

Физиол. рыб
А 845

В библиотеку СТО

ПРОВ 2010

ПРОВ 68

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПРОВ 98

ИНСТИТУТ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ ИМЕНИ А. Н. СЕВЕРЦОВА

На правах рукописи

М. П. АРОНОВ

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ОРГАНОВ ЧУВСТВ И ПИЩЕВЫЕ РЕАКЦИИ
НЕКОТОРЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ**

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 1960

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ ИМЕНИ А. Н. СЕВЕРЦОВА

На правах рукописи

М. П. АРОНОВ

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ОРГАНОВ ЧУВСТВ И ПИЩЕВЫЕ РЕАКЦИИ
НЕКОТОРЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ**

**Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

**Руководитель — член-корр. АН УССР,
профессор В. А. ВОДЯНИЦКИЙ**

Севастопольская
БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
БИБЛИОТЕКА
№ 13777

Москва — 1960

Работа выполнена на Севастопольской биологической станции
АН СССР имени А. О. Ковалевского.

Защита состоится « » 1960 г. на заседании
Ученого совета Института морфологии животных имени А. Н. Се-
верцова АН СССР (Москва, Ленинский проспект, 33).

Автореферат разослан « » 1960 г.

В последние годы в нашей стране усилился интерес к изучению поведения рыб, что объясняется широким развитием учения И. П. Павлова и потребностями рыбохозяйственной науки.

Для понимания поведения рыб большое значение имеет выяснение приспособительных особенностей функционирования органов чувств (анализаторов) при обеспечении различных сторон жизнедеятельности этих животных. Эволюция внутри класса рыб, оставшегося в целом на одной из низших ступеней развития позвоночных, длительное время шла по пути частных приспособлений. У рыб в пределах их уровня организации возникло большое разнообразие форм приспособлений к сложным условиям среды. Эти приспособления находят свое отражение в строении и функции анализаторов, включая периферические и центральные отделы. В этом отношении особый интерес представляет приспособительная специализация органов чувств в связи с добыванием пищи.

В исследованиях А. П. Андрияшева (1944, 1955), начатых до войны на Севастопольской биологической станции АН СССР на морских рыбах, и в работе Вундера (Wunder, 1927) на пресноводных рыбах установлен ряд важных приспособительных черт в деятельности органов чувств при добывании пищи у различающихся по своей экологии форм.

Сравнительные исследования функций органов чувств у рыб с различной экологией дают возможность получить материал для рассмотрения некоторых эколого-физиологических особенностей анализаторов этих животных. Хорошо выраженная экологическая специализация анализаторов может позволить оценить также некоторые особенности протекания нервных процессов в мозгу рыбы с учетом развития различных его отделов. Большинство исследований последних лет по условным рефлексам у рыб было направлено преимущественно на оценку высшей нервной деятельности этих животных по отношению к более высоко организованным позвоночным, без рассмотрения приспособительных особенностей анализаторов у различных форм в пределах класса. Однако потребность изучать эволюцию функций животных в пределах одного уровня организации уже давно возникла и получила выражение в ряде работ. Такое направление исследований тем более важно, что поведение животных является частью их биологии.

При постановке исследований мы руководствовались также требованиями рыбохозяйственной науки, в связи с тем, что изучение деятельности органов чувств у рыб 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.

Цель настоящей работы — изучение анализаторов рыб с экологических позиций. При постановке задачи имелось в виду, что экспериментальное выяснение значения отдельных органов чувств в жизни рыб, с одной стороны, даст материал для более углубленного понимания биологии исследованных объектов, многие из которых представляют собой промысловые или многочисленные черноморские виды, и, с другой стороны, позволит на основании конкретного сравнительного материала с привлечением литературных данных подойти к рассмотрению некоторых общих эколого-физиологических принципов участия анализаторов в обеспечении пищевых реакций рыб.

В соответствии с поставленными задачами наша работа проводилась в следующих направлениях: а) изучение роли органов чувств в отыскании пищи у некоторых черноморских рыб, различающихся по своей экологии, б) изучение некоторых особенностей условнорефлекторной деятельности рыб в зависимости от значения и развития одного из гомологичных анализаторов, в) рассмотрение на основании сравнительного материала некоторых общих принципов участия органов чувств в пищевых реакциях рыб.

Описываемые эксперименты проведены с 1955 по 1960 гг.

Материал и методика

Исследование по выяснению роли органов чувств в добывании пищи были поставлены на восьми видах рыб, и изучение условнорефлекторной деятельности проведено на шести видах. Помимо этого, у ряда видов проверялось распределение наружных вкусовых почек при помощи гистологических методик.

Среди объектов, избранных для исследования роли органов чувств в отыскании пищи, были дневные и сумеречно-ночные формы, придонные и пелагические, а также относящиеся к различным группам по типу питания, что позволяло рассматривать приспособительные особенности их органов чувств с учетом различных экологических отношений. Краткая экологическая характеристика объектов сводится к следующему.

