

РОЛЬ ОРГАНОВ ЧУВСТВ В ДОБЫВАНИИ ПИЩИ У РЫБ

М. П. АРОНОВ (Москва)

В последние годы в нашей стране усилился интерес к изучению поведения рыб, что объясняется значением низших позвоночных для теории, а также потребностями рыбохозяйственной науки и промысла.

Для понимания физиологических основ поведения животных большое значение имеет выяснение приспособительных особенностей органов чувств (анализаторов) в связи с обеспечением различных сторон жизнедеятельности. Эти приспособительные особенности находят свое выражение в строении и функции как периферических, так и центральных отделов анализаторов.

Морфологические и функциональные характеристики органов чувств связаны не только с уровнем организации животного, но определяются также и его экологией. Эволюция внутри класса рыб, оставшегося в целом на одной из низших ступеней развития позвоночных, длительное время шла по пути частных приспособлений. Рыбы в пределах своей организации накопили большое разнообразие форм приспособлений к сложным условиям среды. В этом отношении представляет особый интерес приспособительная специализация органов чувств в связи с добычей пищи.

В исследованиях ряда авторов (Bateson, 1890; Herrick, 1903; Parker, 1910, 1911; Sheldon, 1911; Scheuring, 1921; Pipping, 1926, 1927; Wunder, 1927; Dykgraaf, 1934; Sato, 1937a, б, в, 1938; Андрияшев, 1944a, б, в, г, 1945, 1955; Андрияшев и Арнольди, 1945; Bardach и др., 1959; Павлов, 1959; Гирса, 1960 и др.) содержится экспериментальный материал по роли различных органов чувств у рыб — зрения, обоняния, органов системы боковой линии, вкуса и осязания — при отыскании и схватывании пищи. Основная методика, которая применялась в этих исследованиях, заключалась в выключении разными способами отдельных рецепторов и подаче приманок с последующими наблюдениями за реакциями рыб на пищу. Обычно параллельно производились также морфологические исследования органов чувств. Этим путем устанавливалась связь между деятельностью рецепторов и поисковыми и хватательными пищевыми рефлексами у разных рыб.

Из перечисленных выше работ наибольший интерес представляют исследования Вундера (Wunder, 1927) на пресноводных рыбах и Андрияшева (1944a и др.) на морских. В этих работах наиболее полно исследованы функции органов чувств в процессе отыскания пищи у большого числа видов с различной экологией. Исследования Вундера и Андрияшева позволяют поставить вопрос о делении всей сложной пищедобывательной деятельности рыбы на отдельные этапы и подойти к рассмотрению эколого-физиологических особенностей органов чувств, обеспечивающих различные этапы пищевой реакции.

Некоторые данные по роли органов чувств в добычании пищи у разных рыб приведены в табл. 3 (в таблицу включены только те виды рыб, органы чувств которых исследованы наиболее полно).

В настоящей статье рассматриваются с эколого-физиологических позиций на основании данных из литературы и собственных исследований (Аронов, 1959a, б, 1960a, б, 1961a, б,) некоторые общие принципы деятельности органов чувств рыб в связи с пищевым поведением этих животных.

ЭТАПЫ ПИЩЕВОЙ РЕАКЦИИ РЫБ

Функциональная классификация органов чувств в отношении обеспечения процесса отыскания пищи, введенная Вундером и использованная Андрияшевым, по замечанию Вундера и Андрияшева, несколько условна и поэтому требует анализа, обоснования и уточнения. Сущность этой классификации состоит в том, что органы чувств в зависимости от выполняемой ими роли в процессе питания Вундер делит на рецепторы сигнала, руководства и контроля. Достаточного обоснования такому делению Вундер не дал.

Для анализа этих понятий необходимо рассмотреть, из каких актов складываются пищевые реакции рыб и в обеспечении какого действия принимает участие та или иная рецепция. К тому же необходимо рассмотреть особенности и возможности каждого вида рецепции.

Слоним (1954) всю пищевую рефлекторную деятельность млекопитающих разделил на собственно акты еды и пищеварения, пищедобывательную деятельность и деятельность по запасанию корма. К рыбам такое деление без поправок неприменимо. Следует отбросить деятельность по запасанию корма, как не наблюдающуюся у рыб, и разделить акты еды и пищеварения. Последнее необходимо сделать в связи с тем, что у рыб акт еды в некоторых случаях тесно переплетается с пищедобывательной деятельностью. Нас интересует прежде всего пищедобывательная деятельность, которая для краткости в дальнейшем будет именоваться также и пищевой реакцией.

В основе пищевой реакции лежит определенное внутреннее состояние рыбы — пищевая возбудимость, т. е. деятельность пищевого центра. Пищевая возбудимость является тем необходимым фоном, на котором способны оказать действие пищевые раздражители. Пищевая реакция складывается в общих чертах из поисков пищи или подкарауливания ее, сближения с пищей и акта захвата добычи.

О деятельности пищевого центра И. П. Павлов (1951) писал: «В чем обнаруживается деятельность пищевого центра? В работе всей скелетной мускулатуры, когда она направляет тело животного к пищевому объекту, и части скелетной мускулатуры, когда пища переносится из внешнего мира внутрь организма, в полость пищеварительного канала...». На значение возбуждения пищевого центра в пищевых реакциях рыб указывают также Пегель (1950) и Краухин (1959).

Когда возбуждение пищевого центра достигло определенного значения, поведение разных рыб проявляется неодинаково. В одних случаях пищевое возбуждение обнаруживается в виде активного движения навстречу пищевым раздражителям — поиски пищи. К рыбам, ведущим себя подобным образом, относятся, например, морской налим (*Gaidropsarus mediterraneus* L.), мерланг (*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann)), темный горбыль (*Corvina umbra* L.), кефаль (*Mugil auratus* Risso), ласкирь (*Sargus annularis* L.) и другие подвижные рыбы с активной пищевой реакцией (Андрияшев, 1944б; Аронов, 1959а и др.). В других случаях пищевое возбуждение может внешне не обнаруживаться или обнаруживаться в незначительной степени — выход из убежища и выбор позиции для засады, как это наблюдается у рыб-засадчиков. К таким рыбам относятся хищники подстерегающего типа, например морской ерш (*Scorpaena porcus* L.), морская змейка (*Trachinus draco* L.) морская коровка (*Uranoscopus scaber* L.), которых экспериментально исследовал Андрияшев (1944а, г).

