

УДК 597.554.4.591.04

ЭЛЕКТРОГЕНЕРАЦИЯ И ХИЩНИЧЕСТВО ПРИ РАЗНОЙ ОСВЕЩЁННОСТИ У КЛАРИЕВОГО СОМА *CLARIAS MACROCEPHALUS* (CLARIIDAE)

© 2018 г. В. М. Ольшанский¹ *, А. О. Касумян²

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ, Москва, Россия

²Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: vmolsh@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.04.2018 г.

Исследовано влияние освещённости (свет—темнота) на электрогенерацию у клариевого сома *Clarias macrocephalus* при охоте на подвижных жертв (гуппи *Poecilia reticulata*). Зарегистрированы пять типов электрических событий, из которых монополярные электрические импульсы классифицированы как специализированные электрические разряды. Импульсы с многократной сменой полярности и большой длительностью представляют собой миограммы, сопровождающие двигательную активность рыб. Импульсы с сильной изрезанностью, короткие импульсы и серии импульсов могут занимать промежуточное положение между двумя категориями электрических разрядов. Электрогенерация происходит преимущественно в темноте, что соответствует суточному ритму питания клариевых сомов. Впервые показано, что все типы электрических событий, включая специализированные разряды, сом способен генерировать также и при одиночном содержании. Полученные результаты подтверждают принадлежность клариевого сома к слабоэлектрическим рыбам с эпизодической генерацией специализированных электрических разрядов. Обсуждается путь эволюции электрических рыб от неэлектрических предковых форм с эпизодической неспециализированной электрогенерацией несинхронизованных потенциалов действия к формам, генерирующим всё более и более синхронизованные потенциалы действия, и далее к специализированным электрическим рыбам, в том числе к сильноэлектрическим и/или к использующим электрогенерацию для локаторики и коммуникации.

Ключевые слова: клариевый сом *Clarias macrocephalus*, электрогенерация, слабоэлектрические рыбы, пищевое поведение, респираторное поведение, освещённость, эволюция электрогенерации.

DOI: 10.1134/S0042875218060164

Об использовании рыбами электрических разрядов в пищедобывательном поведении широко известно по примерам, касающимся сильноэлектрических рыб — электрических скатов *Torpedo* (Torpediniformes), электрического угря *Electrophorus electricus* (Gymnotiformes) и электрического сома *Malapterurus electricus* (Siluriformes) (Bauer, 1979; Belbenoit et al., 1979; Rankin, Moller, 1986; Moller, Rankin, 1995; Catania, 2015). Временно обездвиживая своих жертв сильными и неожиданными электрическими разрядами, эти хищники могут успешно охотиться даже на быстро плавающих пелагических рыб (Bray, Nixon, 1978). Многочисленные слабоэлектрические рыбы, постоянно генерирующие низкоамплитудные электрические разряды (Gymnotiformes, Mormyridiformes), обнаруживают присутствие рядом с ними любых объектов, в том числе и мелких пищевых организмов, по тем искажениям, которые эти объекты вносят в электрическое поле, создаваемое

рыбами. Благодаря электролокации слабоэлектрические рыбы легко отыскивают своих жертв среди зарослей водных растений или нагромождений камней в ночные часы, когда у этих рыб наблюдается суточный максимум двигательной, пищевой и иной активности (Lissmann, 1961). Развитые электрогенерация и электрорецепция позволяют некоторым мормириформным рыбам вести коллективный (групповой) поиск и охоту на подвижных жертв — форму хищничества, редко встречающуюся у рыб в целом и более характерную для высших позвоночных (Arnégard, Carlson, 2005).

Среди слабоэлектрических рыб особое положение занимают виды, генерирующие электрические разряды не постоянно, а эпизодически. К ним относятся ромботелье скаты (Rajiformes) (Ewart, 1892; Барон, 1982, 1994; Bratton, Ayers, 1982, 1987; Барон и др., 1994а), звездчѳетовые (Uranoscopidae) (Барон, Михайленко, 1976; Ба-

рон, 1982; Baron, 2009), некоторые сомообразные (Siluriformes) (Hagedorn et al., 1990; Орлов и др., 1993; Baron et al., 1994a, 1994b, 2005; Барон и др., 1994b, 1996; Моршнев, Ольшанский, 1997; Барон, Моршнев, 1998; Ольшанский и др., 2002, 2009; Барон, Ольшанский, 2009), а также представители эволюционно древних многопёровых (Cladistia) и двоякодышащих (Dipnoi) (Baron, Pavlov, 2003; Orlov et al., 2015). Ситуации, в которых эти рыбы производят эпизодические специализированные электрические разряды, к настоящему времени наиболее полно исследованы у клариевых сомов (Clariidae). Генерация слабых электрических разрядов сопровождает у клариевых сомов внутригрупповые агрессивно-оборонительные взаимодействия, причём электрическая активность между конфликтующими рыбами усиливается в темноте и при резкой смене освещённости (Касумян и др., 2013). Обязательным элементом сложного ритуала парного нереста клариевых сомов является генерация самкой короткой серии (залпа) электрических разрядов в строго определённый момент взаимодействия брачных партнёров (Ольшанский и др., 2009; Olshansky, 2010). Показано также, что клариевые сомы могут генерировать разряды при преследовании и атаке жертвы (Ольшанский и др., 2011a). Эта способность, остающаяся слабо изученной, представляет большой интерес не только для понимания роли электрогенерации в поведении клариевых сомов, но и в связи с проблемой эволюционного возникновения сильноэлектрических рыб, являющихся, как и клариевые сомы, рыбами с эпизодической генерацией электрических разрядов.

Цель настоящей работы — исследовать электрогенерацию у клариевых сомов при охоте на рыб-жертв в условиях разной освещённости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для экспериментов использованы половозрелые особи большеголового сома *Clarias macrocephalus* (полная длина (TL) 27–33 см, масса 150–280 г), отловленные в дельте Меконга и в небольших природных водоёмах на юге Вьетнама (провинция Камао). Рыб доставляли в лабораторию Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг), где до экспериментов их содержали в общем аквариуме (120 × 60 × 50 см, уровень воды 15 см) с внешним биофильтром при естественном режиме освещённости. Рыб кормили ежедневно сухим гранулированным кормом (Công Ty TNHH Harvest, Вьетнам). Температура воды варьировала в пределах 28–31°C, электропроводность — 70–100 мкСм/см.

В 1-й серии опытов одиночного клариевого сома предварительно выдерживали без кормления в отдельном аквариуме в течение 24 ч, а затем

переносили в стеклянный экспериментальный аквариум (60 × 60 × 30 см, уровень воды 25 см, аэрация отсутствовала), установленный в светоизолированной комнате. Вслед за сомом в аквариум помещали 10 групп *Poecilia reticulata* (TL 2.3–3.0 см, масса 0.1–0.3 г). Суммарная масса рыб-жертв не превышала суточный рацион, рекомендуемый для клариевых сомов (de Graaf, Janssen, 1996). Группы отлавливали в мелководном ручье в пригороде Нячанга и содержали в лабораторных условиях в течение 3–10 сут. при ежедневном кормлении сухим гранулированным кормом. После помещения рыб экспериментальный аквариум накрывали прозрачным стеклом, на которое устанавливали светодиодную пластиковую осветительную панель (55 × 55 см) с четырьмя 50-сантиметровыми отрезками светодиодной ленты RT-5000-12V по 30 светодиодов (smd 3528, “Arlight”) в каждой. Освещённость, создаваемая осветительной панелью на уровне поверхности воды, составляла ~ 700 лк. Работа панели регулировалась микропроцессорным устройством, отключавшим панель через 10 мин после её включения (предстартовый световой период), а затем поочередно включавшим и отключавшим панель каждые 30 мин. Изменение освещённости при включении и выключении панели происходило плавно (в течение 5 с).

Перед началом опыта экспериментатор включал осветительную панель, переводил в режим записи аппаратуру, регистрирующую электрические события в аквариуме, и покидал светоизолированную комнату. Опыт продолжался от 10 до 24 ч, его начало в большинстве случаев приходилось на светлое время суток. Во время опыта в световые периоды, т.е. при включённой осветительной панели, экспериментатор мог входить в светоизолированную комнату на 1–2 мин для промежуточного визуального подсчёта числа рыб-жертв, не съеденных хищником. После окончания опыта группы из аквариума удаляли, подсчитывали и продолжали в течение нескольких часов регистрировать электрическую активность сома в прежнем режиме смены освещённости (свет : темнота — 30 : 30 мин), но в отсутствие рыб-жертв (постопытный период). Затем сома отлавливали, измеряли и определяли пол по наличию или отсутствию уrogenитальной папиллы, имеющейся только у самцов. Перед следующим опытом аквариум освобождали от воды, несколько раз споласкивали и заливали чистой водой. Всего в серии 1 выполнено восемь опытов, для каждого из которых использовали сомов, случайно выбранных из группы ранее не участвовавших в экспериментах особей. Сохранившихся в живых рыб-жертв повторно для опытов не использовали. Суммарная продолжительность всех опытов составила более 126 ч, суммарная продолжительность постопытной регистрации — ~70 ч.

Во 2-й серии опытов одного клариевого сома помещали в стеклянный аквариум (50 × 45 × 30 см) без грунта и аэрации и прекращали кормление. Через 5 сут. в аквариум с одиночным сомом выпускали от 3 до 17 мальков золотой рыбки *Carassius auratus* (TL 3–4 см, приобретены в зоомагазине, г. Нячанг) и сразу же начинали видеозапись поведения рыб в двух ракурсах одновременно: через переднюю стенку аквариума и снизу сквозь дно (видеокамеры Sony HDR-SR12E и Sony HDR-XR520E). Для лучшего качества видеозаписи аквариум освещали люминесцентными лампами и светодиодными светильниками, что обеспечивало освещенность на поверхности воды ~1000 лк. Заднюю и боковые стенки закрывали непрозрачной ширмой. Параллельно с видеозаписью непрерывно регистрировали в аквариуме электрические события. Выполнено пять опытов длительностью от 1.5 до 6.0 ч. Для каждого из них использованы новые хищники и рыбы-жертвы. Общая продолжительность видеозаписей и регистраций электрической активности — 15 ч.

