

УДК 597.591.5

© 1990 г.

Д. С. Павлов, А. О. Касумян

СЕНСОРНЫЕ ОСНОВЫ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ РЫБ

Анализируется роль органов чувств в пищевом поведении рыб. Выделены последовательные фазы пищевого поведения, показана их полисенсорная основа. В обеспечении фаз пищевого поведения участие и значение отдельных органов чувств рыб различно и определяется дистантностью действия анализатора, экологией конкретного вида и присущей ему стратегией питания, мотивационным состоянием особи, уровнем индивидуального развития, действием многих абiotических факторов среды. Выявлены закономерные изменения сенсорной оснащенности фаз пищевого поведения по мере его реализации и смена органов чувств от обладающих большой дистантностью действия к сенсорным системам с ограниченной дистантностью и большей направленностью. Рассматривается соотношение условных и безусловных компонентов в реакциях рыб на пищевые сигналы, анализируются механизмы, обеспечивающие надежность сенсорного оснащения пищевого поведения.

Изучение роли органов чувств в пищевом поведении рыб относится к основным направлениям исследования их поведения и рецепции. В нашей стране разработка этой сложной проблемы начата А. П. Андрияшевым, выполнившим в течение 1939—1941 гг. на базе Севастопольской биологической станции АН СССР разнообразные поведенческие эксперименты на многих видах рыб Черного моря. Анализ полученных результатов позволил впервые сформулировать общие представления об адаптивности развития функции рецепторных систем, обеспечивающих процесс добывания пищи у экологически различных видов (Андрияшев, 1944, 1944а, 1944б, 1944в, 1945, 1955; Андрияшев, Арнольди, 1945). Исследования Андрияшева инициировали развитие в СССР этих важных в теоретическом и практическом отношениях работ, которые были продолжены рядом авторов вначале на черноморских (Аронов, 1962; Павлов, 1962, 1962а), а затем и на других видах рыб (Павлов, 1959; Мантейфель и др., 1965; Павлов и др., 1970; Гирса, 1981; Мантейфель, 1987; и др.). Многие из этих работ послужили теоретической и методологической основой для дальнейших исследований. Цель настоящей статьи — анализ современного состояния проблемы сенсорного оснащения пищевого поведения рыб.

Пищевое поведение лежит в основе важнейшей жизненной функции рыб — питания, имеющего определяющее значение как для отдельной особи, так и для популяции и вида в целом. Достаточно напомнить, что питание непосредственно обуславливает течение морфологических, физиологических и биохимических процессов, поведение, размножение, выживаемость, динамику численности рыб и т. д. В общем балансе поведенческих реакций пищевое поведение занимает существенное место. Так, в течение светлого времени суток сеголетки американской палии *Salvelinus fontinalis* до 18% времени заглатывают на проявление пищевого поведения (McNicol et al., 1985); по данным, полученным для молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch*, этот период значительно продолжительнее (Puckett, Dill, 1985). Многие виды рыб питаются в течение большей части суток или непрерывно на протяжении полных суток с некоторыми колебаниями интенсивности питания (Никольский, 1974; Гирса, 1981).

Собственно пищевое поведение представляет собой сложный процесс последовательной смены отдельных поведенческих фаз или актов от момента получения особью информации о присутствии в среде корма и до принятия окончательного решения о заглатывании его или отвергании. Отличительная особенность пищевого поведения состоит в участии всех

Участие сенсорных систем в различных формах поведения рыб

Сенсорная система	Поведение					
	пищевое	нересто- вое	родитель- ское	стадное	оборони- тельное	навигационное
Зрительная	+	+	+	+	+	+
Обонятельная	+	+	+	+	+	+
Вкусовая	+	-	-	-	-	-
Слуховая	+	+	+	+	?	-
Боковая линия	+	+	+	+	+	-
Электрорецепторная	+	+	+	?	?	-
Осязательная	+	+	-	-	?	-
Общее химическое чувство	+	-	-	-	?	-

без исключения органов чувств рыб в его сенсорном обеспечении (табл. 1). В связи со сложностью данного типа поведения и полисенсорным характером его обеспечения провести анализ сенсорных основ пищевого поведения без его предварительного структурирования, выделения основных его этапов или фаз невозможно. Это необходимо в связи с многообразием рыб по экологии, в частности по экологии питания, стратегии пищевого поведения и стереотипу его проявления.

К настоящему времени сформировалась достаточно широко распространенная точка зрения о возможности подразделения пищевого поведения на три фазы: 1 — получения особью информации о присутствии корма; 2 — поиска и обнаружения источника сигнала и 3 — определения пригодности корма, тестирования его качества (Аронов, 1962; Wunder, 1927; Atema, 1980).

На наш взгляд, эту схему можно существенно расширить и дополнить:

I фаза — покой;

II фаза — готовность к проявлению пищевого поведения;

III фаза — получение сигнала о присутствии корма;

IV фаза — поиск и обнаружение источника сигнала. Эта фаза состоит из двух этапов:

IV₁ — этап дальнего поиска;

IV₂ — этап ближнего поиска и обнаружения источника сигнала.

V фаза — определение пригодности корма. Эта фаза также состоит из двух этапов:

V₁ — этап принятия предварительного решения о пригодности корма (схватывание);

V₂ — этап принятия окончательного решения о пригодности корма (заглатывание или отвергание).

Прежде всего рассмотрим фазу, в течение которой рыбы не проявляют чувствительности к пищевым сигналам — фазу покоя. Такое состояние у рыб наблюдается в результате заболевания, у ряда видов — в период зимовки или нереста, незадолго до наступления и во время крупных геомагнитных или сейсмических возмущений. Фаза покоя наступает, как это было показано в опытах на морском налиме *Gaidropsarus mediterraneus*, и после достижения особью определенной степени накормленности (Павлов, 1962). По-видимому, эта особенность или свойство присущи в той или иной мере всем видам рыб.