Дальнейшее поведение разных рыб зависит от характера сигналов, которые они получают в процессе охоты и поисков пищи. Пищевая реакция при появлении новых раздражителей может развиваться при последовательной смене процессов ориентировки и поиска до момента хватания у рыб с активным поиском. У рыб-засадчиков пищевые сигналы

вызывают настораживание, ориентирование тела в направлении раздражителя и т. п., пока определенное раздражение не вызовет реакцию хватания.

Каждый этап в процессе добывания пищи обеспечивается деятельностью определенных рецепторов, воспринимаемыми раздражителями и участием определенных рефлексов. В общих чертах физиологическая основа функциональной характеристики органов чувств по их роли в добывании пищи в случае наиболее полной многоступенчатой пищевой реакции, если отвлечься от конкретной деятельности органов чувств у отдельных видов, заключается в следующем:

а) сигнализация о присутствии добычи — включение локомоторного аппарата у рыб с активным поиском или моторнотоническая реакция у засадчиков — настораживание и принятие позы, удобной для броска. Здесь в обоих случаях в действие вовлекается соматическая мускулатура;

б) руководство — направление локомоции или направление положения тела (у засадчиков);

в) сигнализация броска — усиление локомоции и включение челюстного аппарата. Здесь в действие вовлекается, помимо соматической, также и висцеральная мускулатура;

г) руководство броска — направление локомоции;

д) предварительный контроль — торможение броска и челюстного аппарата или усиление их деятельности;

е) контроль — управление висцеральной мускулатурой (жевание, проглатывание, отвергание).

Таким образом, общее рассмотрение характера пищевой реакции на основе рефлекторного принципа позволяет выделить для органов чувств деятельность трех видов: сигнальную, направляющую и контрольную.

Андрияшев в ряде цитированных работ пользовался, в отличие от Вундера, двумя понятиями руководства; руководства при поисках пищи и руководства при броске на добычу. Следует выделить также сигнал, вызывающий бросок на пищу, иначе физиологически не ясно, как поисковая реакция или реакция сближения с добычей переходит в хватательную и почему включается в деятельность челюстной аппарат.

Все рассмотренные этапы пищевой реакции неодинаково могут проявляться у разных рыб. Наиболее хорошо последовательность этапов при поисках пищи и функциональное разделение рецепции выражены у такой рыбы, как морской налим (*Gaidropsagus mediterraneus* L.), у которого в связи со слабым развитием зрения отсутствует универсальный рецептор и обеспечение поиска пищи распределено между многими рецепторами (Андрияшев, 1944б; Аронов, 1960б, 1962б). У рыб же с хорошо развитым зрением все этапы отыскания пищи могут обеспечиваться только одним рецептором — глазом, и в этом случае отсутствует четкое разграничение смены функций на различных этапах пищевой реакции. В принципе только глаз и может играть роль универсального рецептора, так как только зрение по своим возможностям способно обеспечить пищевую реакцию почти на всех этапах.

Последовательность этапов пищевой реакции при различных обстоятельствах может не соблюдаться. Полнота и многоступенчатость пищевой реакции вообще зависят от того, через какой рецептор получен пищевой сигнал. Если сигнал поступает через обонятельные рецепторы, рыба обычно осуществляет поиск, если через наружные вкусовые рецепторы (на усах, на губах или на плавниках) следует хватательная реакция. Когда пищевой сигнал воспринимается зрением, реакция рыбы зависит от расстояния, на котором находится пищевой объект. Отсюда реакции разных типов: сближение с добычей, контрольная проверка добычи другими рецепторами и хватание. Аналогичные реакции могут происходить при получении сигнала чувством восприятия водных колебаний (сейсмосензорным чувством). Если же сигнал воспринят осяза-

нием, обычно следует ориентировка и контрольная проверка раздражителя вкусовыми или зрительными рецепторами.

Все перечисленное представляет собой самые общие случаи участия рецепторов в пищевой реакции. В каждом отдельном случае ступенчатость пищевой реакции будет зависеть также от возможностей рецепторов данной рыбы обеспечить тот или иной этап реакции. С одной стороны, могут иметь значение приспособительные особенности отдельных органов чувств у данного вида рыб. С другой — тот факт, что некоторые органы чувств по своей физиологической природе вообще не способны обеспечить какой-либо этап пищевой реакции.

На сложность пищевой реакции влияет также пища, которой питаются рыбы. У рыб, отыскивающих свою пищу методом проб на вкус, выпадение предшествующих этапов пищевой реакции является не исключением, а правилом. У многих из них можно говорить о руководстве, заключающемся только в отыскании пищевого участка, как это можно допустить для кефали, которая обедает налет диатомовых водорослей на цистозире, или для карпа и леща, которых исследовал Вундер (Wunder, 1927). Условием для выпадения этапов пищевой реакции может быть неподвижность пищевых организмов, которыми рыба питается, и их массовость в каких-то определенных районах или на определенных объектах. В этих случаях рыбы, отыскивающие свою пищу при помощи наружной вкусовой рецепции, ориентируются не прямо на пищевой объект, а на сопутствующие признаки его присутствия. Такими признаками, вероятно, могут служить цистозира для кефали, песок для султанки и т. д. В подобных случаях известная роль принадлежит зрению или обонянию, хотя решающим рецептором служит вкусовой аппарат. На основании изложенного можно говорить о прямом и непрямом руководстве при отыскании пищи.

В табл. 1 приводятся результаты анализа принципиально возможных функций органов чувств при обеспечении различных этапов пищевых реакций. Эти функции зависят главным образом от физиологических возможностей рецепторов.

Таблица 1

Возможные функции разных органов чувств при обеспечении отдельных этапов пищевой реакции

Органы чувств	Сигнал о присутствии пищи	Руководство поиска	Сигнал броска на пищу	Руководство броска на пищу	Предварительный контроль	Основной контроль
Зрение	+	+	+	+	+	—
Сейсмочувствительное чувство	+	(+)	+	+	+	—
Обоняние	+	+	—***	—	+	—
Вкус	+	(+)	+	+	+	+
Осязание	(+)**	(+)	(+)	(+)	—	—

* + — имеет значение.