Для непрерывной регистрации электрической активности использовали 4- или 8-электродные установки. Угльные электроды (20 × 1 × 1 см), обёрнутые поролоном для предотвращения прямого прикосновения к ним опытных рыб, закрепляли в углах экспериментального аквариума (серия 2) или в углах и в середине его боковых стенок (серия 1). Электроды попарно присоединяли соответственно к одному или двум двухканальным микропроцессорным автономным приборам, регистрирующим происходящие в аквариуме электрические события и записывающим их во внутреннюю флэш-память. В серии 1 экспериментальный аквариум и все регистрирующие приборы размещали в экранированной камере.

Приборы фиксировали все электрические события в аквариуме, если их амплитуда хотя бы по одному из электродов превышала установленный порог — 1/16 максимальной величины амплитуды монополярных электрических импульсов, регистрируемых в аквариуме такого же размера при парных агрессивных взаимодействиях клариевых сомов (Ольшанский и др., 2011а). Во флэш-памяти приборов фиксировали форму и величину каждого зарегистрированного электрического события, а также точное время его возникновения (с точностью до 1 мс). Эти данные переносили с флэш-памяти в компьютер после завершения каждого опыта. Все зафиксированные в опыте электрические события просматривали с помощью специально разработанной программы Guard-2008, которая переносит данные о времени возникновения каждого электрического события в формируемый этой программой файл MS-Excel. Для усреднения формы некоторых из них электрические импульсы приводили к положительной полярности, нормировали к одной и той же амплитуде, совме-

щали по переднему фронту и определяли медиану на шкале времени. Детальное описание оборудования и его применения, а также методика анализа данных приведены ранее (Olshansky, 2010; Касумян и др., 2013).

Статистический анализ выполнен с использованием непараметрических критериев χ^2 , Вилкоксона и коэффициента корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Охота на жертв и электрогенерация в режиме свет–темнота (серия 1)

Охота на жертв. В шести из восьми выполненных опытов хищник съел более половины всех жертв в аквариуме (≥ 7), причём в двух из этих опытов (№ 2 и 5) несъеденной оставалась лишь одна жертва, а в одном опыте (№ 8) были съедены все 10 подсаженных к хищнику гуппи (табл. 1). Промежуточный контроль за питанием хищника, проведённый в пяти опытах (№ 4–8) во время световых периодов, показал, что первые жертвы потребляются уже в течение первого часа опыта. Так, к этому времени хищником были съедены одна (№ 7) и три (№ 8) жертвы, а после первых 3 ч экспозиции хищник съел две (№ 6), четыре (№ 5) и шесть (№ 8) жертв. Спустя 5–6 ч после начала экспозиции более половины посаженных жертв съедались сомом во всех пяти опытах, в которых вели промежуточный контроль. Визуальное наблюдение за жертвами в световые периоды показало, что гуппи в аквариуме держатся все вместе и скоординированно перемещаются в основном у поверхности воды в противоположном от хищника углу аквариума и лишь изредка опускаются вниз.

Не выявлена значимая связь общего числа съеденных в опыте жертв с длиной и массой тела хищников (соответственно $r_s = -0.421$, $p > 0.05$ и $r_s = 0.031$, $p > 0.05$) (табл. 1). Потребление жертв не определяется также длительностью их совместного пребывания с хищником ($r_s = 0.060$, $p > 0.05$), которая варьировала от 9.0 до 24.5 ч, т.е. отличалась более чем в 2.5 раза (рис. 1). Так, опыт № 1, в котором хищник истребил минимальное число жертв (4), продолжался 14 ч 31 мин, а опыт № 8, где были съедены все 10 жертв — лишь 11 ч 50 мин, т.е. был на 20% короче по времени.

Интенсивность потребления жертв мало зависит от их общего числа в аквариуме. На это указывают результаты, полученные в близких по длительности опытах (№ 7 и 8), в которых промежуточный подсчёт несъеденных хищником рыб-жертв проводили многократно: число остающихся в живых рыб-жертв убывало в ходе этих опытов равномерно, несмотря на последовательное снижение численности объектов охоты хищника (рис. 2).

Таблица 1. Результативность охоты и электрическая активность одиночных особей клариевого сома *Clarias macrocephalus* (хищник) в присутствии 10 гуппи *Poecilia reticulata* (жертвы) и в их отсутствии при содержании в режиме чередующихся 30-минутных темновых и световых периодов

№ опыта	Опытные особи			Хищник совместно с жертвами					Хищник без жертв			
				Экспозиция, ч:мин	Число съеденных жертв, экз.	Электрические события			Экспозиция, ч:мин	Электрические события		
	Пол	TL, см	Масса, г			темнота	свет	всего		темнота	свет	всего
1	Самка	29.5	174	14:31*	4	17	0	17	20:47	12	15	27
2	Самец	29.0	172	17:14	9	27	15	42	5:31	21	2	23
3	Самка	28.0	177	24:30	7	27	10	37	4:20	1	0	1
4	То же	26.5	136	23:28	5	113	30	143	14:57	40	6	46
5	Самец	29.5	162	24:18	9	82	2	84	—	—	—	—
6	То же	29.0	166	9:13	7	8	10	18	12:52	8	8	16
7	»	29.5	150	10:12	8	35	1	36	10:23	14	3	17
8	»	28.0	119	11:50	10	127	29	156	0:41	14	0	14

Примечание. * В опыте № 1 электрические события регистрировали в течение первых 5 ч 31 мин.

Выявлена связь интенсивности потребления жертв с полом хищника: в среднем самки сома при любой продолжительности опыта потребляли меньше гуппи, чем самцы (табл. 1, рис. 1). У самок также значительно ниже скорость потребления жертв (рис. 3а). На поимку и съедение одной жертвы во всех опытах они затрачивали намного больше времени, чем самцы: среднее значение этого показателя у рыб разного пола различается более чем в два раза (рис. 3б).

Электрогенерация в присутствии жертв. В основной период опытов (т.е. когда в аквариуме одновременно с хищником присутствовали рыбы-жертвы) суммарно зарегистрировано 533 электрических события. Их число варьирует от 17 до 156, но в большей части опытов не превышает 50.

В среднем электрические события регистрируются каждые 14.2 мин, причём в опытах с самками и самцами средний интервал между событиями близкий — соответственно 16.3 и 13.0 мин. На одну потреблённую жертву приходится в среднем около девяти электрических событий, в опытах с самками этот показатель больше, чем в опытах с самцами в 1.7 раза. В целом значимая связь числа зарегистрированных электрических событий с числом потреблённых в опыте жертв отсутствует ($r_s = 0.590$, $p > 0.05$), но обнаруживается с числом электрических событий, приходящихся на одну потреблённую жертву ($r_s = 0.881$, $p < 0.01$).

Электрические события в большинстве случаев зарегистрированы в темновые периоды (82%). В некоторых опытах доля электрических событий

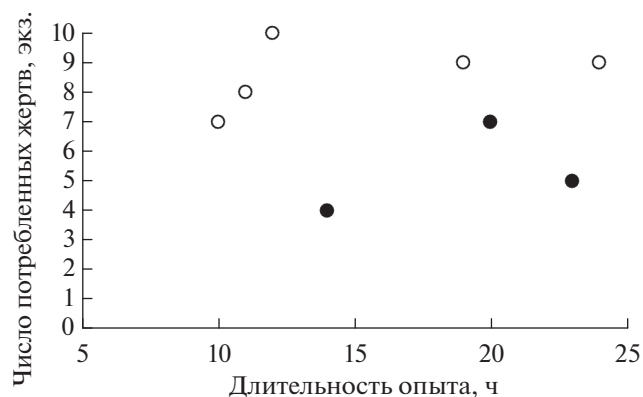


Рис. 1. Результативность охоты одиночных самцов (○) и самок (●) клариевого сома *Clarias macrocephalus* на 10 гуппи *Poecilia reticulata* при содержании в режиме чередующихся 30-минутных темновых и световых периодов в опытах разной длительности.

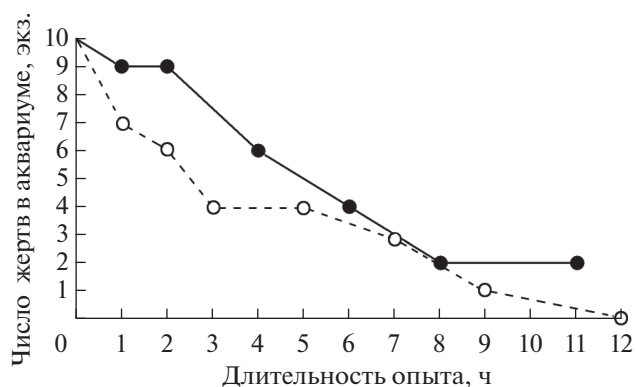


Рис. 2. Динамика потребления одиночными особями клариевого сома *Clarias macrocephalus* 10 гуппи *Poecilia reticulata* при содержании в режиме чередующихся 30-минутных темновых и световых периодов: (—○—) — опыт № 7, (—●—) — опыт № 8.