По мере голодания или переваривания пищи, выздоравливания или завершения нерестового периода рыбы выходят из фазы покоя и достигают того мотивационного состояния, которое обуславливает восприимчивость к пищевым сигналам, готовность особи к проявлению пищевого поведения. В период этой следующей — II фазы пищевого поведения рыбы, как правило, становятся более активными; за счет выросшей подвижности осуществляется скрининг биотопа с целью получения сигнала о присутствии корма. Реализация следующей — III фазы пищевого поведения может происходить за счет рецепции сигнала любой модальности. Однако наиболее вероятно, что сигнал будет воспринят прежде всего сенсорной системой,

обладающей в конкретной ситуации наибольшей дистантностью действия, т. е. способной обеспечивать получение сигнала при максимальном удалении животного от источника сигнала. К сенсорным системам, которые могут быть отнесены к категории дистантных, принадлежат обонятельная, зрительная, слуховая, сейсмосенсорная (боковая линия), электрорецепторная, в некоторых случаях вкусовая и, возможно, общая химическая чувствительность. Значение каждой из перечисленных сенсорных систем в получении информации о присутствии в среде кормового объекта может существенно различаться, что зависит от экологии конкретного вида и присущей ему стратегии пищевого поведения, а также от комплекса абиотических и биотических факторов, на фоне которых протекает пищевая поведенческая реакция. В наибольшей степени роль сенсорной системы в обеспечении III фазы пищевого поведения определяется уровнем ее функционального развития и, следовательно, дистантностью действия. Данных, указывающих на максимально возможную удаленность источника пищевого сигнала, при которой сохраняется его восприятие особью-реципиентом за счет какого-либо органа чувств, известно крайне недостаточно. Однако они дают возможность представить порядок величин, характеризующих дистантность действия отдельных органов чувств:

Свыше 100 м	— обоняние;
100—25 м	— обоняние, слух;
25—5 м	— обоняние, зрение, слух;
5—1 м	— зрение, обоняние, слух;
1—0,25 м	— зрение, слух, боковая линия, обоняние, наружная вкусовая чувствительность;
Менее 0,25 м	— зрение, боковая линия, электрорецепция, наружная вкусовая чувствительность, общее химическое чувство, осязание;
0 м	— внутриротовая вкусовая чувствительность, осязание.

Среди органов чувств, участвующих в обеспечении III фазы пищевого поведения, особая роль принадлежит обонянию как системе, имеющей наибольшую дистантность действия у многих видов рыб. Дистантность других систем меньше, но они в отличие от обоняния обладают таким важным преимуществом, как способность к обеспечению более строго ориентированных перемещений рыб к источнику сигнала. Это свойство имеет очень большое значение на IV фазе пищевого поведения — фазе поиска и обнаружения кормового объекта.

В этой фазе могут быть выделены этапы дальней и ближней ориентации и поиска. В связи с показанной выше максимальной дистантностью действия обонятельной системы этап дальнего поиска осуществляется также в значительной степени на основе восприятия обонятельных стимулов (Павлов и др., 1970; Kleerekoper, 1982). У большинства видов поисковая реакция, вызванная действием запаха корма, после кратковременного периода насторожения и повышенной двигательной активности, не имеющей четкой ориентации, переходит к направленному перемещению рыб к источнику стимула. Однако способность к точному определению источника пищевого запаха выражена не у всех видов, поскольку в водоемах, даже проточных, существует сложная система флуктуирующих по направлению и интенсивности макро- и микротечений, что осложняет ориентацию рыб по химическим сигналам. Поэтому реализация второго этапа IV фазы пищевого поведения — определение местонахождения кормового объекта — с помощью обоняния наблюдается главным образом у рыб с низким уровнем развития других сенсорных систем (донные, ночные, глубоководные рыбы) (Sutterlin, 1975; Wilson, Smith, 1984). Значительное число видов, например даже таких, как некоторые акулы, не может обнаружить источник пищевого запаха, несмотря на наличие течения, значительно облегчающего их ориентацию (Atema, 1980). Эти виды: планктофаги, хищники-угонщики и т. п. — способны на основе обоняния осуществлять лишь дальнюю ориентацию на источник химического стимула, т. е. с достаточной степенью точности определять направление движения в сторону источника химического

стимула и зону его максимальных концентраций. Для ближней ориентации и обнаружения кормового объекта в пределах этой зоны таким видам необходимы дополнительные сигналы других модальностей, имеющих большую направленность, чем химические (обонятельные или вкусовые).

Особенно наглядно смена ведущих рецепторов на фазе поиска и локализации кормового объекта продемонстрирована в опытах на лимонной акуле *Negaprion brevirostris*, проведенных в условиях, близких к естественным, — в большой, отгороженной от моря лагуне (Gilbert, 1963). Было установлено, что при удалении запаховой приманки от подопытной особи на 17 м и более поиск осуществлялся акулой исключительно за счет обоняния, путем следования по пахучему следу по градиенту запаха. На меньшем расстоянии в ориентации на приманку принимало участие и зрение. Во время ближней ориентации — за 3 м и менее до приманки — акула руководствовалась исключительно зрением.

Безусловно, зрительный способ ближней ориентации на жертву является определяющим для многих видов рыб (Андрияшев, 1955; Blaxter, 1975). Об этом свидетельствуют прежде всего результаты исследований поведенческих реакций рыб на пищевые зрительные стимулы, а также экспериментальные данные и полевые наблюдения за суточными ритмами питания многих видов рыб, показывающих наличие тесной корреляции между уровнем освещенности и интенсивностью питания (Мантейфель и др., 1965; Сбкин, 1980; Гирса, 1984). Такая корреляция присуща прежде всего большой группе рыб-планктофагов, а также обитателям прибрежий, где освещенность в течение суток меняется от десятых долей до сотен люксов. У таких видов четко выделяются период интенсивного откорма и период спада в питании. У рыб, живущих на больших глубинах, где уровень освещенности стабилен и не превышает долей люкса, выраженность суточного ритмики питания слабая или вовсе не наблюдается. В качестве другого примера, подтверждающего важное значение зрительного способа ориентации на жертву, могут служить данные о переходе многих планктоноядных видов рыб с поштучного схватывания отдельных жертв в дневные часы к фильтрационному типу питания ночью, сопровождающемуся резким снижением элективности в потреблении жертв (Holanov, Tash, 1978).