Мерланг является представителем придонных рыб открытого моря, питается, главным образом, днем — хищник. Морской налим и темный горбыль обитают среди подводных скал, днем преимущественно скрываются в щелях и гротах, питаются в сумерки и ночью. Обе рыбы хищничают, но в рацион горбыля входят также и растения. Кефаль — бентодетритофаг, питается детритом и микроорганизмами на подводных камнях и водорослях, активна в дневное время, но может питаться и ночью. Ласточка и ласкирь держатся преимущественно над скалистым грунтом, в прибрежных участках моря, питаются днем, главным образом, мелкими придонными животными, а ласкирь частично растениями. Смарид — зоофаг, дневная прибрежная рыба, по образу жизни непосредственно с дном не связанная. Ставрида — пелагический зоофаг, иногда питается и придонной пищей, активна днем.

Рыбы содержались в проточных морских аквариумах. Часть наблюдений проводилась непосредственно в море с использованием легкоодолазной техники. Опыты по выяснению роли органов чувств в отыскании и схватывании пищи состояли в наблюдении за пищевыми реакциями животных после выключения различных рецепторов. Все наблюдения проводились с многократной повторностью и использовались различные методы перекрестного контроля. При выработке условных рефлексов использовалась несколько измененная, в связи с особенностями исследуемых рыб, методика пищевых двигательных условных рефлексов, разработанная Н. В. Праздниковой (1953). У камбал-глосс, в связи с особенностями их поведения, регистрировались всплывания над дном или подъем передней части тела на действие условного раздражителя. На морских ершах и бычках проводились опыты с использованием электрооборонительной двигательной методики. В качестве усложненных и дифференцировочных сигналов применялись световые раздражители: белый, красный и зеленый свет.

Для сравнения результатов, полученных в опытах по выработке условных рефлексов и дифференцировок, материал обрабатывался статистически по критерию Стьюдента (Фишер, 1958).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выяснение роли органов чувств в обеспечении пищевых реакций

Мерланги (*Odontogadus merlangus euxinus* (N.)). Опыты и наблюдения проводились более, чем на четырех десятках рыб, длиной 10—25 см. Глаза мерлангов развиты достаточно хорошо и участвуют в нахождении и схватывании добычи.

У этих рыб также хорошо развито обоняние. Пищу, спрятанную в марлевый пакет, нагруженный промытым песком и опускае-

мый в аквариум одновременно с контрольным пакетом такой же величины и вида, рыбы обнаруживают довольно быстро, что показывает способность мерланга находить скрытую от глаз пищу. Ночные опыты также подтверждают этот вывод.

Ослепленные рыбы также оказались способными находить неподвижную пищу, только время ее отыскания значительно удлинялось. Однако ослепленные мерланги были полностью лишены возможности преследовать подвижную добычу — креветок и молодь рыб. Мерланги, у которых, помимо зрения, выключалось также и обоняние, в значительной мере лишались способности находить и неподвижную пищу — мясо — или отыскивали ее слишком медленно.

Чувство восприятия водных колебаний, хотя и развито достаточно хорошо, не имеет отношения к добыванию пищи у этих рыб: на колебания воды мерланги не отвечают пищевой реакцией.

В обнаружении добычи у мерланга известная роль принадлежит вкусовой рецепции губ, усика и брюшных плавников. Пищевая реакция ослепленных рыб характеризуется теми особенностями, что мерланги производят точные хватательные движения, когда их брюшные плавники касаются пищи. Контрольные гистологические исследования губ, усиков и брюшных плавников позволили обнаружить на этих частях вкусовые почки. Наибольшее количество вкусовых почек обнаружено на губах и на усике.

Перерезка возвратных ветвей седьмого нерва — *Rami gesupens N. facialis*, — иннервирующих брюшные плавники мерланга, произведенная у двух экземпляров, показала, что рыбы полностью перестают отвечать хватательной реакцией, когда их денервированные плавники соприкасаются с пищей, хотя осязательная чувствительность, связанная с другими нервами, сохранялась. Осязание, таким образом, у мерланга не имеет самостоятельного значения в пищевых реакциях.

Результаты экспериментов можно суммировать, применив оценку функции органов чувств с учетом их роли в отыскании пищи: сигнал, руководство и контроль (Вундер, 1927; Андрияшев, 1944, 1955). Таким образом, зрение мерланга обеспечивает сигнальную функцию и руководство в нахождении и поимке добычи, главным образом, подвижной. Обоняние хорошо развито, служит сигналом и руководством при отыскании неподвижной и малоподвижной пищи. Хорошо развитая вкусовая чувствительность наружных покровов участвует в нахождении малоподвижной пищи. Чувство вкуса служит сигналом и руководством ближнего действия, а в некоторых случаях несет функцию предварительного контроля (губы и усик). Чувство восприятия водных колебаний

(система органов боковой линии) к нахождению пищи отношения не имеет.

