

М. П. АРОНОВ

**МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ РОЛИ ОРГАНОВ ЧУВСТВ
В ОТЫСКАНИИ ПИЩИ НЕКОТОРЫМИ ЧЕРНОМОРСКИМИ
РЫБАМИ**

Изучение роли органов чувств в различных сторонах жизнедеятельности рыб имеет большой сравнительно-теоретический интерес для понимания поведения этих животных и оценки приспособительных особенностей функционирования анализаторов. Исследования в этом направлении могут представлять ценность также для рыбохозяйственной науки в связи с тем, что выяснение деятельности органов чувств имеет важное практическое значение и необходимо для разработки и совершенствования способов лова, для решения некоторых вопросов динамики численности, использования кормовой базы, выяснения роли исследуемых организмов в водоеме, для оценки потенциальных пищевых возможностей рыб, которые следует учитывать при реконструкции фауны и акклиматизации новых видов.

Ряд видов рыб был подвергнут исследованию в работах разных авторов с целью выяснения роли органов чувств в отыскании пищи (Bateson, 1890; Herrick, 1903; Parker, 1910, 1911; Sheldon, 1911; Wunder, 1927; Sato, 1937 а, б, в, г; 1938; Андрияшев, 1944 а, б, в, 1955; Андрияшев и Арнольди, 1945; Bardach, Winn and Menzel, 1959; Павлов, 1959 и др.), но для оценки различных приспособительных типов охват объектов еще далеко не полон. В настоящей статье мы приводим некоторые материалы о роли органов чувств в отыскании пищи рыбами в дополнение к ранее опубликованным данным (Аронов, 1959 а, б, 1960 а, б, в и др.).

В экспериментах применялся метод исключения отдельных рецепторов, как это описывалось ранее (Аронов, 1959а и др.), а также в аквариум помещалась спрятанная в марлевые пакеты пища — по Паркеру (Parker, 1910, 1911) и Сато (Sato, 1937). В некоторых случаях проводились ночные наблюдения на нормальных неоперированных рыбах.

Черноморская ставрида (*Trachurus mediterraneus ponticus*, Aleev).

Ставрида — пелагическая рыба, питающаяся, главным образом, молодью рыб, но в состав ее пищи входят и придонные организмы — некоторые ракообразные (Виноградов К. А., 1949; Брискина М. М., 1954; Смирнов А. Н., 1959).

Опыты проводились на 9 ставридах 12—20 см длиной.

В аквариумах ставрида выживает хуже большинства других рыб, но отдельные экземпляры проявляют хорошую жизнеспособность и начинают питаться. В связи с трудностью содержания и повышенной чув-

ствительностью ставрид к различным воздействиям, на этих рыбах удалось провести наблюдения самого общего порядка.

Мозг ставриды отличается очень сильным развитием зрительных отделов, что указывает на преобладающую роль зрительного анализатора в обеспечении основных сторон жизнедеятельности рыбы.

Ставрида хорошо реагирует на подвижную добычу и хватает гаммарусов как на плаву, так и на дне. Однако в скорости реакции и проворстве она значительно уступает смариде и мерлангу и обычно с опозданием приближается к пищевому объекту иногда на целую секунду или две, если содержится вместе с указанными рыбами.

Креветок наши подопытные рыбы не трогали, хотя рачки были относительно небольших размеров. Мальков кефали (2,5—3 см длиной) ставрида преследует и схватывает. Ставриды способны брать кусочки мидий как на плаву, так и со дна — в последнем случае они берут неподвижную пищу. Это наблюдение, по-видимому, находится в согласии с тем фактом, что ставрида нередко ловится в Севастопольской бухте на удочку, когда используется наживка из мяса мидий. Способность брать мясо мидий со дна обнаруживали не только те экземпляры, которые содержались вместе с другими видами, но и рыбы, сразу после поймки отсаженные в отдельный аквариум.

Выключение зрения путем прижигания роговицы с удалением хрусталика тяжело переносится подопытными экземплярами и приводит через некоторое время к их гибели.

На колебания воды слепые рыбы отвечали отрицательной реакцией. Подвижную добычу (гаммарусов) ловить не пытались.

В связи с тем, что ослепление ставриды переносит очень плохо, на двух экземплярах, хорошо берущих кусочки мяса со дна, были проведены ночные опыты. Окна дополнительно завешивались плотной материей. Пища — определенное количество кусочков мяса — давалась рыбам спустя некоторое время после выключения света. Через час аквариум освещался при помощи электрического фонарика и кусочки пищи подсчитывались. Повторные опыты в разные ночи показали, что все кусочки мяса остаются нетронутыми, но сразу же после включения света рыбы берут пищу. Так в течение 5 минут были съедены восемь кусочков мяса из десяти. При повторных наблюдениях результаты были аналогичными, из чего можно заключить, что **ночные условия не препятствуют** приему пищи у ставриды, но находить невидимую пищу она не способна.

В аквариум к ставридам опускались марлевые пакеты, одни из которых были заполнены крупным песком и мясом, другие — контрольные — содержали чистый песок. Наблюдения за поведением рыб показали, что ставриды не способны обнаруживать спрятанную пищу даже в том случае, когда они содержались вместе с мерлангами, которые активно хватали пакеты с приманкой.

В связи с тем, что ставрида берет неподвижные кусочки мяса мидий со дна, было интересно проверить, имеются ли у нее на губах вкусовые почки. Для этого были проведены гистологические исследования. Материал фиксировался в жидкости Буэна, окраска производилась по Маллори.

В относительно тонком эпидермисе губ ставриды удалось обнаружить **вкусовые почки**. Размеры вкусовых почек колеблются от 17 до 30 микрон по высоте и от 17 до 35 микрон по ширине. Количество вкусовых почек на линейном участке среза, равном 0,75 мм, не превышает 2—3. Для такого подсчета срезы брались из тех мест, где количество

вкусовых почек было наибольшим. На основании десяти подсчетов на различных срезах находилось среднее число максимального количества вкусовых почек. Такой подсчет мог дать только приблизительную плотность, но цифры оказались вполне пригодными для сравнения, так как зависели от действительной плотности вкусовых почек в исследуемых участках.

Таким образом, губы ставриды снабжены вкусовыми рецепторами, правда, довольно редкими и небольшими по размерам.

Можно заключить, что у ставриды зрение является почти единственным органом чувств, принимающим участие в отыскании и схватывании добычи. Вкусовые почки в эпидермисе губ играют, по-видимому, подчиненную роль. Возможно, они представляют собой рудиментарный орган, еще не полностью потерявший свою функцию.

Морской окунь — смарида [*Spicara smaris* (L.)]

Смарида питается как планктонными, так и донными организмами (Андрияшев, 1945; Виноградов, 1949; Ильин, 1949; Смирнов, 1959).