Ряд видов находит жертву благодаря восприятию акустических пищевых сигналов, причем во многих случаях эти сигналы продуцируются не самой жертвой, а питающимися особями, т. е. обнаружение в этом случае осуществляется за счет восприятия «вторичных» пищевых сигналов (Протасов, 1978). Такой путь обнаружения жертвы используется многими крупными хищниками: тунцами, акулами и др. У отдельных видов (скаты, некоторые акулы), обладающих хорошо развитой электросенсорной системой, поиск кормовых объектов ведется за счет рецепции электрического поля, генерируемого жертвой (Kalmijn, 1974). При этом детекция жертв возможна лишь в непосредственной близости особи-реципиента от жертвы, которая может быть скрыта слоем грунта, быть неподвижной, т. е. слабодоступной для обнаружения с помощью других органов чувств.

Несколько большей, чем у электрорецепции, дистантностью действия обладает сейсмосенсорная система рыб, которая достаточно хорошо развита у значительного числа видов. С помощью рецепторов системы боковой линии многие рыбы распознают и схватывают разнообразные подвижные объекты питания (Андрияшев, 1955; Дислер, 1960), легко локализуют источник поверхностного волнения, сходного с тем, которое создает упавшее в воду насекомое (Schwartz, Hasler, 1966; Schwartz, 1971). При этом чем большей подвижностью обладает жертва, тем с большего расстояния она распознается питающимся хищником. Достаточно заметную роль у отдельных видов в поиске и обнаружении корма играют общее химическое чувство и осязание (Atema, 1980).

Таким образом, на этапе дальнего поиска жертвы и в еще большей степени в процессе ближней ориентации могут участвовать несколько

сенсорных систем, значение которых тесно сопряжено с экологией конкретного вида.

Среди органов чувств, обеспечивающих ближний поиск жертвы, по-видимому, наиболее информативным для рыб является зрение, с помощью которого определяется не только место расположения кормового объекта и расстояние до него, но и его размер, форма, окраска, яркость и подвижность. Такая высокая информативная насыщенность зрительного канала, способность успешно распознавать оптические сигналы в широком диапазоне освещенности, обеспечивает важное значение зрения рыб на этапе схватывания кормового объекта, связанного с принятием предварительного решения о пригодности объекта питания для использования в пищу. Этот этап относится к V фазе пищевого поведения. Экспериментальным путем показано (Гиляров, 1987), что избирательность питания многих видов может в значительной степени основываться на зрительной информации. Так, виды, питающиеся планктонными организмами, чаще схватывают более пигментированных представителей зоопланктона (Михеев, 1986; Confer et al., 1978; Bohl, 1982; Hessen, 1984), для некоторых видов установлено предпочтение схватывания кормовых частиц, окрашенных в определенные цвета или имеющих определенную форму, например молодь тюрбо *Scophthalmus maximus* чаще совершает броски на искусственные модели кормовых объектов с соотношением длины к высоте, равным 5 : 1 (Holmes, Gibson, 1986). Большинство видов рыб на основе зрения осуществляет селективное питание жертвами определенного размера, часто сопоставимого с размерами ротового отверстия хищника (Михеев, 1984; Hunter, 1980; Schmitt, 1986; Scott, 1987). Принятие предварительного решения о пригодности кормового объекта для использования в пищу может происходить на основе не только зрительных, но и сейсмодатчиков сигналов. Так, например, планктофаги, пелагические хищники чаще потребляют более подвижных жертв (O'Brien et al., 1985).

В какой-то степени предварительное решение о пригодности кормового объекта для использования в пищу может формироваться еще на III фазе пищевого поведения за счет восприятия, например, пищевого запаха — сложной смеси веществ, продуцируемых кормовым организмом в окружающую среду и создающих в совокупности его химический образ. Так, молодь белого амура *Stenopharyngodon idella*, только на основе обонятельного восприятия запаха корма может получать информацию о присутствии в среде не какой-то абстрактной добычи, а конкретного кормового объекта, и в соответствии с характером этого объекта питания проявлять адекватную по своему стереотипу пищевую поисковую реакцию. На раннее принятие решения о пригодности кормового объекта указывает проявление рыбами более интенсивной реакции возбуждения и поиска источника знакомого корма, чем незнакомого (Касумян, Пономарев, 1986; Atema et al., 1980), или, как следует из наблюдений за заводской молодью атлантического лосося *Salmo salar* после выпуска в естественные водоемы, предпочтительное питание теми кормовыми организмами, которые совпадают по окраске с цветом гранул искусственного корма (Stradmeyer, Thorpe, 1987).

Важная роль в предварительном определении пригодности пищи принадлежит наружной вкусовой чувствительности, а у некоторых видов рыб — и общему химическому чувству. Способность получать информацию о вкусовых качествах пищи до ее попадания в ротовую полость рыб хорошо развита у видов, имеющих многочисленные наружные вкусовые почки. Этим рыбам для принятия решения о схватывании или отвергании кормового объекта достаточно только коснуться его усами или другими морфологическими структурами, несущими наружные вкусовые почки.

Так, молодь осетровых рыб схватывает гранулы искусственного корма, содержащие органические кислоты, в несколько раз чаще, чем контрольные гранулы без кислот. Включение в состав гранул веществ, обуславливающих горький и соленый вкус, приводит к достоверному

Участие сенсорных систем рыб разных экологических групп в обеспечении последовательных фаз пищевого поведения

Экологическая группа	Фаза и этап пищевого поведения	Сенсорные системы								
		зрительная	обонятельная	слуховая	сейсмическая	электроцентровая	общая химическая	осязательная	вкуссовая	
									наружная	внутриротовая
Планктофаги	III	+	+	+	-	-	-	-	-	-
	IV ₁	+	+	+	-	-	-	-	-	-
	IV ₂	+	-	-	+	-	-	-	-	-
	V ₁	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	V ₂	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Бентофаги	III	+	+	+	-	-	-	-	-	-
	IV ₁	+	+	+	-	+	-	-	-	-
	IV ₂	+	+	+	+	+	+	+	+	-
	V ₁	+	-	-	+	+	+	+	+	-
	V ₂	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Сумеречно-дневные хищники-засадчики	III	+	-	-	-	-	-	-	-	+
	IV ₁	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	IV ₂	+	-	-	+	-	-	+	-	-
	V ₁	+	-	-	-	+	+	+	+	-
	V ₂	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Сумеречно-дневные хищники-угонщики	III	+	-	+	-	-	-	-	-	-
	IV ₁	+	-	+	-	-	-	-	-	-
	IV ₂	+	-	-	+	-	-	-	-	-
	V ₁	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	V ₂	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Ночные хищники	III	-	+	+	-	-	-	-	-	+
	IV ₁	-	+	+	-	-	-	-	-	-
	IV ₂	-	+	+	-	+	+	+	+	-
	V ₁	+	-	-	+	+	+	+	+	-
	V ₂	-	-	-	-	+	+	+	-	+

уменьшению схватывания таких гранул (Касумян, Кажлаев, 1989а). Усиление схватывания гранул вызывают многие аминокислоты.