В отношении участия органов чувств в других сторонах жизнедеятельности, некоторые опыты и наблюдения позволяют заключить, что, помимо зрения, в оборонительных реакциях и ориентировке среди препятствий имеет значение чувство восприятия водных колебаний. Наблюдения за групповыми отношениями мерланга говорят о важной роли зрения во взаимоотношениях между особями. Ослепленные рыбы плавают отдельно от группы.

Морские налимы (*Gaidropsarus mediterraneus* L.). В опытах и наблюдениях использована 21 рыба, длиной от 14 до 24 см.

Морские налимы обладают плохо развитым зрением в связи с ночным образом жизни, однако у отдельных экземпляров удавалось наблюдать зрительную реакцию на движение добычи. Особенно важную роль в пищедобывательных реакциях играет у морских налимов, в отличие от мерлангов, чувство восприятия водных колебаний. Источник раздражений налимы локализируют достаточно точно, правильно оценивая направление и расстояние до добычи, о чем можно судить по результативности броска ослепленных рыб. Подвижную добычу — мелкую рыбу и креветок — слепые рыбы ловят с таким же успехом, как и зрячие. Обычная дистанция, с которой происходит бросок, равна 3—4 см, но протяженность броска вслед за уходящей добычей может достигать 10—15 см. К слабым колебаниям воды морские налимы менее чувствительны, чем мерланги, что говорит о специализированной «настройке» их органов боковой линии. Наиболее чувствительна к колебательным раздражениям голова. Чувство восприятия водных колебаний (сейсмочувствительное чувство) служит у морского налима сигналом и руководством при броске на добычу.

У морских налимов также очень хорошо развито обоняние. Оно позволяет им быстро обнаруживать и находить добычу. Опыты с марлевыми пакетами, в одном из которых заключена приманка, также показали способность этих рыб обнаруживать скрытую пищу. Обоняние служит сигналом и руководством при поиске.

Для понимания механизма стимуляции хватательной реакции важно определить роль вкусового и тактильного компонента пищевого раздражения. Опыты показали, что вкусовое раздражение играет основную роль в пищевых реакциях рыбы, тогда как осязательное — подчиненную.

Морской налим отвечает пищевой реакцией не только при раздражении усиков, но также различных плавников и даже некоторых поверхностей туловища. Гистологические исследования позволили обнаружить в эпидермисе усиков, рыла, брюшных и груд-

ных плавников, а также по краям спинного, анального и хвостового плавников вкусовые почки. Отдельные вкусовые почки были найдены на боковых поверхностях тела.

Перерезка *R. gessirens N. facialis* лишает морских налимов возможности отвечать пищевой реакцией на вкусовое раздражение денервированных поверхностей. При перерезке этих нервов на одной стороне туловища можно было наблюдать четкое различие в ответах рыбы на раздражение симметричных плавников или участков кожи кусочком мяса. Опыты с перерезкой нервов, иннервирующих вкусовые рецепторы, показывают, что и у этих рыб осязание не имеет самостоятельного значения для стимуляции пищевой реакции.

Наружная вкусовая рецепция морского налима, которая характерна главным образом для выступающих поверхностей рыбы (усики, концы и края плавников) служит сигналом и руководством ближнего действия. Усики и губы могут выполнять также функцию предварительного контроля

Темные горбыли (*Corvina umbra* (L.)). Опыты и наблюдения проводились на 22 рыбах, длиной 13—20 см. Горбыли также ведут сумеречный и ночной образ жизни, но их зрение развито хорошо и позволяет им разыскивать и схватывать подвижную добычу. Оно служит сигналом и руководством при поиске и броске на пищу. Слепленные рыбы сохраняют способность ловить подвижную добычу — мальков рыб и ракообразных, — что говорит о значении в пищедобывательных реакциях чувства восприятия водных колебаний. Чувствительность к колебаниям воды у горбылей довольно высока, особенно с нижней стороны головы. Это позволяет слепленным рыбам схватывать гаммарусов, даже при очень незначительных движениях последних, с расстояния 1—3 см. Бросок слепого горбыля на добычу, однако, менее резок, чем у морского налима. После выключения обоняния горбыли также сохраняют способность схватывать подвижную добычу. Таким образом, чувство восприятия водных колебаний служит у этих рыб, как и у морского налима, сигналом и руководством при броске на добычу.

Проведенные на зрячих рыбах опыты с марлевыми пакетами не показали заметной роли обоняния в отыскании невидимой пищи. После ослепления рыбы совершенно не обнаруживали пакетов с пищей. Наблюдения показывают, что обоняние у горбылей играет сигнальную роль в обнаружении пищи, но способность этого органа чувств служить руководством при поиске не установлена.

