

РОЛЬ ОРГАНОВ ЧУВСТВ В ОТЫСКАНИИ ПИЩИ У КЕФАЛИ (*Mugil auratus* Risso)

М. П. Аронов

THE SIGNIFICANCE OF ORGANS OF SENSE IN FOOD GETTING BY GREY MULLET (*Mugil auratus* Risso)

М. P. Aronov

Экспериментальные данные о деятельности органов чувств рыб в связи с экологией этих животных дают возможность получить материал по приспособительной эволюции форм в пределах класса, вычленив наиболее характерные приспособительные типы и выяснить общие закономерности ориентирования рыб в среде. Конкретные данные по каждому изученному объекту, имеющему хозяйственное значение, могут быть полезными для практики.

Деятельность органов чувств рыб при обеспечении пищевых реакций описана в ряде работ (Bateson, 1890; Wunder, 1927; Sato, 1937; Андрияшев, 1944а, б, в, 1955; Андрияшев и Арнольди, 1945; Аронов, 1959а, б; Павлов 1959 и др.), однако материал по этому вопросу недостаточен и по многим важным видам экспериментальные данные отсутствуют. В настоящей работе объектом исследования служила широко распространенная в Черном море рыба, имеющая промысловое значение, кефаль-сингиль (*Mugil auratus* Risso). Исследования проводились на Севастопольской биологической станции в 1959 г.

По данным ряда авторов, взрослая кефаль питается главным образом детритом, илом и микробентосом (Томазо, 1938; Андрияшев, 1948; Брискина, 1954; Смирнов, 1959). Как указывает Г. П. Трифонов (1959), молодь кефали в основном питается планктонными и придонными ракообразными, личинками моллюсков и насекомыми, которых рыбы заглатывают на поверхности воды, но по достижении годового возраста переходит на питание детритом. Е. Б. Маккавеева (в печати) установила, что содержимое желудков и кишечника кефали соответствует составу микрообитателей на цистозире. По данным этого автора, общие запасы микрообитателей на цистозире по Черному морю составляют около 180 200 т, что в значительной степени обеспечивает кефаль этим видом корма. А. П. Андрияшев (1948, 1955) отмечает, что взрослые кефали при обычном способе питания детритом и микробентосом сколько-нибудь существенно не руководствуются зрением. Они кормятся как на свету, так и в темноте.

Таким образом, приведенные сведения указывают, что взрослая кефаль обладает способностью разыскивать пищу на дне в виде детрита или слизистого налета на водорослях и подводных предметах и, следовательно, у нее должны быть хорошо развиты органы химического чувства.

Наблюдения за кефальями под водой при помощи водолазной маски показывают, что эти рыбы обычно держатся в определенных местах над участками дна со сложным рельефом и обилием цистозир, с которой они обедают диатомовый налет. В некоторых случаях они встречаются над дном у самого берега, где много окатанных голых камней, покрытых скользким налетом, который рыбы соскребают губами. Вспугнутые рыбы вскоре возвращаются назад в те же места.

В наших экспериментальных исследованиях были использованы рыбы длиной 16—18 см, которые содержались в аквариумах объемом 90 л. По данным Г. И. Томазо (1938), кефали длиной 15 см и больше почти совсем перестают потреблять

животный корм и питаются в основном детритом и грунтом. Следовательно, наши подопытные рыбы были с уже установившимся типом питания, характерным для взрослых особей.

В связи с особенностями питания кефалей в природе были проделаны предварительные наблюдения за питанием этих рыб в аквариумных условиях. В качестве пищевых объектов давались полихеты, гаммарусы, личинки, кусочки мяса мидий и т. п. В аквариум опускались также кусты цистозир с обильным диатомовым налетом. Наиболее предпочитаемым кормом оказалось мясо мидий, которое кефали поедали значительно охотнее, чем полихет и личинок. Диатомовый налет на водорослях рыбы общипывали лишь когда были очень голодны или когда их пищевая возбудимость повышалась после попадания в аквариум мясного сока. Кормление мясом мидий поддерживало высокую пищевую активность рыб, поэтому оно использовалось во всех последующих опытах. Мясо мидий, хотя и отличалось от той пищи, которую кефали обычно находят в природе, вместе с тем давало возможность определить значение различных органов чувств при питании.