Даже у рыб с многочисленными наружными вкусовыми рецепторами окончательный контроль качества схваченной добычи осуществляется интраоральной вкусовой рецепцией, которая, как предполагают (данные на этот счет крайне малочисленны), обладает повышенной чувствительностью и более широким спектром воспринимаемых веществ. Особенно важную роль внутриротовой вкус играет в контроле качества добычи у рыб со слабо развитой наружной вкусовой чувствительностью, например у крупных хищников: акул, тунцов. Экспериментами на этих рыбах показано, что схваченный ими корм, предварительно обработанный хином или ядохимикатами, отвергался лишь после попадания в ротовую полость (Atema, 1980). У бентосоядных рыб, у которых при питании захватывается, как правило, с кормом большое количество грунта, внутриротовая вкусовая чувствительность обеспечивает отделение несъедобных объектов от съедобных и заглатывание только или преимущественно последних. Некоторое значение на завершающей фазе пищевого поведения может иметь и информация о механических свойствах добычи — так называемой текстуре корма. Так, показано, что невысокий процент потребления молодью рыб некоторых планктонных организмов при их достаточном количестве в среде в значительной мере обусловлено жесткостью наружных покровов, наличием шипов, колючек, выростов и других защитных структур наружного скелета (Hunter, 1980).

Таким образом, пищевое поведение рыб имеет полисенсорное обеспечение. Роль отдельных органов чувств различна на разных фазах пищевого поведения и у видов, различных по экологии. Приведенные выше результаты с определенной долей условности представлены в табл. 2. Анализ этих данных свидетельствует о смене ведущих сенсорных систем по мере прохождения последовательных фаз пищевого поведения, о су-

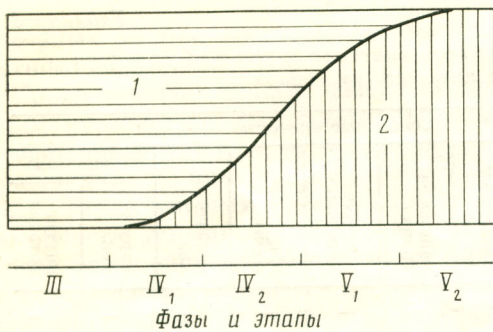


Рис. 1

Рис. 1. Значение органов чувств дистантного и контактного действия на разных фазах и этапах пищевого поведения рыб. 1 — дистантные органы чувств; 2 — контактные органы чувств

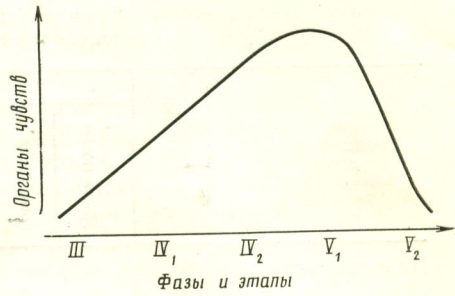


Рис. 2

Рис. 2. Сенсорная обеспеченность последовательных фаз и этапов пищевого поведения рыб

существовании некой сенсорной цепи, состав и число звеньев в которой определяется экологией вида, стратегией питания, уровнем развития отдельных органов чувств. Наиболее длинная сенсорная цепь пищевого поведения может быть у видов, имеющих относительно высокое развитие большинства сенсорных систем, например у рыб-бентофагов, обитающих в прибрежье или на небольших глубинах; наиболее короткая цепь — у рыб с гипертрофированным развитием или резким недоразвитием одной из сенсорных систем, например зрительной, как у большинства планктофагов и крупных хищников-угонщиков или у глубоководных рыб и рыб подземных водоемов.

Другая закономерность, которая следует из анализа табл. 2, — это происходящая в процессе пищевого поведения последовательная смена ведущих органов чувств от обладающих наибольшей дистантностью действия к органам чувств с крайне ограниченной дистантностью действия или к контактными сенсорными системам (рис. 1).

Кроме того, по мере протекания пищевого поведения наблюдается последовательное усиление сенсорной обеспеченности фаз пищевого поведения (рис. 2). Максимальная обеспеченность достигается на этапах ближнего поиска и схватывания кормового объекта. При этом, несмотря на возможные различия по составу и числу органов чувств, участвующих в сенсорном обеспечении пищевого поведения, его завершающая фаза у всех рыб основывается на внутриротовой вкусовой чувствительности, а также на функции тактильного чувства. У большого числа видов фазы пищевого поведения, начиная от III и заканчивая V, связаны с деятельностью органов химического чувства: обонянием, наружным и внутриротовым вкусом, общей химической чувствительностью. Все это подчеркивает особую роль и значимость хеморецепции в пищевом поведении рыб.

В отличие от полисенсорного обеспечения пищевого поведения рыб в целом отдельные фазы могут иметь как моно-, так и комплексное оснащение с выделением ведущего рецептора или равнозначной ролью каждого из органов чувств. При наличии ведущего рецептора или моносенсорном обеспечении такой или иной фазы пищевого поведения ее реализация возможна только при условии функционирования этого рецептора. Блокировка этого сенсорного канала может прерывать осуществление не только отдельной фазы, но и всей пищевой реакции в целом. Так, например, зрительная депривация у европейского керчака *Myoxocephalus scorpius* приводит к полной потере поиска и схватывания корма (Чинарина, Трошичева, 1975), у звездчатого ската *Raja radiata* полная элиминация пищевого поведения происходит при ольфакторной депривации (Чинарина, Трошичева, 1980). В то же время зрительная и обонятельная деафферентация, например, у трески (Чинарина, 1975; Чинарина, Трошичева, 1975), обладающей достаточно высоким развитием многих сенсорных

систем (Девицина, 1985), не вносит каких-либо существенных изменений в ее поведенческую пищевую реакцию. Отсутствие глубокой сенсорной специализации у таких видов обеспечивает смену ведущих органов чувств с изменением конкретных условий абиотической среды, в которых реализуется пищевое поведение. Например, при высокой освещенности беломорская треска *Gadus morhua marisalbi* активно использует зрительный канал для поиска жертвы, ориентации на нее и схватывания, и в этих условиях зрение служит ведущей сенсорной системой. Однако в ночные часы треска также не теряет способность питаться, даже подвижным кормом, что свидетельствует о достаточно высоком развитии таких органов чувств, как обоняние, боковая линия, тактильное чувство (осознание) и вкус, которые в условиях темноты приобретают свойства ведущего рецептора в обеспечении всего пищевого поведения или отдельных его фаз. О глубине, например, зрительной специализации рыб определенного вида можно судить по степени выраженности суточной ритмики питания.

