тощо). Наприклад, хижаки, що полюють візуально, які можуть бачити колір, швидше за все вибиратимуть здобич на основі кольору, ніж дивацтва розміру здобичі. Попередні дослідження ефекту дивацтва підтвердили дивацтво кольору та реакцію хижаків і, меншою мірою, дивацтво розміру. Таким чином, було висунуто робочу гіпотезу, що за наявності вибору група з особинами незвичайного кольору буде частіше ставати мішенню хижака, ніж група з рибою непарного розміру, але однакового кольору. Гетерогенні групи рибок даніо *D. rerio*, що містили одну особину непарного кольору (дикого типу або червону) або одну особину непарного розміру (велику або маленьку), використовували як тестову здобич у експериментах, що вивчали перевагу здобичі у риби *Xenentodon cancila* (Hamilton, 1822). Хижак віддавав перевагу різнорідним групам незалежно від кольору дивної особини, коли дивна особина була меншою за інших членів групи. Однак, коли дивна особина була більшою за решту групи, хижак віддавав перевагу однорідним групам дрібних риб (Aivaz, Manica, Neuhaus, & Ruckstuhl, 2020).

Отже, однорідність особин в косяку за кольором, запахом, розміром та формою тіла, як в однорідних так і мішаних косяках, обумовлена «ефектом дивацтва» та «ефектом плутанини», що пояснюється пристосувальним захисним механізмом протидії хижацтву. Але сучасні дослідження надають нові дані, які суперечать прогнозам «ефекту дивацтва», що свідчить про перспективність подальших досліджень даної наукової проблематики.

Сучасні наукові дослідження свідчать про вплив на поведінку риб різноманітних як внутрішніх так і зовнішніх чинників.

У одному з досліджень за допомогою групового відстеження рибок даніо *D. rerio* проводився двовимірний аналіз косяків із різним співвідношенням статей (лише самці, лише самки, переважна частина самців та, навпаки, самок). Встановлено, що косяки різної статі мають значно меншу площу і інтерактивну відстань порівняно з одностатевими косяками (приблизна різниця 80% для косяків і 50% для інтерактивної відстані). Таким чином, зроблено висновок, що на складну інтерактивну поведінку рибок даніо в косяку впливають відмінності у статевому співвідношенні взаємодіючих особин (Sivaraman, Nandakumar, & Ramachandran, 2022).

Дослідження гормональної регуляції соціальної поведінки проводилось в косяках рибок даніо. Досліджувалась роль двох рецепторів окситоцину, *Oxtr* і *Oxtrl*, у розвитку та підтримці соціальних переваг і поведінки в косяках рибок даніо віком від 2 до 8 тижнів. Результати свідчать про те, що на розвиток і підтримку соціальної поведінки впливає окситоцин.

Доведено, що окситоциновий ефект соціальності та антисоціальності в досліджуваних косяках залежав від віку та особливостей утримання риб (Gemmer et al., 2022).

Цікавими виявляються дослідження специфічного для хребетних нейропептидного паратиреоїдного гормону (pTh2), який регулюється наявністю конспецифів рибок данію. Представлені дані свідчать про те, що нейропептид Pth2 модулює кілька збережених форм поведінки і, таким чином, може дозволити тварині реагувати належним чином у різних соціальних контекстах (Anneser et al., 2022).

Схильність до утворення косяків і вибору косяків гуппи *Poecilia reticulata* (Peters, 1859) під дією флуокситину перевірялась тестуванням індивідуальним і парним (самець-самка). При індивідуальному тестуванні флуоксетином не спостерігалось жодного впливу на поведінку косяків. Однак у парних випробуваннях риба, яка отримувала високий вміст флуоксетину, демонструвала значно більшу схильність до косяків. Таким чином, ефект флуоксетину має чітко виражений соціальним контекст (Mason et al., 2021).