** (+) — значение ограничено.

*** — значения не имеет.

В связи с рассмотрением пищевой реакции следует отметить некоторые особенности поиска пищи у рыб. Поиск может быть «направленным» и «слепым» (ненаправленным). В первом случае рыба, отыскивая пищу, руководствуется по каким-либо наличным раздражителям, исходящим от добычи и непрерывно поступающим в рецепторы рыбы. Во втором — рыба проявляет активное поисковое пищевое поведение в отсутствие непрерывной стимуляции ее органов чувств пищевыми раздражителями. В этом случае рыба активно «ищет» встречи с пищевыми сигналами. «Слепой» поиск в свою очередь может быть разделен на «свободный», или «неподкрепляемый», когда пищевая реакция имеется, несмотря на полное отсутствие пищевых сигналов (стиму-

ляция только из пищевого центра), и «подкрепляемый», когда рыба получила один или несколько кратковременных сигналов о присутствии поблизости пищи.

При осуществлении «направленного» или «слепого» поиска мозговые участки анализаторов обладают повышенной возбудимостью к специфическим пищевым раздражителям: они «настроены» на прием пищевых сигналов (форма, цвет, движение или запах добычи и т. д.). Если орган чувств осуществляет руководство при поиске пищи на основе непрерывной стимуляции пищевыми сигналами, к нему можно применить определение «следающая настройка». Примером деятельности органов чувств в «следающем режиме» может служить ориентирование некоторых рыб — таких, как морской налим, мерланг, кефаль и др. (Андряшев, 1944б; Аронов, 1959а, 1960а) — на источник запаха и движение их по пахучему следу.

В том случае, когда непрерывная пищевая сигнализация отсутствует, но рыба находится в состоянии пищевой возбудимости, к функции органов чувств, принимающих участие в отыскании пищи, можно применить определение «ждушая настройка». Понятие «ждушая настройка» позволяет говорить о руководстве при отыскании добычи и для тех органов чувств, которые неспособны работать в «следающем режиме», так как не являются дистантными, но активно участвуют в поисках пищи. Примером таких органов могут быть наружные вкусовые рецепторы, находящиеся на специализированных придатках — усиках и плавниковых лучах. У рыб, обладающих данными органами, имеются специфические поисковые рефлексы, позволяющие им осуществлять «слепой» поиск. К таким рыбам относятся, например, морской налим, султанки — *Upenoides bensasi*, *Upeneus spilurus* и *Mullus barbatus* (Sato, 1937а, в, 1938; Андряшев, 1944в) и некоторые другие рыбы. Однако понятие «ждушая настройка» применимо и к деятельности дистантных органов чувств, в том случае когда в период поисков пищи сигналы о присутствии добычи еще не поступили. Функционирование органов чувств в «ждушем режиме» характерно для «слепого» поиска.

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ РЕЦЕПТОРОВ В СВЯЗИ С ИХ РОЛЬЮ ПРИ ДОБЫВАНИИ ПИЩИ

Особенности функций рецепторов рыб в пищевой сигнализации позволяют разделить их на рецепторы «специфической» (качественной) и «неспецифической» сигнализации. В первом случае органы чувств воспринимают раздражения с прямой оценкой пищевого значения объекта, во втором — органы чувств воспринимают объект без оценки его пищевого значения и для стимулирования реакции, имеющей пищевую направленность, требуется дополнительная информация со стороны первой группы рецепторов. Андряшев (1955) выделяет в качестве пищевых сигналов прямые (адекватные) и ориентировочные (наводящие). Иными словами, можно говорить об определенных и неопределенных сигналах, исключив все индифферентные, не влияющие на пищевое поведение рыбы.

К первой группе рецепторов относятся прежде всего такие специфически пищевые рецепторы, как вкусовые. Затем идут обонятельные, которые также у очень многих рыб имеют отношение к специфически пищевой сигнализации, хотя у некоторых видов они могут и не иметь никакого отношения к стимуляции пищевого поведения, как например у щуки (Wunder, 1927) или морского ерша (Андряшев, 1944а). В эту группу рецепторов в какой-то степени можно отнести зрительные рецепторы, которые играют основную роль при охоте на подвижную добычу у большинства видов и даже в отдельных случаях выполняют функцию предварительного контроля при питании неподвижной добычей у некоторых рыб (зеленушка — *Crenilabrus tinca*, по данным Андряшева и Арнольди (1945). В эту же группу можно отнести рецепторы восприятия водных

колебаний, связанные с пищевыми рефлексам у некоторых рыб, например у морского налима и морского ерша (Андрияшев, 1944а, б), щуки (Wunder, 1927), темного горбыля (Аронов, 1961б).

Следует оговориться, что в строгом смысле слова рецепторами специфической сигнализации должны быть обонятельные и вкусовые рецепторы, тем более что только они наиболее полно могут осуществлять контрольную функцию — вкус у многих рыб, обоняние у *Squalis cephalus* (Wunder, 1927). Но вместе с тем восприятие подвижной добычи при помощи зрения и системы боковых органов также является высокоспециализированной рецепцией по специфическому признаку пищевого объекта. В естественных условиях движение объекта определенного размера и вида вместе с сопутствующим фактором — локальными вибрациями воды должно являться не менее важным в качественном отношении пищевым сигналом, чем вкус и запах. Не случайно поэтому произошла редукция обоняния и вкуса у некоторых хищников-засадчиков, охотящихся только за подвижной добычей (щука по Вундеру (Wunder, 1927); морской ерш и змейка по Андрияшеву (1944а, г)).

Андрияшев (1955) указывает, что прямой сигнал о пище может восприниматься через наружные органы вкуса, обоняния и зрения. Ориентировочный сигнал, по Андрияшеву, чаще всего воспринимается осязанием, чувством восприятия водных колебаний и иногда зрением, если оно адаптировано преимущественно на подвижную добычу. Однако, по нашему мнению, сигнал о пище может быть прямым (определенным) и через боковую линию, а также и зрение именно в том случае, когда они адаптированы на подвижную добычу. Тот факт, что слепая щука, морской налим или ослепленный морской ерш реагируют пищевым броском на колебания в воде простой палочки, говорит не столько о плохой оценке качества раздражителя в пищевом отношении, сколько о высокой специализации рецептора к восприятию именно подвижной добычи. Имитация признаков живого объекта возможна только при искусственном вмешательстве человека, например при испытании моделей в эксперименте или при использовании таких средств лова, как блесна в естественных условиях, которая тоже является моделью подвижной добычи. Однако ничего подобного в природе с достаточным повторением не происходит и до последнего времени не могло быть фактором эволюции. В природе локальные колебания воды могут быть прежде всего признаком подвижной живой добычи.