Смена сенсорного обеспечения пищевого поведения у рыб может происходить не только в связи с изменением такого важнейшего параметра среды, как освещенность, но и с изменением других абиотических и биотических факторов. Так, существенным образом влияет на обонятельную чувствительность к пищевым запахам температура воды (Jones, 1984). При высокой мутности воды в пищевом поведении возрастает роль обонятельной и особенно вкусовой наружной рецепции (Василевская, 1974); роль зрения в этих условиях резко снижается в связи с уменьшением его остроты, дистанции поиска и обнаружения объектов питания (Matsuike et al., 1984; Boehlert, Morgan, 1985).

Способность рыб определять местонахождение добычи по химическим сигналам зависит и от гидродинамических условий в водоеме: большинство рыб при отсутствии течения проявляет в ответ на восприятие пищевых запахов лишь усиление двигательной активности и ненаправленный поиск места их подачи. При наличии потока воды локализация источника запаха происходит гораздо эффективнее (Kleerekoper, 1982). При этом, как было показано для глубоководных рыб, чем выше скорость течения, тем быстрее и точнее рыбы с помощью обоняния находят приманку (Wilson, Smith, 1984). У рыб с высоким развитием наружной вкусовой рецепции локализация источника пищевого химического сигнала происходит быстрее при отсутствии течения воды (Bardach et al., 1967).

В современных условиях, когда водоемы испытывают мощную антропогенную нагрузку, изменение сенсорного обеспечения пищевого поведения может происходить в результате действия многих загрязняющих веществ или при изменении pH воды природных водоемов. Особенно сильно страдают в этом случае хемосенсорные системы, рецепторный аппарат которых наиболее доступен для внешних факторов (Brown et al., 1982; Lemly, Smith, 1985). У рыб под действием многих загрязняющих веществ наблюдаются снижение или редукция чувствительности к пищевым химическим сигналам и даже извращение характера поведенческой реакции на пищевые запахи с аттрактивной на репеллентную. Нарушается функция не только обонятельной системы, но и, что особенно опасно, наружной и внутривидовой вкусовых систем, которые у большинства видов являются ведущими и по существу единственными сенсорными системами, отвечающими за окончательный контроль качества пищи, ее соответствие пищевым потребностям организма (Maskau, 1977; Kamchen, Nara, 1980). Под действием загрязняющих веществ, особенно нейротропного действия, может нарушаться функция и других сенсорных систем рыб.

Сенсорная обеспеченность пищевого поведения существенным образом меняется в онтогенезе рыб. Первыми, насколько можно судить по немногочисленным и отрывочным сведениям, формируются и начинают участвовать в пищевом поведении органы чувств, осуществляющие контрольные функции или функции ближнего поиска и ориентации на жертву. Это прежде всего вкусовая система, как внутривидовая, так и наружная (Певзнер, 1985; Касумян, Кажлаев, 1989а), и система электрорецепции (Никольская, 1989), затем формируются органы чувств с большей ди-

стантностью действия: боковая линия (Дислер, 1960), зрение (Бабурина, 1972); обоняние (Касумян, Кажлаев, 1989; Касумян, Пономарев, 1990). Сенсорная оснащенность ранней молодежи рыб, сроки формирования органов чувств тесно связаны с экологией молодежи — переходом к экзогенному питанию, изменением образа жизни в онтогенезе, сменой биотопа и переходом на питание другими кормовыми объектами. Косвенным указанием на постепенный характер усиления сенсорной оснащенности пищевого поведения в онтогенезе рыб могут служить сведения об уменьшении видового разнообразия питания по мере роста молодежи (Михеев, 1984).

Функциональные параметры сенсорных систем подвержены существенному влиянию мотивационного состояния рыб. Как уже упоминалось, степень накормленности рыб может менять их восприимчивость к пищевым сигналам, в частности к химическим, в очень широком диапазоне — от пищевой реакции максимальной интенсивности до полного безразличия к стимулу (Павлов, 1962). При этом у голодных рыб снижается пищевая избирательность, резко расширяется спектр сигналов, вызывающих проявление пищевой поисковой активности, повышается вероятность заглатывания схваченной добычи (Atema, 1980). По мере насыщения рыб пищевая селективность возрастает (Olla et al., 1970; Ивлев, 1977). Снижение чувствительности к пищевым сигналам наблюдается у некоторых рыб в период нерестовых миграций и проявления родительского поведения (Mrowka, 1984), у других видов повышение уровня половых гормонов в нерестовый период приводит к увеличению обонятельной чувствительности к пищевым запахам (Partridge et al., 1976). Пищевая активность и некоторые функциональные параметры органов чувств испытывают сезонные колебания (Metcalf et al., 1986).

Сенсорная обеспеченность пищевого поведения у многих рыб тесно связана со степенью групповой объединенности особей и их количеством в группе или стае. Установлено, что чем многочисленнее поисковая группа (до определенных пределов), тем быстрее рыбы отыскивают корм благодаря большему сенсорному диапазону у группы и хорошо выраженному у рыб подражательному поведению (Лещева, Жуйков, 1989). Эта особенность проявляется независимо от модальности ведущей сенсорной системы в поисковом поведении и реализуется, например, как за счет обонятельной, так и зрительной рецепции (Pitcher et al., 1982; Street, Hart, 1985). В группе со сложной социальной структурой при возникновении в среде пищевых сигналов происходит резкое обострение иерархических взаимоотношений благодаря появлению из числа ранее внешне эквипотенциальных рыб доминантной особи, которая препятствует питанию остальных особей группы, осуществлению ими пищевого поведения (Koebele, 1985; Касумян, Пономарев, 1986).