Доведено, що рівень гормону стресу кортизолу залежить як від соціального та репродуктивного статусу окремої риби, так і від стабільності її соціальної ситуації. Крім того, репродуктивна здатність окремої риби залежить від цих самих змінних. Отже, соціальні зустрічі в певних соціальних контекстах мають глибокий вплив на рівень стресу, а також на репродуктивну здатність. Соціальна поведінка може призвести до змін у репродуктивному стані через інтеграцію змін кортизолу. Таким чином, інформація, доступна через стрес, може надати соціально значущі сигнали, викликаючи нейронні зміни (Fox, White, Kao, & Fernald, 1997).

Дослідження руху та аналіз кінематики плавання для кількісної оцінки соціального плавання в чотирьох популяціях *Astyanax mexicanus* (De Filippi, 1853), дозволив встановити, що на світлі косяк риб зберігав близькість і вирівнювання один з одним. У темряві риби не формували косяки, але вони все ще демонстрували спроби вирівнятися та зберегти близькість з іншою рибою. Навпаки, печерні риби з трьох незалежних популяцій (Pachón, Molino, Tinaja), демонстрували поведінку, яка свідчить про активне уникнення один одного. Таким чином, відсутність соціального потягу у печерних риб є поведінковою адаптацією до існування в темряві (Patch et al., 2022).

Дослідження впливу соціального середовища на молодь цихлід *Pelvicachromis taeniatus* (Boulenger, 1901) довели, що молодняк, вирощений групою, росте в середньому швидше, ніж молодняк, вирощений ізольовано в стандартних лабораторних умовах без ризику хижацтва. Також встановлено, що риба, яку вирощували ізольовано, була значно агресивнішою та менш охочою йти на косяки, ніж риба, яку вирощували групою (Hesse, & Thünken, 2014).

Отже, на складну інтерактивну поведінку риб впливають відмінності у статевому співвідношенні взаємодіючих особин в косяку. Вплив гормональної регуляції на соціальну поведінку риб значний і має свої характерні особливості, які на відміну від наземних тварин, недостатньо вивчені, тому цей напрямок наукових досліджень є перспективним.

Висновки. Проведений аналіз сучасних літературних джерел стосовно утворення представниками надкласу Риби соціальних груп таких як косяки, дозволив виділити загальні особливості, які сприяють утриманню особин в цих об'єднаннях. Описано і проаналізовано існування фенотипічної однорідності (колір, форма, розмір) між особинами в косяку та механізмів, за якими особини мають здатність розрізняти членів групи за певними ознаками, вибираючи асоціацію з подібними до себе особинами. Вказано, що однорідність особин, як в однорідних так і мішаних косяках, обумовлена «ефектом дивацтва» та «ефектом плутанини», що пояснюється пристосувальним захисним механізмом протидії хижацтву. Але сучасні дослідження надають нові дані, які суперечать прогнозам «ефекту дивацтва», що свідчить про перспективність подальших досліджень даної наукової проблематики. Відмічено, що на складну інтерактивну поведінку риб впливають відмінності у статевому співвідношенні взаємодіючих особин в косяку. Наголошено, що вплив гормональної регуляції на соціальну поведінку риб значний і має свої характерні особливості, які на відміну від наземних тварин, недостатньо вивчені, тому цей напрямок наукових досліджень є перспективним.