Ко второй группе рецепторов, воспринимающих сигнал без его качественной оценки в пищевом отношении, можно отнести прежде всего тактильные рецепторы. Осязание вообще, по-видимому, играет подчиненную роль в пищедобывательной деятельности, и сигналы, им воспринимаемые, носят неопределенный характер, вызывая обычно ориентировочную реакцию, а в некоторых случаях и оборонительную (Аронов, 1959б, 1960б, 1962б).

Зрение большинства рыб, у которых оно не обладает функцией предварительного контроля, также может быть отнесено во вторую группу рецепторов. У карпа, леща, карася, морского налима и султанки зрительный анализатор лишен высокой дифференцировочной способности в отношении пищевых объектов, и глаза этих рыб могут быть отнесены к рецепторам «неспецифической» сигнализации. Подобное можно сказать и о рецепторах системы боковой линии большинства рыб, у которых чувство восприятия водных колебаний не принимает участия в ловле подвижной добычи, например у черноморского мерланга (Аронов, 1959а) и других рыб.

Таким образом, глаза и рецепторы системы боковой линии могут относиться к группам рецепторов «специфической» или «неспецифической» сигнализации в зависимости от специализации в отношении определенных характерных признаков пищевых объектов.

Следует привести еще одно разделение, которое можно применить к рецепторам, обеспечивающим добывание пищи, и основывающееся на особенностях воспринимаемой добычи. Можно говорить о рецепторах для восприятия подвижной добычи и неподвижной добычи — иначе говоря, о рецепторах «динамической» и «статической» сигнализации. К первой

Таблица 2

Эколого-физиологические свойства рецепторов, определяющие их роль в пищевых реакциях

Рецепторы	Специфической сигнализации	Неспецифической сигнализации	Динамической сигнализации	Статической сигнализации	Следящего типа	Ждущего типа
Зрительные	(+)	+	+	+	+	(+)
Сейсмочувствительные	(+)	+	+	+	(+)	+
Обонятельные	+			+	+	(+)
Вкусовые	+			+	+	+
Осязательные		+		+		+

(+) — возможная функция.

— основная функция.

группе будут относиться прежде всего зрительные рецепторы и рецепторы системы боковой линии, ко второй — обонятельные и вкусовые, хотя глаза могут участвовать в обнаружении неподвижной добычи, а обоняние и вкус — в какой-то степени и подвижной. При определенных обстоятельствах, например, возможен контакт усика, несущего вкусовые почки, с подвижной добычей, или возможны случаи, когда плавающая добыча будет обнаружена по запаху. Вместе с тем такое разделение сохраняет силу, если иметь в виду руководство броска у большинства рыб. Именно бросок на подвижную добычу и преследование ее на короткой дистанции направляется группой рецепторов «динамической» сигнализации. Руководствуясь, например, одним лишь обонянием, рыба не способна преследовать и схватывать быстро движущуюся и резко меняющую направление добычу.

В литературе отсутствуют данные о роли слуха в пищедобывательной деятельности рыб. Известно, что у наземных животных слуховая рецепция занимает не последнее место в отыскании пищи. Слуховые рецепторы относятся к категории дистантных, и, если учесть данные некоторых авторов о возможности нахождения рыбами источника звука (Kleerekoper, Chagnon, 1954; Малюкина, 1958), то для слуховых органов можно допустить функцию, помимо сигнализации о присутствии добычи, также и руководства при поиске. Функции органа слуха и его роль в жизни рыб подробно рассмотрены в сводке Малюкиной и Протасова (1960).

Некоторые характеристики рецепторов рыб в связи с вышеописанными соображениями приведены в табл. 2.

Функциональная классификация экстерорецепторов рыб нуждается в дальнейшей разработке и рассмотрении во всех аспектах — как в отношении роли рецепторов в пищедобывательной деятельности, так и в связи со стайными отношениями, оборонительными реакциями, а также с учетом отношений животного к абиотическим факторам среды.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ ГРУППИРОВКИ РЫБ

В СВЯЗИ С УЧАСТИЕМ ИХ ОРГАНОВ ЧУВСТВ В ДОБЫВАНИИ ПИЩИ

Соотношение в степени развития органов чувств и их участие в добывании пищи определяется факторами среды (дневное или ночное питание и т. д.), особенностями добычи и принципиальной физиологической возможностью рецептора обеспечить определенный этап пищевой реакции. Например, при приспособлении к питанию подвижной добычей в ночных

условиях глаз рыбы может быть заменен не любым рецептором, а только определенным — системой органов боковой линии, которая, наряду с глазом, способна служить рецептором «динамической» сигнализации. Обонятельные рецепторы, хотя и являются дистантными, не способны обеспечить поимку подвижной добычи, так как по своим свойствам относятся к рецепторам «статической» сигнализации. Наружное чувство вкуса, которое у отдельных видов приобретает некоторые черты дистантности — вынос рецепторов на выступающие поверхности (плавники и усики), практически не способно самостоятельно служить руководством для отыскания рассеянной на большом пространстве и в большом объеме добычи. Поэтому при питании подвижной добычей и могут взаимозамещаться только два рецептора: глаз и система органов боковой линии. Однако их взаимозамещение не является препятствием тому, чтобы они имели отношение к добыванию пищи у одной и той же рыбы, функционируя при различных обстоятельствах (например, у щуки, морского ерша и темного горбыля).

При приспособлении к питанию неподвижной добычей эти оба органа чувств могут полностью или частично утрачивать пищедобывательное значение, замещаясь, например, вкусом, как это происходит у карпа, карася, леща, султанки, кефали и других рыб (табл. 3). Глаз, как универсальный орган рецепции, однако, может при таком питании полностью сохранить свою роль (например, у зеленушки — *Crenilabrus tinca*); боковая линия же в этих случаях, как правило, утрачивает связь с пищевыми рефlekсами, так как не может служить рецептором «статической» сигнализации.

Самостоятельно обеспечивать процесс добывания пищи могут только три рассматриваемых рецептора: глаз, система боковой линии и вкусовой аппарат, как это видно из табл. 1. К последним двум рецепторам относятся ограничения: система боковой линии обеспечивает только лов подвижной добычи, вкусовой аппарат — неподвижной. Обоняние не способно самостоятельно обеспечить добывание пищи. Это необходимо подчеркнуть в связи с рассмотрением соотношения в степени развития отдельных органов чувств у разных рыб. Осознание здесь не рассматривается, так как оно играет второстепенную роль в пищедобывательной деятельности и обычно сопутствует наружному чувству вкуса.

