

ПРОВ 58

ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
КАРАДАГСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ

ПРОВ 98

ПРОВ. 1980

ТРУДЫ

КАРАДАГСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

Выпуск 17

Севастопольская
БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
БИБЛИОТЕКА
№ 15457

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

КИЕВ—1961

К ПОЗНАНИЮ ОПТОМОТОРНОГО РЕФЛЕКСА У РЫБ

Ю. П. Алтухов

Комплекс безусловных зрительно-двигательных (оптомоторных) реакций, впервые обнаруженных фон Радлем у насекомых в 1903 г., по наблюдениям многих авторов, широко распространен в мире животных.

Эти реакции свойственны позвоночным животным, насекомым, высшим ракам и целому ряду других организмов (Будденброк, 1952). У человека оптомоторный рефлекс проявляется, например, в форме всем хорошо известного железнодорожного нистагма.

Под оптомоторными реакциями* понимают обычно компенсаторные движения глаз, головы или всего тела животного, вызываемые перемещением всего зрительного поля или его отдельного участка (Шлипер, 1927).

Многочисленными исследователями механизм оптомоторных реакций был использован для выяснения таких функциональных свойств зрения различных животных, как его острота, критическая частота мельканий (Бирюков, 1927; Вольф и Церран-Вольф, 1936; Протасов и Алтухов, 1960), чувствительность к свету (Грюндфест, 1931; Вольф и Черран-Вольф, 1936; Протасов и Алтухов, 1960).

При помощи методики, основанной на оптомоторных реакциях, изучалось цветовое чувство животных (Шлипер, 1927; Эрхард, 1955), а также выявлялись границы перехода от дневного зрения к сумеречному у некоторых рыб (Протасов, Алтухов и Ковалева, 1960).

Изучению оптомоторных реакций у рыб посвящено сравнительно немного работ. Так, Беньюк (1933) исследовал особенности

* В настоящей работе под оптомоторными реакциями подразумевается перемещение всей рыбы за движущейся в ее поле зрения ширмой барабана. Все другие зрительно-двигательные реакции, выражающиеся чаще всего в виде движения глаз, мы называем нистагмическими.

восприятия движения бойцовой рыбкой (*Betta splendens*) и определил ее оптический момент.

Следует отметить работу Гаффрона (1934), выяснявшего некоторые особенности оптомоторных реакций у гольяна и колюшки, и Грундфеста (1931), определившего для рыбки *Lepomis* чувствительность ее зрения к свету.

Большой фактический материал по физиологическим особенностям и биологическому значению оптомоторных реакций у многих видов рыб изложен нами ранее (Протасов и Алтухов, 1960).

Настоящее исследование явилось продолжением только что упомянутой работы и главным образом было посвящено выяснению характера оптомоторных реакций у рыб различного возраста, зависимости реакций от условий освещения и определению оптических моментов у подопытных рыб.

Методика исследования достаточно подробно изложена нами ранее (Протасов и Алтухов, 1960).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

1. Особенности проявления оптомоторных реакций у различных размерных групп кефали (*Mugil sp.*), хамсы (*Engraulis encrasicolus ponticus*) и барабульки (*Mullus barbatus ponticus*)

Изучение оптомоторных реакций у различных по возрасту рыб представляет значительный интерес, т. к. позволяет составить определенное представление о характере изменения в онтогенезе одного из врожденных физиологических механизмов, имеющего очень большое биологическое значение.

Как показали наши исследования (Протасов и Алтухов, 1960), оптомоторные реакции особенно четко проявляются у пелагической молодежи многих видов рыб, в том числе и донных. Однако у взрослых особей донных рыб типичные оптомоторные реакции отсутствуют и вместо них хорошо выражен нистагм глаз, указывающий на изменение в онтогенезе характера безусловного оптомоторного рефлекса. В связи с этим исследование оптомоторных реакций очень интересно было провести на молоди тех рыб, которые, будучи взрослыми, ведут пелагический, донный и бентонектический образ жизни.

Поэтому в качестве объектов исследования была избрана молодежь кефали, хамсы и барабульки.

Несколько опытов удалось поставить и на пелагических личинках *Lepidogaster sp.*

Молодь рыб, выловленная в море, после непродолжительного выдерживания в аквариуме (несколько часов) испытывалась поодиночке в аквариуме оптомоторного барабана.