ЛІТЕРАТУРА

- Джигирей В. С., Сторожук В. М., Яцюк Р. А. Основи екології та охорона навколишнього природного середовища (Екологія та охорона природи). Львів, Афіша. 2000 272 с.
- Aivaz A. N., Manica A., Neuhaus P., Ruckstuhl K. E. Picky predators and odd prey: colour and size matter in predator choice and zebrafish's vulnerability – a refinement of the oddity effect. *Ethology Ecology & Evolution*. 2020. Vol. 32, № 2. P. 135–147. DOI: <https://doi.org/10.1080/03949370.2019.1680445>
- Almany G. R., Peacock L. F., Syms C. Predators target rare prey in coral reef fish assemblages. *Oecologia*. 2007. Vol. 152. P. 751–761. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0693-3>.
- Anneser L., Gemmer A., Eilers T., Alcantara I. C., Loos A. Y., Ryu S., Schuman E. M. The neuropeptide Pth2 modulates social behavior and anxiety in zebrafish. *IScience*. 2022. Vol. 25, № 3. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.103868>.
- Cattelan S., Griggio M. Within-shoal phenotypic homogeneity overrides familiarity in a social fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2020. Vol. 74, № 48. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00265-020-2826-1>
- Encel S. A., Ward A. J. W. Social context affects camouflage in a cryptic fish species. *Royal Society open science*. 2021. Vol. 8, № 10. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsos.211125>.
- Fox H. E., White S. A., Kao M. H. F., Fernald R. D. Stress and dominance in a social fish. *Journal of Neuroscience*. 1997. Vol. 17, № 16. P. 6463–6469. DOI: <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-16-06463.1997>.
- Gemmer A., Mirkes K., Anneser L. Oxytocin receptors influence the development and maintenance of social behavior in zebrafish (*Danio rerio*). *Scientific Reports*. 2022. Vol. 12. P. 4322. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07990-y>.
- Hesse S., Thünken T. Growth and social behavior in a cichlid fish are affected by social rearing environment and kinship. *Naturwissenschaften*. 2014. Vol. 101. P. 273–283. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1154-6>.
- Hoare D. J., Krause J., Peuhkuri N., Godin J.-G. J. Body size and shoaling in fish. *Journal of fish biology*. 2000. Vol. 57, № 6. P. 1351–1366. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02217.x>.
- Kelley J. L., Evans J. P. Phenotypic assortment by body shape in wild-caught fish shoals. *The Science of Nature*. 2018. Vol. 105, № 53. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1581-x>.
- Krause J., Ward A. J. W., Jackson A. L., Ruxton G. D., James R., Currie S. The influence of differential swimming speeds on composition of multi-species fish shoals. *Journal of Fish Biology*. 2005. Vol. 67, № 3. P. 866–872. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00768.x>.
- Landeau L., Terborgh J. Oddity and the 'confusion effect' in predation. *Animal Behaviour*. 1986. Vol. 34, № 5. P. 1372–1380. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80208-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80208-1)
- Mason R. T., Martin J. M., Tan H., Brand J. A., Bertram M. G., Tingley R., Todd-Weckmann A., Wong B. B. M. Context is Key: Social Environment Mediates the Impacts of a Psychoactive Pollutant on Shoaling Behavior in Fish. *Environ. Sci. Technol.* 2021. Vol. 55, № 19. P. 13024–13032. DOI: <https://doi.org/10.1021/acs.est.1c04084>.
- McRobert S. P., Bradner J. The influence of body coloration on shoaling preferences in fish. *Animal Behaviour*. 1998. Vol. 56, № 3. P. 611–615. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0846>
- Mukherjee I., Bhat A. What drives mixed-species shoaling among wild zebrafish? Role of predators, food access, abundance of conspecifics and kin familiarity. *Biology Open*. 2023. Vol. 12, № 1: bio059529. DOI: <https://doi.org/10.1242/bio.059529>.
- Patch A., Paz A., Holt K. J., Duboué E. R., Keene A. C., Kowalko J. E., Fily Y. Kinematic analysis of social interactions deconstructs the evolved loss of schooling behavior in cavefish. *PLoS One*. 2022. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0265894>