Важным механизмом, повышающим сенсорную обеспеченность пищевого поведения рыб, является эффект сенсibilизации функции органов чувств, активизации их деятельности, усиления поисковой активности в ответ на получение сигнала о присутствии корма. Как правило, это происходит после восприятия пищевых химических сигналов обонянием — системой, обладающей наибольшей дистантностью действия. В это время у рыб усиливается восприимчивость к зрительным, сейсмическим, вкусовым раздражителям и сигналам других модальностей, что имеет большое значение не только для повышения вероятности, но и для быстроты обнаружения кормового объекта (Касумян, Пономарев, 1989).

Подсенсорное оснащение пищевого поведения сопряжено с постоянным функционированием отдельных органов чувств в процессе осуществления всех фаз пищевого поведения, что особенно наглядно демонстрируют приведенные сведения о способности многих рыб сохранять или восстанавливать пищевое поведение, несмотря на те или иные депривации. При этом потеря какой-либо из сенсорных систем может приводить к компенсаторному усилению чувствительности к пищевым сигналам других органов чувств, как, например, это было установлено для хемосенсорных систем карповых и осетровых рыб — усиление вкусовой чувствительности после ольфакторной деафферентации (Касумян, Пономарев, 1989);

Касумян, Кажлаев, 1989). Вместе с обнаруженной структурной избыточностью рецепторных клеток (Пашенко, Касумян, 1984) способность к компенсаторному развитию и викариванию органов чувств, а также полисенсорный характер пищевого поведения являются важными адаптационными свойствами, обеспечивающими надежность сенсорного оснащения пищевого поведения рыб, а в конечном итоге — надежность осуществления рыбами этой формы поведения (Касумян, 1989).

Рыбы характеризуются наибольшей среди остальных позвоночных животных широтой спектра кормовых организмов, у многих видов наблюдается быстрый переход от одних объектов питания к другим в связи с ростом и развитием миграциями, а также суточными, сезонными или иными изменениями численности отдельных групп или видов кормовых организмов. Вместе с тем наблюдается несовпадение спектров питания даже у совместно обитающих рыб, поддержание ими определенного уровня пищевой специализации (Никольский, 1974; Хиатт, 1983). Быстрая смена объектов питания и сохранение при этом пищевого разнообразия в пределах диапазона, характерного для вида, основываются на соотношении условного и безусловного компонентов в реакциях рыб на пищевые сигналы разной природы, генетической детерминированности широты и лабильности совокупности эффективных стимулов для каждого из органов чувств. Данные, касающиеся сенсорного аспекта этой проблемы, весьма малочисленны. Так, опытами на ранних личинках атлантического лосося и мальках светлоперого судака *Stizostedion vitreum vitreum* (Clarke, Sutterlin, 1985; Masterson, Garling, 1986) установлено, что у молоди предпочтение цвета корма выражено крайне слабо и легко меняется в зависимости от пищевого опыта или не проявляется совсем. Что касается обонятельных пищевых сигналов, то генетическая детерминированность чувствительности рыб к ним, по-видимому, значительно выше. Это предположение основывается на данных, свидетельствующих о совпадении спектров эффективных аминокислот для обонятельной системы особей разных популяций одного вида (Goh, Tamura, 1980) или особей, относящихся к близкородственным видам (Касумян, Тауфик, 1989). В то же время чувствительность к обонятельным стимулам, так же как и к зрительным, может быть существенно модифицирована под влиянием индивидуального пищевого опыта особи (Atema, 1980; Mearns, 1985; Касумян, Пономарев, 1986). Аналогичные данные известны и для вкусовой системы. Все это не позволяет прийти к достаточно аргументированному выводу о преобладающей роли какой-либо из сенсорных систем в обеспечении видового уровня пищевой избирательности у рыб. По-видимому, деятельность каждой из сенсорных систем, участвующих в пищевом поведении, в той или иной степени связана с этим процессом.

Таким образом, осуществление пищевого поведения — важнейшего типа поведения рыб — основывается на деятельности практически всех известных для рыб органов чувств. Значение отдельных сенсорных систем в обеспечении этого поведения различно и зависит от экологии вида и присущей ему стратегии питания, а также от конкретной фазы пищевого поведения и комплекса абиотических и биотических факторов, на фоне которого протекает пищевая поведенческая реакция. В связи со структурной сложностью пищевого поведения выделение ведущих сенсорных систем возможно не для пищевого поведения в целом, а лишь для отдельных его фаз. В последовательном ряду фаз пищевого поведения независимо от экологии рыб наблюдается смена ведущих органов чувств от обладающих наибольшей дистантностью действия к сенсорным системам с крайней ограниченной дистантностью или к контактным органам чувств. Длина и состав такой сенсорной цепи пищевого поведения значительно варьируют с сохранением при этом, как правило, обязательного и широкого представительства хемосенсорных систем. Надежность сенсорного обеспечения пищевого поведения поддерживается комплексным характером участия органов чувств в осуществлении отдельных фаз пищевого поведения, на тесном функциональном взаимодействии сенсорных систем и способности их к викариванию и компенсаторному развитию функции.