Мальки условно разбивались на две-три размерных группы. На каждой размерной группе ставилось несколько серий опытов

в зависимости от количества имевшегося в нашем распоряжении подопытного материала. На сеголетках хамсы было поставлено пять серий опытов (по 10 рыб в каждой), на пелагической молоди барабульки — две серии по 17—20 рыб в каждой и на мальках кефали — девять серий по три для каждой размерной группы, состоящей из 10 рыбок.

Было поставлено также две серии опытов на взрослых особях хамсы длиной около 12,5 см.

В каждой серии выяснилось число рыб, обнаруживающих очень хорошую оптомоторную реакцию, а также учитывалась сила оптомоторного рефлекса по следующей схеме (табл. 1).

Таблица 1

Характер оптомоторной реакции у различных размерных групп подопытных рыб

Вид рыбы	Длина в мм	Количество испытывав- шихся рыб	Число рыб, обнаружи- вающих ти- пичную оп- томоторную реакцию	Преимуще- ственный характер реакции
Мальки кефали (<i>Mugil</i> sp.)	15,0—20,0	30	30	+++
	25,0—35,0	30	21—24	++
	45,0—55,0	30	6—9	+
Молодь барабульки (<i>Mul- lus barbatus ponticus</i>)	38,0—50,0	37	35	+++
	больше 50,0	7	—	—
Хамса (<i>Engraulis encrasi- chilus ponticus</i>)	59,0—71,0	50	50	+++
	110,0—125,0	25	8	++
Личинки <i>Lepidogaster</i> sp.	около 10,0	2	2	+++

Примечание.

- +++ — очень четкая оптомоторная реакция, выражающаяся в непрерывном движении рыбы за ширмой оптомоторного барабана с той же угло-
вой скоростью.
- ++ — четкая реакция, рыба иногда останавливается, движется против
направления вращения ширмы оптомоторного барабана. Часто на-
блюдаются нистагмOIDные движения глаз, головы при ориентировке
рыбы перпендикулярно к стенке аквариума.
- +
- слабая реакция. Чаще всего наблюдаются нистагмOIDные движения.
Рыба лишь изредка плывет за ширмой барабана.
- оптомоторная реакция отсутствует.

Для характеристики подвижности нервных процессов у подопытных рыб (кефаль, хамса) применяли следующую методику. Рыбу, помещенную в аквариум оптомоторной установки, заставляли плыть за ширмой барабана в течение строго определенного отрезка времени (1 мин.), после чего направление вращения ширмы оптомоторного барабана резко менялось и засекалось время от момента изменения направления вращения ширмы до начала движения рыбы в новом направлении.

Результаты исследования представлены в табл. 1.

1. Опыты с молодью кефали

Выяснилось, что мальки кефали длиной в 15—20 мм (I размерная группа) обнаруживают очень четкую оптомоторную реакцию. В опытах не обнаружено ни одного малька, который не показал бы хорошей реакции. Подобный же характер носит поведение в оптомоторном барабане и мальков длиной 25—35 мм (II размерная группа). Однако здесь уже обнаруживается бо́льшая произвольность в движениях рыбок, реакция не всегда носит такой «безусловный» характер, как у мальков предыдущей группы. Из каждых 10 испытуемых рыб четкую оптомоторную реакцию обнаруживают в среднем 7—8 мальков.

Очень резкая перемена в характере оптомоторного рефлекса наступает у молоди кефали III размерной группы ($l=45-55$ мм). Из каждых 10 рыбок в серии показывают относительно четкую оптомоторную реакцию не больше двух-трех мальков. У рыб начиная с длины 50—60 мм типичной оптомоторной реакции наблюдать не удастся, и к этому времени у них уже очень четко выражены нистагмOIDные движения глаз. В море рыбки этих размеров не образуют таких больших и плотных стаяк, как молодь двух первых размерных групп.

Если мальки длиной 15—20 мм держатся в непосредственной близости от берега и их стаи состоят из десятков, а может быть, и сотен особей, то кефаль длиной 50—60 мм плавает на некотором удалении от берега стайками, состоящими из нескольких рыбок. Мальки I размерной группы при изменении направления движения ширмы сразу же начинают плыть в новом направлении, а рыбки II размерной группы, — только через 37 секунд.