- Peichel C. L. Social Behavior: How Do Fish Find Their Shoal Mate? *Current Biology*. 2004. Vol. 14, № 13. P. 503–504. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.06.037>.
- Peuhkuri N. Size-assortative shoaling in fish: the effect of oddity on foraging behaviour. *Animal Behaviour*. 1997. Vol. 54, № 2. P. 271–278. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0453>
- Pitcher T. J. Functions of Shoaling Behaviour in Teleosts. *The Behaviour of Teleost Fishes*. Springer, Boston, MA. 1986. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4_12.
- Polyakov A. Y., Quinn T. P., Myers K. W., Berdahl A. M. Group size affects predation risk and foraging success in Pacific salmon at sea. *Science advances*. 2022. Vol. 8, № 26. DOI: [10.1126/sciadv.abm7548](https://doi.org/10.1126/sciadv.abm7548)
- Qin M., Wong A., Seguin D., Gerlai R. Induction of Social Behavior in Zebrafish: Live Versus Computer Animated Fish as Stimuli. *Zebrafish*. 2014. Vol. 11, № 3. P. 185–197. DOI: <https://doi.org/10.1089/zeb.2013.0969>.
- Rodgers G. M., Ward J. R., Askwith B., Morrell L. J. Balancing the dilution and oddity effects: decisions depend on body size. *PLoS One*. 2011. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014819>
- Romano D., Stefanini C. Any colour you like: fish interacting with bioinspired robots unravel mechanisms promoting mixed phenotype aggregations. *Bioinspiration & Biomimetics*. 2022. Vol. 17. 045004. DOI: [10.1088/1748-3190/ac6848](https://doi.org/10.1088/1748-3190/ac6848).
- Sivaraman A., Nandakumar R., Ramachandran B. Conspecific Identity Determines Interactive Space Area in Zebrafish Shoal. *ACS Omega*. 2022. Vol. 7, № 42. P. 37351–37358. DOI: <https://doi.org/10.1021/acsomega.2c03815>
- Theodorakis C. W. Size segregation and the effects of oddity on predation risk in minnow schools. *Animal Behaviour*. 1989. Vol. 38, № 3. P. 496–502. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80042-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80042-9).
- Todd J. H., Atema J., Bardach J. E. Chemical Communication in Social Behavior of a Fish, the Yellow Bullhead (*Ictalurus natalis*). *Science*. 1967. Vol. 158 № 3801. P. 672–673. DOI: [10.1126/science.158.3801.672](https://doi.org/10.1126/science.158.3801.672).
- Zhou L., Mammides C., Chen Y., Zhou W., Dai W., Braun E. L., Kimball R. T., Liu Y., Robinson S. K., Goodale E. High association strengths are linked to phenotypic similarity, including plumage color and patterns, of participants in mixed-species bird flocks of southwestern China. *Current Zoology*. 2022. DOI: <https://doi.org/10.1093/cz/zoac096>.

REFERENCES

- Aivaz, A. N., Manica, A., Neuhaus, P., & Ruckstuhl, K. E. (2020). Picky predators and odd prey: colour and size matter in predator choice and zebrafish's vulnerability – a refinement of the oddity effect. *Ethology Ecology & Evolution*, 32 (2), 135-147. DOI: <https://doi.org/10.1080/03949370.2019.1680445>
- Almany, G. R., Peacock, L. F., & Syms, C. (2007). Predators target rare prey in coral reef fish assemblages. *Oecologia*, 152, 751-761. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0693-3>.
- Anneser, L., Gemmer, A., Eilers, T., Alcantara, I. C., Loos, A. Y., Ryu, S., & Schuman, E. M. (2022). The neuropeptide Pth2 modulates social behavior and anxiety in zebrafish. *IScience*, 25 (3). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.103868>.
- Cattelan, S., Griggio, M. (2020). Within-shoal phenotypic homogeneity overrides familiarity in a social fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74 (48). DOI: <https://doi.org/10.1007/s00265-020-2826-1>
- Dzhyhyrei V. S., Storozhuk V. M., & Yatsiuk R. A. (2000). *Osnovy ekolohii ta okhorona navkolyshnoho pryrodnoho seredovyshcha (Ekolohiia ta okhorona pryrody) [Basics of ecology and environmental protection (Ecology and nature protection)]*. Lviv, Afisha. 272 p. [in Ukrainian].
- Encel, S.A., Ward, A.J.W. (2021). Social context affects camouflage in a cryptic fish species. *Royal Society open science*, 8 (10). DOI: <https://doi.org/10.1098/rsos.211125>.