Гистологические исследования наружных покровов горбыля позволили обнаружить в области рыла довольно большое количе-

ство очень крупных вкусовых почек. Хорошо развита также вкусовая рецепция пасти, что указывает на смешанный тип питания этой рыбы.

Кефали (*Mugil auratus* R.). Опыты и наблюдения проводились на 12 рыбах, длиной 16—18 см. Хотя зрение кефали развито достаточно хорошо, его роль в обнаружении пищи ограничена, что связано с особенностями питания этих рыб в природе. Однако, при продолжительном содержании в аквариумах, кефали привыкают хорошо использовать свои зрительные возможности.

Чувство восприятия водных колебаний у кефалей не имеет отношения к добыванию пищи. Важную роль играет обоняние, которое осуществляет сигнальную функцию и руководство при отыскании пищи. Ночные опыты на нормальных рыбах, а также опыты с марлевыми пакетами на зрячих и ослепленных кефалих показали способность этих рыб обнаруживать невидимую пищу. После выключения обоняния, зрячие и слепые рыбы не различали пакетов с пищей, хотя пищевая возбудимость у них сохранялась.

В эпидермисе челюстей и некоторых участков губ обнаружены гистологическими методами вкусовые почки. Для кефали характерны пищевые рефлексы, которые обеспечивают слепой поиск и исследование губами дна и различных предметов. Такой поиск наблюдается даже после выключения обоняния.

Морские ласточки (*Chromis chromis* (L.)). Опыты проведены на 22 экземплярах, длиной 6—8 см. Зрение ласточек позволяет им находить подвижную и неподвижную пищу и служит сигналом и руководством при поиске и схватывании добычи. Чувство восприятия водных колебаний не принимает участия в пищевых реакциях. Опыты с марлевыми пакетами показывают, что обоняние этих рыб имеет большое значение в отыскании пищи. После выключения обоняния пищевая возбудимость рыб сохранялась, они хватали брошенную в аквариум пищу, но на пакеты совершенно не реагировали. Ослепленные рыбы также обладают способностью отыскивать приманку. Таким образом, обоняние этих рыб служит сигналом и руководством при отыскании пищи.

Пищевое поведение ласточки в значительной степени обеспечивается также деятельностью наружных вкусовых рецепторов. Концы ее брюшных плавников удлинены и в их эпидермисе обнаружены вкусовые почки. Вкусовые почки также найдены на губах и коже рыла.

Ласкири (*Sargus annularis* L.). Опыты проводились на 7 экземплярах, длиной 12—14 см, некоторые дополнительные наблюдения проводились еще на 30 рыбах в демонстрационных аквариу-

мах Севастопольской биостанции. Зрение у ласкиря позволяет находить и схватывать подвижную и неподвижную пищу и служит при этом сигналом и руководством. У ослепленных рыб проявляются характерные рефлексы, позволяющие им находить, хотя и недостаточно точно, неподвижную пищу. Для обоняния установлена сигнальная функция, но однако этот орган чувств недостаточно исследован. В эпидермисе нижней губы ласкиря обнаружены вкусовые почки. У этих рыб также очень хорошо развита вкусовая рецепция пасти, и вкусовые почки в большом числе располагаются в переднем отделе рта на различных складках. Не исключено, что опробывание на вкус служит у них приемом для отыскания такой пищи, как гидроиды и водные растения, которые входят в спектр питания ласкиря. Чувство восприятия водных колебаний у этих рыб не играет роли в добывании пищи, а имеет в основном оборонительное значение.

Смарида (*Smaris smararis* L.) и **ставрида** (*Trachurus mediterraneus ponticus* (Al.)). Опыты проводились на 25 смаридах (8—17 см длиной) и 9 ставридах (12—20 см длиной). У всех этих рыб хорошо развито зрение, которое служит сигналом и руководством и является основным рецептором. В наших опытах не удалось обнаружить у этих рыб какой-либо связи чувства восприятия водных колебаний с пищевыми рефлексами. Обоняние играет роль сигнала только у смариды. Вкусовые почки обнаружены на губах у представителей обоих видов, но у ставриды они очень малы. Спрятанную пищу эти рыбы обнаруживать неспособны.

Прочие рыбы. Наружные вкусовые почки удалось также обнаружить у следующих рыб.