2. Опыты с пелагической молодью барабульки

Пелагическая молодь барабульки длиной от 3,8 до 5,0 см обнаруживает очень четкую оптомоторную реакцию. Эта молодь обитает в толще воды в прибрежной зоне большими скоплениями, состоящими из сотен и тысяч особей. В одной и той же стае плавают рыбки с пелагической окраской, характеризующейся зеленой спинкой и серебристыми боками, и рыбки, уже начинающие приобретать типичную донную окраску — бурая спинка и бока с красноватыми пятнышками.

Иногда дальше от берега, над относительно большими глубинами, у самой поверхности моря встречается молодь барабульки только с типично пелагической окраской. Эти стайки значительно меньше по сравнению с крупными скоплениями молоди, обитающей в непосредственной близости от берега. Часто в одной стае с такой молодью можно видеть несколько мальков лугара, окраска которых очень близка к окраске окружающих их барабулек.

Более взрослая барабулька длиной свыше 5—6 см уже не обнаруживает оптомоторной реакции.

Нистагм глаз хорошо выражен.

3. Опыты с хамсой

Сеголетки хамсы длиной 6—7 см (I размерная группа) почти все без исключения обнаруживают очень четкую оптомоторную реакцию. У взрослых особей хамсы ($l=12,5$ см, II размерная группа) реакция выражена значительно хуже. Из каждых 10 рыб, испытываемых в одной серии опытов, четкий оптомоторный рефлекс проявляется только у трех. Однако по сравнению, например, со взрослыми особями рыб, испытывавшимися как теперь, так и ранее (ставрида, кефаль, морской карась, атерина и др.), взрослая хамса более «оптомоторна».

Молодь хамсы сильно возбудима и плывет в новом для нее направлении примерно через 10 секунд после перемены направления вращения ширмы оптомоторного барабана. Рыбы II размерной группы изменяют направление своего движения в среднем через 20—25 секунд.

4. Опыты с личинками *Lepidogaster* sp.

Две личинки длиной около 10 мм, пойманные 25 августа и сразу же помещенные в аквариум оптомоторного барабана, обнаружили исключительно четкую оптомоторную реакцию.

II. Особенности восприятия движения подопытными рыбами

Восприятие животными движения обычно характеризуется величиной оптического момента. По определению Беньюка (1933), «оптический момент — это отрезок времени, внутри которого последовательно предлагаемые световые раздражения не воспринимаются более раздельно».

Величина, обратная оптическому моменту, называется критической частотой мельканий.

Определение оптических моментов у рыб позволяет судить об их способности к восприятию последовательно движущихся однородных предметов, а это последнее, в свою очередь, весьма определенно говорит о роли движения в жизни той или другой рыбы.

Выяснение величины оптических моментов у подопытных рыб

Таблица 2
Величины оптических моментов у некоторых черноморских рыб

Вид рыбы	Критическая частота слияния мельканий	Величина оптического момента
Зеленушка	43	$1/43$
Хамса (взрослые особи)	63	$1/63$
Мальки кефали ($l=15-20$ мм)	54	$1/54$
Хамса (сеголетки)	67	$1/57$

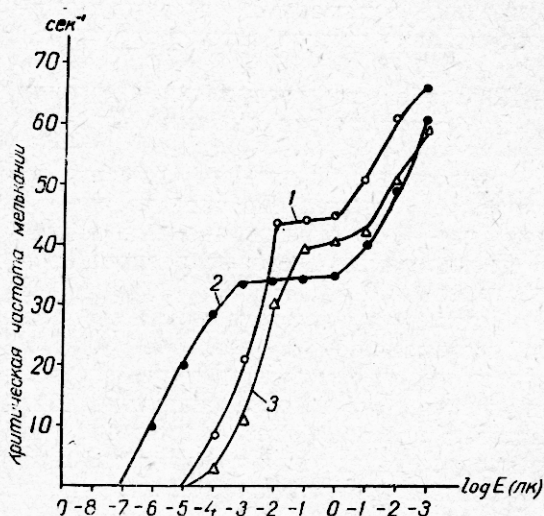
осуществлялось нами в условиях стандартной освещенности (50—100 лк) по методике, изложенной ранее (Протасов и Алтухов, 1960).

Опыты ставились только на рыбах, обнаруживающих очень четкую оптомоторную реакцию. Раздражения создавались в результате чередования темных полос ширмы барабана. Зная число оборотов ширмы в единицу времени (1 секунда) и число полос на ширме (27), определяли критическую частоту мельканий.

Данные предыдущих опытов (Протасов и Алтухов, 1960) и полученные в настоящем исследовании представлены в табл. 2.