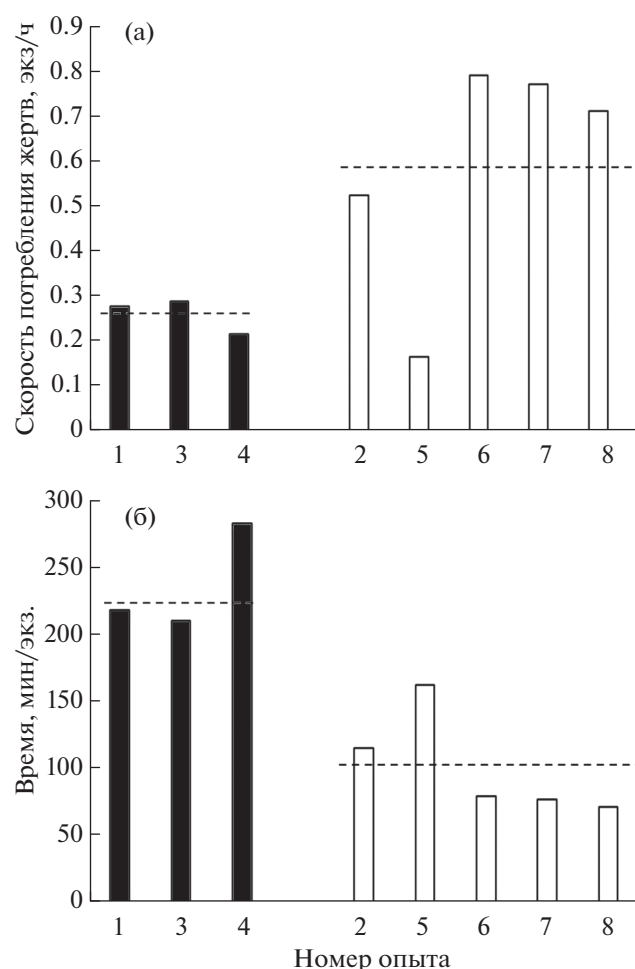


Рис. 3. Скорость потребления (а) и затрачиваемое на поимку одной жертвы время (б) у одиночных самок (■) и самцов (□) клариевого сома *Clarias microcephalus*, охотящихся на группу *Poecilia reticulata* в режиме чередующихся 30-минутных темновых и световых периодов; (—) — средние значения для самок и самцов.

темновых периодов достигает 97–100%, и лишь в одном опыте (№ 6) электрических событий произошло больше при включённой осветительной панели (56%). Более высокий уровень электрической активности в темновые периоды ($p < 0.05$) наблюдается в опытах, разных по длительности и числу электрических событий, с самками и самцами. При учёте длительности опыта видны значительные различия частоты возникновения электрических событий в темновые и световые периоды (рис. 4а).

Перевод рыб в темновой режим (выключение осветительной панели) сопровождается более выраженным усилением частоты электрогенерации, чем наступление светового периода. На первые 5 мин темновых периодов приходится 21% всех электрических событий, зарегистрированных в

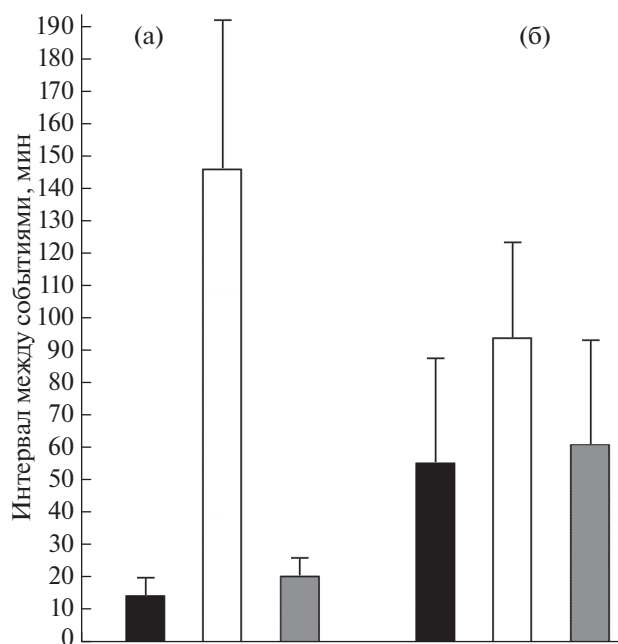


Рис. 4. Средний интервал между электрическими событиями в темновые (■) и световые (□) периоды и в среднем в течение опыта (■) с одиночными особями клариевого сома *Clarias microcephalus*: а — в присутствии жертв (группы *Poecilia reticulata*), б — в отсутствие жертв; (I) — ошибка среднего значения.

темноте, тогда как для световых периодов эта доля составляет только 12% ($p < 0.05$).

Электрогенерация в отсутствие жертв. После удаления из аквариума рыб-жертв, оставшихся несъеденными (постопытный период), электрическая активность снижается. Электрические события регистрируются в среднем лишь каждые 61 мин, т.е. в три раза реже, чем в присутствии жертв (рис. 4б). Как и в опыте, большинство электрических событий (76%) происходит в темновые периоды. Не изменяется также и реакция рыб на изменения освещённости: наступление темнового периода вызывало большее усиление электрогенерации, чем наступление светового периода. На первые 5 мин этих периодов приходится соответственно 24 и 12% всех зарегистрированных в них электрических событий.

Типы электрических событий. С целью дополнительного анализа электрогенераторной активности рыб все электрические события, зарегистрированные в серии 1 в основное время опытов и в постопытный период (677 суммарно), были разделены в соответствии с их амплитудой, длительностью, формой и другими параметрами на пять типов (рис. 5): монополярные импульсы (МИ), импульсы с сильной изрезанностью (ИИ), короткие импульсы (КИ), серии импульсов (СИ) и импульсы с многократной сменой полярности (ИСП).

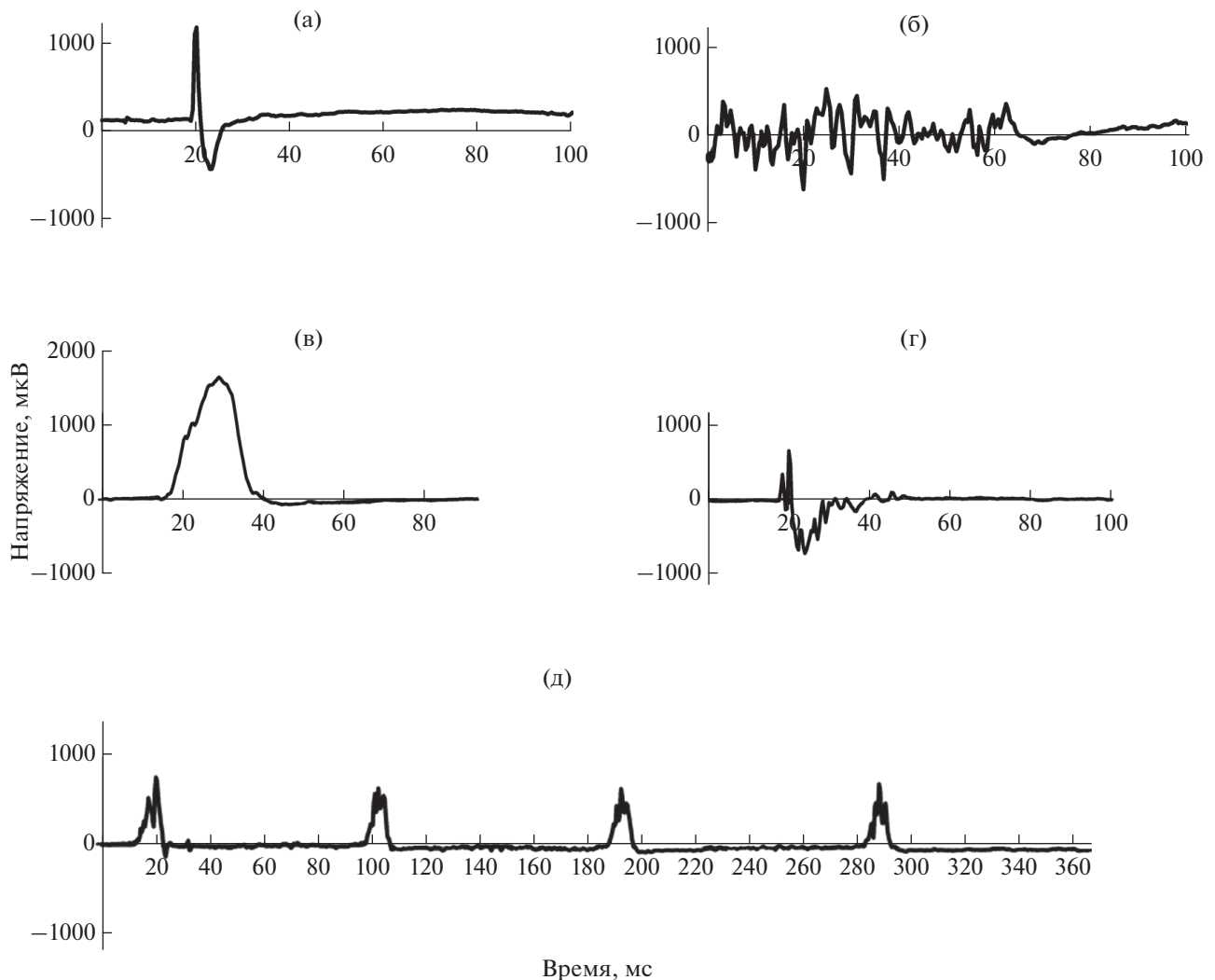


Рис. 5. Осциллограммы электрических событий разного типа, зарегистрированных во время охоты клариевого сома *Clarias macrocephalus* на гуппи *Poecilia reticulata*: а — короткие импульсы (КИ), б — импульсы с многократной сменой полярности (ИСП), в — монополярные импульсы (МИ), г — импульсы с сильной изрезанностью (ИИ), д — серии импульсов (СИ).

МИ имеют длительность от 8 до 40 мс и характерную форму, их амплитуда достигает 5–7 мВ (рис. 5в). ИСП имеют суммарную длительность до нескольких секунд и представляют собой хаотично следующие импульсы с многократной сменой полярности. При регистрации несколькими парами электродов амплитуда, фаза и форма ИСП могут заметно отличаться (рис. 5б). Осциллограммы ИИ имеют вид, промежуточный между МИ и ИСП; для многих ИИ характерно наличие низкочастотной компоненты с длительностью 10–50 мс (рис. 5г). Длительность КИ не превышает 5 мс, в них хорошо различимы противоположные фазы (биполярность) (рис. 5а). Выделение КИ в отдельный тип в значительной степени обусловлено трудностью отнесения их к какому-либо из выше приведённых типов. СИ представля-

ют собой последовательность из несколько (до трёх–восьми) импульсов длительностью около 15 мс, следующих с интервалом от 50–60 до 80–90 мс (рис. 5д). СИ сопровождается особым типом респираторного поведения — обильный выброс воздуха.