- Fox, H. E., White, S. A., Kao, M. H. F., & Fernald, R. D. (1997). Stress and dominance in a social fish. *Journal of Neuroscience*, 17 (16), 6463-6469. DOI: <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-16-06463.1997>.
- Gemmer, A., Mirkes, K., & Anneser, L. (2022). Oxytocin receptors influence the development and maintenance of social behavior in zebrafish (*Danio rerio*). *Scientific Reports*, 12, 4322. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07990-y>.
- Hesse, S., Thünken, T. (2014). Growth and social behavior in a cichlid fish are affected by social rearing environment and kinship. *Naturwissenschaften*, 101, 273–283. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1154-6>.
- Hoare, D. J., Krause, J., Peuhkuri, N., & Godin, J.-G. J. (2000). Body size and shoaling in fish. *Journal of fish biology*, 57 (6), 1351-1366. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02217.x>.
- Kelley, J. L., & Evans, J. P. (2018). Phenotypic assortment by body shape in wild-caught fish shoals. *The Science of Nature*, 105 (53). <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1581-x>.
- Krause, J., Ward, A. J. W., Jackson, A. L., Ruxton, G. D., James, R., & Currie, S. (2005). The influence of differential swimming speeds on composition of multi-species fish shoals. *Journal of Fish Biology*, 67 (3), 866-872. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00768.x>.
- Landeau, L., & Terborgh, J. (1986). Oddity and the ‘confusion effect’ in predation. *Animal Behaviour*, 34 (5), 1372-1380. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80208-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80208-1).
- Mason, R. T., Martin, J. M., Tan, H., Brand, J. A., Bertram, M. G., Tingley, R., Todd-Weckmann, A., & Wong, B. B. M. (2021). Context is Key: Social Environment Mediates the Impacts of a Psychoactive Pollutant on Shoaling Behavior in Fish. *Environ. Sci. Technol.*, 55 (19), 13024-13032. DOI: <https://doi.org/10.1021/acs.est.1c04084>.
- McRobert, S. P., & Bradner, J. (1998). The influence of body coloration on shoaling preferences in fish. *Animal Behaviour*, 56 (3), 611-615. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0846>.
- Mukherjee, I., & Bhat, A. (2023). What drives mixed-species shoaling among wild zebrafish? Role of predators, food access, abundance of conspecifics and kin familiarity. *Biology Open*, 12 (1). DOI: <https://doi.org/10.1242/bio.059529>.
- Patch A., Paz A., Holt K. J., Duboué E. R., Keene A. C., Kowalko J. E., & Fily Y. (2022). Kinematic analysis of social interactions deconstructs the evolved loss of schooling behavior in cavefish. *PLoS One*. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0265894>
- Peichel, C. L. (2004). Social Behavior: How Do Fish Find Their Shoal Mate? *Current Biology*, 14 (13), 503-504. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.06.037>.
- Peuhkuri, N. (1997). Size-assortative shoaling in fish: the effect of oddity on foraging behaviour. *Animal Behaviour*, 54 (2), 271-278. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0453>.
- Pitcher, T. J. (1986). Functions of Shoaling Behaviour in Teleosts. *The Behaviour of Teleost Fishes*. Springer, Boston, MA. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4_12.
- Polyakov, A. Y., Quinn, T. P., Myers, K. W., & Berdahl, A. M. (2022). Group size affects predation risk and foraging success in Pacific salmon at sea. *Science advances*, 8(26), DOI: [10.1126/sciadv.abm7548](https://doi.org/10.1126/sciadv.abm7548).
- Qin, M., Wong, A., Seguin, D., & Gerlai, R. (2014). Induction of Social Behavior in Zebrafish: Live Versus Computer Animated Fish as Stimuli. *Zebrafish*, 11 (3), 185-197. DOI: <https://doi.org/10.1089/zeb.2013.0969>.
- Rodgers, G. M., Ward, J. R., Askwith, B., & Morrell, L. J. (2011). Balancing the dilution and oddity effects: decisions depend on body size. *PLoS One*. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014819>
- Romano, D., & Stefanini, C. (2022). Any colour you like: fish interacting with bioinspired robots unravel mechanisms promoting mixed phenotype aggregations. *Bioinspiration & Biomimetics*, 17, 045004. DOI: [10.1088/1748-3190/ac6848](https://doi.org/10.1088/1748-3190/ac6848).