Наблюдения показывают, что смариды во всех своих действиях руководствуются также главным образом зрением. Рыбы хорошо реагируют на подвижную и неподвижную добычу, берут ее как на плаву, так и со дна. Они отличаются очень быстрой реакцией. Смариды, находящиеся в одной группе с мерлангами и ставридами, опережают при броске на добычу особей этих двух видов.

Выключение обоняния проводилось путем затыкания ноздрей и выжиганием обонятельных розеток. Эти операции не препятствовали рыбам брать пищу.

У нескольких экземпляров было выключено зрение путем вырезания глаз — энуклеации. Все рыбы вскоре погибли, так и не начав принимать пищу. У шести других рыб гальваноклаутом прожигалась роговица и вылущивался хрусталик. Только три рыбы некоторое время брали пищу, поднесенную к их губам при помощи пинцета или палочки, но никогда не проявляли поисковых рефлексов и попыток исследовать дно, на котором лежало мясо, хотя отмечалось их общее возбуждение при внесении пищи в аквариум. Рыбы, ослепленные прижиганием, также через некоторое время гибли. Выключение зрения смарида переносит очень тяжело.

Таким образом, у окуня-смарида зрение является основным анализатором, принимающим ведущее участие в поисках пищи.

На трех ослепленных рыбах, принимавших пищу с пинцета, проверялась реакция на колебания тонкой бамбуковой палочки — 1,5 мм в поперечнике. Во всех случаях отмечалась отрицательная реакция — уход от раздражителя. Обнаружить связь между функцией рецепции водных колебаний и пищедобывательными рефлексамися нам не удалось.

Для проверки способности смарида находить скрытую пищу были проведены опыты с марлевыми пакетами, в одном из которых содержалась пища, другой служил контролем. Наблюдения проводились на 16 рыбах, рассаженных в четыре аквариума. Две группы содержались вместе с мерлангами. В мешочках в виде приманки давалось мясо мидий и нарезанные полихеты. Во всех случаях смариды ни разу не хватали пакетов с добычей, хотя мерланги, содержащиеся вместе с некоторыми смаридами, быстро вцеплялись в пакет с пищей. Следует отметить, что опускание пакетов в аквариум активизировало смарид, которые, подняв спинные плавники, возбужденно плавали среди треплющих пакеты мерлангов.

Таким образом, можно заключить, что обоняние не служит руководством при отыскании пищи у смариды, но способно осуществлять сигнальную функцию.

Наблюдения и экспериментальные данные не позволяли сделать каких-либо прямых заключений о вкусовой чувствительности наружных покровов смариды. Для этой цели были проведены гистологические наблюдения с окраской срезов по Маллори. Просмотр препаратов позволил обнаружить в эпидермисе губ вкусовые почки. Их размеры колеблются от 50 до 75 микрон по высоте и от 25 до 40 микрон в поперечнике. Вкусовые почки располагаются на конце выступающих дермальных сосочков. На срезах, где вкусовые почки встречались наиболее часто, их количество в среднем составляло 3—4 почки в пределах линейного участка эпидермиса 0,75 мм длиной. Максимальное количество вкусовых почек на таком участке достигало 7.

Таким образом, смарида также обладает наружными вкусовыми рецепторами, располагающимися на губах. Однако отсутствие специализированных поисковых рефлексов говорит, что, по-видимому, в отыскании пищи эти рецепторы участия не принимают и, возможно, играют известную роль при оценке съедобности малоподвижных донных организмов, т. е. несут функцию предварительного контроля при схватывании неподвижной добычи.

Морская ласточка (*Chromis chromis* L.)

Морские ласточки в море держатся в районе прибрежных скал, у больших подводных камней, заросших цистозирой, зачастую в придонных слоях воды. В нашем распоряжении нет данных по питанию ласточек в природе. В работах Виноградова (1949) и Смирнова (1959) отмечаются только факты поимки этой рыбы.

Опыты проведены на 22 экземплярах длиной 6—8 см.

Ласточки предпочтительно берут тонущие кусочки мяса мидий на плаву, хотя легко находят их и на дне. В ряде случаев происходила «специализация» особей в связи с размещением рыб в аквариуме, и часть рыб брала пищу только на плаву, а часть — со дна. Гаммарусов, которые давались группе из 10 рыб, ласточки хватали также на плаву и ловили на дне и стенках аквариума.

У рыб выжигались ноздри и затем проверялась их способность находить пищу. Все рыбы, лишенные обоняния, активно хватают тонущие кусочки мяса, находя также и неподвижную пищу на дне.

Эти наблюдения позволяют заключить, что зрение у ласточек играет важную роль в поисках пищи и служит как сигналом, так и руководством, обеспечивая весь процесс отыскания пищи.

Ослепленные ласточки при быстром плавании натыкаются на стенки аквариума, но движение посторонних предметов в воде воспринимают достаточно хорошо. На колебания тонкой бамбуковой палочки (1,5 мм в поперечнике) реагируют поднятием спинного плавника, движением грудных плавников и уходом назад.

Группе из 10 слепых особей давались живые гаммарусы. На движения рачков, происходившие в нескольких сантиметрах от рыбы, ласточки реагируют движением плавников. Когда гаммарусы оказываются около головы, ласточки обычно пьются назад.

Ослепленные рыбы держатся рассеянно, занимая определенный участок аквариума. Сближение особей наблюдается крайне редко. Две рыбы в маленьком аквариуме плавают обычно в противоположных углах.

Таким образом, чувство восприятия водных колебаний участвует только в оборонительных реакциях.

В аквариум, в котором находились 22 рыбы, опускались марлевые пакеты — один с мясом мидий, другой — контрольный. В течение 5 минут мешочек с мясом был схвачен 118 раз, пустой — 15. В разных опытах в связи с колебаниями пищевой возбудимости и другими причинами, число схватываний пакета с мясом могло быть небольшим, но всегда в несколько раз превосходило число укусов контрольного пакета.

После выключения обоняния зрячие рыбы переставали реагировать на марлевые пакеты, содержавшие приманку, хотя пищевая возбудимость у них сохранялась, о чем можно было судить по схватыванию кусочков мяса, свободно брошенных в аквариум. Результаты опытов на двух группах рыб приведены в таблице 1.

Таблица 1

Реакция ласточек на скрытую приманку до и после выключения обоняния

Состояние органов обоняния	Группы рыб	Время опыта	Количество укусов пакета	
			с мясом	без мяса
Функционируют	10 рыб	10'	19	0
	4 рыбы	10'	9	0
Выключены	10 рыб	10'	0	0
	4 рыбы	10'	0	0

Повторение этих опытов дало аналогичные результаты. Оперированные рыбы вели себя как обычно, плавали по аквариуму, вступали в драки, но, оказываясь даже на очень близком расстоянии от пакетов, не реагировали на последние. Таким образом, нахождение скрытой приманки обеспечивалось у ласточек только при участии органов обоняния.