У **ошибня** (*Ophidion barbatum* L.) вкусовые почки имеются в очень большом количестве на усах, на губах и рыле и одиночные вкусовые почки на спинном плавнике. У **большой морской собачки** (*Blennius sanguinolentus* P.) вкусовые почки найдены на губах и брюшных плавниках. У **султанки** (*Mullus barbatus ponticus* E.), помимо неоднократно описанных вкусовых почек в эпидермисе усиков, обнаружены эти структуры и на губах. У **зеленушки-рулены** (*Crenilabrus tinca* L.)) вкусовых почек снаружи на губах мы не обнаружили, но они имеются в преддверии рта. У **морского ерша** (*Scorpaena porcus* L.), **камбалы-гlossы** (*Pleuronectes flesus luscus* P.) и **шпрота** (*Sprattus sprattus phalericus* (R.)) исследования эпидермиса губ не дали положительных результатов.

Результаты исследований, проведенных на разных видах, можно суммировать в виде следующей таблицы.

Таблица 1

Роль органов чувств в отыскании пищи у исследованных рыб

Вид рыбы	Зрение		Чувство вос- прият. водн. колебаний		Обоняние		Наружн. вкусов. рецепция		
	Сигн.Руков.		Сигн. Руков.		Сигн.Руков.		Плавн. Ус. Губы		
Мерланг	+	+			+	+	+	+	+
Морск. налим	(+)	(+)	+	+	+	+	+	+	+
Темный горбыль	+	+	+	+	+				+
Кефаль-сингиль	(+)	(+)			+	+			+
Морская ласточка	+	+			+	+	+		+
Ласкирь	+	+			+				+
Смарида	+	+			+				(+)
Ставрида	+	+							(+)

+ — имеет значение, (+) — значение ограничено.

Выяснение особенностей условнорефлекторной деятельности некоторых рыб в зависимости от их экологии

Условнорефлекторная деятельность рыб особенно широко изучалась в целом ряде работ последнего времени, проведенных главным образом в лабораториях Бирюкова Д. А. и Воронина Л. Г. В этих исследованиях нашел широкое применение павловский рефлекторный принцип изучения поведения животных. Однако большинство исследований поставлено преимущественно на карасях и карпах и не рассматривает высшую нервную деятельность рыб в связи с адаптивными особенностями этих животных. Только немногие работы основываются на экологическом подходе к изучению условно-рефлекторной деятельности рыб (Бару А. В., 1951, 1955; Праздников Н. В., 1958; Милановский Ю. Е., 1958; Касимов Р. Ю., 1958; Малюкина Г. А., 1959, 1960 и др.).

Для основных сравнительных исследований нами были взяты три черноморских вида: морской налим, мерланг и камбала-глосса. На основании собственных исследований и литературных данных (Андрияшев А. П., 1944; Андрияшев А. П. и Л. В. Арнольди, 1945) эколого-физиологическая характеристика органов чувств этих рыб была в главных чертах известна. Мерланг и морской налим были уже описаны, глосса характеризуется очень хорошим развитием зрения, которое является у нее основным органом чувств, обеспечивающим главнейшие стороны жизнедеятельности. Исследования проводились при адресовании раздражителей зрительному анализатору, как наиболее удобному для изучения. По степени развития зрительного анализатора и значимости его в жизнедеятельности этих видов может быть установлен такой восходящий ряд: морской налим — мерланг — глосса. На такое соотношение указывает также развитие зрительных покровов среднего мозга. Имеющиеся данные о различиях в деятельности разноименных анализаторов одного животного, в связи с неодинаковой экологической значимостью последних (Вацура Э. Г., 1941, 1947, 1949; Вацура Э. Г. и М. С. Колесников, 1948), позволяли предполагать возможность различий в протекании нервных процессов в одноименных, но неодинаково развитых анализаторах разных животных. На некоторых других видах рыб, подвергнутых исследованию, выяснялись различные дополнительные вопросы.

Опыты по выработке пищевых двигательных условных рефлексов проводились на 8 морских налимах, 6 мелангах, 3 глоссах и 4 ласкирях. Появление условных рефлексов у морских налимов произошло на 10—31 сочетании условного раздражителя с пищей, у мерлангов на 6—74, у глосс на 11—16, у ласкирей на 23—41 сочетании. Укрепление условных рефлексов произошло у морских налимов на 17—77 сочетании, у мерлангов на 55—141, у глосс на 35—66 и у ласкирей на 51—86 сочетании.

Рассмотрение полученных данных в зависимости от силы применявшихся световых условных раздражителей позволяет обнаружить некоторые различия в сроках появления условных рефлексов. Сопоставление числа сочетаний при выработке условных рефлексов у двух групп морских налимов на разные по силе и качеству световые раздражители (белый свет и красный свет) показало существенное различие в сроках появления первых условных ответов. Однако по скорости укрепления условных рефлексов у этих же рыб существенных различий не обнаружено, что указывает на некоторое выравнивание действия раздражителей разной силы в последующем.