Анализ экспериментальных данных из литературы, приведенных в табл. 3, показывает, что, как правило, участие в отыскании пищи двух дистантных рецепторов приводит к подавлению третьего. Слуховые рецепторы в связи с отсутствием данных здесь не рассматриваются. Имеются в виду лишь зрение, чувство восприятия водных колебаний и обоняние. Примеры, показывающие одинаково хорошее участие трех дистантных рецепторов в обеспечении пищевых реакций, в литературе отсутствуют. В связи с этим можно упомянуть о «принципе экономии» (Bateson, 1890; Wunder, 1927), по которому хорошее развитие одного органа чувств приводит к ослаблению функции других. Однако остается вопросом, насколько этот принцип обязателен для всех видов рыб, и окончательное решение его может прийти только с дальнейшим накоплением данных.

Вундер, рассматривая функцию органов чувств в отношении питания, говорит также о «принципе двойного обеспечения», который по своей тенденции противоположен «принципу экономии». Этот второй принцип отмечает увеличение количества органов чувств, необходимых для восприятия и нахождения добычи. Правда, этот принцип не подтверждается, например, для зеленушки, исследованной Андрияшевым и Арнольди (1945), и для ряда других рыб, приведенных в табл. 3, у которых все стороны добывания пищи обеспечиваются зрением.

Обычно органы чувств, принимающие участие в обеспечении пищевых реакций, морфологически развиты в достаточной степени хорошо. Затруднительно привести пример, чтобы плохо развитый орган чувств мог иметь важное значение в пищедобывательной деятельности. Однако

Таблица 3

Роль органов чувств в добывании пищи у различных рыб

№ групп	Виды рыб	Зрение			Сейсмо-сензорное чувство			Обоняние			Наружная вкусовая рецепция					Авторы
		С	Р	К*	С	Р	К	С	Р	К	У	П	Г			
1	Zostericola ophioccephalus	+	+		+	+							+	Андрияшев, 1944 г		
	Trigla lucerna	+	+		+	+						+	Андрияшев, Арнольди, 1945			
	Corvina umbra	+	+		+	+		+					+	Аронов, 1961б		
2	Esox lucius	+	+		+	+								Wunder, 1927		
	Scorpaena porcus	+	+		+	+								Андрияшев, 1944а		
	Trachinus draco	+	+		+	+								Андрияшев, 1944г.		
	Serranus scriba	+	+		+	+								Андрияшев, 1944г		
3	Perca fluviatilis	+	+		(+)			+	+				+	Wunder, 1927		
	Trutta fario	+	+		(+)			+	+				+	Wunder, 1927		
	Phoxinus laevis	+	+					+	+				+	Wunder, 1927		
	Squalis cephalus	+	+					+	+				+	Wunder, 1927		
	Odontogadus merlangus euxinus	+	+					+	+		+	+	+	Аронов, 1959а		
	Chromis chromis	+	+					+	+			+	+	Аронов, 1960б		
4	Fundulus heteroclitus	+	+					+	+					Parker, 1911		
	Gaidropsarus mediterraneus	(+)	(+)		+	+		+	+		+	+	+	Bateson, 1890; Андрияшев, 1944б; Аронов, 1959б		
	Lota lota	(+)	(+)		+	+		+	+		+	?	+	Wunder, 1927; Павлов, 1959		
5	Anguilla anguilla				+	+		+	+	(+)			+	Wunder, 1927; Андрияшев, 1944г		
	Acipenseridae				+	+		+	+		+			Андрияшев, 1944г		
6	Squalus acanthias	+			+	+								Андрияшев, Арнольди, 1945		
	Blennius sanguinolentus	+	+					+	+			+	+	Андрияшев, Арнольди, 1945		
7	Sargus annularis	+	+					+					+	Аронов, 1961		
														Аронов, 1961а		
8	Neogobius melanostomus	(+)	(+)		+	+							+	Андрияшев, Арнольди, 1945		
9	Ameiurus nebulosu							+	(+)		+	+	+	Herrick, 1903; Parker, 1910; Wunder, 1927		
	Plotosusanguillararis							+	+		+		+	Sato, 1937с		
	Proterorinus marmoratus	(+)	(+)		+			+	+				+	Андрияшев, Арнольди, 1945		
	Mugil auartus	(+)	(+)					+	+				+	Аронов, 1960а		
10	Gasterosteus aculeatus	+	+		(+)									Wunder, 1927		
	SAngnathus typhle argentatus	+	+											Андрияшев, Арнольди, 1945		
	Crenilabrus tinca	+	+	(+)										Андрияшев, Арнольди, 1945		
	Pleuronectes flesus luscus	+	+		+									Андрияшев, Арнольди, 1945		
	Smaris smaris	+	+					+					(+)	Аронов, 1960б		
	Trachurus mediterraneus ponticus	+	+										(+)	Аронов, 1960б		

Таблица 3 (продолжение)

№ групп	Виды рыб	Зрение			Сейсмо-сензорное чувство			Обоняние			Наружная вкусовая рецепция			Авторы
		С	Р	К*	С	Р	К	С	Р	К	У	Р	Г	
11	Abramis brama	(+)	(+)										+	Wunder, 1927
	Cyprinus carpio	(+)	(+)								+		+	Wunder, 1927
	Tinca tinca	(+)	(+)								+		+	Wunder, 1927
	Upeneoides bensasi	(+)	(+)										+	Sato, 1937a, в
	Upeneus spilurus	(+)	(+)					(+)	(+)		+		+	Sato, 1938
	Mullus barbatus ponticus	(+)	(+)								+		+	Андряшев, 1944в

+ — имеет значение

(+) — значение ограничено

С — сигнал, Р — руководство, К — контроль, У — усик, П — плавники, Г — губы

можно найти пример того, когда хорошо развитый орган чувств может совсем не принимать или принимать ограниченное участие в пищевых реакциях рыбы. Хорошее развитие данного органа чувств связано с его ролью в других видах экологических отношений. Например, у кефали, как это отмечал Андряшев (1955), общее хорошее развитие зрения не согласуется с той ничтожной ролью, которую оно играет в добывании пищи. Однако зрение кефали имеет важное значение в стайных и оборонительных реакциях этой рыбы (Аронов, 1960а).

Участие органов чувств в пищедобывательной деятельности еще не исчерпывает их функций. На соотношение в степени развития анализаторов значительное влияние оказывает также стайная, оборонительная и ориентировочная (при перемещении в пространстве) сигнализация.