На ласточках нами были также проведены опыты с пакетами непосредственно в море с применением легководолазной техники. В качестве приманки использовалось, помимо мяса мидий, также мясо краба. В ряде опытов рыбы в течение нескольких минут собирались у пакета с пищей и не подходили к многочисленным контрольным пакетам. Когда под воду опускались одновременно пакеты с раздавленными мидиями и крабами, то рыбы преимущественно собирались у пакета с крабами.

Опыты по выключению зрения у ласточек, проведенные на нескольких экземплярах, показали способность этих рыб находить пищу, хотя они и лишены специализированных чувствительных придатков. Ласточка, если в аквариум опущена пища, производит поисковые движения, правильно локализуя местонахождение последней. Не всегда поисковые движения удачны, но все же ласточка довольно умело схватывает кусочки пищи. Опустив морду, она проплывает над пищей, несколько пятится назад и точно схватывает ее.

Можно заключить, что обоняние служит у ласточек сигналом и руководством при отыскании пищи.

В наблюдениях за ослепленными рыбами была отмечена способность ласточек не только локализовать район нахождения пищи, что

легко обеспечивается функцией обоняния, но и точно схватывать кусочки мяса, которых рыбы касались. При этом также было отмечено, что ласточки в какой-то мере полагаются на брюшные плавники, которые у них обычно опущены и касаются дна, словно исследуя поверхность грунта. Эти плавники имеют на концах небольшие нитевидные лучи. Хотя резкие хватательные реакции, как например, у мерланга или морского налима (Аронов, 1959 а, б), при прикосновении пищи у ласточек не наблюдались, но создавалось впечатление, что плавники и здесь помогают обнаруживать пищу. В связи с этим были проведены гистологические исследования эпидермиса некоторых участков тела. Наружные вкусовые почки удалось обнаружить в эпидермисе верхней и нижней челюстей, в том числе и губ, и брюшных плавников (рис. 1). В эпидермисе, покрывающем грудные плавники, вкусовых почек не замечено.

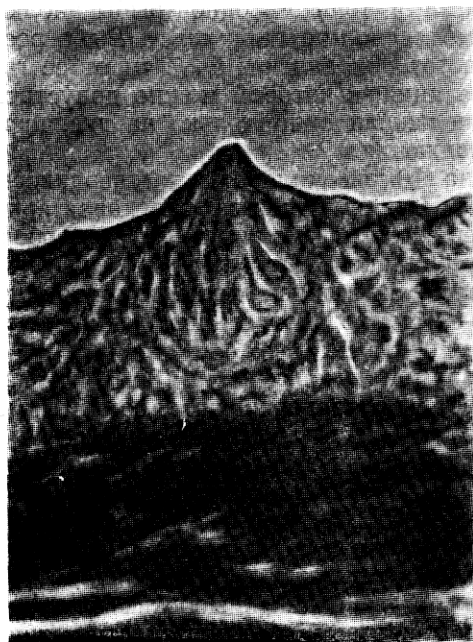


Рис. 1. Наружная вкусовая почка из эпидермиса верхней челюсти ласточки.

У ласточки вкусовые почки отличаются хорошо выраженной четкой внутренней структурой. Размеры вкусовых почек колеблются от 30 до 50 микрон по высоте и от 25 до 35 микрон в поперечнике. Своими концами вкусовые почки обычно выступают над поверхностью эпидермиса. Дermalные сосочки обычно не подходят к основанию почек, но на нижней челюсти некоторые вкусовые почки сидят на дермальных бугорках, напоминающих широкие сосочки.

Таким образом, наряду со зрением, важную роль в добывании пищи у ласточек выполняет обоняние и наружная вкусовая рецепция.

Можно предполагать, на основании исследования развития органов чувств, что ласточки питаются различными мелкими животными, которых они находят среди цистозиры.

Выдвижной рот, возможно, позволяет ласточкам схватывать и планктон, но хорошее развитие химической рецепции (обоняние и вкус) указывает на то, что ласточки в основном питаются малоподвижными организмами.

Морской налим (*Gaidropsarus mediterraneus* L.).

Эта рыба ранее подробно изучалась Андрияшевым (1944 б) и нами (Аронов, 1959 б). Здесь мы приводим только некоторые данные, которые в основном подтверждают предыдущие исследования.

Наблюдения и опыты проводились на 21 экземпляре, длиной от 14 до 24 см.

Реакция добывания пищи у морского налима активная. Морские налимы обычно спокойно лежат на дне аквариума. На действие самых

различных слабых раздражителей они реагируют ундулирующими движениями спинного плавника. Если поступает пищевой сигнал в виде запаха или колебаний воды, рыба двигается с места и начинает исследовать аквариум, плавая в самых различных направлениях. Поиск добычи, например, живой рыбы, в дневных условиях продолжается различное время, и в зависимости от пищевой возбудимости рыбы и успеха в отыскании пищи может достигать 10 минут и более. Ночью налимы, по наблюдениям в демонстрационных аквариумах, большую часть времени проводят в движении.

Налимы охотно поедают мясо мидий и рыб, а также рыбью молодь, мелких крабов, полихет, гаммарусов. Изредка попадаются экземпляры (обычно среди крупных), которые отказываются от мяса мидий, но хорошо поедают живую пищу.

Функция зрительного анализатора обнаруживает у морских налимов значительные индивидуальные различия. Во время предварительных наблюдений за 7 морскими налимами только у одной рыбы наблюдалось направленное всплывание к медленно тонущему мясу. Рыба реагировала на тонущий кусочек, когда тот находился в 5—7 см от ее головы. У остальных рыб подобная реакция, в которой можно допустить участие зрения, не наблюдалась. Они искали пищу только на дне, производя неточные и ненаправленные движения.

В последующих наблюдениях на 10 экземплярах подтвердилось, что «зрительная» реакция у морских налимов имеется, но характерна для немногих рыб. В какой-то мере она отмечена лишь для 5 особей, причем была выражена у них в неодинаковой степени. Обычно эти рыбы на тонущие кусочки мяса (около 1 см в поперечнике по широкому краю) реагировали с расстояния 2—3 см, но в отдельных редких случаях дистанция реакции достигала до 10—15 см.

На движение пущенных в аквариум мальков кефали (3—5 см) налимы реагировали на расстоянии довольно плохо, но на одном налиме отмечены броски на добычу с 7—10 см и направленное сближение с мальком с расстояния 18—20 см. Однако эти же рыбы во многих случаях проплывали буквально рядом с плавающими мальками, иногда в 2—3 см от них, не замечая добычи, хотя пищевая возбудимость у них была довольно высокая. При прикосновении к добыче или при резких движениях последней налим мгновенно ее схватывал. Это лишний раз подтверждает ограниченность зрительной рецепции у морских налимов.