Сопоставление данных о появлении условных рефлексов, полученных на различных видах и обработанных статистически по критерию Стьюдента, не позволяет обнаружить существенных различий в скорости появления первых ответов в случае применения одного и того же условного раздражителя. Однако, как правило, можно отметить известные различия при сопоставлении данных по тем рыбам, у которых условные рефлексы вырабатывались на неодинаковые по качеству и силе условные раздражители.

Анализ данных по скорости укрепления условных рефлексов при сопоставлении результатов, полученных с применением как синонимных условных раздражителей, так и разноименных, не позволил обнаружить каких-либо существенных различий. Это позволяет заключить, что по скорости укрепления условных рефлексов в наших опытах существенные различия между разными видами рыб отсутствуют.

Применение электрооборонительной методики выявило трудность выработки двигательных оборонительных условных рефлексов у рыб затаивающегося типа. У двух морских ершей условный рефлекс появился на 31 и 66 сочетаниях, а укрепление произошло только у одной рыбы на 81 сочетании. Однако условный рефлекс был очень непрочен. У двух бычков (*Neogobius melanostomus* P.) совершенно не удалось выработать условные рефлексы при 120 и 300 сочетаниях вспышки света с электрическим ударом. Это, по-видимому, связано с особенностями поведения бычков, которые обитают в мелководной зоне, куда проникает волнение. Бычки присасываются к камням особой присоской — приспособление против смыва волнами. Сигнал «угрозы», возможно, их заставляет присасываться к дну аквариума. Эти опыты показывают важность учета при изучении условнорефлекторной деятельности экологической адекватности реакции животного.

* * *

Выработка дифференцировок между двумя различными световыми сигналами производилась на 6 морских налимах, 4 мерлангах и 2 глоссах. При образовании дифференцировок учитывались абсолютные дифференцировочные ответы рыбы (отсутствие условной двигательной реакции на действие отрицательного раздражителя) и латентное время реакции (время между подачей сигнала и реакцией рыбы). Сравнение латентного времени реакции при положительных и дифференцировочных сигналах показывает удовлетворительность дифференцировок у всех исследованных рыб.

На основании полученного материала можно определить раз-

личия в способности дифференцировать световые сигналы разными видами рыб. Сравнение дифференцировочной способности морских налимов и мерлангов по критерию Стьюдента показывает, что различие существенно только для латентного времени реакции при дифференцировочных сигналах и несущественно для абсолютных дифференцировочных ответов у этих двух видов рыб. Сопоставление результатов, полученных на морских налимах и глоссах, позволило обнаружить существенность различия по обоим показателям: по латентному времени реакции и по абсолютным дифференцировкам. При сравнении глосс и мерлангов существенных различий установить не удалось ни по одному из показателей. Наибольший процент абсолютных дифференцировочных ответов показали глоссы (86 ± 17), затем мерланги (48 ± 14) и наименьший процент оказался у морских налимов (31 ± 5).

Полученные результаты позволяют говорить о реальном различии в дифференцировочной способности между морскими налимами и глоссами, как обладающими неодинаково развитым зрительным анализатором, экологическая значимость которого у этих рыб различна. Мерланги занимают несколько промежуточное положение, но ближе стоят к глоссам, чем к морским налимам, что также находится в согласии с развитием их зрительного анализатора. Сравнение процента абсолютных дифференцировочных ответов у этих трех видов рыб показывает более высокую дифференцировочную способность глосс по отношению к мерлангам и особенно к морским налимам.

* * *

Переделки сигнального значения ассоциированной пары раздражителей проводились на морских налимах, мерлангах и глоссах. Двусторонняя переделка отрицательных и положительных временных связей осуществилась только у налимов, у которых превращение отрицательного сигнала в положительный произошло относительно быстро, а положительного в отрицательный — после значительно большего числа опытов. Проведение переделки у остальных рыб приводило к исчезновению условных рефлексов, а у отдельных экземпляров к тяжелым функциональным расстройствам.

Результаты исследования, которые оказались в данном случае противоположными ожидаемым, показывают, что двусторонняя переделка сигнального значения раздражителей, адресуемых зрительному анализатору, происходит относительно легко только у тех рыб, у которых зрительный анализатор наименее совершенен. Возможно, это связано с меньшей прочностью условных рефлексов и дифференцировок у этих рыб.

Особенности функций анализаторов при обеспечении пищевых реакций рыб

Анализ данных из литературы (Bateson, 1890; Herrick, 1903; Parker, 1910, 1911; Sheldon, 1911; Wunder, 1927; Sato, 1937, 1938; Андрияшев А. П., 1944, 1955, Андрияшев А. П. и Л. В. Арнольди, 1945; Bardach и др., 1959; Павлов Д. С., 1959 и др.) и собственных материалов позволяет рассмотреть некоторые общие вопросы, связанные с деятельностью органов чувств при добывании пищи рыбами.