Взаимодействие органов чувств при отыскании и схватывании добычи основывается на свойствах различных рецепторов, физиологические возможности которых позволяют обеспечивать лишь отдельные этапы пищевой реакции. Специализация к осуществлению определенных функций при обеспечении сложных поведенческих актов требует комплексной и взаимосвязанной деятельности органов чувств.

Рассмотрение данных по роли органов чувств в добывании пищи, приведенных в табл. 3, позволяет выделить следующие приспособительные группы рыб: 1) зрительно-сейсмosenзорно-вкусовая; 2) зрительно-сейсмosenзорная; 3) зрительно-обонятельно-вкусовая; 4) зрительно-обонятельная; 5) сейсмosenзорно-обонятельно-вкусовая; 6) сейсмosenзорно-обонятельная; 7) зрительно-вкусовая; 8) сейсмosenзорно-вкусовая; 9) обонятельно-вкусовая; 10) зрительная; 11) вкусовая.

Выделение приведенных групп произведено на основании учета основных функций органов чувств при обеспечении пищевых реакций. Для выделения отдельной обонятельной группы мы не имеем необходимого материала. Это, по-видимому, объясняется тем, что обоняние не способно самостоятельно обеспечивать процесс добывания пищи. Дальнейшее накопление фактического материала, возможно, потребует внесения коррективов в предлагаемую группировку рыб.

Следует отметить, что все рыбы, у которых обонятельная или вкусовая рецепция принимает участие в отыскании пищи, обладают активной поисковой реакцией. У рыб, подкарауливающих добычу, обоняние не связано с пищевыми реакциями, а вкусовая рецепция имеется только в полости рта и характеризуется функцией основного контроля при проглатывании пищи (в табл. 3 рыбы из группы 2 и некоторые виды из группы 10). У этих рыб пищевые реакции обеспечиваются только зрением или зрением совместно с органами боковой линии. Именно эти органы чувств способны дистантно обеспечить сигнал и руководство при хватании добычи.

Арнольди и Фортунатова (1937) на основании изучения экологии питания рыб выделили ряд экологических группировок (хищники, зоофаги, фитофаги, бентодетритофаги, планктофаги), которые подразделяются на ряд типов в зависимости от способов добывания пищи. Сопоставление приспособительных групп из табл. 3 с группами, выделенными Арнольди и Фортунатовой, в ряде случаев не показывает совпадений. Это объясняется тем, что как хищники, так и «мирные» рыбы могут использовать для добывания пищи одноименные органы чувств (например, *Odontogadus merlangus euxinus* и *Chromis chromis*, которые входят в группу 3). Классификация рыб по способам питания требует дальнейшей разработки с учетом роли органов чувств в пищевых реакциях.

О ВЕДУЩЕЙ РЕЦЕПЦИИ (АФФЕРЕНТАЦИИ) В СВЯЗИ С ПИЩЕВЫМИ РЕАКЦИЯМИ РЫБ

Андрияшев (1955) на основании экспериментальных исследований органов чувств у рыб разделил рецепторы с учетом их значения в добывании пищи на решающий (главный), компенсаторный (групповой), второстепенный и бездейственный. Такое деление рецепторов имеет отношение к проблеме «ведущей афферентации».

Принцип «ведущей афферентации» был сформулирован Вацуро (1949) в физиологии высшей нервной деятельности. Основываясь на своих работах по исследованию подвижности нервных процессов в разноименных анализаторах обезьян и собак, Вацуро сделал попытку объяснить различия деятельности анализаторов их экологической значимостью. Тот анализатор, при участии которого образуются наиболее мощные временные связи, в котором лабильность нервных процессов особенно высока, можно считать более значимым в организации приобретенного поведения, играющим первостепенную роль в экологии животного. Таким образом, исходя из особенностей деятельности центрального звена анализатора, Вацуро пробует определить значение данного анализатора в жизни животного. Принцип «ведущей афферентации» ценен по своей идее, однако в физиологии высшей нервной деятельности он недостаточно опирается на экспериментальный эколого-физиологический материал, рассматривающий реальные экологические характеристики анализаторов животного.

Анализ особенностей нервных процессов в мозгу животных представляет большой интерес не только при сопоставлении представителей разных классов, как это обычно принято рассматривать (Воронин, 1957, 1958), но особенно при сравнении животных с различной экологией в пределах одного класса. Изучение высшей нервной деятельности рыб в последние годы производилось довольно интенсивно и уже накоплен значительный материал по условнорефлекторной деятельности этих животных. К сожалению, большинство исследований последнего времени выполнено в основном на карасях и карпах. Только немногие работы проведены на разных видах рыб, различающихся по своей экологии. Исследования такого рода показали большое разнообразие в протекании нервных процессов в мозгу у рыб и зависимость особенностей условнорефлекторной деятельности от условий, степени развития анализаторов и их роли в жизни рыбы (Бару, 1955; Цуге и др., 1956; Праздникова, 1958; Касимов, 1958; Аронов, 1959в, 1962а; Малюкина, 1960). Однако исследований эколого-физиологического направления явно недостаточно для полноценных заключений о приспособительных особенностях нервных процессов в анализаторах рыб.

Принцип «ведущей афферентации» в применении к рыбам выражает собой объем деятельности анализаторов в обеспечении пищевых, стайных и оборонительных реакций, включая также ориентировку в пространстве и другие виды отношений со средой. Рассмотрение сравнительного материала показывает, что у разных рыб на один и тот же анализатор приходится неодинаковый объем функций, а следовательно и объем безусловно-

и условнорефлекторной деятельности. Можно отметить, что в некоторых случаях один из анализаторов оказывается ведущим по своему участию во всех сторонах жизнедеятельности рыбы. Например, зрительный анализатор таких рыб, как *Crenilabrus tinca*, *Pleuronectes flesus luscus*, *Smaris smaridis* и др., является, несомненно, ведущим во всех отношениях этих животных со средой. Но ведущим анализатором, охватывающим все решающие виды экологических отношений, по своей специфике, в принципе, и может быть только зрение. Только о зрительном анализаторе можно говорить как об универсальном анализаторе, а о глазе — как об универсальном рецепторе. Остальные анализаторы могут обеспечить только отдельные стороны жизнедеятельности рыб. В связи с изложенным можно говорить об «универсальной ведущей афферентации» и «специальной ведущей афферентации». Последняя характерна для отдельных органов чувств, которые являются ведущими в обеспечении одной какой-нибудь стороны экологических отношений — питания, стайных отношений, защиты от врагов, ориентирования и т. д. При этом следует отметить, что зрение, хотя оно принципиально и может участвовать в самых различных формах взаимоотношений рыбы с внешней средой, у отдельных видов может иметь ведущее значение только в определенной области. Это относится, например, к таким видам, у которых зрение почти не принимает участия в нахождении пищи, но имеет значение для стайных, оборонительных и тому подобных отношений.