Зрение. Глаза кефали развиты достаточно хорошо и составляли у наших подопытных экземпляров $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{25}$ абсолютной длины рыбы.

Свежеотловленные рыбы плохо реагируют на тонущие кусочки мяса и обнаруживают их обычно, когда те опускаются на дно, ориентируясь при этом не при помощи зрения, а другими органами чувств. Однако через несколько кормлений кефали проявляют неплохую зрительную ориентировку и хватают мясо также и на плаву. На подвижную добычу, например гаммарусов, с первых проб реагируют сравнительно вяло, но после продолжительного содержания в аквариуме хватают их довольно энергично. Гаммарусов, опустившихся на дно, замечают не сразу.

Эти наблюдения позволяют заключить, что у кефалей реакции на движущуюся добычу недостаточно выражены. Однако пищевые рефлексы при участии зрения быстро совершенствуются и кефали начинают легко реагировать на пищевые объекты, руководствуясь зрительными стимулами. При выключении зрения кефали сохраняют высокую способность находить неподвижную пищу, что говорит о большом значении в пищедобывательной деятельности других рецепторов.

Возможно, что в природных условиях зрение кефали играет известную роль при отыскании пищевого района. Однако при подводных наблюдениях с аквалангом удалось наблюдать в прибрежной зоне питающуюся кефаль около 20 см длиной с сильно вспухшими, выпяченными в результате какой-то болезни глазами. По-видимому, зрительные возможности этой рыбы были ограниченными, так как приближение к ней на расстояние до полуметра не вызывало обычного бегства.

В природных условиях кефали обнаруживают хорошие зрительные способности в отношении стайных и оборонительных раздражителей. Обычно держатся кефали в одноразмерных группах. При быстром уходе от преследования отставшие рыбы стремятся идти за передними. Неоднократно приходилось наблюдать, как разошедшиеся на большое расстояние в разные стороны кефали быстро собирались в группу, хотя они находились друг от друга на пределе видимости под водой (10—15 м). Причем такие наблюдения сделаны при сильном волнении, когда из-за беспорядочного движения воды, особенно у скал, вряд ли представлялось возможным восприятие рыбами водных колебаний, производимых партнерами.

В прозрачной воде крупные рыбы реагируют на приближение подводного пловца в некоторых случаях с расстояния 7—10 м и более. В мутной воде кефали подпускают ныряльщика до 1,5—2 м, т. е. на просматриваемое расстояние. Кефали уходят при приближении ныряльщика и в том случае, когда они находятся среди скал в зоне прибоя, где сильные перемещения воды должны маскировать все более значительные колебания.

Чувство восприятия водных колебаний. Опыты по выяснению способности кефалей отвечать на колебания воды пищевой реакцией проводились на ослепленных рыбах. Операции проводились под эфирным наркозом — 1-процентная эмульсия серного эфира в морской воде. При помощи гальванокаутера прожигалась роговица и вылучивался хрусталик. Оперированные рыбы помещались в проточную воду, где быстро приходили в себя и начинали плавать. По-видимому, такое воздействие не причиняет кефалам особого вреда, так как через час после операции три рыбы начали принимать пищу, отыскивая ее на дне. Однако способность ориентироваться у них значительно пострадала. Ослепленные рыбы при плавании, особенно в первое время, натыкались на препятствия и на своих сотоварищей. Такой метод ослепления вполне достаточен, чтобы лишить рыбу предметного видения.

Для проверки способности слепых рыб находить подвижную добычу в аквариум пускались живые гаммарусы. Наблюдения показали, что кефали ни разу не схватывали гаммарусов, находящихся в толще воды, если те не касались их губ, однако успешно отыскивали добычу, обшаривая губами углы и дно аквариума. На колебания бамбуковой палочки 1,5 мм в поперечнике рыбы не обнаруживали ясных реакций. Хотя и были отдельные не очень четкие попытки приблизиться к палочке и попробовать ее

губами, точных бросков, аналогичных броскам хищников (Андрияшев, 1944 а, б), не наблюдалось. При повторных пробах положительные реакции на колеблющуюся палочку не происходили. В подавляющем большинстве случаев в ответ на колебания палочки движущаяся рыба либо останавливалась, либо уходила.

Можно считать, что локальные колебания воды в некоторых случаях могут играть роль пищевого сигнала, но в основном вызывают оборонительные рефлексы.