Обычно реакции морских налимов, которые можно отнести к типу «зрительных», наблюдались, когда мальки двигались со стороны аквариума, обращенной к свету, выделяясь на световом фоне темным силуэтом. Стоило им отплыть в сторону, как направляющийся к ним хищник терял их из виду. Зрение не позволяет морскому налиму точно корректировать направление поиска. Вместе с тем опыты с заключением подвижных мальков кефали около 3,5—4 см длиной в квадратную банку, которая помещалась в аквариум к отдельным налимам, позволили обнаружить у двух рыб четкую зрительную реакцию на движение добычи. Обычно в течение минуты налим всплывал и пытался преследовать движущегося за стеклом малька.

Таким образом, зрение налима может в отдельных случаях играть роль сигнала и даже ориентировочного руководства при отыскании подвижной добычи.

Поиск налима отличается некоторой внешней неопределенностью. Но можно заметить, что рыба прочесывает все слои воды в самых различных направлениях. Частые повороты, подъемы и спуски позволяют

налиму находить добычу. Если хоть один малек будет пойман в углу аквариума, рыба потом систематически обшаривает все углы.

Сейсмосензорное чувство морских налимов достаточно хорошо развито и имеет прямую связь с пищедобывательными рефлексам, как это было показано Андрияшевым (1944 б). Степень выраженности этих рефлексов зависит от индивидуальности рыб, как это уже отмечалось и для зрения. Надо отметить, что индивидуальные особенности проявляются и у других рыб, но в связи с хорошим развитием зрительной рецепции и в связи с тем, что ее возможности находятся не у предельных величин, эти особенности иначе отражаются на поведении других видов по сравнению с морскими налимами. Отсутствие универсальной рецепции у налима и участие в пищевых и иных реакциях большого числа органов чувств, возмозности которых в свою очередь ограничены, делает более заметной индивидуальную недостаточность того или иного вида рецепции или слабую выраженность определенных рефлексов, с нею связанных.

Слепые морские налимы, подобно зрячим, обычно реагируют на колебания палочки пищевой реакцией—хватанием. Источник раздражений локализуют довольно точно, правильно оценивая и расстояние до него. Так как зрение развито у налима недостаточно хорошо, реакция на колебания не подавляется и у зрячей рыбы. Характерная сторона сейсмосензорного восприятия налима—это отсутствие или уменьшение реакций на слабые раздражения. Хорошо заметно, что сила и быстрота реакции возрастает по мере усиления и убыстрения колебательных движений, если взята достаточно тонкая палочка. О том, что слабые колебания воды плохо воспринимаются этой рыбой, в некоторой степени говорят и наблюдения за охотой на подвижную добычу у зрячих налимов. Так, например, налимы плохо находили креветок до тех пор, пока те не делали сильных движений, спасаясь бегством. Иногда креветки ползали у самой морды налимов, но рыбы на них не реагировали. Плохо реагируют налимы и на мелких рыбок, если те не производят сильных движений.

Разные участки тела морского налима неодинаково чувствительны к колебательным раздражениям. Нам не удавалось вызвать какой-либо заметной реакции даже при достаточно сильном колебании палочки возле средней части тела и хвоста налима, хотя движения даже меньшей силы в районе головы вызывали неизменную реакцию. Мальки кефали, когда они собирались позади налима, могли очень долго и свободно плавать в 1 см над его хвостом, не вызывая никакой реакции хищника.

Очень сильную реакцию как у зрячих, так и у слепых рыб вызывало трение тонкой палочкой по дну. Достаточно быстро поводить бамбуковой палочкой по дну на некотором расстоянии от рыбы, чтобы налим сразу устремился к ней, иногда резким броском. Если по мере приближения рыбы палочку уводить, налим, низко опустив морду, будет ее преследовать. Когда на конце палочки, царапающей дно, находился кусочек мяса, рыба схватывала его с особенной силой. Такая реакция на царапание палочки о дно была проверена также на двух уже насытившихся налимах и переставших хватать мясо мидий при прикосновении к усикам. В обоих случаях рыбы преследовали палочку и, настигнув, схватывали насаженное на нее мясо, которое сразу же съедалось. На колебание в воде этой же палочки с кусочком мяса на конце эти налимы до этого уже не реагировали.

Таким образом, раздражения, вызываемые палочкой, царапающей дно, оказались очень сильными возбудителями пищевой реакции. О при-

роде этого раздражителя можно судить только предположительно. С одной стороны, здесь налицо вибрации низких частот — колебания палочки, с другой — звук, несомненно, образующийся при проведении палочки по дну. Дно в некоторых аквариумах обросло мельчайшими балянусами, и в этом случае при проведении палочки она действовала наподобие трещотки. Правда, рыбы реагировали на такое царапание и там, где дно было чистым. Однако звук создается и в этом случае. Следует еще допустить возможное усиление передачи вибраций через стеклянное дно, на которое опирается рыба. Однако, попытка вызвать поисковую реакцию налима при трении палочки о стеклянное дно аквариума снаружи не привела к успеху. Картина поведения рыбы при этом была очень неопределенная. Возможно, что раздражение в этом случае не было достаточно сильным, а, возможно, налим реагирует только на комплексный раздражитель, главный компонент которого — колебания воды, а звук только усиливает реакцию. То, что реакция на трение палочки о дно обусловлена в какой-то мере и звуковыми колебаниями, допускается на основании того, что реакция рыбы в этом случае происходит на более отдаленный раздражитель (до 15 см и больше), чем в случае простого колебания той же палочки в воде.

Ослепленные налимы сохраняют способность охотиться за подвижной добычей, в чем основную роль играет чувство восприятия водных колебаний. Рыбы, лишенные зрения, ищут добычу несколько менее интенсивно, но в то же время наблюдается в отдельных случаях и настоящий поиск до 7—8 минут.

Хватательная реакция наблюдается у слепых рыб не только во время поиска, когда налим уже получил сигнал о присутствии пищи, но и при внезапных раздражениях, исходящих от оказавшейся рядом с хищником добычи. В этом случае налимы ведут себя как хищники-засадники. Обычно дистанция, на которой происходит бросок, колеблется от 3 до 7 см. Реакция на добычу в виде настораживания — опускание головы к самому дну — отмечена при расстоянии между быстродвижущимся мальком и морским налимом, равном около 12—15 см.

Следует сказать, что расстояние, сила и точность броска налима определяются резкостью движения добычи и ее положением. Так, налимы чаще всего совершали бросок вдогонку уплывающему мальку, по-видимому, в связи с тем, что колебания воды, создаваемые движущейся рыбой, гораздо сильнее со стороны хвоста, чем спереди. При преследовании креветок налим реагирует на добычу только тогда, когда рачок сделает резкое движение хвостом или коснется хищника своими ножками.

Протяженность броска вслед за уходящей добычей может достигать 10—15 см. Резкое изменение направления уходящей жертвой не препятствует слепому налиму точно локализовать ее положение. Так, во время преследования креветок отмечены последовательные и мгновенные смены направления бросков за скачущими рачками под углом более чем 90° одного к другому.