- Sivaraman, A., Nandakumar, R., & Ramachandran, B. (2022). Conspecific Identity Determines Interactive Space Area in Zebrafish Shoal. *ACS Omega*, 7 (42), 37351-37358. DOI: <https://doi.org/10.1021/acsomega.2c03815>
- Theodorakis, C. W. (1989). Size segregation and the effects of oddity on predation risk in minnow schools. *Animal Behaviour*, 38 (3), 496-502. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80042-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80042-9).
- Todd, J. H., Atema, J., & Bardach, J. E. (1967). Chemical Communication in Social Behavior of a Fish, the Yellow Bullhead (*Ictalurus natalis*). *Science*, 158 (3801), 672-673. DOI: [10.1126/science.158.3801.672](https://doi.org/10.1126/science.158.3801.672).
- Zhou, L., Mammides, C., Chen, Y., Zhou, W., Dai, W., Braun, E. L., Kimball, R. T., Liu, Y., Robinson, S. K., & Goodale, E. (2022). High association strengths are linked to phenotypic similarity, including plumage color and patterns, of participants in mixed-species bird flocks of southwestern China. *Current Zoology*. DOI: <https://doi.org/10.1093/cz/zoac096>.

O. O. Palchyk

Municipal Establishment «Kharkiv Humanitarian-Pedagogical Academy» of Kharkiv Regional Council

PECULIARITIES OF ASSOCIATION OF REPRESENTATIVES OF THE SUPERCLASS PISCES INTO SOCIAL GROUPS

The article presents the results of the analysis of modern literary sources on the identification of common features that contribute to the maintenance of representatives of different species of the superclass Pisces together, ensuring the social organization of individuals in a school. The article considers a «school» as a group of fish that is kept together by social attraction. The social benefits of such social association are considered, namely: providing protection from predators through mechanisms that include increased detection of predators, reduced chances of capture and entanglement of predators; increasing the ability of fish to find prey, i.e., increased success in finding food; increased probability of finding a sexual partner; hydrodynamic efficiency.

The article describes and analyzes the scientific evidence for the existence of phenotypic homogeneity (color, shape, size) between individuals in a school; the mechanisms by which fish are able to distinguish between group members by choosing to associate with similar.

The popular theory of the «oddity effect» is characterized. It states that rare, phenotypically distinct individuals within a school are more likely to be targeted by predators. It is confirmed that the homogeneity of individuals in a school in terms of color, odor, body size and shape, both in homogeneous and mixed schools, is due to the «oddity effect» and the «confusion effect» and is explained by an adaptive defense mechanism against predation. It is noted that modern research provides new data that contradict the predictions of the «oddity effect», which indicates the prospects for further research on this scientific issue.

It is noted that the complex interactive behavior of fish is influenced by differences in the sex ratio of interacting individuals in a school. It is emphasized that the influence of hormonal regulation on the social behavior of fish is significant and has its own characteristic features, which, unlike terrestrial animals, are not sufficiently studied, so this area of research is promising.

Keywords: schools of fish, social groups, phenotypic homogeneity, oddity effect, confusion effect, sex ratio, hormonal regulation.

Надійшла до редакції 06.07.2022