Обоняние. Для исследования роли обоняния в нахождении скрытой пищи ставились опыты с заключением приманки в марлевые пакеты и проводились ночные наблюдения.

В один небольшой марлевый пакет насыпался крупный промытый песок и добавлялось нарезанное мясо мидий, в другой — контрольный — заключался только один чистый песок. Оба пакета на небольшое время подвешивались посередине аквариума и производился подсчет числа хватаний или щипков каждого пакета рыбами. Время опыта ограничивалось таким образом, чтобы избежать образования условного рефлекса на местоположение пакета с приманкой.

Результаты опытов на пяти нормальных зрячих рыбах приведены в табл. 1. Как видно по числу хватаний двух пакетов, рыбы почти не реагировали на контрольный, но довольно интенсивно хватали пакет с пищей, т. е. проявили способность обнаруживать скрытую приманку.

Таблица 1

Дата	Продолжительность опыта	Количество хватаний	
		пакет с мясом	пакет без мяса
15/V 1959 г.	1 мин. 30 сек.	20	4
20/V 1959 г.	5 мин.	26	0

Наблюдения за питанием рыб в ночных условиях проводились между 24 часами и часом ночи. Окна, чтобы избежать проникновения слабого света, завешивались плотной темной материей. В аквариумы опускалось определенное количество кусочков пищи, остаток которой подсчитывался в конце опыта при помощи электрического фонарика. Многократные наблюдения показали, что кефали в отсутствие света находят пищу на дне аквариума, т. е., как и в опытах с пакетами, обнаруживают невидимую приманку. Ослепленные рыбы также оказались способными отыскивать пакет, в котором спрятана пища. Две такие рыбы за пятиминутный опыт схватили пакет с мясом 27 раз, контрольный — всего один раз.

Для контрольной проверки роли обонятельных органов в отыскании спрятанной пищи у двух слепых рыб и одной зрячей было выключено обоняние — обонятельные розетки выжигались гальванокаутером. Операция в этом случае проводилась без наркоза и дала также хорошие результаты.

Зрячая рыба, лишенная обоняния, поедала пищу так же, как и до операции, — на плаву и на дне, ориентируясь при помощи зрения. Слепые рыбы при опускании пищи в аквариум в течение нескольких минут не проявляли пищевого возбуждения, но затем при прямом случайном контакте с пищей или при проплывании через облачко мясного сока (вкусовая рецепция) начинали обыскивать дно. Впоследствии слепые рыбы начали реагировать несколько раньше, однако поиск у них был менее точным, требовалось больше времени на нахождение кусочка мяса. Сохраняя характерные поисковые рефлексы, рыбы, однако, чаще всего оныкались на мясо случайно.

На кефалях с выжженными ноздрями также были поставлены опыты с марлевыми пакетами. В табл. 2 приведены результаты опытов на 3, 4 и 10-й день после операции, когда три оперированные рыбы — зрячая и две слепых — хорошо принимали пищу.

Как видно из результатов, рыбы на пакеты реагировали плохо и не предпочитали один пакет другому. В конце каждого такого опыта в аквариум опускался корм и проверялась пищевая возбудимость рыб. Все рыбы принимали пищу. Зрячая рыба, которая первое время вообще не реагировала на пакеты, тут же схватывала мясо, открыто брошенное в аквариум. Во время самого опыта слепые кефали иногда предпринимали ненаправленный поиск на дне, вероятно, в связи с раздражением вкусовых рецепторов мясным соком.

Таким образом, при отыскании невидимой для глаза пищи основная роль принадлежит обонянию. При его выключении способность рыб находить скрытую приманку резко уменьшается и время отыскания пищи значительно увеличивается. Обо-

Таблица 2

Дата	Рыба	Продолжи- тельность опыта	Количество хватаний	
			пакеты с мясом	пакет без мяса
14.IX 1959 г.	зрячая	10 мин.	0	0
	слепые		1	1
15.IX 1959 г.	зрячая	"	0	0
	слепые		2	2
21.IX 1959 г.	зрячая	"	3	2
	слепые		1	2

нение у кефали играет роль сигнала и руководства при отыскании неподвижной пищи.