III. Влияние условий освещения на оптомоторную реакцию

Условия освещения очень сильно влияют на характер и четкость оптомоторных реакций у рыб. Оптомоторные реакции лучше всего выражены только в условиях равномерной освещенности. При неравномерном освещении движущегося зрительного поля (ширма оптомоторного барабана) четкость реакции



Зависимость критической частоты мельканий от интенсивности света у подопытных рыб:

1 — хамса; 2 — морской карась; 3 — молодь атерины.

ослабевает и очень часто наблюдаются движения рыбы то в одном, то в другом направлении (Протасов и Алтухов, 1960).

Наиболее сильно изменение освещенности влияет на величину оптического момента.

Зависимость критической частоты мельканий от интенсивности света выражается, как известно, законом Ферри-Портера, согласно которому изменение критической частоты мельканий

осуществляется прямо пропорционально логарифму освещенности (Будденброк, 1952).

Если выразить эту зависимость графически, отложив на ординате значения критической частоты мельканий, характерные для глаза той или иной рыбы, а на абсциссе — логарифмы освещенности в люксах, то график носит характер кривой, с точкой перелома в определенном участке (см. рисунок).

Для морского карася, хамсы и молоди атерины эти участки изменения наклона рассматриваемых кривых приходятся на интервал освещенности от 10 до 10^{-3} лк.

Гистологическая обработка сетчаток глаз, фиксировавшихся

Таблица 3

Граница перехода зрения некоторых рыб от дневного к сумеречному

Вид рыбы	Граница перехода (в люксах)
Хамса	1,0—0,1
Морской карась	0,1—0,01
Молодь атерины	10,0—1,0

при интенсивности в 100, 10, 1, 0,1, 0,01, 0,001 лк и т. д., показала хорошее соответствие этого перелома кривой переходу зрения подопытных рыб от дневного к сумеречному (Протасов, Алтухов и Ковалева, 1960) (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

1. Приведенный фактический материал показывает наличие очень четких оптомоторных реакций у ранней, но уже ведущей стаийный образ жизни молоди рыб (кефали, барабульки, личинок *Lepidogaster* sp.).

Бирюков (1927), изучавший оптомоторные реакции у взрослых особей и головастиков *Rana temporaria*, в отношении последних совершенно точно установил начало функционирования оптомоторного механизма, впервые обнаруживаемого у личинок длиной 13,5—14,0 мм. Эта стадия соответствовала достаточно четкой дифференцировке зрительных клеток и разделению сетчатки на три слоя.

У рыб, по-видимому, наблюдается аналогичная картина, так как оптомоторные реакции обнаруживаются у молоди кефали уже при длине в 15—20 мм и личинок *Lepidogaster* длиной около 10 мм. Как мы уже отмечали, наиболее четкую оптомоторную реакцию обнаруживают мальки кефали I размерной группы. У рыбок длиной 25—35 мм (II размерная группа) оптомоторные реакции выражены несколько хуже и почти совсем отсутствуют у мальков 45—55 мм длиной (III размерная группа).

По данным Бурдак (1957), мальки всех трех видов черноморских кефалей на этой стадии начинают переход к придонному образу жизни и питанию детритом.

Прекращается оптомоторная реакция и у молоди барабульки, как только она от обитания в толще воды переходит к жизни у дна.

Взрослые особи *Lepidogaster* ведут прикрепленный, одиночный образ жизни и никогда не обнаруживают оптомоторных реакций.

У взрослых особей пелагических рыб типичные оптомоторные реакции в условиях опыта обнаруживаются сравнительно редко. Очень часто наблюдается определенная произвольность в поведении, выражающаяся, например, в движении против направления вращения ширмы оптомоторного барабана. В силу меньшей подвижности нервных процессов и в связи с этим, возможно, небольшой лабильности сетчатки, более взрослые рыбы в течение весьма длительного отрезка времени движутся в прежнем направлении, несмотря на изменение направления движения раздражителя (ширма оптомоторного барабана).

Более четкие реакции наблюдаются у рыб в период сильного возбуждения и особенно пищевого (Протасов и Алтухов, 1960).

У некоторых насекомых (*Melolontha melolontha* L.) оптомоторный рефлекс также в сильнейшей степени зависит от их физиологического состояния. Возрастанию общей возбудимости организма в результате повышения внутренней температуры тела соответствует усиление оптомоторной реакции (Ирпэн, 1955).