- Андрияшев А. П. 1944. Способы добывания пищи у морского ерша (*Scorpaena porcus* L. // Журн. общ. биологии. Т. 5. № 1. С. 56–59.— 1944а. Роль органов чувств в отыскании пищи у морского налима // Там же. Т. 5. № 2. С. 123–127.— 1944б. Способы отыскания пищи у султанки (*Mullus barbatus ponticus* Essip.) // Там же. Т. 5. № 3. С. 193–196.— 1944 в. О биологии питания некоторых хищных рыб Черного моря // Докл. АН СССР. Т. 44. № 7. С. 320–323.— 1945. О способах питания рыб планктоном // Природа. № 4. С. 79–81.— 1955. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб // Тр. Совет. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М.: Изд-во АН СССР. С. 135–142.
- Андрияшев А. П., Арнольди Л. В. 1945. О биологии питания некоторых донных рыб Черного моря // Журн. общ. биологии. Т. 6. № 1. С. 53–62.
- Аронов М. П. 1962. Роль органов чувств в добывании пищи у рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 54. Вып. 1(4). С. 115–128.
- Бабурина Е. А. 1972. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М.: Наука. 146 с.
- Василевская Н. Е. 1974. О химической необонятельной рецепции у рыб // Основные особенности поведения и ориентации рыб. М.: Наука. С. 36–56.
- Гирса И. И. 1981. Освещенность и поведение рыб. М.: Наука. 165 с.
- Гиляров А. М. 1987. Факторы, определяющие выбор жертвы при питании пресноводных рыб зоопланктоном // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 3. С. 446–457.
- Девизица Г. В. 1985. Сравнительная оценка степеней развития обонятельного и зрительного анализаторов у экологически различных видов рыб Белого моря // Сигнализация и поведение рыб. Апатиты. С. 56–62.
- Дислер Н. Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР. 310 с.
- Ивлев В. С. 1977. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наук. думка. 272 с.
- Касумян А. О. 1989. Сенсорные механизмы обеспечения надежности хемокоммуникаций у рыб // Физиология морских животных. Апатиты. С. 17.
- Касумян А. О., Кажлаев А. А. 1989. Поведенческая реакция молоди осетровых рыб на естественные химические пищевые сигналы // Хемочувствительность и хемокоммуникация рыб. М.: Наука. С. 167–174.— 1989а. Отношение молоди севрюги к основным типам вкусовых веществ // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань. С. 135–136.
- Касумян А. О., Пономарев В. Ю. 1986. Исследование поведения данио-рерио *Brachydanio rerio* Hamilton-Buchanan (Cypriniformes, Cyprinidae) при действии естественных химических пищевых сигналов // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 4. С. 665–673.— 1989. Значение хеморецепции в пищевом поведении карповых рыб // Хемочувствительность и хемокоммуникация рыб. М.: Наука. С. 123–131.— 1990. Формирование пищевой поисковой реакции на естественные химические сигналы в онтогенезе карповых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 3. С. 447–456.
- Касумян А. О., Тауфик Л. Р. 1989. Аминокислоты как стимуляторы поисковой поведенческой реакции молоди осетровых рыб // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань. С. 133–135.
- Лещева Т. С., Жуйков А. Ю. 1989. Обучение рыб. М.: Наука. 109 с.
- Мантейфель Б. П. 1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука. 270 с.
- Мантейфель Б. П., Гирса И. И., Лещева Т. С., Павлов Д. С. 1965. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука. С. 3–81.
- Михеев В. Н. 1984. Размеры потребляемых жертв и избирательность питания у молоди рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 2. С. 243–252.— 1986. Повышение доступности для молоди рыб водных беспозвоночных при нарушении их поведения // Поведение водных беспозвоночных. Андронов. С. 18–22.
- Никольская М. П. 1989. Развитие системы ампулярных органов у большого амударьинского лопатоноса *Pseudoscaphyrhynchus kaufmani* // Морфология, экология и поведение осетровых. М.: Наука. С. 71–89.
- Николевский Г. В. 1974. Экология рыб. М.: Вышп. шк. 174 с.
- Павлов Д. С. 1959. Опыты по питанию налима *Lota lota* (L.), при различной освещенности // Биол. науки. № 4. С. 42–46.— 1962. Некоторые данные об обонянии морского налима (*Gaidropsarus mediterraneus*) и его значение при отыскании пищи // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 2. С. 361–366.— 1962а. О доступности молоди атерин для смарид в разных условиях освещенности // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 6. С. 948–950.
- Павлов Д. С., Сбкин Ю. Н., Попова И. К. 1970. Роль органов чувств при питании молоди осетровых рыб // Зоол. журн. Т. 49. Вып. 6. С. 872–890.
- Пащенко Н. И., Касумян А. О. 1984. Дегенеративные и восстановительные процессы в обонятельной выстилке белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.) (Cyprinidae) после действия на нее детергента тритон-X-100 // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 1. С. 128–139.
- Певзнер Р. А. 1985. Ультраструктурная организация вкусовых рецепторов костнохрящевых рыб. III. Личинки в период желточного питания // Цитология. Т. 27. № 11. С. 1240–1246.