Вкус. Для кефали оказались характерными пищевые рефлекс, которые при появлении какого-либо пищевого сигнала обеспечивают слепой поиск с исследованием губами дна и различных предметов. Такой поиск наблюдался при выключении у рыбы зрения и даже обоняния. Сохранение способности в какой-то степени обнаруживать

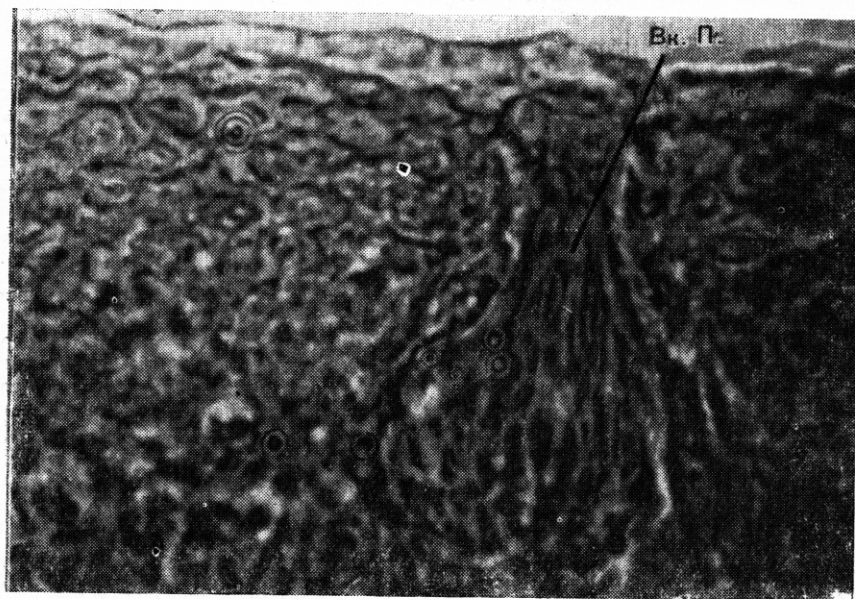


Рис. Наружная вкусовая почка (Вк. п.) в эпидермисе нижней челюсти кефали

и схватывать пищу при выключении двух важных рецепторов указывало на возможность нахождения на наружных покровах рыбы дополнительной специализированной рецепции, имеющей отношение к пищевым реакциям. В связи с этим губы и наружные поверхности челюстей кефали были подвергнуты гистологическому исследованию. Материал фиксировался в жидкости Буэна, срезы делались толщиной 5—7 μ и окрашивались по Маллори.

На препаратах обнаружены вкусовые почки колбовидной и веретеновидной формы в эпидермисе верхней и нижней челюстей (рисунок). На верхней губе вкусовые почки достаточно редки, на нижней в значительном количестве находятся в средней части губы, где располагаются на складках и сосочках и исчезают к краям. Размеры вкусовых почек колеблются от 45 до 90 μ по высоте и от 25 до 40 μ в поперечнике. Таким образом, губы и кожа рыла кефали снабжены наружными вкусовыми рецепто-

рами. Эти рецепторы и обеспечивают слепой поиск кефалей, рассчитанный на случайное столкновение со съедобным объектом.

Среди различных видов мирных рыб, деятельность органов чувств которых экспериментально изучена, отсутствуют такие объекты, которые могли бы быть полностью сравнимы по типу питания с кефалью. Л. В. Арнольди и К. Р. Фортунатова (1937) относят черноморских кефалей к группе бенто-детритофагов. Несколько близка к ним выделенная Арнольди группа каспийских рыб — детрито-бентоядных, куда относятся вобла и лещ. По данным Вундера (Wunder, 1927), экспериментально изучавшего способы питания леща, эта рыба отыскивает пищу в иле, пробуя ее на вкус. Зрение у нее так же, как и у кефали, не играет существенной роли в отыскании пищи, но вместе с тем может принимать ограниченное участие в обнаружении и схватывании пищевых объектов. Достаточно хорошо у леща развита наружная вкусовая чувствительность. Правда, значение обоняния в пищевых реакциях у этой рыбы и у кефали различно. Вундер указывает, что обоняние в отыскании пищи у леща, равно как у карпа и линя, не играет какой-либо роли, тогда как у кефали в наших опытах обнаружилось его существенное значение. Это различие можно объяснить частично тем, что кефаль более подвижная рыба и ее пищевые участки разбросаны на более обширной территории. К тому же типы питания леща и кефали сравнимы лишь приближенно и отличаются как и сами условия существования этих рыб.