Физиологические факторы подобного порядка играют существенную роль и в обусловливании оптомоторных реакций у рыб. В то же время исключительная четкость оптомоторных реакций у молоди рыб указывает на ведущую роль в ее жизни врожденных форм поведения. Так как основной сенсорной системой молоди в стайный период жизни является зрение, неудивительно, что безусловные зрительно-двигательные реакции выражены столь четко.

Сохранение стаи куда более важно для самой ранней молоди рыб и особенно в связи с ее приуроченностью к местам выклева, являющимся одновременно и районами питания на первых порах жизни. С возрастом необходимость держаться очень плотной стайей отпадает, так как подросшие мальки уже в состоянии совершать перемещения на сравнительно большие расстояния в поисках пищи.

Ведущая роль в жизни молоди всех видов рыб врожденных форм поведения и почти полное отсутствие индивидуального опыта находит себе подтверждение и в том, что смешанные группы, состоящие из мальков разных видов, чаще всего образуются у молоди рыб.

По данным Бридера (1959), такие смешанные группы образуют, например, мальки *Notomigoneus orysoleucas* и *Erimizon sucetta* (сомовые и карповые). Наши наблюдения за смешанными группами мальков барабульки и луфаря отмечались ранее.

Взрослые рыбы уже обладают достаточно развитой центральной системой, в результате чего их высшая нервная деятельность обнаруживает почти все основные качества, свойственные высшим позвоночным животным.

Благодаря этому в жизни взрослых рыб все большую роль начинают играть такие приобретенные формы поведения, как подражание (Богомолова, Саакян и Козаровицкий, 1958) и рефлекс следования, развивающийся на базе врожденного оптомоторного рефлекса (Бридер, 1959).

II. Величина оптического момента, характеризующая способность к восприятию движения, находится в тесной связи с подвижностью животного. Так, оптический момент улитки равен $\frac{1}{4}$ сек., а травяной лягушки — $\frac{1}{6}$ сек. (Беньюк, 1933).

Однако оптический момент у бойцовой рыбки (*Betta splendens*), определенный этим же исследователем, оказался равным $\frac{1}{55}$ сек.

Сопоставляя приведенные в табл. 2 данные, нетрудно заметить, что способность к восприятию движения лучше всего выражена у хамсы и мальков кефали, воспринимающих зрительно соответственно 63—67 и 54 световых раздражения в секунду.

Зеленушка (*Crenilabrus ocellatus*), ведущая менее подвижный образ жизни, в течение секунды воспринимает около 40 последовательных раздражений.

Анализируя величины оптических моментов, ряд авторов приходит к выводу об определенном биологическом значении способности к восприятию движения у животных (Беньюк, 1933; Протасов, не опубликовано).

Нам, однако, представляется, что очень высокая способность к восприятию быстрых движений указывает еще на одно весьма важное обстоятельство.

Как показал Аутрум (1954), глаз быстролетающих насекомых (мух, пчел и ос) способен воспринимать поразительно большое число световых раздражений в секунду — 250—300. Насекомые, медленно передвигающиеся в воде и на почве, различают зрительно всего 12—40 световых импульсов в секунду, то есть столько же, сколько глаз позвоночных животных, в том числе и человека. По нашим данным, многие стайные рыбы также воспринимают очень много световых раздражений в секунду.

Так как животные (осы, пчелы, рыбы), обнаруживающие такую высокую способность к восприятию движения, как правило, являются стайными, а зрение у них — ведущий рецептор, можно предположить, что эта способность находится в тесной связи с особенностями стайного образа жизни, одним из необходимых условий которого является очень высокая скорость обмена информацией. Это находит свое отражение в незначительных величинах оптических моментов у социальных насекомых (Аутрум, 1954), стайных рыб, а также в высокой скорости замыкания временных связей у пчел (Лобашев, 1955).

III. Данные, представленные на графике (рис. 1) и в табл. 3, свидетельствуют о высокой способности некоторых рыб к чисто зрительной ориентации в слабо освещенной водной среде. Большая чувствительность к свету зрения морского карася по сравнению с хамсой и молодью атерины и смещение границы перехода его зрения от дневного к сумеречному в сторону более низких освещенностей ($0,1—0,01$ лк) связана, по-видимому, с необходимостью обитания в прибрежной зоне со сложными пищевыми взаимоотношениями населяющих ее организмов.