Вундер (1927), введя определения: сигнал, руководство и контроль, не дал им обоснования и считал их условными. Однако, как нам кажется, для такого деления можно найти функциональную основу. Пищевая реакция в наиболее общем виде состоит из ряда последовательных этапов, и каждый этап обеспечивается деятельностью определенных рецепторов и участием соответствующих рефлексов. В общих чертах роль анализаторов в многоступенчатой пищевой реакции заключается в следующем. а) Сигнализация о присутствии добычи — включение локомоторного аппарата у рыб с активным поиском или моторно-тоническая реакция у засадников — настораживание и принятие позы, удобной для броска. б) Руководство — направление локомоции или направление положения тела (у засадников). в) Сигнализация броска — усиление локомоции и включение челюстного аппарата. г) Предварительный контроль — торможение броска и челюстного аппарата или усиление реакции. е) Контроль — включение висцеральной мускулатуры (жевание, проглатывание пищи или отвергание). Таким образом, общее рассмотрение характера пищевой реакции на основе рефлекторного принципа, позволяет выделить для органов чувств деятельность трех видов: сигнальную, направляющую и контрольную, в основе каждой из которых лежат определенные рефлекторные акты.

Полнота и многоступенчатость пищевой реакции зависят от ряда условий: от того, через какой рецептор получен пищевой сигнал, от физиологических возможностей рецепторов данной рыбы обеспечить тот или иной этап пищевой реакции, от характера пищи и поведения пищевых организмов, которыми питается рыба.

Особенности функций рецепторов в восприятии пищевых сигналов позволяют, как нам кажется, говорить о рецепторах специфической (качественной) и неспецифической сигнализации. Рецепторы специфической сигнализации дают возможность определить качество объекта, пищевое значение воспринятого сигнала, рецепторы неспецифической сигнализации воспринимают сигналы без

оценки их значения в пищевом отношении (общая ориентировка), и в этом случае требуется участие первой группы рецепторов для дальнейшего развертывания пищевой реакции. К первой группе рецепторов относятся прежде всего вкусовые и обонятельные рецепторы, ко второй — осязание. Глаза и боковая линия у разных рыб могут относиться к первой или ко второй группе, в зависимости от специализации в отношении определенных признаков пищевых объектов.

Характерные черты функционирования рецепторов при добычи пищи позволяют провести также их деление на рецепторы для восприятия подвижной и неподвижной добычи, иначе рецепторы «динамической» и «статической» сигнализации. Все определенное мы даем в рабочем порядке, и они, возможно, требуют дальнейшей доработки.

Соотношение в степени развития органов чувств и их участие в добычании пищи определяется факторами среды (дневное или ночное питание и т. п.), характером добычи и физиологической возможностью рецептора обеспечить определенный этап пищевобывательной реакции. Например, при приспособлении к питанию подвижной добычей в ночных условиях, глаз рыбы может быть заменен не любым рецептором, а только определенным — системой боковой линии, которая наряду с глазом способна служить рецептором «динамической» сигнализации. На свойствах различных рецепторов, физиологические возможности которых позволяют обеспечить лишь отдельные этапы пищевой реакции, основывается также взаимодействие органов чувств при отыскании и схватывании добычи. Специализация к осуществлению определенных функций при обеспечении сложных поведенческих актов требует комплексной деятельности органов чувств.

Рассмотрение фактических экспериментальных данных из литературы и собственных по роли органов чувств в отыскании пищи позволяет выделить следующие приспособительные группы рыб.

1. Зрительно-сейсмосензорно-вкусовая (темный горбыль, травяной бычок, морской петух).
2. Зрительно-сейсмосензорная (морской ерш, эмейка, каменный окунь, щука).
3. Зрительно-обонятельно-вкусовая (мерланг, ласточка).
4. Зрительно-обонятельная (фундулюс).
5. Сейсмосензорно-обонятельно-вкусовая (морской налим, речной угорь, осетровые).

6. Сейсмосензорно-обонятельная (акула-катран).
7. Зрительно-вкусовая (морская собачка, ласкирь).
8. Сейсмосензорно-вкусовая (бычок-кубарь).
9. Обонятельно-вкусовая (кефаль, бычок-цуцик, морской язык, карликовый сомик, японский морской сом).
10. Зрительная (морская игла, колюшка, зеленушка, ставрида, смарида, глосса).
11. Вкусовая (султанки, лещ, линь, карп).

Выделение этих групп произведено на основании учета основных функций органов чувств при обеспечении пищевых реакций. Дальнейшее накопление фактического материала, возможно, позволит внести коррективы в предлагаемую нами группировку рыб по функциям их органов чувств в питании.