Таким образом, у леща и карпа из участия в пищевых реакциях выпадают в большей или меньшей степени три дистантных рецептора — зрение, чувство восприятия водных колебаний и обоняние, у кефали только два — зрение и чувство восприятия водных колебаний. В связи со всем вышесказанным кефаль можно считать самостоятельным приспособительным типом в отношении участия органов чувств в отыскании пищи.

Выводы

1. Зрение кефали играет подчиненную роль в пищевых реакциях, в связи с общим хорошим развитием легко включается в их осуществление и может служить при определенных обстоятельствах сигналом и руководством при отыскании и схватывании пищи. Оно может также служить косвенным руководством при отыскании пищевого района. Вместе с тем зрение этой рыбы имеет основное значение в стайных и оборонительных реакциях.

2. Чувство восприятия водных колебаний (органы системы боковой линии) может играть только сигнальную роль. Оно также имеет значение как сигнал для проявления оборонительных реакций.

3. Обоняние хорошо развито и осуществляет сигнальную функцию и руководство при отыскании пищи.

4. Наружной вкусовой чувствительностью обладают губы и рыло, в эпидермисе которых обнаружены вкусовые почки. Наружная вкусовая рецепция играет важную роль при схватывании пищи. В связи со способностью кефали осуществлять слепой поиск наружная вкусовая чувствительность может иметь значение и при отыскании пищи.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрियाшев А. П. 1944 а. Способы добывания пищи у морского ерша (*Scorpaena parkus* L.). Журн. общ. биол., т. V, № 1.
- Андрियाшев А. П. 1944 б. Роль органов чувств в отыскании пищи у морского налима. Журн. общ. биол., т. V, № 2.
- Андрियाшев А. П. 1944 в. Способы отыскания пищи у султанки (*Mullus barbatus ponticus* Ess.). Журн. общ. биол., т. V, № 3.
- Андрियाшев А. П. 1948. Роль глоточного аппарата в питании кефали. Сб. памяти акад. С. А. Зернова. Изд-во АН СССР, М.
- Андрियाшев А. П. 1955. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб. Тр. совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Изд-во АН СССР, М.
- Андрियाшев А. П. и Арнольди Л. В. 1945. О биологии питания некоторых донных рыб Черного моря. Журн. общ. биол., т. VI, № 1.
- Арнольди Л. В. и Фортунатова К. Р. 1937. О группировках литоральных рыб Черного моря по биологии питания. Зоол. журн., т. XVI, вып. 4.
- Аронов М. П. 1959. Роль органов чувств в отыскании пищи у черноморского мерланга. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, т. XI.
- Аронов М. П. 1959. О наружном вкусовом аппарате морского налима. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 4.
- Аронов М. П. (в печати). Роль органов чувств в добывании пищи у ласкиря

(*Sargus annularis* L.) и некоторые особенности его стайного поведения. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, т. XIII.

Брискина М. М. 1954 Типы питания промысловых рыб Черного моря. Тр. ВНИРО, т. 28.

Маккавеева Е. Б. (в печати). К экологии и сезонным изменениям диатомовых обрастаний на цистозире. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, т. XIII.

Павлов Д. С. 1959. Опыты по питанию налима (*Lota lota* L.) при различной освещенности. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 4.

Смирнов А. Н. 1959. Материалы по биологии рыб Черного моря в районе Карадага. Тр. Карадагск. биол. ст. АН УССР, вып. 15.

Томазо Г. И. 1938. Питание кефали (*Mugilidae*) в северо-восточной части Черного моря. Тр. Новорос. биол. ст., т. 2, вып. 2.

Трифонов Г. П. 1959. Питание молоди кефали в прибрежной зоне Черного моря у Карадага. Тр. Карадагск. биол. ст. АН УССР, вып. 15.

Bateson W. M. A. 1890. The sens organs and perception of fishes; with remarks on the supply of bait. J. Mar. Biol. Ass., (N. S.), vol. I, No. 3.

Sato M. 1937. Preliminary report on the barbels of a japanese goatfish. *Upeneoides bensasi* (Temminck and Schlegel). Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 4 ser. (Biology), vol. XI, No. 3.

Wunder W. 1927. Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. Z. vergl. Physiol., Bd. 6.