Среди выделенных типов электрических событий наиболее часто в световые и темновые периоды регистрируются ИСП, ИИ и МИ; КИ и СИ выявлены далеко не во всех опытах и их доля среди всех событий крайне низкая (рис. 6а, табл. 2). Такое соотношение разных типов электрических событий сохраняется и в постопытный период, несмотря на снижение общей электрогенераторной активности: также наиболее часто регистрируются ИСП, ИИ и МИ и редко — КИ и СИ; остаётся таким же и соотношение между возникновением

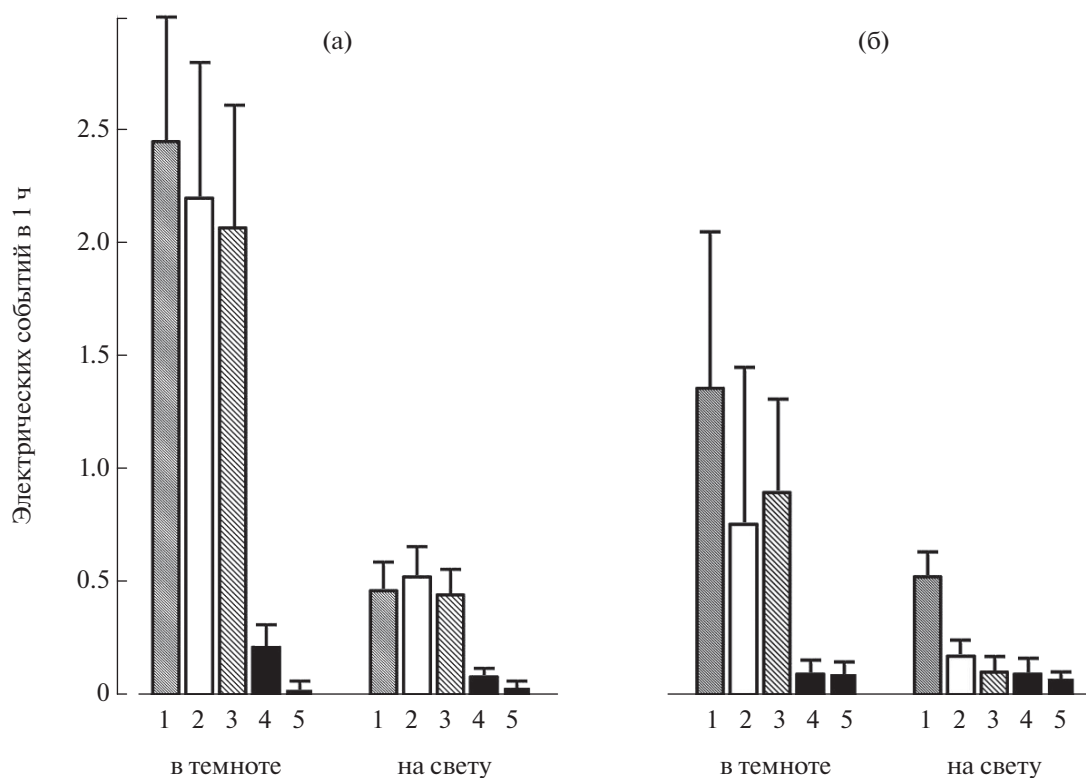


Рис. 6. Средняя частота возникновения электрических событий разного типа в темновые и световые периоды в опытах с одиночными особями клариевого сома *Clarias macrocephalus*: а – в присутствии жертв (группы *Poecilia reticulata*), б – в отсутствие жертв; 1 – ошибка среднего значения; 1 – ИСП, 2 – ИИ, 3 – МИ, 4 – КИ, 5 – СИ (обозначения импульсов см. на рис. 5).

электрических событий в темновые и световые периоды (рис. 6б). Для ИСП статистический анализ выявил, что доля этого типа электрических

событий, регистрируемых в темноте в постопытный период, достоверно ниже, чем в присутствии жертв ($p < 0.05$).

Таблица 2. Частота генерации электрических событий разного типа одиночными особями клариевого сома *Clarias macrocephalus* (хищник) в присутствии 10 групп *Poecilia reticulata* (жертвы) и в их отсутствии при содержании в режиме чередующихся 30-минутных темновых и световых периодов

№ опыта	Хищник совместно с жертвами										Хищник без жертв									
	МИ		ИИ		КИ		СИ		ИСП		МИ		ИИ		КИ		СИ		ИСП	
	темнота	свет	темнота	свет	темнота	свет	темнота	свет	темнота	свет	темнота	свет	темнота	свет	темнота	свет	темнота	свет	темнота	свет
1	0.54	0	1.27	0	0.18	0	0	0	1.09	0	0	0.05	0.10	0.14	0	0.10	0.14	0.10	0.29	0.29
2	0.23	0	1.11	0.06	0	0.06	0.06	0.12	0.17	0.64	0	0	1.09	0	0	0.18	0	0	2.72	0.18
3	0	0	0.57	0.25	0.08	0.08	0	0	0.45	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0.23	0
4	4.72	1.15	0.09	0.04	0	0	0	0	0	0.09	2.08	0.27	0.60	0.13	0	0	0	0	0	0
5	0.29	0.04	0.87	0.04	0	0	0	0	0.22	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	0.33	0	0.11	0.90	0	0.11	0	0	0.45	0.11	0	0	0.08	0	0	0	0	0	0.54	0.62
7	0.10	0	0.98	0	0.49	0	0	0	1.86	0.10	0	0	0.10	0	0.29	0	0	0	0.96	0.29
8	0.09	0	5.41	1.35	0.42	0.09	0	0	4.80	1.01	0	0	8.82	0	0	0	0	0	11.77	0

Примечание. Импульсы: МИ – монополярные, ИИ – с сильной изрезанностью, КИ – короткие, СИ – серии импульсов, ИСП – с многократной сменой полярности.

Охота на жертв и электрогенерация при непрерывном освещении (серия 2)

При постоянном освещении сом большую часть времени неподвижно лежит на дне аквариума в углу или прижавшись к стенке. Перемещения по аквариуму или быстрые подъёмы вверх к поверхности воды для захвата новой порции воздуха для дыхания совершает редко. Подсаженная в аквариум молодь золотой рыбки быстро успокаивается и начинает плавать стайкой в основном у дна или в толще воды, но на удалении от хищника, в поисках пищи схватывает подходящие по размеру частички, взвешенные в воде или лежащие на дне.

Появление в аквариуме молоди золотой рыбки активизирует хищника. Он начинает чаще и более длительное время плавать, причём не только по дну, но и в толще воды, может ощупывать углы аквариума выставленными вперёд длинными усами. Ещё через некоторое время наблюдаются первые спорадические преследования и попытки сома схватить убегающую молодь. Такие атаки и броски хищника почти всегда безрезультатны из-за согласованного защитного маневрирования и высокой подвижности стайной молоди. За весь период наблюдений (15 ч) хищнику удалось схватить лишь двух жертв: одну в опыте, когда к сому были подсажены две жертвы, а другую — в опыте с 15 жертвами. В последнем опыте, продолжавшемся 6 ч, жертва была съедена только через 1 ч 23 мин после подсаживания молоди к сому. Поэтому постепенно преследования жертв становятся реже, хищник чаще замирает на дне и совершает новые попытки догнать и схватить жертву обычно после подъёма за очередной порцией воздуха для дыхания.

Суммарно в пяти опытах зафиксировано 44 МИ и 35 ИСП. ИСП возникают во время преследований и атак на жертву, МИ — только при попытке сома схватить жертву, обычно в момент завершающего броска, когда хищник достигает жертвы усами, а расстояние до неё не превышает 1–2 см (рис. 7). Однако и в таких ситуациях МИ генерируются далеко не всегда, а лишь примерно в 30% случаев. Если хищнику не удаётся приблизиться к жертве вплотную, МИ не возникают. На протяжении свыше 15 ч видеозаписей зарегистрировано всего два разряда типа СИ. Происходили они во время своеобразных действий находящегося на дне аквариума сома — интенсивного выброса двух–трёх порций многочисленных мелких пузырьков воздуха при быстрых, коротких, энергичных конвульсивных встряхиваниях головы. Пузырьки воздуха высвобождаются из-под жаберных крышек, последняя порция — через ротовое отверстие. Сразу после таких действий сом поднимается вверх и захватывает порцию свежего воздуха для дыхания. Обычные респираторные

акты, когда сом поднимается к поверхности воды, захватывает ртом воздух и выбрасывает через жаберные отверстия по крупному пузырьку отработанного воздуха, электрическими событиями не сопровождаются. Обычные респираторные акты происходят регулярно, в среднем каждые 1–3 мин, их частота в неаэрируемом аквариуме определяется двигательной активностью рыбы (рис. 8). ИИ возникают при сильных и многократных синусоидных (ундулирующих) боковых плавательных изгибах, когда сом, уткнувшись головой в угол или стенку аквариума, как бы пытается преодолеть это препятствие.

ОБСУЖДЕНИЕ

Источником всех электрических событий, которые были зарегистрированы в ходе выполнения настоящей работы, является клариевый сом. Это следует из того, что не выявлено каких-либо качественных отличий между спектром электрических событий, регистрируемых в экспериментальном аквариуме при нахождении в нём только сома или сома совместно с группой (рис. 6). Клариевый сом способен генерировать широкий спектр электрических событий, амплитуда которых превышает довольно высокий установленный пороговый уровень. Электрический репертуар включает специализированные и неспециализированные электрические разряды.