Принцип «ведущей афферентации» (Вацуро Э. Г., 1949), характеризующий экологические особенности анализаторов животных, позволяет более глубоко оценить роль органов чувств в обеспечении пищевых, стайных, оборонительных и других реакций, включая ориентировку в пространстве и т. п. В этой связи важное значение имеет деление рецепторов, проведенное Андрияшевым А. П. (1955), на главный (решающий), компенсаторный (групповой), второстепенный и бездейственный по их значению в процессе добывания пищи. Анализ материала показывает, что для общей оценки роли анализаторов в различных сторонах жизнедеятельности рыбы можно говорить, как нам кажется, об универсальной и специальной ведущей афферентации (общей и частной).

Переключение ведущей афферентации (ведущей рецепции), например, при переходе от охоты за подвижной добычей, когда важно зрение или чувство восприятия водных колебаний, к поискам неподвижной пищи, когда имеет значение обоняние или вкус, или при последовательном участии отдельных органов чувств в многоступенчатой пищевой реакции, показывает, что о ведущей рецепции у рыб, в случае отсутствия универсального рецептора, можно говорить только в определенной конкретной связи, с учетом того, какой этап сложной поведенческой реакции обеспечивается тем или иным рецептором.

Приспособительная специализация органов чувств к обеспечению различных сторон жизнедеятельности рыб находит свое выражение не только в объеме и характере специализированных рефлексов или в строении мозга, но и в некоторых особенностях нервных процессов, связанных с деятельностью определенного анализатора.

ВЫВОДЫ

1. Зрение обеспечивает сигнал и руководство при добывании пищи у мерланга, темного горбыля, морской ласточки, ласкиря, смарида и ставриды; сейсмочувствительное чувство обеспечивает сигнал и руководство только у сумеречно-ночных хищных рыб — морского налима и горбыля; обоняние выполняет эту функцию у мерланга, морского налима, кефали и ласточки. У темного горбыля, ласкиря и смаридов обоняние играет только сигнальную роль.

2. У одиннадцати исследованных видов рыб обнаружены наружные вкусовые почки, располагающиеся на губах, на рыле, 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 мерланга, морского налима, темного горбыля, кефали, морской ласточки, ласкиря, ошибня. Осязательная чувствительность без участия вкусовой у мерланга и морского налима играет в пищевых реакциях подчиненную роль.

3. Исследования условнорефлекторной деятельности рыб не позволили установить различий в образовании условных пищевых двигательных рефлексов на световые раздражители у видов, зрительный анализатор которых имеет неодинаковое развитие и экологическое значение. Различия наблюдались только в зависимости от силы примененных раздражителей.

4. Использование электрооборонительной двигательной методики показало трудность выработки условных двигательных оборонительных рефлексов у морских ершей (рыбы затаивающегося типа) и невозможность образования таких рефлексов у бычков, что, вероятно, связано с особенностями их экологии.

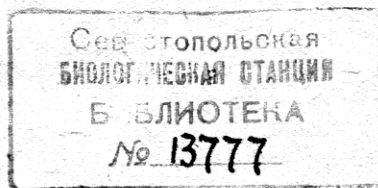
5. Обнаружены различия в дифференцировочной способности трех видов рыб — морских налимов, мерлангов и глосс, что согласуется со степенью развития зрительного анализатора, которому адресовались раздражители, и со значимостью последнего в жизни этих рыб.

6. Переделка сигнального значения ассоциированной пары раздражителей произошла только у налимов и не дала положительных результатов в опытах на мерлангах и глоссах.

7. На основании анализа литературного и собственного фактического материала дано эколого-физиологическое обоснование функционального подразделения рецепторов по их роли в обеспечении пищевых реакций рыб. Проведена предварительная классификация экстерорецепторов рыб по их функции в обеспечении добычи пищи. Выделены приспособительные группы рыб в зависимости от участия их органов чувств в пищедобывательных реакциях.

8. Анализ материала показывает, что о ведущей рецепции у рыб при добывании пищи, в случае отсутствия универсального рецептора, можно говорить только в определенной конкретной связи, с учетом того, какой этап сложной поведенческой реакции обеспечивается тем или иным рецептором.

В работе рассматриваются только некоторые стороны функциональной специализации органов чувств (анализаторов) рыб в связи с отысканием пищи. Целый ряд вопросов деятельности органов чувств при пищевом поведении рыб требует дальнейшего рассмотрения и развития.



Материалы по диссертации опубликованы
в следующих работах:

✓ Аронов М. П., 1959. Роль органов чувств в отыскании пищи у черноморского мерланга. Труды Севастопольской биологической станции АН СССР, т. XI.

✓ Аронов М. П., 1959. О наружном вкусовом аппарате морского налима. Научные доклады высшей школы, Биологические науки, № 4.

✓ Аронов М. П., 1959. К условнорефлекторной деятельности некоторых черноморских рыб в связи с их эколого-физиологическими особенностями. Труды Севастопольской биологической станции АН СССР, т. XII.