В характеристике функций сейсмочувствительной системы морских налимов следует отметить невысокую чувствительность этой системы к слабым колебаниям воды и наличие рефлексов, связывающих рецепцию раздражений этих органов с пищедобывательной деятельностью. Одновременно нужно отметить способность морского налима очень точно локализовать источник раздражения.

Можно отметить также некоторое участие боковой линии в сигнализации оборонительного поведения, хотя это выражено у морского на-

лима значительно слабее, чем у мерланга. Вообще опыты с движением крупных предметов в воде дали противоречивые результаты. В некоторых случаях рыбы, приученные к аквариуму, уходили от сильных раздражений, в других случаях, наоборот, приближались к ним. Однако только что пойманные налимы чаще всего уходили от сильных колебательных раздражений, производимых перед мордой.

Таким образом, система восприятия водных колебаний морского налима имеет связь с пищевыми рефлексам этой рыбы и может служить как сигналом, так и руководством при поиске и при броске на добычу. Можно также допустить при некоторых условиях и сигнализацию, связанную с оборонительными рефлексам.

По роли обоняния в отыскании пищи налимами нами сделаны только некоторые наблюдения. Передние ноздри морских налимов значительно приближены к пасти и находятся у основания верхних усиков, спереди. Обонятельная розетка имеет около 20 лепестков, число которых, как и у других рыб, непостоянно. Передние ноздри — трубчатые. Дополнительные мешки для обеспечения смены воды отсутствуют. Неподвижностью при движении верхних челюстей обладает дно обонятельной полости, которое перемещается вместе с розеткой.

Основное движение воды снаружи, способствующее приносу каких-либо обонятельных раздражителей, если рыба лежит спокойно, создается дыхательными движениями. При добавлении краски или взвешенных частиц в воду впереди налима (кармин и метиленовая синька на фоне светлого дна или светлая гуашь на фоне темного дна) можно обнаружить течение воды в сторону морды рыбы. Скорость зависит от частоты и силы дыхательных движений. Если пустить каплю краски на расстоянии 10 см от рыла, то она достигает губ через 20—40 секунд. Дыхательные движения увлекают в пасть воду, омывающую также и верхнюю часть рыла, и, таким образом, при помощи капель краски можно обнаружить над мордой ток воды, направленный сзади наперед. Краска, осторожно выпущенная из пипетки непосредственно около передней ноздри налима, через некоторое время появляется из задней ноздри. При этом краску приходится выпускать как можно ближе от ноздри, иначе, даже если окрашенная струйка окажется в 2—3 мм впереди морды, она не попадет в ноздри в заметных количествах, а увлекается током воды в пасть. Струйка должна выходить из пипетки к тому же как можно медленней, иначе краска силой струи заносится в ноздри. В наших наблюдениях (под биноклем) скорость прохождения ее через ноздри колебалась от 6 до 8 секунд. Струйки, выходящие из задних ноздрей, изгибались в переднем направлении и увлекались в пасть, с двух сторон огибая усик и проходя опять мимо передней ноздри. Если окрашенную жидкость выпустить около задней ноздри, то хорошо видно, что в этом месте вода не втягивается в обонятельный мешок, что связано с направленной деятельностью ресничек обонятельного эпителия. Таким образом, можно отметить, что ток воды в ноздрях у покоящейся рыбы противоположен по направлению общему движению воды снаружи.

Движения ундулирующего плавника хотя и создавали течение, направленное назад, но не изменяли общей картины движения жидкости над мордой. При движении рыбы вперед ток воды в ноздрях усиливается, о чем можно судить по вымыванию при этом мелких кусочков кармина, осевших на обонятельной розетке в районе задней ноздри.

Распределение вкусовых почек в наружных покровах морского налима было описано нами ранее (Аронов, 1959 б). Вкусовые почки обна-

ружены на усах, в эпидермисе рыла, на брюшных и грудных плавниках, по краям спинного, анального и хвостового плавников. Отдельные вкусовые почки встречались на боковых поверхностях тела. Здесь приводим только некоторые ориентировочные данные о количестве вкусовых почек. Подсчет показывает, что их количество неодинаково в разных участках эпидермиса. На поперечном срезе нижнего усика (диаметр 0,6—0,7 мм) в тех местах, где вкусовые почки встречаются наиболее часто, их число в среднем составляет 18, при максимальном количестве — 20. На срезах отдельного свободного луча брюшного плавника (диаметр 0,4—0,5 мм) встречается в среднем 8 вкусовых почек, максимум — 10. На участке среза брюшного плавника протяженностью 0,75 мм насчитывается в среднем 4—5 вкусовых почек, при максимальном количестве — 7, и на срезах такой же протяженности, полученных с анального плавника, максимальное количество вкусовых почек достигает только 4.

Предварительные наблюдения показывают, что вкусовая рецепция в запуске пищевой хватательной реакции имеет более важное значение, чем осязательная. Хватательная реакция в ответ на осязательные стимулы возникает не у всех рыб и угасает после одной—двух проб.

* * *

Морской налим представляет особый интерес в сравнительно-теоретическом отношении в связи со спецификой развития органов чувств и особенностями поведения, что будет рассмотрено ниже.

Бэтсон (*Bateson*, 1890 а, б) отмечал, что морские трехусые налимы совершенно лишены способности видеть свою пищу, тогда как пятиусый морской налим обнаруживает в этом отношении некоторую способность. Трехусый морской налим, по мнению Бэтсона, будучи ночным животным, никогда не видел свою пищу и поэтому не может ее опознать зрением. Андрияшев (1944 б) на основании своих исследований также пришел к выводу, что зрение у морского налима не играет никакой роли в отыскании пищи. Наши исследования в некоторой степени совпадают с данными предыдущих авторов. Можно только отметить вариабельность индивидуальных зрительных способностей у отдельных особей, в связи с чем некоторые рыбы замечают движущиеся пищевые объекты на относительно небольшом расстоянии. При определенных условиях освещения рыба может замечать контрастирующие с фоном подвижные объекты с расстояния в несколько десятков сантиметров, но, по-видимому, такую рецепцию нельзя отождествить с ясным видением предмета, а только с восприятием мельканий (движений). В пользу этого говорит тот факт, что рыба, обнаружившая подвижный пищевой объект (малька) на расстоянии, теряет его из поля зрения, прежде чем успеет приблизиться к нему, если тот отплывает в сторону, становится менее подвижным или сливается с фоном.

В связи с изложенным можно допустить ограниченную сигнальную роль зрения при отыскании пищи и функцию руководства ближнего действия, но при определенных обстоятельствах и далеко не для всех особей. И если учесть еще сумеречный образ жизни морского налима, то участие зрительного анализатора в добывании пищи даже в слабой степени будет скорее редким исключением, чем правилом.