Помимо общего разграничения ведущей афферентации в обеспечении важнейших сторон жизнедеятельности организма, можно указать и на частные проявления ведущей роли того или иного анализатора в каком-нибудь жизненном акте. Вацуро отмечает, что в отдельных актах поведения животного в любой момент может участвовать любая рецепция в качестве ведущей афферентной системы. Конечно, следует оговориться, что участие в качестве ведущей афферентной системы любой рецепции в любой момент ограничено и зависит от физиологических возможностей рецепции, но, действительно, при определенных ситуациях может иметь какое-то время ведущее значение тот или иной рецептор. При определенных обстоятельствах в качестве одного из условий смены ведущей афферентации Вацуро рассматривает нивелирование значения раздражителя, адресованного ведущей афферентной системе.

Переключение ведущей афферентации у рыб можно проиллюстрировать примером перехода от охоты за подвижной добычей (у мерланга — зрение, у морского налима — боковые органы) к поискам неподвижной пищи (обоняние и вкус). Примером такого переключения может служить также попеременное участие органов чувств в обеспечении отдельных этапов пищевой реакции. Поэтому во многих случаях о ведущем рецепторе можно говорить только в определенной конкретной связи, с учетом того, какой этап сложной поведенческой реакции обеспечивается тем или иным рецептором.

Таким образом, принцип «ведущей афферентации» может быть приложен как к деятельности различных анализаторов рыб в целом, так и к частным случаям их деятельности при обеспечении только отдельных поведенческих актов или реакций. В связи с изложенным можно говорить о «частной форме ведущей афферентации».

Специализация к различным типам питания или к другим видам экологических отношений является в то же время специализацией анализаторов к определенным раздражителям. Такими раздражителями, в отношении которых произошла узкая специализация органов чувств, являются, например локальные колебания воды для некоторых хищных рыб, вид движущегося пищевого объекта, вид и движение сотоварища по стае — стайные реакции, запах поврежденной кожи, вызывающий у голянов оборонительные реакции (Frisch, 1941), и другие раздражители, имеющие значение в жизни вида.

Среди раздражителей, попадающих в какой-либо анализатор, выделяется, таким образом, группа особенно физиологических действующих, биологически значимых, экологически адекватных раздражителей. Эти раздражители имеют значение в определении поведения животного, в его безусловнорефлекторной деятельности и в формировании натуральных условных рефлексов, а также и некоторых собственно условных рефлексов. Значение качества раздражителя, таким образом, имеет большое значение в формировании поведения животных (Цитович, 1911; Климова, 1952; 1954; Бирюков, 1954, и др.).

Вацуро подчеркивает, что та или другая афферентная система развивается под влиянием тех раздражителей, которые действуют в отношении ее наиболее часто, в наиболее постоянном виде.

Таким образом, для каждого животного характерны ведущие афферентные системы, приспособленные к определенному виду деятельности, и, в свою очередь, для каждой афферентной системы характерно наличие определенных «ведущих» раздражителей, т. е. раздражителей, экологически адекватных.

ЛИТЕРАТУРА

- Андряшев А. П. 1944а. Способы добывания пищи у морского ерша (*Scorpaenopsis L.*) Ж. общей биол., 5, 1, 56—60.—1944б. Роль органов чувств в отыскании пищи у морского налима. Ж. общей биол., 5, 2, 123—127.—1944в. Способы отыскания пищи у султанки (*Mullus barbatus ponticus Ess.*) Ж. общей биол., 5, 3, 193—196.—1944г. О биологии питания некоторых хищных рыб Черного моря. Докл. АН СССР, 44, 7, 320—323.—1945. О способах питания рыб планктоном. Природа, 4, 79—81.—1955. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб. Тр. совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР, 135—142.
- Андряшев А. П., Арнольди Л. В. 1945. О биологии питания некоторых донных рыб Черного моря. Ж. общей биол., 6, 1, 53—62.
- Арнольди Л. В., Фортунатова К. Р. 1937. О группировках литоральных рыб Черного моря по биологии питания. Зоол. ж., 16, вып. 4.
- Аронов М. П. 1959а. Роль органов чувств в отыскании пищи у черноморского мерланга. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, 11, 229—237.—1959б. О наружном вкусовом аппарате морского налима. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 4, 38—41.—1959в. К условнорефлекторной деятельности некоторых черноморских рыб в связи с их эколого-физиологическими особенностями. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, 12, 345—378.—1960а. Роль органов чувств в отыскании пищи у кефали (*Mugil auratus Risso*). Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии, 65, 46—51.—1960б. Эколого-физиологические особенности органов чувств и пищевые реакции некоторых черноморских рыб. Автореф. канд. дисс. М.—1961а. Роль органов чувств в добывании пищи у ласкиря (*Sargus annularis L.*) и некоторые особенности его стайного поведения. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, 13.—1961б. Роль органов чувств в отыскании пищи у темного горбыля (*Corvina umbra L.*). Вopr. ихтиологии, 1, 1(18).—1962а. Опыт статистического анализа дифференцировочной способности некоторых черноморских рыб. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, 14, 1, 1(18).—1962б. Материалы по изучению роли органов чувств в отыскании пищи некоторыми черноморскими рыбами. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, 16 (в печати).
- Бабурин Е. А. 1955. Особенности строения и функции глаз у рыб. Тр. совещ. по вopr. поведения и разведки рыб. М. Изд-во АН СССР. 90—103.—1958. Особенности развития глаз и их функции у рыб. Тр. совещ. по физиол. рыб. М. Изд-во АН СССР. 101—110.
- Бару А. В. 1955. 1. Временные связи у круглоротых и рыб. 2. Влияние удаления переднего мозга и зрительных покровов на условнорефлекторную деятельность костистых рыб. В сб.: Попр. сравн. физиол. и патол. высш. нервн. деят-сти. Л. Медгиз. 102—109.
- Бирюков Д. А. 1954. О роли качества раздражителей в образовании временных связей. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, 176, 273—282.—1960. Экологическая физиология нервной деятельности. Л. Медгиз.
- Боруцкий Е. В. 1960. О кормовой базе. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 13, 5—61.
- Вацуро Э. Г. 1949. Принцип ведущей афферентации в учении о высшей нервной деятельности. Физиол. ж. СССР, 35, 5, 535—540.
- Воронин Л. Г. 1957. Сравнительная физиология высшей нервной деятельности. М. Изд-во МГУ.—1958. Материалы к физиологии высшей нервной деятельности рыб. Тр. совещ. по физиол. рыб. М. Изд-во АН СССР. 23—30.