Среди всех типов электрических событий, зарегистрированных нами в опытах, специализированными разрядами являются МИ. По своим характеристикам — по форме и монополярности (монофазности) осциллограммы импульса и его длительности — они полностью совпадают со специализированными разрядами, генерируемыми клариевым сомом при агрессивно-оборонительных парных взаимодействиях (Ольшанский и др., 2002, 2009, 2011а; Olshansky, 2010; Касумян и др., 2013) и регулируемыми внутригрупповыми (иерархические) отношениями у этих рыб (Барон и др., 1994б; Baron et al., 1994а). Важным представляется соответствие формы и длительности МИ физиологическим характеристикам специализированной электрорецепции у клариевых сомов. Именно к таким импульсам с длительностью, превышающей 10 мс, ампулярные рецепторы сомов имеют максимальную чувствительность (Lissmann, Machin, 1963). Сигнальные серии сходных монополярных электрических импульсов генерирует самка клариевого сома во время сложно организованного ритуала парного нереста (Ольшанский и др., 2009, 2011б). При генерации таких разрядов самка сома неподвижна, что служит дополнительным аргументом в пользу специализированного характера МИ, поскольку мышечные структуры, из которых происходят специализированные электрогенераторные органы, в процессе

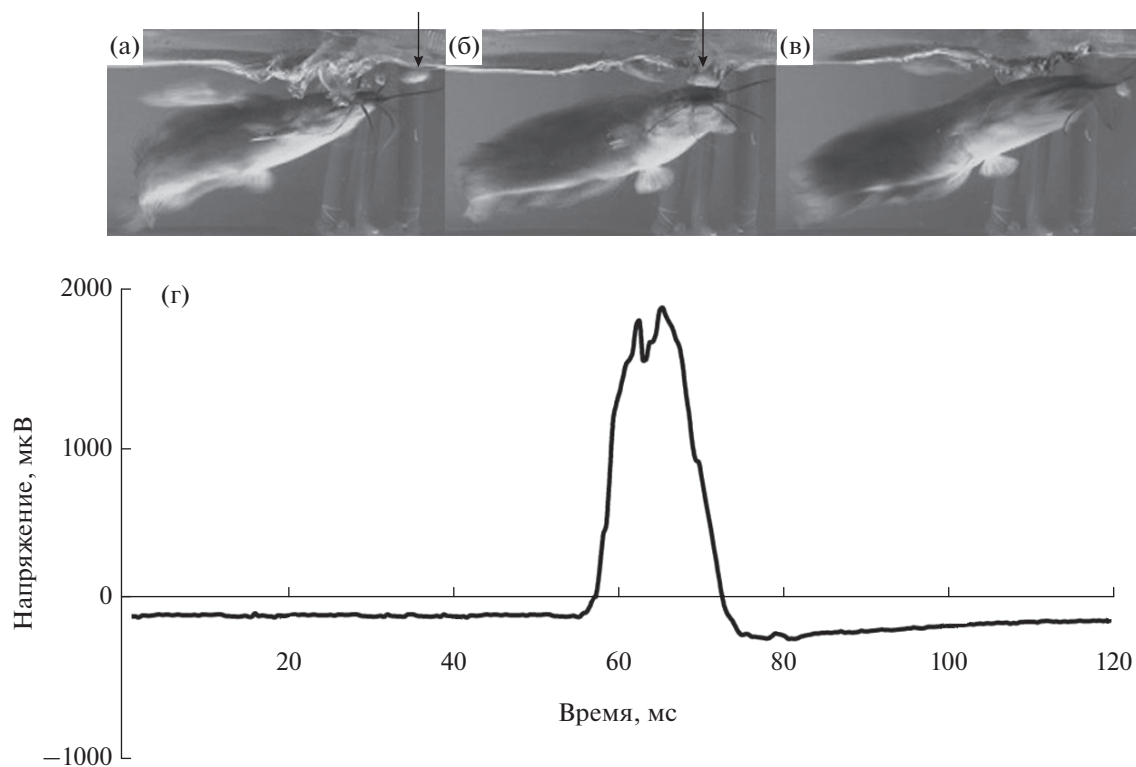


Рис. 7. Последовательные кадры видеозаписи завершающего удачного броска клариевого сома *Clarias microcephalus* на молодь золотой рыбки *Carassius auratus* (а–в) и осциллограмма электрической активности (г), регистрировавшейся одновременно с непрерывной видеозаписью охоты; (→) – жертва, схваченная хищником.

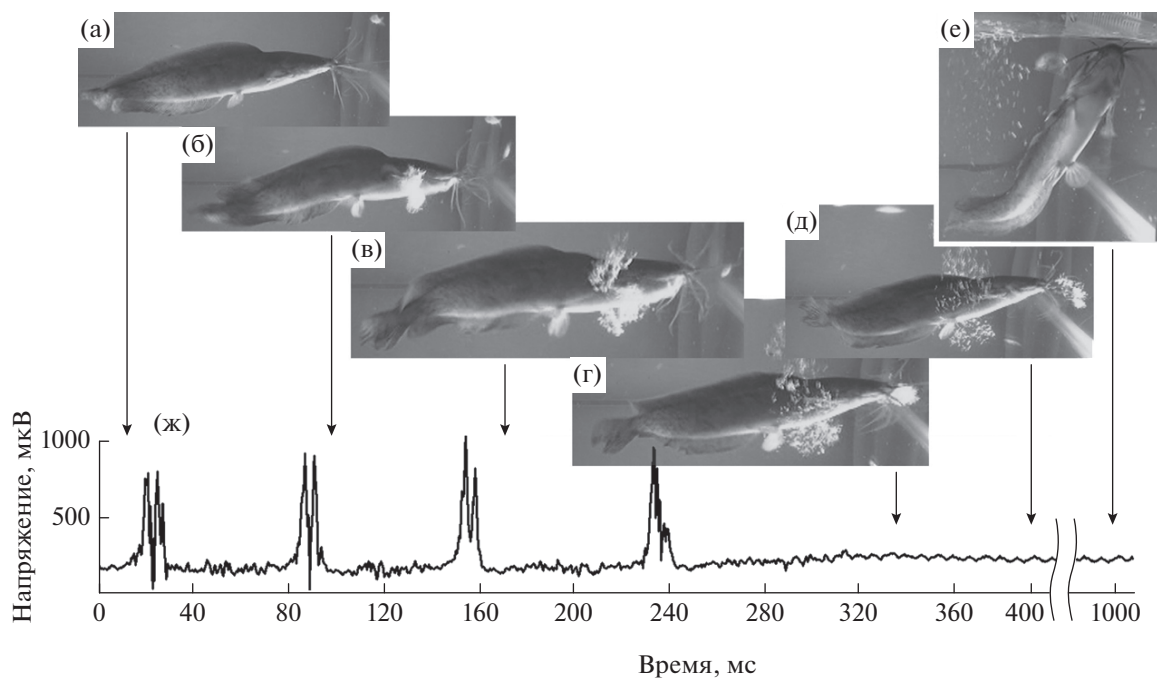


Рис. 8. Последовательные кадры видеозаписи респираторного поведения клариевого сома *Clarias microcephalus* при интенсивном выбросе в воду мелких пузырьков воздуха (а–д) и при захвате воздуха у поверхности воды (е), а также осциллограмма регистрируемой электрической активности (ж). Соответствие кадров видеозаписи шкале времени осциллограммы показано стрелками.

эволюционных преобразований утрачивают способность сокращаться (Grundfest, 1957, 1966; Bennett, 1971; Барон, 1982; Caputi, 1999; Boyle et al., 2014).

Специализированные электрические разряды зарегистрированы во всех без исключения выполненных опытах, а совмещённый с электрорегистрацией видеоконтроль поведения рыб убедительно демонстрирует приуроченность этих разрядов строго к моменту атаки и близкого контакта хищника с жертвой. Это свидетельствует о вовлечённости специализированной электрогенерации у клариевых сомов в охотничье поведение так же, как и в групповые социальные отношения и в репродуктивную коммуникацию, что было показано ранее (Baron et al., 1994a, 2005; Ольшанский и др., 2002, 2009, 2011б; Касумян и др., 2013).

Для чего могут быть предназначены специализированные электрические разряды, генерируемые клариевым сомом при хищничестве? Соответствие генерируемых разрядов параметрам электрорецепторной системы делает физиологически возможным использование сомом МИ для целей активной электролокации и электрокоммуникации. Согласно видеонаблюдениям, МИ возникают в момент завершающего броска хищника, когда он находится в непосредственной близости к жертве. Электролокация совместно с боковой линией дают возможность хищнику определить расположение находящейся на небольшом удалении жертвы, не контактируя с ней, что крайне важно для клариевых сомов, предпочитающих питаться в основном в сумеречное и ночное время (Bruton, 1979; Baras et al., 1998; Anselme et al., 2008). Тактильное чувство и наружная вкусовая рецепция обеспечивают точную ориентацию для броска, зрение в темноте не функционирует, обоняние и слух позволяют определить лишь общее направление поиска (Atema, 1980; Moller, 1995; Павлов, Касумян, 1998).

Генерирует ли клариевый сом специализированные разряды при питании неподвижными и малоподвижными пищевыми организмами (моллюски, личинки насекомых, черви и т.п.) или искусственным кормом (гранулы), пока не выяснено. Ответ на этот вопрос важен для понимания роли электрогенерации в поведении этих рыб. Если разряды возникают и в этом случае, то нельзя исключать, что они являются своеобразным внешним выражением пищевого возбуждения клариевых сомов, их пищевого ажиотажа. Такое предположение подтверждает то, что генерация специализированных электрических разрядов происходит лишь в менее половины случаев преследований и атак жертвы (серия 2). Более того, число жертв, съеденных хищников за время совместной с ними экспозиции (серии 1), всегда меньше (часто значительно) зарегистрированных МИ. В одном из

опытов (№ 3) сом не произвёл ни одного МИ, хотя съел семь из десяти жертв. Нельзя исключать, однако, что сом в темновые периоды опытов серии 1 использовал иную охотничью стратегию и от прямого преследования жертвы переходил к так называемому поведению скрадывания, т.е. к медленному приближению к жертве на расстоянии уверенного прицельного броска на неё. Такое поведение характерно для многих хищных рыб (New et al., 2001; Pohlmann et al., 2001; Pavlov, Kасumyan, 2002).