Система боковой линии налима хорошо приспособлена для руководства при ловле подвижной добычи, что имеет большое значение при сумеречном образе жизни. В этом отношении наши наблюдения подтверждают данные Андрияшева (1944 б). Морской налим обитает в при-

брежных районах примерно там, где в значительной степени сосредотачивается и молодь рыб. Способность хищника ловить мальков, ориентируясь по колебаниям воды, возможно, говорит о некоторой роли этой рыбы в регулировке численности разных видов рыб, в том числе и промысловых. Мальки тем более могут легко стать добычей именно этого хищника, так как в темное время суток у них не могут осуществляться защитные стайные рефлексy, действительные при нападении дневных хищников. По данным Смирнова (1959) и Виноградова (1949), морской налим ловит мелких султанок, бычков, зеленушек и других рыб, а также ракообразных.

В связи со значением системы боковой линии в питании морского налима обращает на себя внимание факт пониженной чувствительности этих органов к слабым колебаниям воды, что особенно заметно при сравнении с мерлангом, у которого боковая линия очень чувствительна к слабым раздражителям.

Прежде всего, по-видимому, чувство восприятия водных колебаний налима не играет какой-либо роли при ориентировке рыбы в окружающей обстановке. Не наблюдалось таких случаев, чтобы слепая рыба воспринимала на расстоянии какие-либо предметы, стоящие на ее пути, и как-нибудь реагировала на них до соприкосновения с ними. По-видимому, слабые, отраженные от предметов, токи, о которых упоминает Дислер (1955) при наблюдении за мальком карася, вообще не воспринимаются боковой линией морского налима или не имеют для него сигнального значения.

Особенности тактильной рецепции морского налима — наличие выступающих чувствительных придатков: усиков, нитевидных плавников и т. п., и особенности его тактильных рефлексов — «тигмотаксис», контакт с твердой поверхностью как в покое, так и в движении, позволяют ему совершенно свободно ориентироваться среди лабиринта скал и делают ненужным «осознание на расстоянии» твердых предметов, т. е. участие в ориентировке боковой линии. Тем более, что само осознание выносится на некоторое расстояние от тела рыбы (усы, плавники). Таким образом, усиление значения контактной рецепции у морского налима приводит к ослаблению роли органов боковой линии при ориентировке.

Вообще следует отметить, что в условиях морской литорали в связи с почти непрерывным волнением, входящим в виде колебательного движения воды до нескольких метров вглубь, деятельность боковой линии при ориентации рыб должна быть затруднена. Так, Род (Rode, 1927) показал, что колюшки перестают реагировать на ритмические колебания, если вода в аквариуме медленно движется. Правда, колюшки обладают боковой линией в виде свободных кожных органов, не спрятанных в каналы. Каналы же развиваются у разных рыб в связи с защитой невроматов от посторонних влияний. У морского налима, как и у мерланга, по Третьякову (1944), каналы головы проходят в глубоких желобах черепных костей. На краях костных желобов натянута кожная перепонка. Хотя черепные каналы довольно широкие, у тресковых сообщения их с наружной средой ограничено. Кроющие перепонки каналов снабжены относительно небольшим количеством пор. Третьяков допускает, что внешние колебания передаются не столько через поры, сколько вызывая колебания перепонки.

Если это в какой-то степени так, то чувствительность каналов органов боковой линии будет в значительной степени зависеть от толщины и грубости кожных покровов рыбы. Кожные покровы морского налима грубее и толще таковых у мерланга. Возможно, также, что чувствую-

щие органы боковой линии налима адаптированы в какой-то степени к частому повышению давления от постоянных прикосновений тела налима к твердым предметам. Как известно, прикосновение к коже (давление) также раздражает рецепторы боковой линии (Parker, 1909/10; Hoagland, 1932/33).

Так или иначе, боковая линия морского налима «настроена» на восприятие более сильных колебаний воды. Это должно иметь то приспособительное значение, что случайные турбулентные и слабые колебательные движения воды, возникающие при движении самой рыбы, при отражении струй от препятствий и при небольшом волнении на глубине либо вовсе не раздражают рецептивные приборы и таким образом, не «маскируют» биологически значимых колебаний, либо воспринимаются как «шум», на фоне которого имеют значение только сигналы определенной силы, связанные с резкими движениями добычи. Если такой сигнал локален и нечрезмерной силы, он вызывает у налима исследовательскую или хватательную реакцию.

По характеру движения воды через обонятельные полости морской налим относится к четвертой группе, выделенной Пиппинг (Pipping, 1927). Вода входит в передние ноздри и выходит через задние благодаря действию ресничек и дыхательным движениям рыбы. Именно представители этой группы способны разыскивать свою пищу при помощи органов обоняния. Наблюдения показывают, что у налима сохраняется направленный ток воды через переднюю ноздрю к задней, несмотря на противоток, имеющийся снаружи, где вода движется от заднего обонятельного отверстия к переднему и затем втягивается в пасть рыбы. Такой характер движения воды способствует тому, что ноздрей налима достигают не только струи воды, приходящие спереди и стелющиеся низко над дном, но и вода из более верхних слоев. Дыхательные движения рыбы создают непрерывный приток новых порций воды к рылу налима и играют, таким образом, важную роль в осуществлении обонятельной функции, помимо того, что они усиливают ток воды через обонятельные капсулы.

Хорошее развитие наружной вкусовой рецепции налима (Аронов, 1959 б) показывает, что в его питании занимают значительное место также и малоподвижные или вовсе неподвижные организмы. Само расположение вкусовых почек на плавниках, как на нижних, так и на верхних, к тому же отстоящих далеко от головы (спинной, анальный и хвостовой плавники), позволяет рыбе охотиться за пищевыми объектами, которые могут встречаться в трещинах скал, щелях, в подводных гротах, среди водорослей, и значительно увеличивает площадь облова.

Развитие вкусовой рецепции на контактирующих поверхностях в то же время показывает, что одно осязание не может обеспечить достаточную ориентировку среди многообразия контактных раздражителей.

Мерланг (*Odontogadus merlangus euxinus* (N.))

В ранее опубликованных наблюдениях (Аронов, 1959 а) указывалось, что у мерланга важную роль в добывании пищи играет зрение, а также обоняние и наружная вкусовая рецепция. Все опыты были нами повторены на многих экземплярах с теми же результатами. Здесь мы приводим только некоторые новые материалы.

Более подробные опыты по выяснению роли чувства восприятия водных колебаний в добывании пищи подтвердили ранее сделанный вывод, что мерланг неспособен ловить добычу, ориентируясь на колебательные раздражения.

В аквариум к двум ослепленным рыбам в качестве добычи пускались креветки. Обе слепые рыбы хорошо принимали пищу — мясо мидий, но ловить креветок они оказались неспособными, хотя успешно ловили их до ослепления. Не было отмечено ни одного броска или попытки схватить добычу. Иногда мерланги случайно приближались к креветке, но всегда позволяли ей уйти.