- Сбкин Ю. Н. 1980. Возрастные изменения зрения рыб в связи с особенностями их поведения. М.: Наука. 85 с.
- Протасов В. П. 1978. Поведение рыб. Механизмы ориентации рыб и их использование в рыболовстве. М.: Пищ. пром-сть. 296 с.
- Хватт К. Д. 1983. Стратегия питания // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть. С. 70-111.
- Чинарина А. Д. 1975. Морфо-физиологическая организация анализаторных систем пищевого поведения рыб // Сигнализация морских животных. Апатиты. С. 88-121.
- Чинарина А. Д., Трошичева Н. В. 1975. Пищедобывательные реакции трески *Gadus morhua mortua* L. и европейского керчака *Muchocephalus scorpius* (L.) при выключении зрительной рецепции // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 6. С. 1107-1114.- 1980. Питание и пищевое поведение ската *Raja radiata* (Dopovan) в экспериментальных условиях // Сигнализация и поведение морских рыб. Л.: Наука. С. 65-74.
- Atema J. 1980. Chemical senses, chemical signals and feeding behaviour in fishes // Fish behavioural and its use in the capture and culture of fishes. Manila. P. 57-101.
- Atema J., Holland K., Ikehara W. 1980. Olfactory responses of yellow-fin tuna (*Thunnus albacares*) to prey odors chemical search image // J. Chem. Ecol. V. 6. № 2. P. 457-465.
- Bardach J. E., Todd J. H., Crickmer R. 1967. Orientation by taste in fish of the genus *Ictalurus* // Science. № 155. P. 1276-1278.
- Blaxter J. H. S. 1975. Fish vision and applied research // Vision Fish. New Approaches Research. N. Y.; L. P. 751-773.
- Boehlert G. W., Morgan J. B. 1985. Turbidity enhances feeding abilities of larval Pacific herring, *Clupea harengus pallasi* // Hydrobiologia. V. 123. № 2. P. 161-170.
- Bohl E. 1982. Food supply and prey selection in planktivorous Cyprinidae // Oecologia. V. 53. № 1. P. 134-138.
- Brown S. R., Evans R. E., Thompson B. E., Hara T. J. 1982. Chemoreception and aquatic pollutants // Chemoreception in Fishes. Amsterdam. P. 363-394.
- Clarke L. A., Sutterlin A. M. 1985. Associative learning, short-term memory, and colour preference during first feeding by juvenile Atlantic salmon // Can. J. Zool. V. 63. № 4. P. 9-14.
- Confer J. L., Howick G. L., Corzette M. H., Kramer S. L. 1978. Visual predation by planktivores // Oikos. V. 31. № 1. P. 27-37.
- Gilbert P. W. 1963. The visual apparatus of sharks // Sharks and survival. Indianapolis. P. 283-326.
- Goh Y., Tamura T. 1980. Olfactory and gustatory responses to amino acids in two marine teleosts - red sea bream and mullet // Comp. Biochem. Physiol. V. 66C. P. 217-224.
- Hessen D. O. 1984. Selective zooplankton predation by pre-adult roach (*Rutilus rutilus*): the size-selective versus the visibility-selective hypothesis // Hydrobiologia. V. 124. № 1. P. 73-79.
- Holanov S. H., Tash J. C. 1978. Particulate and filter feeding in threadfin shad, *Dorosoma petenense*, at different light intensities // J. Fish Biol. V. 13. № 5. P. 619-625.
- Holmes R. A., Gibson R. N. 1986. Visual cues determining prey selection by the turbot, *Scophthalmus maximus* L. // J. Fish. Biol. V. 29. S. A. P. 49-58.
- Hunter J. R. 1980. The feeding behaviour and ecology of marine fish larvae // Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes. Manila. P. 287-330.
- Jones K. A. 1984. Temperature dependent attraction by goldfish to a chemical feeding cue presented alone and in combination with heated water // Physiol. and Behav. V. 33. P. 509-515.
- Kalmijn A. J. 1974. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs // Handbook of sensory physiology. N. Y. V. 3. P. 147-200.
- Kamchen R., Hara T. J. 1980. Behavioral reactions of whitefish (*Coregonus clupeaformis*) to food extract: an application to sublethal toxicity bioassay // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. № 975. P. 182-191.
- Kleerekoper H. 1982. The role of olfactory in the orientation of fishes // Chemoreception in fishes. Amsterdam. P. 201-225.
- Koebele B. P. 1985. Growth and the size hierarchy effect: an experimental assessment of three proposed mechanisms: activity differences, disproportional food acquisition, physiological stress // Environ. Biol. Fish. V. 12. № 3. P. 181-188.
- Lemly A. D., Smith R. J. F. 1985. Effects of acute exposure to acidified water on the behavioural response of fathead minnows, *Pimephales promelas*, to chemical feeding stimuli // Aquat. Toxicol. V. 6. № 1. P. 25-36.
- Mackay B. 1977. Visual and flavor cues in toxicosis conditioning of codfish // Behav. Biol. V. 19. P. 87-97.
- Masterson M. F., Garling D. L. 1986. Effect of food color on feed acceptance and growth of walleye fingerlings // Progr. Fish. Cult. V. 48. № 4. P. 306-309.
- Matsuike K., Shimazu Y., Nakamura Y. 1981. Relationship between turbidity of water and visual acuity of fish // JMH, Mer. V. 19. № 4. P. 159-164.
- McNicol R. E., Scherer E., Murkin E. J. 1985. Quantitative field investigations of feedings

- and territorial behaviour of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* // Environ. Biol. Fish. V. 12. № 3. P. 219-229.
- Mearns K. J. 1985. Response of atlantic salmon (*Salmo salar* L.) yearlings to individual l-amino acids // Aquaculture. V. 48. P. 253-259.
- Metcalfe N. B., Huntingford F. A., Thorpe J. E. 1986. Seasonal changes in feeding motivation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Zool. V. 64. № 11. P. 2439-2446.
- Mrowka W. 1984. Brood care motivation and hunger in the mouthbrooding cichlid *Pseudocrenilabrus multicolor* // Behav. Process. V. 9. № 2-3. P. 181-190.
- O'Brien W. J., Evans B., Luecke C. 1985. Apparent size choice of zooplankton by planktivorous sunfish: exceptions of the rule // Environ. Biol. Fish. V. 13. № 3. P. 225-233.
- Olla B. L., Katz H. M., Studholme A. L. 1970. Frey capture and feeding motivation in the bluefish, *Pomatomus saltatrix* // Copeia. № 3. P. 360-362.
- Partridge B. L., Liley N. R., Stacey M. E. 1976. The role of pheromones in the sexual behaviour of the goldfish // Anim. Behav. V. 24. P. 291-299.
- Pitcher T. J., Magurran A. E., Winfield J. J. 1982. Fish in larger shoals find food faster // Behav. Ecol. and Sociobiol. V. 10. № 2. P. 149-151.
- Puckett K. J., Dill L. M. 1985. The energetics of feeding territoriality in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Behaviour. V. 92. № 4-2. P. 97-111.
- Schmitt P. D. 1986. Prey size selectivity and feeding rate of larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax* Girard // Calif. Coop. Ocean Fish. Invest. Repts. V. 27. P. 153-161.
- Schwartz E. 1971. Die Ordnung von Wasserwellen durch Oberflächenfische // Z. Vergl. Physiol. V. 74. P. 64-80.
- Schwartz E., Hasler A. D. 1966. Perception of surface waves by the blackstripe topminnow, *Fundulus notatus* // J. Fish. Res. Board Can. V. 23. P. 1331-1352.
- Scott A. 1987. Prey selection by juvenile cyprinide from running water // Freshwater Biol. V. 17. № 1. P. 129-142.
- Stradmeyer L., Thorpe J. E. 1987. The responses of hatcheryreared Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr to pelleted and wild prey // Aquacult. Fish. Manag. V. 18. № 1. P. 51-61.
- Street N. E., Hart P. J. 1985. Group size and patch location by the stone loach, *Nemachilus barbatulus*, a non-visually foraging predator // J. Fish. Biol. V. 27. № 6. P. 785-792.
- Sutterlin A. M. 1975. Chemical attraction of some marine fish in their natural habitat // J. Fish. Res. Board Can. V. 32. № 6. P. 729-738.
- Wilson R. R., Smith K. L. 1984. Effect of near-bottom currents on detection of bait by the abyssal grenadier fishes *Coryphaenoides* spp., recorded in situ with a video camera on a free vehicle // Mar. Biol. V. 84. № 1. P. 83-91.
- Wunder W. 1927. Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten // Z. Vergl. Physiol. B. 6. № 1. S. 67-98.

Биологический факультет
Московского государственного университета

Поступила
28.IV 1990