- Гирса И. И. 1960. Влияние различной освещенности на доступность кормовых организмов для некоторых рыб. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 13, 118—128.
- Дислер Н. Н. 1955. Особенности строения органов чувств боковой линии и их роль в поведении рыб. Тр. совещ. по вопр. поведения и разведки рыб. М. Изд-во АН СССР. 78—89.— 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Касимов Р. Ю. 1958. Условные рефлексы у осетровых рыб. Зоол. ж., 37, вып. 9, 1380—1388.
- Климова В. И. 1952. О значении экологической соответственности (адекватности) условного и безусловного раздражителей в образовании временных связей. Автореф. канд. дисс. АМН СССР. Л.—1954. К сравнительной физиологии натуральных условных рефлексов. Конф. по итогам н.-и. работ за 1953 г. Ин-т эксперим. мед. АМН СССР, Тез. докл. Л. 65—68.
- Краюхин Б. В. 1959. Экспериментальное исследование физиологии пищеварения костистых пресноводных рыб с применением хронической фистульной методики. Автореф. докт. дисс. Москва.
- Малюкина Г. А. 1958. Некоторые вопросы физиологии органа слуха и боковой линии рыб. Тр. совещ. по физиол. рыб. М. Изд-во АН СССР. 77—81.— 1960. Слух некоторых черноморских рыб в связи с экологией и особенностями строения их слухового аппарата. Ж. общей биол., 21, 3, 198—205.
- Малюкина Г. А., Протасов В. Р. 1960. Слух, «голос» и реакции рыб на звуки. Успехи соврем. биол., 50, вып. 2 (5), 229—242.
- Павлов Д. С. 1959. Опыты по питанию налима *Lota lota* (L.) при различной освещенности. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 4, 42—46.
- Павлов И. П. 1951. Двадцатилетний опыт. Полн. собр. соч., т. 3, кн. 1, М.-Л. Изд-во АН СССР. 148.
- Пегель В. А. 1950. Физиология пищеварения рыб. Изд. Томского ун-та.
- Праздников Н. В. 1958. Некоторые данные по изучению высшей нервной деятельности рыб методом пищевых двигательных условных рефлексов. Тр. совещ. по физиол. рыб. М., Изд-во АН СССР. 31—37.
- Слоним А. Д. 1954. Исследование пищевых рефлексов у млекопитающих. III экологич. конф. Тез. докл., часть III, 153—155.
- Цитович И. С. 1911. Происхождение и образование натуральных условных рефлексов. Докт. дисс. Спб.
- Цуге Х., Ии А., Канаяма Ю., Охиаи Х. 1956. Исследование условных рефлексов у низших позвоночных (золотая рыбка и красный тай *Pagrosomus major*). Ж. высш. нерв. деят-сти, 6, 3, 461—468.
- Bardach J. E., Winn H. E., Menzel D. W. 1959. The role of the senses in the feeding of the nocturnal reef predators. *Gymnothorax moringa* and *G. vicinus*. *Copeia*, 2, 133—139.
- Bateson W. M. A. 1890. The sense-organs and perception of fishes; with remarks on the supply of bait. *J. Mar. Biol. Assoc. (N. S.)*, 1, 225—256.
- Dykraaf S. 1934. Untersuchungen über die Function der Seitenorgane an Fischen. *Z. vergl. Physiol.*, 20, 162—214.
- Frisch K. 1941. Die Bedeutung des Geruchsinnes im Leben der Fische. *Naturwissenschaften*, 29, 22/23, 321—333.
- Herrick C. J. 1903. The organ and sense of taste in fishes. *Bull. U. S. Fish Comm.*, 22, 237—272.
- Kleerekoper H., Chagnon E. C. 1954. Hearing in fish, with special reference to *Semotilus atromaculatus atromaculatus* (Mitchill). *J. Fish. Res. Board Canada*, 11, 2, 130—152.
- Parker G. H. 1910. Olfactory reactions in fishes. *J. Exptl Zool.*, 8, 535—542.— 1911. The olfactory reactions of the common killifish, *Fundulus heterolitus*. *J. Exptl. Zool.*, 10, 1—5.
- Pipping M. 1926. Der Geruchssinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufnehmen des Futters. *Soc. sci. fenn. comm. biol.*, II, 4, 1—28.— 1927. Ergänzende Beobachtungen über den Geruchssinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufsuchen des Futters. *Soc. sci. fenn. comm. biol.*, II, 9, 1—10.
- Sato M. 1937a. Preliminary report on the barbels of a japanese goatfish, *Upeneoides bensasi* (Temminck and Schlegel). *Sci. Rep. Tôchoku Imp. Univ.* 4 ser., Biol., 11, 259—264.— 1937b. Further studies on the barbels of a japanese goatfish, *Upeneoides bensasi* (Temminck and Schlegel). *Sci. Rep. Tôchoku Imp. Univ.* 4 ser., Biol., 11, 297—302.— 1937c. On the barbels of a japanese catfish, *Plotosus anguillaris* (Lacépède). *Sci. Rep. Tôchoku Imp. Univ.*, 4 ser., Biol., 11, 323—332.— 1938. The sensibility of the barbel of *Upeneus spilurus* Bleeker, with some notes on the schooling. *Sci. Rep. Tôchoku Imp. Univ.*, 4 ser. Biol., 12, 489—500.
- Scheuring L. 1921. Beobachtungen und Betrachtungen über die Beziehungen der Augen zum Nahrungserwerb bei Fischen. *Zool. Jahrb., Allgem. Zool.*, 38, 113—136.
- Sheldon R. E. 1911. The sense of smell in Selachians. *J. Exptl Zool.*, 10, 51—62.
- Wunder W. 1927. Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. *Z. vergl. Physiol.*, 6, 67—98.