В дальнейшем выяснялась возможность нахождения пищи мерлангами, если условным раздражителем будут колебания воды, исходящие от кусочка пищи. В опыт были взяты три рыбы. Пища подносилась к губам рыб на тонкой бамбуковой палочке, после одного — двух кормлений рыбы начинали реагировать пищевой реакцией на слабые колебания воды. При движении пищи на палочке по направлению к рыбе последняя на некоторой дистанции проявляла возбуждение (движение плавников) и вслед за этим иногда пыталась сделать бросок в сторону пищи (с 2—4 см), хотя не всегда достаточно точный. К одной такой рыбе, наиболее четко проявлявшей реакцию на колебания воды, были пущены два малька кефали (3—3,65 см длиной), рыба при этом не проявляла реакции преследования и только в одном случае отреагировала на колебания воды, произведенные близко проплывшим мальком, и поплыла в сторону последнего, но относительно медленно, без броска. Мальки, находившиеся в этом аквариуме несколько суток, так и остались несъеденными.

Подобное образование пищевых поисковых условных рефлексов на колебания воды у рыб, боковая линия которых не имеет обычно отношения к пищевым рефлексам, наблюдалась ранее в опытах Дикграафа (Dykgraaf, 1934) и не может служить свидетельством того, что этот орган играет у этих рыб важную роль в поисках пищи.

Закключение, что мы имеем у мерланга дело с заново выработанной временной связью, подкрепляется также и тем, что нередко на колебания палочки рыба реагирует не приближением к источнику колебаний, а начинает искать пищу на дне, так как иногда ее кормили, подбрасывая пищу на дно аквариума.

В связи с вышеизложенным подтверждается наш первоначальный вывод, что сейсмosenзорная система мерланга не играет какую-либо значительную роль в добывании пищи и может служить не более чем сигналом.

Опыты с применением марлевых пакетов подтвердили наши ранние наблюдения о способности мерланга обнаруживать невидимую пищу. Пакеты (с приманкой и контрольные) опускались в два аквариума, в одном из которых находились 12 мерлангов, в другом — 8 (в обоих случаях — совместно с другими рыбами).

Результаты опыта приведены в таблице № 2.

Таблица 2

Реакция мерлангов на скрытую приманку

Группы рыб	Время опыта	Количество укусов пакета	
		с мясом	без мяса
12 рыб	5'	19	0
8 рыб	5'	9	1

Повторные опыты дали аналогичные результаты. Эти опыты свидетельствуют о способности мерлангов обнаруживать спрятанную пищу.

Приводим также данные подсчета линейной плотности вкусовых почек в эпидермисе различных участков тела.

Плотность вкусовых почек в эпидермисе нижней губы в результате такого подсчета составила в среднем 6, при максимальном числе, равном восьми, на участке среза длиной 0,75 мм; в эпидермисе брюшного плавника — в среднем 2 (максимальное число — 4).

На поперечных срезах усика и одиночных лучей плавников подсчет вкусовых почек производился по всей окружности. Линейная плотность вкусовых почек на усике диаметром 0,2—0,3 мм составила в среднем 7; при максимальном числе — 9. На свободном луче брюшного плавника диаметром около 0,3 мм число вкусовых почек в среднем составило 3, максимальное количество достигало 4.

Эти цифры могут служить показателем различной чувствительности к вкусовым раздражениям отдельных участков тела мерланга.

Были проведены также наблюдения за поведением рыбы с выключенной вкусовой рецепцией брюшных плавников, аналогичные нашим опытам на морском налиме (Аронов, 1959 б). С одной стороны, это имело значение как дополнительный контроль за деятельностью вкусовых почек в обеспечении пищевых реакций рыбы, с другой, было интересно узнать, не играет ли какую-нибудь роль в пищевом поведении мерланга и осязательная рецепция плавников, связанная с нервами спинного мозга. Для этой цели были отобраны два ослепленных экземпляра с наиболее четкой «плавниковой» реакцией на пищу. Вкусовая чувствительность плавников выключалась путем перерезки соответствующих нервов в местах их выхода из черепа. Разрез проводился прямо сквозь кожу. Полнота перерезки после окончания опытов контролировалась под бинокуляром. На следующий день после операции рыбы уже хорошо принимали пищу. Картина отсутствия вкусовой чувствительности депервированных плавников была очень убедительна. Рыба, ползая по дну и растопырив плавники, энергично искала брошенное в аквариум мясо, неоднократно проводила по нему плавниками и, несмотря на то, что пища была свежая и над ней стояли маленькие облачка мясного сока, мерланг не реагировал на добычу до тех пор, пока не натыкался на нее мордой. Но случаи прямого контакта морды с пищей оказались редкими, и рыба в связи с этим даже иногда прекращала поиск. Чтобы подкрепить пищевую активность, рыбе изредка давалось мясо на палочке, после чего оперированный мерланг возобновлял поиск. Однако ни разу во время многочисленных прикосновений плавников к мясу не произошло ни малейшей реакции рыбы, свидетельствующей о пищевой сигнализации с рецептивных поверхностей брюшных плавников. Последующие наблюдения в течение трех недель полностью подтвердили этот результат, хотя пищевая возбудимость рыбы была достаточно высокой.

Вместе с тем осязательная чувствительность плавников была сохранена, о чем свидетельствовало отодвигание плавника при прикосновении к нему тонкой палочкой.

Прочие рыбы

На нескольких видах рыб производилось главным образом исследование распределения наружных вкусовых почек гистологическими методами. Были проведены также отдельные наблюдения за пищевыми реакциями этих видов, но полученный материал недостаточен. Приводим только некоторые данные по распределению вкусовых почек.

Ошибень (*Ophidion barbatum* L.). Вкусовые почки в очень большом количестве располагаются на усах. Линейная плотность на участке продольного среза усика длиной 0,75 мм составляет 33 почки. Усы ошибня представляют собой видоизмененные брюшные плавники (Третьяков, 1949). Их иннервация обеспечивается, как нам удалось проследить, так же, как и у тресковых, возвратными ветвями седьмого нерва. Плавая по аквариуму, ошибень своим разветвленным усиком прочесывает дно и, наткнувшись на пищу, схватывает ее резким движением. Вкусовые почки у ошибня встречаются также на губах и рыле. Одиночные вкусовые почки обнаружены и на спинном плавнике.

Большая морская собачка (*Blennius sanguinolentus* P.).

Вкусовые почки обнаружены на губах и брюшных плавниках.

Султанка (*Mullus barbatus ponticus* Ess.).

Помимо вкусовых почек, в эпидермисе усиков найдены также вкусовые почки на губах. Эти вкусовые почки характерны тем, что их дистальные концы булавовидно расширяются (рис. 2).



Рис. 2. Наружные вкусовые почки из эпидермиса губы султанки.

Зеленушка рулена (*Crenilabris tinca* L.).

Вкусовых почек снаружи на губах мы не обнаружили, но они имеются в преддверии рта.

Морской ерш (*Scorpaena porcus* L.), камбала-гlossa (*Pleuronectes flesus luscus* P.)

Шпрот (*Sprattus sprattus phalericus* R.).