Высокая способность морского карася к сумеречному зрению свидетельствует также о приспособлении его к обитанию во временно мутном биотопе. Подобная зависимость степени развития сумеречного зрения рыб от световой обстановки мест их обитания отмечалась в свое время в отношении *Abramis brama*, *Acerina cernua* и *Toxotes jaculatrix* Люлингом (1958).

Как уже говорилось ранее (Протасов, Алтухов и Ковалева, 1960), переход зрения рыб от дневного к сумеречному сопровождается изменением целого ряда его функциональных свойств.

Уменьшается острота зрения (Брюннер, 1934), ухудшается способность цветовосприятия (Фриш, 1925) и изменяется реакция рыб на подводный электрический свет (Тамура, 1957). При освещенности порядка $10—0,1$ лк происходит рассыпание стай у хамсы и атерины (Радаков, не опубликовано) и прекращается питание таких, например, рыб, как ставрида и верховка (Гирса, 1959).

В отношении физиологического механизма восприятия рыбами движения необходимо заметить, что это прежде всего связано с периферическим зрением, чувствительность к свету которого значительно выше, чем бинокулярного, являющегося полем ясного видения (Бабурина, 1955; Миннарт, 1959).

Ориентация рыб в стае осуществляется, главным образом, при помощи периферического зрения, так как бинокулярный участок поля зрения стайных рыб очень невелик (около 20°) в связи с малой подвижностью глаз в их орбитах. У донных рыб, подстерегающих добычу и ведущих одиночный образ жизни, наблюдается прямо противоположная картина (Бабурина, 1955).

Если стайным рыбам для удержания в своем поле зрения какого-нибудь биологически важного и перемещающегося объекта или группы объектов очень часто приходится перемещаться вслед за ним, то донные рыбы достигают этого лишь нистагмическими движениями глаз.

ВЫВОДЫ

I. Проводилась работа по дальнейшему изучению физиологических особенностей и биологического значения оптомоторного рефлекса у рыб.

II. Полученные данные подтвердили наши прежние представления о большом биологическом значении оптомоторного рефлекса, показав еще раз, что у стайных рыб этот рефлекс является одним из ведущих физиологических механизмов ориентации их в пространстве и стае.

III. Обнаружены очень четкие оптомоторные реакции у молоди самых разнообразных рыб, в том числе и таких, которые во взрослом состоянии ведут придонный или прикрепленный образ жизни и никогда не обнаруживают типичного оптомоторного рефлекса (*Mullus barbatus*, *Lepidogaster* sp.). По отношению к стайным рыбам это говорит об исключительно большой роли в жизни их молоди врожденных безусловнорефлекторных механизмов, впоследствии в значительной степени вытесняемых такими приобретенными формами поведения, как подражание и рефлекс следования, развивающийся на базе врожденного оптомоторного рефлекса.

Наличие четких оптомоторных реакций у молоди типично донных рыб (*Mullus barbatus* и *Lepidogaster* sp.) мы расцениваем не только как пример изменения характера безусловных рефлексов в онтогенезе (Протасов и Алтухов, 1960), но и как факт, говорящий, по-видимому, о каких-то более глубоких особенностях в образе жизни некоторых донных рыб в филогенезе, проявлением чего является стайный образ жизни их молоди и, в связи с этим, исключительная четкость оптомоторного рефлекса.

IV. Что касается возникновения оптомоторного рефлекса у рыб в филогенезе, мы целиком присоединяемся к гипотезе Бридера (1959), считающего, что оптомоторные реакции могли возникнуть только у рыб, обитавших в текучей воде. Если вначале этот механизм давал возможность рыбам удерживаться в потоке, главным образом в районах питания, то впоследствии, по мнению Бридера, в результате естественного отбора оптомоторные реакции развились в рефлекс следования, обеспечивающий возможность сохранения стаи и в стоячей воде.

V. Поразительная способность некоторых социальных животных (насекомые, стайные рыбы) к восприятию быстрых движений расценивается как конкретный механизм, позволяющий осуществлять очень быстрый обмен информацией между особями в сообществе.

VI. Высокая чувствительность зрения морского карася (*Sargus annularis*) к свету и смещение порога палочкового зрения в сторону более низких освещенностей по сравнению с хамсой и атеринкой рассматривается как адаптация к обитанию в прибрежной зоне, характеризующейся очень сложными пищевыми взаимоотношениями населяющих ее организмов и являющейся временно мутным биотопом.