Не менее интересен и тот факт, что сом способен генерировать специализированные электрические разряды, даже находясь в полной изоляции, т.е. в отсутствие других особей своего вида или объектов охоты. Однако в изоляции сом производит разряды крайне редко, они зарегистрированы лишь в двух случаях из семи: один МИ на протяжении 20 ч 47 мин регистрации после завершения опыта № 1 и 35 МИ на протяжении 14 ч 57 мин регистрации после завершения опыта № 4. Что может вызывать генерацию разрядов у рыб, пребывающих в изоляции, остаётся непонятным. Нельзя исключать, что она может быть связана с электролокацией или электроориентацией, поскольку большинство МИ в постопытный период было зарегистрировано в темноте.

К неспециализированным разрядам, несомненно, можно отнести ИСП, которые, как показало видеопрослеживание поведения сома (серия 2), сопровождают преследования и резкие броски хищника на жертву в попытке схватить её и представляют собой типичные миограммы. Этот тип электрической активности хорошо известен и зарегистрирован у разных видов рыб, в том числе и у не имеющих ни специализированной электрогенерации, ни специализированной электрорецепции (Басов, 1985). К совместному действию спайковых потенциалов мышц (Bullcock, 1999) можно отнести также и другие электрические события, возникающие во время энергичных двигательных актов сома: ИИ, генерируемые при стремлении преодолеть мнимое препятствие или скрыться в укрытии, и СИ, сопровождающие редко наблюдаемые мощные залповые выбросы сомом скоплений мелких пузырьков воздуха благодаря резким конвульсивным движениям головой. КИ выделены в отдельный тип из-за небольшой длительности, не позволяющей отнести их ни к одному из других типов. Следует отметить, что чем более короткими являются электрические импульсы, тем меньший отклик они вызывают в электрорецепторной системе клариевых сомов (Lissmann, Machin, 1963).

Поведение клариевого сома в момент возникновения СИ в публикациях, посвящённых респираторному поведению этих рыб (Bevan, Kramer, 1987; Belão et al., 2011; McKenzie et al., 2015), не

описано. Большоголового сома относят к так называемым факультативно воздуходышащим рыбам, которые используют атмосферный воздух для дыхания только при плохих кислородных условиях, когда жаберное дыхание не обеспечивает потребности рыб в кислороде в полной мере. Энергичный выброс большого количества мелких пузырьков воздуха ещё до подъёма рыбы вверх к поверхности воды требуется, по-видимому, для максимально полного освобождения наджаберного органа перед захватом свежей порции. При обычном респираторном акте — быстром выбросе крупного воздушного пузырька через жаберные отверстия и столь же быстрым и одновременном захвате новой порции — глубокая вентиляция пространства внутри сложно устроенного древовидного по форме наджаберного органа клариевых сомов, по-видимому, не достигается. Интенсивная вентиляция может быть вызвана повышенными энергетическими потребностями, например, при преследовании жертвы. Возможность аппаратурной регистрации таких относительно редких, но важных и интересных событий имеет значение для исследований респираторного поведения клариевых сомов.

Независимо от наличия или отсутствия жертв в аквариуме генерация сомом всех типов электрических событий приурочена к темновым периодам. Такая же связь электрогенераторной активности от освещённости наблюдается у многих слабо- и сильноэлектрических рыб, причём не только в лабораторных экспериментах, но и в полевых исследованиях (Belbenoit et al., 1979; Барон и др., 2001; Crampton, Hopkins, 2005; Silva et al., 2007). В половине выполненных нами опытов доля зарегистрированных в темноте электрических событий близка или достигает 100%. Именно в темновые периоды, скорее всего, сом поедает посаженных к нему жертв, поскольку на свету его попытки догнать и схватить жертву безрезультатны (серия 2). Электрогенерация, сопровождающая агрессивно-оборонительные взаимодействия клариевых сомов, также тяготеет к темноте, но не столь сильно: на свету она не блокируется полностью, а сохраняется на достаточно высоком уровне — около 70–80% от темнового. Это дало основание для предположения о том, что в дневные часы в природных водоёмах *C. macrocephalus* активен и может заниматься, в частности, поиском пищи (Касумян и др., 2013). Результаты, представленные в настоящей работе, указывают на то, что он питается в основном в тёмное время суток.

Этот вывод подтверждает низкая результативность активного преследования сомом подвижных рыб-жертв при дневной освещённости. Совершенно иная эффективность охоты сома в темноте. Группы, которых использовали в качестве жертв, присущее стайное поведение, представля-

ющее собой важнейшую защитную адаптацию (Pavlov, Kasumyan, 2000). В темноте в отсутствие зрительных возможностей стайный образ жизни рыбами не поддерживается, они теряют способность не только замечать хищника издали, но и эффективно избегать его атак за счёт защитного маневрирования, и поэтому становятся уязвимыми для хищников. Это, безусловно, облегчает охоту сома в темноте, но скорее всего не служит основной причиной быстрого потребления жертв в эксперименте. Если при постоянной освещённости сом смог схватить лишь две жертвы в течение 15 ч наблюдений, то за существенно меньшее время в темноте он съедает до семи–десяти жертв, т.е. всех или почти всех рыб, находящихся совместно с ним в более просторном аквариуме.

Несомненно, что такая высокая эффективность охоты клариевого сома в темноте связана с использованием иной стратегии охоты — выслеживания и скрадывания индивидуальных жертв и последующим прицельным их схватыванием. На такой способ охоты указывает довольно равномерное потребление жертв на протяжении всего опыта, несмотря на последовательное снижение их численности в аквариуме (рис. 2). Это может происходить благодаря тому, что сенсорные системы позволяют сому полностью контролировать ситуацию в аквариуме и легко обнаруживать присутствующих в нём потенциальных жертв, подкрадываться к ним и успешно их схватывать. Высокая обонятельная чувствительность позволяет получать информацию о присутствии жертвы и определять направление её поиска (Kasumyan, 2004). Боковая линия даёт возможность следовать за жертвой (Pohlmann et al., 2004). Наружная вкусовая рецепция, многочисленные рецепторы которой распределены по всей поверхности тела сомообразных, в том числе у клариевых сомов (Raji, Norozi, 2010), а также тактильное чувство совместно с боковой линией могут обеспечить локальный поиск, обнаружение и прицельное схватывание жертвы в темноте (Pohlmann et al., 2004; Kasumyan, 2011). Несомненно, что высокая результативность охоты клариевого сома может быть основана в том числе и на пассивной и активной электролокации, как это наблюдается у многих электросенсорных рыб (Lissmann, 1961; Kalmijn, 1971; Hopkins, 1986; Lannoo, Lannoo, 1993; Electric fishes ..., 1995; Wilkens et al., 2002). В светлое время суток клариевые сомы не прекращают питание и, по некоторым данным, предпочитают для этого именно дневные часы (Almazán-Rueda et al., 2005). Однако результаты большинства исследований свидетельствуют о питании и повышении общей активности этих рыб преимущественно ночью (Britz, Pienaar, 1992; Hecht, Uys, 1997; Appelbaum, McGeer, 1998; Hossein et al., 1998).

У многих слабоэлектрических рыб существуют заметные половые различия по генерируемым ими электрическим разрядам — по форме и частоте следования импульсов в сериях, длительности межимпульсного интервала и некоторым другим характеристикам (Hopkins, 1972; Hagedorn, 1986). В задачи данной работы не входило сравнение электрогенераторной активности самок и самцов клариевого сома. Выбор рыб для экспериментов происходил по принципу размерного сходства, их половая принадлежность определялась по завершению опыта. По данным анатомического анализа, все рыбы имели гонады IV стадии зрелости. Небольшой фактический материал не позволяет формулировать строгие выводы, но свидетельствует о существовании определённых различий между особями разного пола. Самки при любой продолжительности опыта истребляют меньше жертв, чем самцы, они уступают самцам по скорости потребления жертв. У самок ниже, чем у самцов, электрогенераторная активность — в среднем почти в два раза, однако явные отличия по типам генерируемых электрических событий или по приуроченности электрической активности к периодам с разной освещённостью отсутствуют.

Для клариевого сома, генерирующего электрические разряды не постоянно, а эпизодически, характерна высокая индивидуальная вариабельность в проявлении электрической активности. Эта особенность отмечена нами и ранее (Ольшанский и др., 2002; Касумян и др., 2013). Результаты настоящей работы не только подтвердили большие различия между особями по общему уровню электрической активности, но и впервые показали наличие значительных качественных различий в предрасположенности генерировать электрические события разного типа. Так, сом, использованный в опыте № 4, отличался многократно более частой, чем у других особей, генерацией МИ, причём как в присутствии жертв, так и в изоляции. Интересно, что частота генерации электрических событий других типов у этой особи близка к среднему уровню или ниже. Крайне редкие СИ производили только две особи, у остальных шести рыб они не зарегистрированы вовсе. Индивидуальные различия проявляются и в результативности охоты: некоторым хищникам достаточно 9–12 ч, чтобы истребить всех или почти всех жертв (опыты № 6–8), другим для этого требуется вдвое больше времени (опыты № 3 и 5), либо удаётся схватить лишь некоторых из доступных жертв. Для *Mormyridae* со стабильной формой разряда, определяемой морфологией электроцитов, индивидуальная вариабельность электрических разрядов может обеспечивать распознавание особями друг друга (Graff, Kramer, 1992; Friedman, Hopkins, 1996).