В эпидермисе губ обнаружить вкусовые почки не удалось.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе путем выключения рецепторов изучалась роль органов чувств в отыскании пищи у пяти видов рыб. Выполнены также исследования по распределению наружных вкусовых почек у семи черноморских видов.

1. Зрение обеспечивает сигнал и руководство при добывании пищи у ставриды, смариды, морской ласточки.

Сейсмосензорное чувство обеспечивает сигнал и руководство только у сумеречного хищника — морского налима. Обоняние выполняет эту функцию у морской ласточки, морского налима и мерланга. У смариды установлена только сигнальная роль обоняния.

2. У ряда исследованных видов обнаружены наружные вкусовые почки, располагающиеся на губах, на рыле, на усиках и у некоторых видов — на плавниках (мерланг, морской налим, морская ласточка, ошибень, большая морская собачка). Наружная вкусовая чувствительность играет важную роль в добывании пищи у морской ласточки, морского налима, мерланга и ошибня.

ЛИТЕРАТУРА:

- Андряшев А. П., 1944 а. Способы добывания пищи у морского ерша (*Scorpaena porcus* L.). Журн. общ. биол., т. V, № 1.
- Андряшев А. П., 1944 б. Роль органов чувств в отыскании пищи у морского налима. Журн. общ. биол., т. V, № 2.
- Андряшев А. П., 1944 в. Способы отыскания пищи у султанки (*Mullus barbatus ponticus* Ess.). Журн. общ. биол., т. V, № 3.
- Андряшев А. П., 1945. О способах питания рыб планктоном. Природа, № 4.
- Андряшев А. П., 1955. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб. Тр. совещан. по методике изучен. кормов. базы и питания рыб. Изд. АН СССР.
- Андряшев А. П. и Арнольди Л. В., 1945. О биологии питания некоторых донных рыб Черного моря. Журн. общ. биол., т. VI, № 1.
- Аронов М. П., 1959 а. Роль органов чувств в отыскании пищи у черноморского мерланга. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, т. XI.
- Аронов М. П., 1959 б. О наружном вкусовом аппарате морского налима. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 4.
- Аронов М. П., 1960 а. Роль органов чувств в отыскании пищи у ласкиря (*Sargus annularis* L.) и некоторые особенности его стайных отношений. Тр. Севаст. биол. ст., т. XIII.
- Аронов М. П., 1960 б. Роль органов чувств в отыскании пищи у кефали (*Mugil auratus* R.). Бюлл. МОИП, № 4.
- Аронов М. П., 1960 в. Роль органов чувств в добывании пищи у темного горбыля (*Corvina umbra* L.). Научн. докл. высш. шк., в печати.
- Брискина М. М., 1954. Типы питания промысловых рыб Черного моря. Тр. ВНИРО, т. 28.
- Виноградов К. А., 1949. Список рыб Черного моря, встречающихся в районе Карадагск. биологической станции, с замечаниями об их биологии и экологии. Тр. Карадагской биол. ст. АН УССР, в. 7.
- Дислер Н. Н., 1955. Особенности строения органов чувств боковой линии и их роль в поведении рыб. Тр. совещан. по вопр. поведения и разведки рыб. Изд. АН СССР.
- Ильин Б. С., 1949. Смарида (*Smaris smarís* (Linné)). Промысловые рыбы СССР. Описание рыб. Пищепромиздат.
- Смирнов А. Н., 1959. Материалы по биологии рыб Черного моря в районе Карадага. Тр. Карадагск. биол. ст. АН УССР, в. 15.
- Третьяков Д. К., 1944. Очерки по филогении рыб. Изд. АН УССР.
- Третьяков Д. К., 1949. Рыбы и круглоротые. Изд. АН СССР.
- Павлов Д. С., 1959. Опыты по питанию налима (*Lota lota* L.) при различной освещенности. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 4.
- Bardach J. E., Winn H. E. and D. W. Menzel, 1959. The Role of the Senses in the Feeding of the Nocturnal Reef Predators. *Gymnothorax moringa* and *G. vicinus*. Copeia, № 2.
- Bateson W. M. A., 1890 а. Sense of touch in the Rockling. Journ. Mar. Biol. Ass., N. S., v. 1.
- Bateson W. M. A., 1890 б. The Sense-organs and Perception of Fishes; with Remarks on the Supply of Bait. Journ. Mar. Biol. Ass. (N. S.), v. 1.
- Dykgraaf S., 1934. Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. Z. vergl. Physiol., Bd. 20.
- Herrick C. J., 1903. The organ and sense of taste in fishes. Bull. U. S. Fish Comm., v. 22.
- Hoagland H., 1932. Impulses from sensory nerves of catfish. Proc. Nation. Acad. Sci. U. S. A., v. 18, № 12.
- Hoagland H., 1932—33. Specific Nerve Impulses from Gustatory and Tactile Receptors in Catfish. Journ. Gen. Physiol., v. 16, № 4.
- Parker G. H., 1909—10. Influence of the eyes, ears, and other allied organs on the movements of the dogfish, *Mustelus canis* (Mitchill), Bull. Bur. Fischer., v. 29.
- Parker G. H., 1910. Olfactory reactions in fishes. J. Exp. Zool., v. 8.
- Parker G. H., 1911. The olfactory reactions of the common killfish, *Fundulus heteroclitus* (Linne). J. Exp. Zool., v. 10.
- Pipping M., 1927. Ergänzende Beobachtungen über den Geruchssinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufsuchen des Futters. Soc. sci. fenn. comm. biol. II, Bd. 9.
- Rode P., 1927. Sensibilité de la ligne latérale aux vibrations. Compt. r. Soc. Biol., Paris, v. 96.
- Sato M., 1937 а. Preliminary Report on the Barbels of a Japanese Goatfish,

- Upeneoides bensasi* (Temminck and Schlegel. Sci. Rep. Tohoku. Imp. Univ., 4 ser., Biol., v. 11.
- Sato M., 1937 b. Further Studies on the Barbels of a Japanese Goatfish, *Upeneoides bensasi* (Temminck and Schlegel). Sci. Rep. Tōhoku. Imp. Univ., 4 ser., Biol., v. 11.
- Sato M., 1937 c. On the Barbels of a Japanese Sea Catfish, *Plotosus anguillaris* (Lacépède). Sci. Rep. Tōhoku Imp. Univ., 4 ser., Biol., v. 11.
- Sato M., 1937 d. Histological observations on the barbels of fishes. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 4 ser., Biol., v. 12.
- Sato M., 1938. The Sensibility of the Barbel of *Upeneus spirulus* Bleeker, with Some Notes on the Schooling. Sci. Rep. Tōhoku Imp. Univ., 4 ser., Biol., v. 12.
- Sheldon R. E., 1911. The sense of smell in Selachians. J. Exp. Zool., v, 10:
- Wunder W., 1927. Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. Z. vergl. Physiol., Bd. 6.
-