VII. Большое биологическое значение оптомоторного рефлекса и особенно четкая выраженность его у молоди многих рыб могут быть использованы с практическими целями для управления движением некоторых рыб в естественных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабурин Е. А., Особенности строения и функции глаз у рыб, Тр. совещ. по вопр. поведен. и разведки рыб, Изд-во АН СССР, М., 90—103, 1955.
- Богомолова Е. М., Саакян С. А. и Козаровицкий Л. Б., Подражательные условные рефлексы у рыб, Тр. совещ. по физиол. рыб, Изд-во АН СССР, М., 51—55, 1958.
- Бурдак В. Д., Особенности онтогенетического развития и филогенетические отношения черноморских кефалей, Тр. Севастоп. биол. ст., т. IX, 243—274, 1957.
- Гирса И. И., Тезисы конференции молодых ученых ИМЖ АН СССР, 1959.
- Лобашев М. Е., Изучение приспособления животных методом условных рефлексов, Журн. общ. биол., т. XVI, № 2, 95—105, 1955.
- Миннарт М., Свет и цвет в природе, Физматгиз, 1959.
- Протасов В. Р. и Алтухов Ю. П., Исследование безусловных зрительно-двигательных рефлексов некоторых рыб, Тр. Карадагской биол. ст., вып. XVI, 132—142, 1960.
- Протасов В. Р., Алтухов Ю. П. и Ковалева Н. Д., Морфо-функциональные особенности перехода дневного зрения в сумеречное у некоторых черноморских рыб, ДАН СССР, т. 134, в. 1, 195—198, 1960.
- Протасов В. Р., Сборник по вопросам экологии рыб, Тр. ИМЖ АН СССР, 1961.
- Радаков Д. В., Сборник по вопросам экологии рыб, Тр. ИМЖ АН СССР, 1961.
- Autrum H., Die Sehevorgänge in den Augen der Insekten, Umschau, 54, № 4, 103—105, 1954.
- Beniuc M., Bewegungssehen, Verschmelzung und Moment bei Kampffischen, Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 19, 4, 724—746, 1933.
- Birukow G., Untersuchungen über den optischen Drehnystagmus und über die Sehschärfe des Grasfrosches (*Rana temporaria*), Zeitschr. f. vergleichende Physiologie, Bd. 25, 1, 92—142, 1927.
- Breder C. M., Studies on social groupings in fishes, Bull. Amer. Museum of Nat. Histor., vol. 117, Art. 6, 397—474, 1959.
- Brünner G., Über die Sehschärfe der Elritze (*Poxinus laevis*) bei verschiedenen Helligkeiten, Zeitschr. f. vergl. Physiologie, Bd. 21, 1934.
- Buddenbrock W., Vergleichende Physiologie, Bd. 1, Basel, 1952.
- Erhard T., Untersuchungen über Helligkeits- und Farbensinn der Anuren, Zool. Jahrb., Bd. 66, H. 1, 129—179, 1955.
- Frisch K., Farbensinn der Fische und Duplizitätstheorie, Zeitschr. f. vergl. Physiol., Bd. 2, 1925.
- Gaffron M., Untersuchungen über das Bewegungssehen bei Libellenlarven, Fliegen und Fischen, Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 20, 299—338, 1934.
- Grundfest H., The sensibility of the sun-fish *Lepomis* to monochromatic radiation of low intensities, Journ. Gen. Physiology, vol. 15, 1931. (Цит. по кн. В. Р. Протасов, Вопросы ихтиол., 10, 1958).
- Hurpin B., Influence du degré d'activité sur le réflexe optomoteur de *Melolontha melolontha* L. C. r. Acad. Sci., 240, 18, 1808—1809, 1955.
- Lüling K., Morphologisch-anatomische und histologische Untersuchungen am Auge des Schützenfisches *Toxotes jaculatrix* nebst Bemerkungen zum Spuckgehaben, Zeitschr. Morph. u. ökol. Tiere, Bd. 47, 529—610, 1958.
- Radl E., Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere, Leipzig, 1903.
- Schlieper K., Farbensinn der Tiere und Optomotorische Reactionen, Zeitschr. f. vergl. Physiol., 6, 3—4, 453—472, 1927.
- Tamura T., Bull. of the Japanese soc. of Scientific Fisheries, vol. 22, № 12, 1957.