Возможно, в основе индивидуальных электрогенераторных особенностей опытных клариевых

сомов лежит разная стресс-лабильность особей. Известно, что клариевым сомам характерна индивидуальность в восприимчивости к манипуляционному стрессу (Martins et al., 2005, 2006), однако другой стрессовый фактор — феромон тревоги — сильного эффекта на рыб не оказывает (на фоне парных агрессивных взаимодействий) (Касумян и др., 2013). Изменения в электрогенерации в ответ на смену освещённости выражены слабо и вряд ли могут быть интерпретированы как стресс-реакция, поскольку рыбы начинают охотиться сразу после начала опыта уже во время первого темнового периода, т.е. сразу после хэндлинга, связанного с переносом в экспериментальный аквариум. Это свидетельствует о быстрой адаптации рыб к условиям опыта, возможно, из-за высокого уровня пищевой мотивации, вызванной голоданием.

Клариевый сом принадлежит к слабоэлектрическим рыбам с эпизодической генерацией электрических разрядов. При этом он обладает хорошо развитой электрорецепторной системой, воспринимающей различные электрические события, сопровождающие нервно-мышечное возбуждение. Чем выше синхронизация электрического возбуждения различных клеток по полярности и по времени, тем больше суммарная амплитуда и тем лучше воспринимается итоговое событие. Согласно Лиссманну (Lissmann, 1958), электрорецепция эволюционно предшествовала электрогенерации. Можно предположить, что она способствовала формированию хорошо воспринимаемых МИ, сопровождающих атаки, и, напротив, способствовала мультиполярности (ИИ) или кратковременности (КИ) других электрических проявлений, делая их более скрытыми, менее воспринимаемыми.

При различных биологических проявлениях — социальных, репродуктивных, трофических, защитных и других — задействованы разные группы нервов и мышц. Согласно существующим представлениям, трансформация мышечных тканей в электрогенераторные происходила в первую очередь за счёт синхронизации и суммирования мышечных потенциалов действия. Подчеркивается, что такие суммарные сигналы, воспринимаемые электрорецепторной системой, могут быть вовлечены в поведение, в том числе для ближнего обнаружения добычи (Kleerekoper, Sibakin, 1957; Bullock, 1999).

Очевидно, что в силу высокой электрической чувствительности сомов электрическая активность, сопровождающая работу нервно-мышечных комплексов, подверглась естественному отбору на ослабление одних проявлений и усиление других. В первую очередь это могло относиться к электрическому сопровождению стрессовых ситуаций — менее специфичных и более распро-

странённых. Дальнейшее развитие могло быть обусловлено необходимостью или полезностью более частой генерации разрядов и, как следствие, привело к постепенному переходу от эпизодической электрогенерации ко всё более регулярной, к развитию электрокоммуникации, электроориентации и электролокации, аналогично тому, что мы можем наблюдать в близкородственном сомам отряде Gymnotiformes. Другим направлением эволюционных преобразований могло быть последовательное повышение силы электрических разрядов, остающихся эпизодическими, и использование их вначале для предупреждения, а затем и для активной защиты или нападения, как в случае электрического сома *Malapterurus electricus*. У этого вида электрогенерация по-прежнему происходит лишь при определённых ситуациях, как и у клариевого сома. Такой путь эволюции электрических рыб кажется вполне правдоподобным — от неэлектрических предковых форм с эпизодической неспециализированной электрогенерацией несинхронизованных потенциалов действия к формам, генерирующим всё более и более синхронизованные потенциалы действия (Bullock, 1999), и далее к специализированным электрическим рыбам, в том числе к сильноэлектрическим и/или к использующим электрогенерацию для лоцирования и коммуникации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю благодарность С.В. Волкову и С.В. Скородумову (ИПЭЭ РАН) за разработку компьютерной программы “Guard-2008” и помощь в разработке и изготовлении микропроцессорной аппаратуры. Авторы признательны Во Тхи Ха (Vo Thi Ha, Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра) за содействие в организации экспериментальной работы и А.В. Подарину (журнал “Ихтиосфера”) за проведение видеосъёмки.

Эксперименты выполнены при частичной поддержке Программы долговременных международных научных проектов РАН (Российско-вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00819), анализ первичных данных и подготовка статьи — при поддержке Российского научного фонда (грант № 14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барон В.Д. 1982. Электрогенераторные системы рыб: эволюция и механизмы адаптации. М.: Наука, 112 с.
- Барон В.Д. 1994. Возможная роль электрорецепции в поведении морских слабоэлектрических скатов *Raja*

clavata (Rajidae) // Сенсорные системы. Т. 8. № 3–4. С. 147–161.

Барон В.Д., Михайленко Н.А. 1976. Черноморский звездочет — переходная форма в эволюции электрический органов у рыб? // ДАН. Т. 229. № 4. Р. 983–986.

Барон В.Д., Моршнев К.С. 1998. Характеристика электрогенерации у двух африканских видов *Synodontis* (Mochokidae, Siluriformes) // Там же. Т. 361. № 1. С. 123–125.

Барон В.Д., Ольшанский В.М. 2009. Монопольные электрические разряды сома *Parasilurus asotus* (Siluridae, Siluriformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 415–421. doi 10.1134/S0032945209110058

Барон В.Д., Саблин-Яворский А.Д., Михайленко Н.А., Семенов П.Г. 1994а. Наблюдения за индивидуальной электрической активностью черноморских скатов *Raja clavata* при групповом содержании // Там же. Т. 34. № 3. С. 424–425.

Барон В.Д., Моршнев К.С., Ольшанский В.М., Орлов А.А. 1994б. Электрические разряды африканских сомов при социальном поведении // ДАН. Т. 334. № 3. С. 149–152.

Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. 1996. Обнаружение электрических разрядов у африканского сома *Auchenoglanis occidentalis* (Siluriformes, Bagridae) // Там же. Т. 349. № 4. С. 106–110.

Барон В.Д., Моршнев К.С., Ольшанский В.М. и др. 2001. Наблюдения электрической активности силуриевых сомов (Siluriformes) в оз. Чамо (Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 542–549.

Басов Б.М. 1985. Электрические поля пресноводных неэлектрических рыб. М.: Наука, 73 с.

Касумян А.О., Ольшанский В.М., Павлов Д.С. и др. 2013. Электрическая активность клариевого сома *Clarias macrocephalus* при парных агрессивно-оборонительных взаимодействиях: влияние освещенности и химического сигнала опасности // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 96–112. doi 10.7868/S0042875213010062

Моршнев К.С., Ольшанский В.М. 1997. Электрические разряды азиатского сома *Ompok bimaculatus* (Siluridae) // ДАН. Т. 354. № 3. С. 419–422.

Ольшанский В.М., Моршнев К.С., Насека А.М., Нгуен Тхи Нга. 2002. Электрические разряды клариевых сомов, культивируемых в Южном Вьетнаме // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 4. С. 549–557.

Ольшанский В.М., Солдатова О.А., Моршнев К.С., Нгуен Тхи Нга. 2009. Электрогенераторная активность сомов *Clarias macrocephalus* (Clariidae, Siluriformes) при нерестовом поведении // ДАН. Т. 429. № 5. С. 705–709.

Ольшанский В.М., Касумян А.О., Павлов Д.С. и др. 2011а. Генерация специализированных электрических разрядов при преследовании жертвы и неспециализированная электрическая активность в связи с респираторным поведением у клариевого сома *Clarias macrocephalus* (Clariidae, Siluriformes) // Там же. Т. 438. № 2. С. 282–285.

Ольшанский В.М., Солдатова О.А., Нгуен Тхи Нга. 2011б. Эпизодические электрические разряды при социальных взаимоотношениях: пример азиатских клариевых сомов // Журн. общ. биологии. Т. 72. № 32. С. 220–235.

- Орлов А.А., Барон В.Д., Ольшанский В.М. 1993. Электрогенераторная активность *Synodontis* и ее изменения при действии слабых электрических полей // ДАН. Т. 332. № 1. С. 110–113.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1998. Структура пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- Almazán-Rueda P., van Helmond A.T.M., Verreth J.A.J., Schrama J.W. 2005. Photoperiod affects growth, behaviour and stress variables in *Clarias gariepinus* // J. Fish Biol. V. 67. P. 1029–1039.
- Anselme P., Bernaerts P., Poncin P. 2008. Daily activity rhythms of the African catfish *Heterobranchus longifilis* (Clariidae) in an experimental enclosure // Aquat. Liv. Resour. V. 21. P. 419–422.
- Appelbaum S., McGeer J.C. 1998. Effect of diet and light regime on growth and survival of African catfish (*Clarias gariepinus*) larvae and early juveniles // Aquacult. Nutrition. V. 4. P. 157–164.
- Arnegard M.E., Carlson B.A. 2005. Electric organ discharge patterns during group hunting by a mormyrid fish // Proc. R. Soc. V. 272B. P. 1305–1314.
- Atema J. 1980. Chemical senses, chemical signals and feeding behaviour in fishes // Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes / Eds. Bardach J.E. et al. Manila: ICLARM. P. 57–101.
- Baras E., Tissier F., Westerloppe L. et al. 1998. Feeding in darkness alleviates density-dependent growth of juvenile vundu catfish *Heterobranchus longifilis* (Clariidae) // Aquat. Liv. Resour. V. 11. P. 335–340.
- Baron V.D. 2009. Electric discharges of two species of star-gazers from the South China Sea (Uranoscopidae, Perciformes) // J. Ichthyol. V. 49. № 11. P. 1065–1072.
- Baron V.D., Pavlov D. S. 2003. Discovery of specialized electrogenerating activity in two species of *Polypterus* (Polypteriformes, Osteichthyes) // Ibid. V. 43. Suppl. 2. P. S259–S261.
- Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. 1994a. African clarias catfish elicits long-lasting weak electric pulses // Experientia. V. 50. P. 644–647.
- Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M., Orlov A.A. 1994b. Electric organ discharges of two species of African catfish (*Synodontis*) during social behavior // Anim. Behav. V. 48. P. 1472–1475.
- Baron V.D., Orlov A.A., Elyashev D.E. 2005. Investigation of electric and acoustic activity of some representatives of the ichthyofauna Southern Vietnam // J. Ichthyol. V. 45. Suppl. 2. P. S271–S279.
- Bauer R. 1979. Electric organ discharge (EOD) and prey capture behaviour in the electric eel, *Electrophorus electricus* // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 4. P. 311–319.
- Belão T.C., Leite C.A.C., Florindo L.H. et al. 2011. Cardio-respiratory responses to hypoxia in the African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell 1822), an air-breathing fish // J. Comp. Physiol. V. 181B. P. 905–916.
- Belbenoit P., Moller P., Serrier J., Push S. 1979. Ethological observations on the electric organ discharge behaviour of the electric catfish, *Malapterurus electricus* (Pisces) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 4. P. 321–330.
- Bennett M.V.L. 1971. Electric organs // Fish Physiology. V. 5 / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. London: Acad. Press. P. 347–491.
- Bevan D.J., Kramer D.L. 1987. The respiratory behavior of an airbreathing catfish, *Clarias macrocephalus* (Clariidae) // Can. J. Zool. V. 65. P. 348–353.
- Boyle K.S., Colley O., Parmentier E. 2014. Sound production to electric discharge: sonic muscle evolution in progress in *Synodontis* spp. catfishes (Mochokidae) // Proc. R. Soc. B. V. 281. 9 p. doi 10.1098/rspb.2014.1197
- Bratton B., Ayers J. 1982. Electric organ discharge patterns in the skate (Rajidae) and their relation to behavior // Soc. Neurosci. Abstr. V. 8. P. 609.
- Bratton B., Ayers J. 1987. Observations of the organ discharge of two skate species (Chondrichthyes, Rajidae) and its relationship to behavior // Environ. Biol. Fish. V. 20. P. 241–254.
- Bray R.N., Nixon M.A. 1978. Night-shocker: predatory behavior of the Pacific electric ray (*Torpedo californica*) // Science. V. 200. P. 333–334.
- Britz P.J., Pienaar A.G. 1992. Laboratory experiments on the effect of light and cover on the behaviour and growth of African catfish, *Clarias gariepinus* (Pisces: Clariidae) // J. Zool. London. V. 227. P. 43–62.
- Bruton M.N. 1979. The food and feeding behaviour of *Clarias gariepinus* (Pisces, Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with its emphasis on its role as a predator of cichlids // Trans. Zool. Soc. London. V. 35. P. 47–114.
- Bullock T.H. 1999. The future research on electroreception and electrocommunication // J. Exp. Biol. V. 202. P. 1455–1458.
- Caputi A.A. 1999. The electric organ discharge of pulse Gymnotiformes: the transformation of a single impulse into a complex spatiotemporal electromotor pattern // Ibid. V. 202. P. 1229–1241
- Catania K.C. 2015. An optimized biological taser: electric eels remotely induce or arrest movement in nearby prey // Brain Behav. Evol. V. 86. P. 38–47.
- Crampton W.G.R., Hopkins C.D. 2005. Nesting and paternal care in the weakly electric fish *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) with descriptions of larval and adult electric organ discharges of two species // Copeia. № 1. P. 48–60.
- de Graaf G.J., Janssen J.A.L. 1996. Artificial reproduction and pond rearing of the African catfish, *Clarias gariepinus* in sub-Saharan Africa // FAO Fish. Tech. Pap. № 362. P. 1–73.
- Electric fishes: history and behavior. 1995 / Ed. Moller P. London: Chapman and Hall, 584 p.
- Ewart J.C. 1892. The electric organ of the skate. Observation on the structure, relations, progressive development and growth of the electric organ of the skate // Phil. Trans. R. Soc. V. 183. P. 389–420.
- Friedman M.A., Hopkins C.D. 1996. Tracking individual mormyrid electric fish in the field using electric organ discharge waveforms // Anim. Behav. V. 51. P. 391–407.
- Graff C., Kramer B. 1992. Trained weakly-electric fishes *Pollimyrus isidori* and *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei) discriminate between waveforms of electric pulse discharges // Ethology. V. 90. P. 279–292.
- Grundfest H. 1957. The mechanisms of the electric organ in relation to general and comparative electrobiology // Progr. Biophys. Chem. V. 7. P. 3–85.
- Grundfest H. 1966. Comparative electrobiology of excitable membranes // Adv. Comp. Physiol. Biochem. V. 2. P. 1–116.

- Hagedorn M. 1986. The ecology, courtship and mating of gymnotiform electric fish // *Electroreception* / Eds. Bullock T.H., Heiligenberg W. New York: Wiley. P. 497–525.
- Hagedorn M., Womble M., Finger T.E. 1990. Synodontid catfish: a new group of weakly electric fish // *Brain Behav. Evol.* V. 35. P. 268–277.
- Hecht T., Uys W. 1997. Effect of density on the feeding and aggressive behaviour in juvenile African catfish, *Clarias gariepinus* // *S. Afr. J. Sci.* V. 93. P. 537–541.
- Hopkins C.D. 1972. Sex differences in electric signalling in an electric fish // *Science*. V. 176. P. 1035–1037.
- Hopkins C.D. 1986. Behavior of Mormyridae // *Electroreception* / Eds. Bullock T.H., Heiligenberg W. N.Y.: Wiley. P. 527–576.
- Hossain M.A.R., Beveridge M.C.M., Haylor G.S. 1998. The effects of density, light and shelter on the growth and survival of African catfish (*Clarias gariepinus* Burchell, 1822) fingerlings // *Aquaculture*. V. 160. P. 251–258.
- Kalmijn A.J. 1971. The electric sense of sharks and rays // *J. Exp. Biol.* V. 55. P. 371–383.
- Kasumyan A.O. 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // *J. Ichthyol.* V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.
- Kasumyan A.O. 2011. Tactile reception and behavior of fish // *Ibid.* V. 51. № 11. P. 1035–1103. doi 10.1134/S003294521111004X
- Kleerekoper H., Sibakin K. 1957. An investigation of the electrical “spike” potentials produced by the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in the water surrounding the head region // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 14. P. 145–151.
- Lannoo M.J., Lannoo S.J. 1993. Why do electric fishes swim backwards? An hypothesis based on gymnotiform foraging behavior interpreted through sensory constraints // *Environ. Biol. Fish.* V. 36. P. 157–165.
- Lissmann H.W. 1958. On the function and evolution of electric organs in fish // *J. Exp. Biol.* V. 35. P. 156–191.
- Lissmann H.W. 1961. Ecological studies on gymnotids // *Bioelectrogenesis* / Eds. Chages C., Paes de Carvalho A. Amsterdam: Elsevier. P. 215–223.
- Lissmann H.W., Machin K.E. 1963. Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*) // *Nature*. V. 199. P. 88–89.
- Martins C.I.M., Schrama J.W., Verreth J.A.J. 2005. The consistency of individual differences in growth, feed efficiency and feeding behaviour in African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell 1822) housed individually // *Aquacult. Res.* V. 36. P. 1509–1516.
- Martins C.I.M., Schrama J.W., Verreth J.A.J. 2006. The relationship between individual differences in feed efficiency and stress response in African catfish *Clarias gariepinus* // *Aquaculture*. V. 256. P. 588–595.
- McKenzie D.J., Belão T.C., Killen S.S., Rantin F.T. 2015. To boldly gulp: standard metabolic rate and boldness have context-dependent influences on risk-taking to breathe air in a catfish // *J. Exp. Biol.* V. 218. P. 3762–3770.
- Moller P., Rankin C.H. 1995. The African electric catfish *Malapterurus electricus* (Malapteruridae) // *Electric fishes history and behavior* / Ed. Moller P. London: Chapman and Hall. P. 61–76.
- New J.G., Fewkes L.A., Khan A.N. 2001. Strike feeding behavior in the muskellunge, *Esox masquinongy*: contributions of the lateral line and visual sensory systems // *J. Exp. Biol.* V. 204. P. 1207–1221.
- Olshansky V.M. 2010. Elaboration of equipment and methods of continuous recording of electric activity of clariid catfish (Clariidae, Siluriformes) in social and reproductive behavior // *J. Ichthyol.* V. 50. № 11. P. 1077–1091. doi 10.1134/S0032945211100146
- Orlov A.A., Golubtsov A.S., Baron V.D., Pavlov D.S. 2015. Bioelectric fields of the African marbled lungfish *Protopterus aethiopicus* (Sarcopterygii: Protopteridae), African (*Heterotis niloticus*) and South American silver (*Osteoglossum bicirrhosum*) arowanas (Actinopterygii: Osteoglossidae): primitive electrogenesis? // *Ibid.* V. 55. № 6. P. 874–879. doi 10.1134/S0032945215060120
- Pavlov D.S., Kasumyan A.O. 2000. Patterns and mechanisms of schooling behavior in fish: a review // *Ibid.* V. 40. Suppl. 2. P. S163–S231.
- Pavlov D.S., Kasumyan A.O. 2002. Feeding diversity in fishes: trophic classification of fish // *Ibid.* V. 42. Suppl. 2. P. S137–S159.
- Pohlmann K., Grasso F.W., Breithaupt T. 2001. Tracking wakes: the nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 98. № 13. P. 7371–7374.
- Pohlmann K., Atema J., Breithaupt T. 2004. The importance of the lateral line in nocturnal predation of piscivorous catfish // *J. Exp. Biol.* V. 207. P. 2971–2978.
- Raji F.R., Norozi E. 2010. Distribution of external taste buds in walking catfish (*Clarias batrachus*) and piranha (*Serrasalmus nattereri*) // *J. Appl. Anim. Res.* V. 37. P. 49–52.
- Rankin C., Moller P. 1986. Social behavior of the African electric catfish, *Malapterurus electricus*, during intra- and interspecific encounters // *Ethology*. V. 73. P. 177–190.
- Silva A., Perrone R., Macadar O. 2007. Environmental, seasonal, and social modulations of basal activity in a weakly electric fish // *Physiol. Behav.* V. 90. P. 525–536.
- Wilkins L.A., Hofmann M.H., Wojtenek W. 2002. The electric sense of the paddlefish: a passive system for the detection and capture of zooplankton prey // *J. Physiol.* V. 96. P. 363–377.